

## Лекція

### 1. Понятие о популяции. Типы популяций.

Популяция (populus – от лат. народ, население) – одно из центральных понятий в биологии и обозначает совокупность особей одного вида, которая обладает общим генофондом и имеет общую территорию. Она является первой надорганизменной биологической системой. С экологических позиций четкого определения определение популяции еще не выработано. Наибольшее признание получила трактовка С.С. Шварца, популяция – группировка особей, которая является формой существования вида и способна самостоятельно развиваться неопределенно долгое время.

Основным свойством популяций, как и других биологических систем, является то, что они находятся в непрерывном движении, постоянно изменяются. Это отражается на всех параметрах: продуктивности, устойчивости, структуре, распределении в пространстве. Популяциям присущи конкретные генетические и экологические признаки, отражающие способность систем поддерживать существование в постоянно меняющихся условиях: рост, развитие, устойчивость. Наука, объединяющая генетические, экологические и эволюционные подходы к изучению популяций, известна как популяционная биология.

Типы популяций. Популяции могут занимать разные по размеру площади и условия обитания в пределах местообитания одной популяции тоже могут быть не одинаковы. По этому признаку выделяют три типа популяций (рис.1): элементарную, экологическую, географическую.

Элементарная (локальная) популяция – это совокупность особей одного вида, занимающих небольшой участок однородной площади. Между ними постоянно идет обмен генетической информацией.

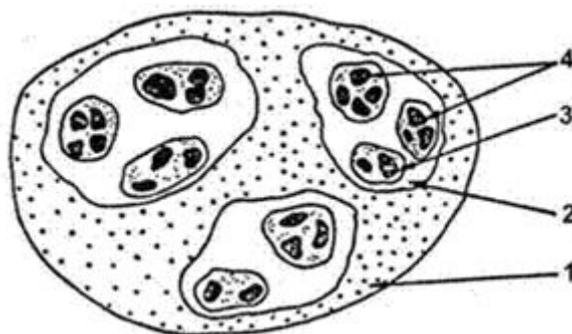


Рис. 1. Пространственная иерархия популяций (по Н.П. Наумову, 1963г.)

1 - ареал вида; популяции: 2 – элементарная, 3 – экологическая, 4 - географическая.

**ПРИМЕРЫ.** Одна из нескольких стай рыб одного вида в озере; микрогруппировки ландыша Кейске в белоберезняке, растущие у оснований деревьев и на открытых местах; куртины деревьев одного вида (дуба

монгольского, лиственницы, и др.), разобщенные лугами, куртинами других деревьев или кустарников, или болотцами.

Экологическая популяция – совокупность элементарных популяций, внутривидовые группировки, приуроченные к конкретным биоценозам. Растения одного вида в ценозе называются ценопопуляцией. Обмен генетической информацией между ними происходит достаточно часто.

ПРИМЕРЫ. Рыбы одного вида во всех стаях общего водоема; древостои в монодоминантных лесах, представляющих одну группу типов леса: травяных, лишайниковых или сфагновых лиственничников (Магаданская область, север Хабаровского края); древостои в осоковых (сухих) и разнотравных (влажных) дубняках (Приморский край, Амурская область); популяции белок в сосновых, елово-пихтовых и широколиственных лесах одного района.

Географическая популяция – совокупность экологических популяций, заселивших географически сходные районы. Географические популяции существуют автономно, ареалы их относительно изолированы, обмен генами происходит редко – у животных и птиц – во время миграций, у растений – при разносе пыльцы, семян и плодов. На этом уровне происходит формирование географических рас, разновидностей, выделяются подвиды.

ПРИМЕРЫ. Известны географические расы лиственницы даурской (*Larix dahurica*): западная (к западу от Лены (*L. dahurica* ssp. *dahurica*) и восточная (к востоку от Лены, выделяемая в *L. dahurica* ssp. *sajanderi*), северная и южная расы лиственницы курильской. Аналогично выделение М.А. Шемберггом (1986г.) у березы каменной двух подвидов: березы Эрмана (*Betula ermanii*) и шерстистой (*B. lanata*). В низовьях р. Яма расположен очаг ели обыкновенной (*Picea obovata*), отстоящий от сплошного массива ельников к востоку на 1000 км, к северу – на 500 км. Зоологи выделяет тундровую и степную популяции у узкочерепной полевки (*Microtis gregalis*). У вида "белка обыкновенная" насчитывается около 20 географических популяций, или подвидов.

## 2. Основные характеристики популяций.

Численность и плотность – основные параметры популяции. Численность – общее количество особей на данной территории или в данном объеме. Плотность – количество особей или их биомасса на единице площади или объема. В природе происходит постоянные колебания численности и плотности.

Динамика численности и плотности определяется в основном рождаемостью, смертностью и процессами миграции. Это показатели, характеризующие изменение популяции в течение определенного периода: месяца, сезона, года и т.д. Изучение этих процессов и причин, их обуславливающих, очень важно для прогнозов состояния популяций.

Рождаемость различают абсолютную и удельную. Абсолютная рождаемость – это количество новых особей, появившихся за единицу времени, а удельная – то же самое количество, но отнесенное к определенному числу особей. Например, показателем рождаемости человека служит число детей, родившихся на 1000 человек в течение года. Рождаемость определяется многими факторами:

условиями среды, наличием пищи, биологией вида (скорость полового созревания, количество генераций в течение сезона, соотношение самцов и самок в популяции).

Согласно правилу максимальной рождаемости (воспроизводства) в идеальных условиях в популяциях появляется максимально возможное количество новых особей; рождаемость ограничивается физиологическими особенностями вида.

ПРИМЕР. Одуванчик за 10 лет способен заполнить весь земной шар, при условии, что все его семена прорастут. Исключительно обильно семеносят ивы, тополя, березы, осина, большинство сорных растений. Бактерии делятся каждые 20 минут и, в течение 36 часов могут сплошным слоем покрыть всю планету. Очень высока плодовитость у большинства видов насекомых и низка у хищников, крупных млекопитающих.

Смертность, как и рождаемость, бывает абсолютной (количество особей, погибших за определенное время), так и удельной. Она характеризует скорость снижения численности популяции от гибели из-за болезней, старости, хищников, недостатка корма, и играет главную роль в динамике численности популяции.

Различают три типа смертности:

- ✓ одинаковый на всех стадиях развития; встречается редко, в оптимальных условиях;
- ✓ повышенная смертность в раннем возрасте; характерна для большинства видов растений и животных (у деревьев к возрасту зрелости доживает менее 1% всходов, у рыб – 1-2% мальков, у насекомых – менее 0,5% личинок);
- ✓ высокая смерть в старости; обычно наблюдается у животных, чьи личиночные стадии проходят в благоприятных мало изменяющихся условиях: почве, древесине, живых организмах.

Стабильные, растущие и сокращающиеся популяции. Популяция приспособляется к изменению условий среды путем обновления и замещения особей, т.е. процессами рождения (возобновления) и убывания (отмирания), дополняемыми процессами миграции. В стабильной популяции темпы рождаемости и смертности близки, сбалансированы. Они могут быть непостоянны, но плотность популяции незначительно отличается от какой-то средней величины. Ареал вида при этом ни увеличивается, ни уменьшается.

В растущей популяции рождаемость превышает смертность. Для растущих популяций характерны вспышки массового размножения, особенно у мелких животных (саранча, 28-точечная картофельная коровка, колорадский жук, грызуны, вороны, воробьи; из растений – амброзия, борщевик Сосновского в северной республике Коми, одуванчик, прилипало гималайское, отчасти – дуб монгольский). Нередко растущими становятся популяции крупных животных в условиях заповедного режима (лоси в Магаданском заповеднике, на Аляске, олень пятнистый в Уссурийском заповеднике, слоны в национальном парке Кении) или интродукции (лось в Ленинградской области, ондатра в Восточной Европе, домашние кошки в отдельных семьях). При переуплотнении у растений (обычно совпадает с началом сомкнутости покрова, кронового полога) начинается дифференциация особей по размерам и жизненному состоянию,

самоизреживание популяций, а у животных (обычно совпадает с достижением половой зрелости молодняка) начинается миграция на сопредельные свободные участки.

Если смертность превышает рождаемость, то такая популяция считается сокращающейся. В естественной среде она сокращается до определенного предела, а затем рождаемость (плодовитость) вновь повышается и популяция из сокращающейся становится растущей. Чаще всего неумеренно растущими бывают популяции нежелательных видов, сокращающимися – редких, реликтовых, ценных, как в экономическом, так и в эстетическом отношении.

### 3. Структура популяций.

Динамика, состояние и воспроизводство популяций согласуются с их возрастной и половой структурой. Возрастная структура отражает скорость обновления популяции и взаимодействие возрастных групп с внешней средой. Она зависит от особенностей жизненного цикла, существенно различающегося у разных видов (например, птиц и у млекопитающих хищников), и внешних условий.

В жизненном цикле особей обычно выделяют три возрастных периода: пред репродуктивный, репродуктивный и пост репродуктивный. Для растений характерен еще период первичного покоя, который они проходят в стадии покоящихся семян. Каждый из периодов может быть представлен одной (простая структура) или несколькими (сложная структура) возрастными стадиями. Простой возрастной структурой обладают однолетние растения, многие насекомые. Сложная структура характерна для разновозрастных популяций деревьев, для высокоорганизованных животных. Чем сложнее структура, тем выше приспособительные возможности популяции.

Одна из наиболее известных классификаций животных по возрасту Г.А. Новикова:

- ✓ новорожденные – до момента прозревания;
- ✓ молодые – подрастающие особи, "подростки";
- ✓ полувзрослые – близкие к половозрелым особям;
- ✓ взрослые – половозрелые животные;
- ✓ старые – особи, переставшие размножаться.

В геоботанике получила признание классификация растений по возрасту Н.М. Черновой, А.М. Быловой:

- ✓ покоящиеся семена;
- ✓ проростки (всходы) – растения первого года жизни, многие из них живут за счет питательных веществ в семядолях;
- ✓ ювенильные – переходят к самостоятельному питанию, но размерами и морфологически еще отличаются от взрослых растений;
- ✓ имматурные – обладают переходными признаками от ювенильных к взрослым растениям, еще очень малы, у них идет смена типа нарастания, начинается ветвление побегов;
- ✓ виргинильные – "взрослые подростки", могут достигать размеров взрослых особей, но регенеративные органы отсутствуют;

- ✓ молодые генеративные – характерно наличие генеративных органов, завершается формирование облика, типичного для взрослого растения;
- ✓ средневозрастные генеративные – отличаются максимальным годичным приростом и максимальной репродуктивностью;
- ✓ старые генеративные – растения продолжают плодоносить, но у них полностью прекращаются рост побегов и образование корней;
- ✓ субсенильные – плодоносят очень слабо, идет отмирание вегетативных органов, новообразование побегов идет за счет спящих почек;
- ✓ сенильные – очень старые, дряхлые особи, появляются черты ювенильных растений: крупные одиночные листья, порослевые побеги.

Ценопопуляция, в которой представлены все перечисленные стадии, называется нормальной полночленной.

В лесоведении и таксации принята классификация древостоев и насаждений по классам возраста. Для хвойных пород:

- ✓ проростки и самосев – 1-10 лет, высота до 25 см;
- ✓ стадия молодняка – 10-40 лет, высота от 25 до 5 м; под пологом леса соответствует мелкому (до 0,7 м), среднему (0,7-1,5 м) и крупномерному (>1,5 м) подростку;
- ✓ стадия жердняка – средневозрастные насаждения 50-60 лет; диаметры стволов от 5 до 10 см, высота – до 6-8 м; под пологом леса молодое поколение древостоя, или тонкомер с аналогичными размерами;
- ✓ припевающие насаждения – 80-100 лет; по размерам могут незначительно уступать материнским деревьям, на открытом месте и в редколесьях обильно плодоносят; в лесу могут еще находиться во втором ярусе, не плодоносят; ни в коем случае не назначаются в рубку;
- ✓ спелые древостои – 120 лет и старше, деревья первого яруса и отставшие в росте деревья второго яруса; обильно плодоносят, в начале этой стадии достигают технической спелости, в конце – биологической;
- ✓ перестойные – старше 180 лет, продолжают обильно плодоносить, но постепенно дряхлеют и усыхают или вываливаются еще, будучи живыми.

Для лиственных пород градации по размерам аналогичные, но в связи с их более быстрым ростом и старением класс возраст у них составляет не 20, а 10 лет.

Соотношение возрастных групп в структуре популяции характеризуют ее способность к размножению и выживанию, и согласуется с показателями рождаемости и смертности. В растущих популяциях с высокой рождаемостью преобладают молодые (рис. 2), еще не репродуктивные особи, в стабильных – обычно это разновозрастные, полночленные популяции, у которых регулярно определенное число особей переходит из младших возрастных групп в старшие, рождаемость равна убыванию населения. В сокращающихся популяциях основу составляют старые особи, возобновление в них отсутствует или совсем незначительно.



Рис. 2. Типы популяций: 1 – растущая (поползень), 2 – стабильная (барсук), 3 – сокращающаяся (амурский тигр).

Половая структура по генетическим законам должна быть представлена равным соотношением мужских и женских особей, т.е. 1:1. Но в силу специфики физиологии и экологии, свойственной разным полам, в силу их разной жизнеспособности, влияния факторов внешней среды, социальных, антропогенных могут быть значительные различия в этом соотношении. И эти различия неодинаковы как в разных популяциях, так и в разных возрастных группах одной и той же популяции.

Это наглядно показано на рис. 3, представляющим срезы возрастной и половой структуры для населения бывшего СССР и африканской республики Кения. На срезе СССР, на фоне естественного распределения возрастных групп в жизненном цикле, очевидно снижение рождаемости в годы войны и увеличение ее в послевоенные годы. Диспропорция между женским и мужским полом тоже, несомненно, связано с войной. В Кении же прослеживается закономерная связь распределения полов и явной убыли населения в предрепродуктивном возрасте с низким уровнем жизни, зависимостью от природных условий.



Рис. 3. Половозрастные пирамиды населения бывшего СССР и Кении (по Н.Ф. Реймерсу, 1990г.)

Изучение половой структуры популяций очень важно, поскольку между особями разных полов сильно выражены как экологические, так и поведенческие различия.

**ПРИМЕР.** Сильно различаются между собой самцы и самки комаров (сем. Culicidae): по темпам роста, срокам полового созревания, устойчивости к изменению температуры. Самцы в стадии имаго не питаются совсем или питаются нектаром, а самкам необходимо выпить крови для полноценного оплодотворения яиц. У некоторых видов мух популяции состоят только из самок. Есть виды, у которых пол изначально определяется не генетическими, а экологическими факторами, как, например, у Ариземы японской при образовании массы клубней женские соцветия формируются на растениях с крупными мясистыми клубнями, а мужские – на растениях с мелкими. Хорошо прослеживается роль экологических факторов в формировании половой структуры у видов с чередованием половых и партеногенетических поколений. При оптимальной температуре у дафнии (*Daphnia magna*) популяцию образуют партеногенетические самки, а при отклонениях от нее - появляются и самцы. Пространственное распределение особей в популяциях бывает случайным, групповым и равномерным.

Случайное (диффузное) распределение – неравномерное, наблюдается в однородной среде; взаимосвязи между особями выражены слабо. Случайное распределение свойственно популяциям в начальный период расселения; популяциям растений, испытывающим сильное угнетение со стороны эдификаторов сообществ; популяциям животных, у которых социальная связь выражена слабо.

**ПРИМЕРЫ.** На начальных стадиях поселения и проживания – насекомые вредители на поле; всходы эксплерентных (пионерных) видов: ивы, чозения, лиственница, леспедца и др., на нарушенных территориях (горные полигоны, карьеры).

Групповое распределение встречается наиболее часто; отражает неоднородность условий обитания или разные онтогенетические (возрастные) закономерности популяции. Оно обеспечивает наибольшую устойчивость популяции.

**ПРИМЕРЫ.** Каким бы однородным не казалось строение леса, в нем не бывает такой равномерности распределения растительного покрова, как в поле или на газоне. Чем сильнее выражен микрорельеф, определяющий микроклимат в лесном сообществе, чем сильнее выражена разновозрастность древостоя, тем более четко выражена парцеллярная структура насаждения. Растительные животные объединяются в стада, чтобы успешнее противостоять врагам-хищникам. Групповой характер свойствен для малоподвижных и мелких животных.

Равномерное размещение в природе встречается редко. Им характеризуются вторичные разновозрастные древостои после смыкания крон и интенсивного самоизреживания, редкостойные древостои, произрастающие в однородной среде, неприхотливые растения нижних ярусов. Большинство животных-хищников, ведущих активный образ жизни, тоже характеризуются равномерным размещением после того, как расселятся и займут всю пригодную для жизни территорию.

Как определить характер размещения растений?

Это можно сделать с помощью простейшей математической обработки данных учета. Участок или пробную площадь разбивают на учетные площадки одинакового размера – не менее 25, или же проводят учеты растений на расположенных примерно на одном и том же расстоянии учетных площадках одинакового размера. Совокупность площадок представляет собой выборку. Обозначив среднее число особей вида на площадках в выборке буквой  $m$ , количество площадок (учетов) в выборке –  $n$ , фактическое число особей вида на каждой площадке –  $x$ , можно определить дисперсию, или меру рассеяния  $s^2$  (отклонение значения  $x$  от  $m$ ):

$$s^2 = \sum (m-x)^2 / (n-1)$$

При случайном распределении  $s^2=m$  (при условии достаточного размера выборки). При равномерном распределении  $s^2=0$ , а число особей на каждой площадке должно быть равным среднему. При групповом распределении всегда  $s^2>m$ , и чем больше разница между отклонением и средним числом, тем сильнее выражено групповое размещение особей.

#### 4. Двойственный характер популяционных систем.

а) эволюционная и функциональная сущность популяции

Следует обратить внимание на двойственное положение популяции в рядах биологических систем, принадлежащих разным уровням организации живой материи (рис. 4). С одной стороны, популяция является одним из звеньев генетико-эволюционного ряда, отражающего филогенетические связи таксонов разного уровня, как результат эволюции форм жизни: организм - популяция - вид - род - ... - царство.

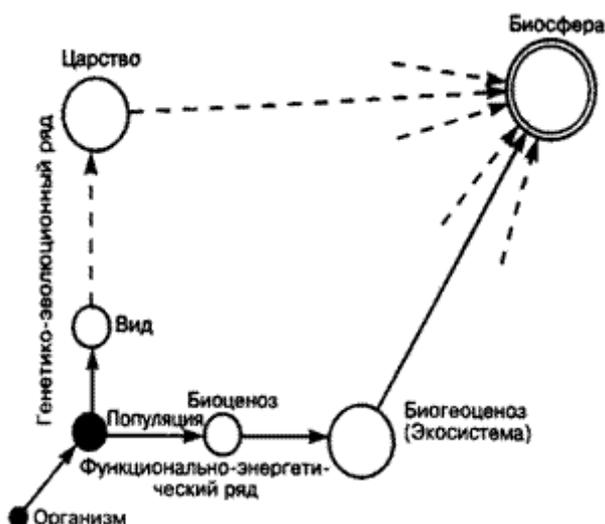


Рис. 4. Положение популяции в структуре биологических систем биосферы (по И.А. Шилову, 1988г.)

В этом ряду популяция выступает, как форма существования вида, основная функция которого заключается в выживании и воспроизведении. Играя важную

роль в микроэволюционном процессе, популяция является элементарной генетической единицей вида. Особи в популяции обладают характерными особенностями строения, физиологии и поведения, т.е. гетерогенностью. Эти особенности вырабатываются под влиянием условий обитания и являются результатом микроэволюции, протекающей в конкретной популяции. Изменение популяций в процессе адаптации к изменяющимся факторам среды и закрепление этих изменений в генофонде обуславливает в итоге эволюцию вида. С другой стороны, в тех же конкретных условиях среды популяция вступает в трофические и иные связи с популяциями других видов, образуя с ними простые и сложные биогеоценозы. В этом случае она является функциональной подсистемой биогеоценоза и представляет одно из звеньев функционально-энергетического ряда: организм - популяция - биогеоценоз – биосфера.

б) биологическая противоречивость функций популяции

"Двойственность" популяций проявляется и в биологической противоречивости их функций. Они сложены особями одного вида, а, следовательно, одинаковы по экологическим требованиям к условиям среды, и обладают одинаковыми механизмами адаптации. Но в себе самих популяции содержат:

- 1) высокую вероятность острой внутривидовой конкуренции
- 2) возможность отсутствия устойчивых контактов и взаимосвязей между особями.

Острая конкуренция имеет место при перенаселении, ведущем к истощению жизнеобеспечивающих ресурсов: у животных пищи, у растений влаги, плодородия и (или) света. При слишком малой численности особей популяция утрачивает свойства системы, устойчивость ее снижается. Разрешение данного противоречия является главным условием сохранения целостности системы. Оно заключается в необходимости поддержания оптимальной численности и оптимального соотношения между внутривидовыми процессами дифференциации и интеграции.

Модель Лотки–Вольтерры. В качестве примера естественного регулирования процесса внутривидовой конкуренции можно привести правило Лотки–Вольтерры, которое отражает взаимоотношения в пищевой цепи консументов и продуцентов, или хищника и жертвы. Оно представлено двумя уравнениями. Первое выражает успешность встреч жертвы с хищником:

$$\frac{dN}{dt} = r \times N - a' \times C \times N,$$

$C$  – численность популяции хищника (=консумента),  $N$  – численность или биомасса популяции жертвы (=растений),  $r$  – частота встреч хищника с жертвой,  $a'$  – эффективность поиска или частота нападений. Таким образом,  $a' \times C \times N$  – частота успешных встреч или скорость поедания жертвы.

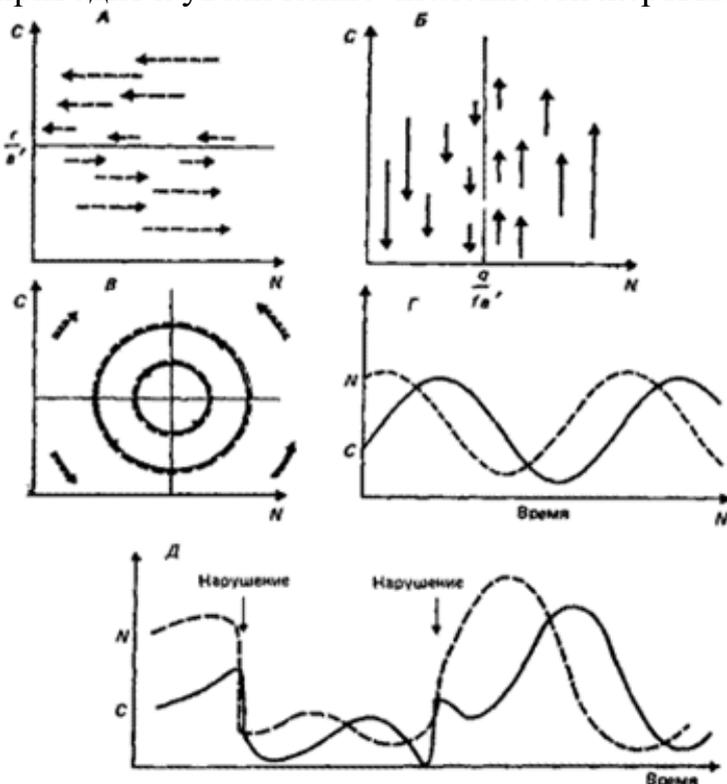
Второе уравнение отражает изменение численности популяции хищника с учетом его смертности ( $q$ ) и рождаемости ( $f \times a \times C' \times N$ ):

$$\frac{dC}{dt} = f \times a \times C' \times N - q \times C.$$

Рождаемость, естественно зависит от эффективности ( $f$ ), с которой пища переходит в потомство, и от скорости потребления пищи ( $a \times C' \times N$ ).

Рост численности и плотности популяций не бесконечен. Рано или поздно возникает угроза недостатка ресурсов среды (корм, убежища, места для размножения, истощение почвы, чрезмерное затенение). У каждой популяции свои пределы ресурсов, называемые емкостью среды. По мере ее снижения усиливается внутривидовая конкуренция. Включаются разные механизмы регуляции численности. У растений начинается самоизреживание и дифференциация растений по размерам и физиологическому состоянию, у животных падает рождаемость, усиливается агрессия, они начинают расселяться на свободные территории, внутри популяций начинаются эпидемии. Реакция у каждого вида на собственное перенаселение разная, но результат для всех один – торможение развития и размножения.

На рис. 5 изображена графическая модель Лотки–Вольтерры. Она позволяет показать основную тенденцию в отношениях "хищник-жертва", которая заключается в том, что колебания численности популяций хищника согласуются с колебаниями численности популяции жертвы. При этом циклы нарастания и спада численности хищников и жертвы по отношению друг к другу смещены. Когда велика численность жертв (пищевой ресурс), увеличивается численность хищников, но не беспредельно, а до тех пор, пока не возникнет напряжение с пищей. Снижение запасов пищи приводит к усилению внутривидовой конкуренции и снижению численности хищника, а это, в свою очередь, вновь приводит к увеличению численности жертвы.



**А.** Изоклина для популяции жертвы. При низкой плотности хищника ( $C$ ) численность жертвы ( $N$ ), или запас пищи, увеличивается, а при более высокой – снижается.

**Б.** Изоклина для популяции хищника. При высокой плотности жертвы численность хищника растет, а при низкой – снижается.

**В.** При объединении изоклин в системе "хищник-жертва" возникают взаимосвязанные колебания численности. При отсутствии нарушений для этих колебаний характерна нейтральная стабильность: они продолжают неограниченно долго (фрагмент Г). Но после каждого нарушения, приводящего к новому уровню численности, начинается новая серия нейтрально стабильных циклов (фрагмент Д).

Рис. 5. Модель Лотки – Вольтерры для системы «хищник-жертва».

Закон эмерджентности. Как целостная система популяция может быть устойчивой только при тесных контактах и взаимодействии особей друг с другом. Только стадом могут противостоять парнокопытные хищникам. Только в стае волки успешно охотятся. В лесных сообществах, как правило, подрост деревьев лучше растет в биогруппах (эффект группы), восстановление леса на нарушенных площадях лучше идет при обильном обсеменении и дружном появлении всходов деревьев. Животные держатся стадами, птицы и рыбы – стаями.

При этом популяция, как система, приобретает новые свойства, которые не равнозначны простой сумме аналогичных свойств особей популяции. Например, когда дафнии – пища окуня, сбиваются в группу, у группы образуется защитное биополе (рис. 6), благодаря которому рыбы не "замечают" корм. У одной дафнии такого биополя нет, и она быстро становится добычей рыбы. Та же закономерность проявляется и при объединении популяций в систему биоценоза – биоценоз получает при этом такие свойства, которыми не обладает ни один из его блоков в отдельности. Этот закон - закон эмерджентности, был сформулирован Н.Ф. Реймерсом.

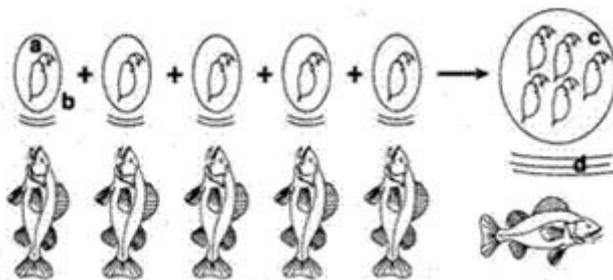


Рис. 6. При объединении дафний в стаю популяция становится недоступной для хищников.

### 5. Колебания численности.

При благоприятных условиях в популяциях наблюдается рост численности и может быть столь стремительным, что приводит к популяционному взрыву. Совокупность всех факторов, способствующих росту численности, называется биотическим потенциалом. Он достаточно высок для разных видов, но вероятность достижения популяцией предела численности в естественных условиях низка, т.к. этому противостоят лимитирующие (ограничивающие) факторы. Совокупность факторов, лимитирующих рост численности популяции, называют сопротивлением среды. Состояние равновесия между биотическим потенциалом вида и сопротивлением среды (рис. 7), поддерживающее постоянство численности популяции получило название гомеостаза или динамического равновесия. При нарушении его происходят колебания численности популяции, т.е. изменения ее.



Рис. 7. Равновесное состояние популяции (по Б. Небелу, 1993г.)

Различают периодические и непериодические колебания численности популяций. Первые совершаются в течение сезона или нескольких лет (4 года – периодический цикл плодоношения кедра, подъема численности лемминга, песца, полярной совы; через год плодоносят яблони на садовых участках), вторые – это вспышки массового размножения некоторых вредителей полезных растений, при нарушениях условий среды обитания (засухи, необычно холодные или теплые зимы, слишком дождливые сезоны вегетации), непредвиденные миграции в новые местообитания. Периодические и непериодические колебания численности популяций под влиянием биотических и абиотических факторов среды, свойственные всем популяциям, именуется популяционными волнами. Любая популяция обладает строго определенной структурой: генетической, половозрастной, пространственной и др., но она не может состоять из меньшего числа особей, чем необходимо для стабильного развития и устойчивости популяции к факторам внешней среды. В этом заключается принцип минимального размера популяций. Нежелательны любые отклонения параметров популяций от оптимальных, но если чрезмерно высокие значения их не представляют прямой опасности для существования вида, то снижение до минимального уровня, особенно численности популяции, представляют угрозу для вида.

**ПРИМЕРЫ.** Минимальными размерами популяций характеризуются очень многие виды на Дальнем Востоке: тигр амурский, леопард дальневосточный, белый медведь, утка-мандаринка, многие бабочки: хвостоносец Мака и хвостоносец Ксута, адмирал, зефиры, красавица Артемида, Аполлон, реликтовый усач, жук-олень; из растений: все аралиевые, орхидные, пихта цельнолистная, сосна густоцветковая, абрикос маньчжурский, можжевельник

твердый, тис остроконечный, лилии двурядная, мозолистая, даурская и др., рябчик уссурийский, триллиум камчатский и многие другие виды.

Однако наряду с принципом минимального размера популяций есть и принцип, или правило, популяционного максимума. Оно заключается в том, что популяция не может увеличиваться бесконечно. Лишь теоретически она способна к неограниченному росту численности.

Согласно теории Х.Г. Андресварты – Л.К. Бирча (1954г.) – теория лимитов популяционной численности, численность естественных популяций ограничена истощением пищевых ресурсов и условий размножения, недоступностью этих ресурсов, слишком коротким периодом ускорения роста популяции. Теория "лимитов" дополняется теорией биоценотической регуляции численности популяции К. Фредерикса (1927г.): рост численности популяции ограничивается воздействием комплекса абиотических и биотических факторов среды.

Каковы же эти факторы или причины колебания численности?

- ✓ достаточные запасы пищи и ее недостаток;
- ✓ конкуренция нескольких популяций из-за одной экологической ниши;
- ✓ взаимоотношения между популяциями хищника и жертвы, хозяина и паразита;
- ✓ внешние (абиотические) условия среды: гидротермический режим, освещенность, кислотность, аэрация и др.

Кроме экологических факторов, включаются внутренние (генетические и физиологические) механизмы регулирования численности популяций: при сокращении жизненного пространства и запасов корма сокращается плодовитость особей (многие насекомые, мышевидные грызуны), повышение смертности на ранних стадиях жизни (паразиты, многие насекомые), задерживается наступление половой зрелости (полевые мыши) и стадии плодоношения (виды деревьев 2 и 3 ярусов в густом лесу), имеет место каннибализм (грызуны, насекомые, рыбы), и др.; снижается выход личинок из яиц (майский хрущак), уменьшаются размеры взрослых особей. При чрезмерном росте численности популяции у млекопитающих, общественных насекомых, птиц начинается эмиграция на новые места.

### **6. Экологические стратегии популяций.**

Каковы бы не были приспособления особей к совместному проживанию в популяции, каковы бы не были приспособления популяции к тем или иным факторам, все они в конечном итоге направлены на длительное выживание и продолжение себя в любых условиях существования. Среди всех приспособлений и особенностей можно выделить комплекс основных признаков, которые называются экологической стратегией. Это общая характеристика роста и размножения данного вида, включающая темп роста особей, период достижения ими половой зрелости, периодичность размножения, предельный возраст и пр.

Экологические стратегии очень разнообразны и хотя между ними существует множество переходов, из них можно выделить два крайних типа: r-стратегию и K-стратегию.

r-стратегия – ею обладают быстро размножающиеся виды (r-виды); для нее характерен отбор на повышение скорости роста популяции в периоды низкой плотности. Она характерна для популяций в среде с резкими и непредсказуемыми изменениями условий или в эфемерных, т.е. существующих короткое время (пересыхающие лужи, заливные луга, временные водотоки)

Основные признаки r-видов: высокая плодовитость, короткое время регенерации, высокая численность, обычно малые размеры особей (у растений мелкие семена), малая продолжительность жизни, большие траты энергии на размножение, кратковременность местообитаний, низкая конкурентоспособность. R-виды быстро и в больших количествах заселяют не занятые территории, но, как правило, скоро – в течение жизни одного-двух поколений сменяются K-видами.

К r-видам относятся бактерии, все однолетние растения (сорняки) и насекомые-вредители (тли, листоеды, стволовые вредители, стадная фаза саранчи). Из многолетников – пионерные виды: Иван-чай, многие злаки, полыни, эфемерные растения, из древесных видов – ивы, березы белая и каменная, осина, чозения, из хвойных – лиственница; они появляются первыми на нарушенных землях: гарях, горных полигонах, строительных карьерах, по обочинам дорог.

K-стратегия – этой стратегией обладают виды с низкой скоростью размножения и высокой выживаемостью (K-виды); она определяет отбор на повышение выживаемости при высокой плотности популяции, приближающейся к предельной.

Основные признаки K-видов: низкая плодовитость, значительная продолжительность жизни, крупные размеры особей и семян, мощные корневые системы, высокая конкурентоспособность, устойчивость на занимаемой территории, высокая специализация образа жизни. Скорость размножения K-видов с приближением к предельной плотности популяции падает и быстро увеличивается при низкой плотности; родители заботятся о потомках. K-виды часто становятся доминантами биогеоценозов.

К K-видам относятся все хищники, человек, реликтовые насекомые (крупные тропические бабочки, в т.ч. дальневосточные, реликтовый усач, жук-олень, жужелицы и др.), одиночная фаза саранчи, почти все деревья и кустарники. Наиболее яркие представители растений – все хвойные, дуб монгольский, орех маньчжурский, лещины, клены, разнотравье, осоки.

Разные популяции по-разному используют одну и ту же среду обитания, поэтому в ней одновременно могут существовать виды обоих типов стратегией.

**ПРИМЕРЫ.** В лесах на экологическом профиле "Горнотаежный" весной до распускания листьев на деревьях, спешат зацвести, отплодоносить и закончить вегетацию эфемероиды: хохлатки, адонис амурский, ветреницы, фиалка восточная (желтая). Под пологом леса начинается цветение пионов, лилий, воронца остроконечного. На открытых участках в сухих дубняках южного

склона разрастаются овсяница овечья и марьянник розовый. Дуб, овсяница и другие виды – К-стратеги, марьянник – r-стратег. 40 лет назад после пожара в пихтово-широколиственном типе леса образовались парцеллы из осины (r-вид). В настоящее время осина уходит из состава древостоя, сменяясь К-видами: липой, дубом, грабом, орехом и др.

Любая популяция растений, животных и микроорганизмов – это совершенная живая система, способная к саморегуляции, восстановлению своего динамического равновесия. Но она существует не изолированно, а совместно с популяциями других видов, образуя биоценозы. Поэтому в природе широко распространены и межпопуляционные механизмы, регулирующие взаимоотношения между популяциями разных видов. В качестве регулятора данных взаимоотношений выступает биогеоценоз, состоящий из множества популяций разных видов. В каждой из этих популяций происходят взаимодействия между особями, и каждая популяция оказывает воздействие на другие популяции и на биогеоценоз в целом, как и биогеоценоз с входящими в него популяциями оказывает непосредственное влияние на каждую конкретную популяцию.

Как пишет И.И. Шмальгаузен: "...Во всех биологических системах имеется всегда взаимодействие разных циклов регуляции, ведущее к саморазвитию системы соответственно данным условиям существования..."

При достижении оптимальных соотношений наступает более или менее длительное стационарное состояние (динамическое равновесие) данной системы в данных условиях существования. "...Для популяции это означает установление определенной генетической структуры, в том числе, разных форм сбалансированного полиморфизма. Для вида это означает установление и поддержание его более или менее сложного строения. ... Для биогеоценоза это означает установление и поддержание его гетерогенного состава и сложившихся соотношений между компонентами. При изменении условий существования стационарное состояние, конечно, нарушается. Происходит переоценка нормы и вариантов, а, следовательно, и новое преобразование, т.е. дальнейшее саморазвитие данных систем...". При этом в биогеоценозе изменяются соотношения между звеньями, а в популяциях идет перестройка генетической структуры.

## **7. Генетические процессы в популяциях.**

Начало генетического изучения популяций положила работа В. Иогансена «О наследовании в популяциях и чистых линиях», опубликованная в 1903г., где экспериментальным путем была доказана эффективность действия отбора в гетерогенной смеси генотипов (все природные популяции). Была наглядно продемонстрирована неэффективность действия отбора в чистых линиях — генотипически однородном (гомозиготном) потомстве, исходно получаемом от одной самоопыляющейся или самооплодотворяющейся особи.

В настоящее время известно, что все природные популяции гетерогенны и насыщены мутациями. Генетическая гетерогенность любой популяции при

отсутствии давления внешних факторов должна быть неизменной, находиться в определенном равновесии. А. В. Яблоков, А. Г. Юсупов (1998г.) приводят расчеты на двух примерах, впервые сделанные Г. Харди (1908г.).

Предположим, что в популяции число форм гомозиготных по разным аллелям одного гена (AA и aa) одинаково. Если особи — носители данных аллелей совершенно свободно скрещиваются друг с другом, то возможны следующие комбинации:

|       |        |                  |
|-------|--------|------------------|
|       | Самцы  |                  |
| Самки | 0,5A   | 0,5a             |
|       | 0,5A   | 0,25AA    0,25Aa |
| 0,5a  | 0,25Aa | 0,25aa           |

Цифры показывают, что в данном поколении в популяции будут возникать гомозиготы AA и aa с частотой по 0,25, а гетерозиготы Aa — с частотой 0,50. Это же соотношение сохранится и в следующем поколении: частота гамет с рецессивным аллелем a составит 0,5 (0,25 от гомозигот aa+0,25 от гетерозигот Aa), также как и частота гамет с доминантным аллелем A (0,25 от гомозигот AA+0,25 от гетерозигот Aa). Это же соотношение сохранится во всех следующих поколениях, если не будет нарушено каким-либо внешним давлением.

Определенно, в подавляющем большинстве случаев в популяции встречается разное число гомозигот AA и aa. Разберем пример, когда частота аллелей данного гена в популяции будет 0,7 a, 0,3A:

|       |        |                  |
|-------|--------|------------------|
|       | Самцы  |                  |
| Самки | 0,3A   | 0,7a             |
|       | 0,3A   | 0,09AA    0,25Aa |
| 0,7a  | 0,21Aa | 0,49aa           |

Следовательно, в потомстве на 100 зигот будет 9 гомозигот AA, 49 гомозигот aa и 42 гетерозиготы Aa. В следующем поколении гаметы с аллелем A будут возникать с частотой 0,3 (0,09 от гомозигот AA+0,21 от гетерозигот Aa), а гаметы с аллелем a будут возникать опять-таки с частотой 0,7 (0,49 от

гомозигот  $aa+0,21$  от гетерозигот  $Aa$ ). Как и в первом примере, это соотношение сохранится в каждой последующей генерации.

Если частоту встречаемости одного аллеля данного гена определить как  $q$ , то частота альтернативного аллеля того же гена может быть определена как  $1-q$ . В потомстве свободно скрещивающихся особей должны быть следующие отношения таких аллелей:

|         |                  |                      |
|---------|------------------|----------------------|
|         | Самцы            |                      |
| Самки   | $q$              | $(1-q)$              |
|         | $q \times q$     | $q \times (1-q)$     |
| $(1-q)$ | $q \times (1-q)$ | $(1-q) \times (1-q)$ |

При суммировании это дает:

$$q^2 + 2q(1-q) + (1-q)^2 \text{ или } [q+(1-q)]^2.$$

Эта формула носит название формулы Харди—Вайнберга и позволяет рассчитывать относительную частоту генотипов и фенотипов в популяции. Так, предположим, что в популяции каких-либо жуков обнаружены красные формы с частотой 25% (или 0,25) и черные с частотой 75% (или 0,75); черный цвет определяется доминантным аллелем  $A$ , а красный — рецессивным аллелем  $a$ . При этом частота встречаемости генотипов  $aa$  составит  $(1-q)^2 = 0,25$ , а

частота встречаемости аллеля  $a$  составит  $\sqrt{(1-q)^2} = \sqrt{0,25} = 0,5$ . Согласно той же формуле частота доминантного аллеля  $A$  составит  $1-0,5 = 0,5$ , а частота гомозиготных доминантных генотипов  $AA$  составит в популяции  $q^2 = 0,5^2 = 0,25$ .

Итак, при анализе природных совокупностей особей (популяций) необходимо различать понятия: частота гена (количественное соотношение аллелей одного какого-либо локуса), частота генотипа (количественное соотношение разных генотипов) и частота фенотипа (количественное соотношение разных фенотипов).

Формула Харди—Вайнберга пригодна лишь для предельно упрощенной ситуации, для идеальной бесконечно большой популяции (иногда ее называют «менделевской») и при отсутствии давления каких-либо факторов. Кроме того, как известно, на частоту фенотипов оказывает влияние не только частота данного аллеля, но и такие его свойства, как доминантность, рецессивность, пенетрантность и экспрессивность. Таким образом, при анализе природных популяций данная формула применима лишь с большими оговорками.

Существование двух (или более) генетически различных форм в популяции в состоянии длительного равновесия в таких соотношениях, что частоту даже наиболее редкой формы нельзя объяснить только повторными мутациями, называется полиморфизмом. В качестве примера полиморфизма можно привести три формы цветков у примулы (*Primula vulgaris*), рис. 8.

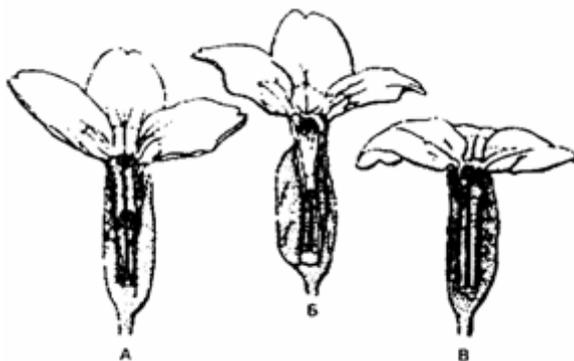


Рис. 8. Три формы цветков у примулы (по Ф. Шеппарду, 1970г.)

В природных популяциях примулы (*Primula vulgaris*) всегда есть особи с длинным пестиком и короткими пыльниками (А), длинными пыльниками и коротким пестиком (Б) и одинаковыми по длине пыльниками и пестиком (В). Самоопыление возможно только у цветов типа В. Гетеростилия способствует перекрестному оплодотворению.

Полиморфизм по механизму возникновения и поддержания разделяется на две большие группы: гетерозиготный и адаптационный.

Гетерозиготный полиморфизм устанавливается в результате давления на популяцию естественного отбора, положительно отбирающего гетерозигот.

Адаптационный полиморфизм — это две или несколько генетически различных форм внутри популяции, подвергающихся положительному отбору в разных экологических условиях.

В качестве примера можно привести адаптационный полиморфизм в популяции двухточечной тлевы (божьей) коровки *Adalia bipunctata* (рис. 9).

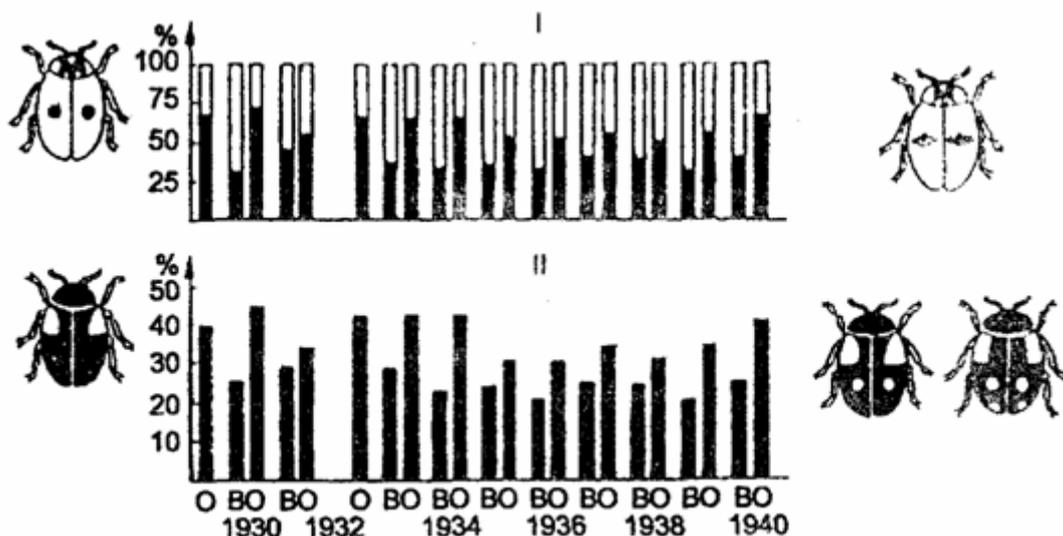


Рис. 9. Адаптивный полиморфизм в популяции тлевых (божьих) коровок: I — процентное содержание черной и красной форм при весеннем (В) и осеннем (О) сборах; II — частота доминантного гена А (черная окраска) в популяциях весной и осенью каждого года (в %) (по Н. В. Тимофееву-Ресовскому и Ю. М. Свирежеву, 1965г.)

На протяжении 10 лет в изучении популяции тлевой коровки осенью — при уходе на зимовку — черных форм было от 50 до 70%, а весной — при выходе из зимовки — от 30 до 45%. Красных форм осенью было меньше 50%, а весной — больше. Красные формы, как было установлено, лучше переносят в зимний период холод, а черные — интенсивнее размножаются летом. Отсюда отбор направлен на сохранение большего числа красных жуков зимой и черных — летом. Разнонаправленное давление отбора в отдельные периоды жизни популяции способствует выработке устойчивого адаптационного полиморфизма.

Положение о генетическом единстве популяции является одним из наиболее важных выводов популяционной генетики: любая популяция представляет сложную генетическую систему, находящуюся в динамическом равновесии.

### **8. Динамика популяций. Типы роста.**

Важнейшее свойство популяций - динамика свойственной им численности особей и механизмы ее регулирования. Любое значительное отклонение численности особей в популяциях от оптимальной приводит к отрицательным последствиям для ее существования. Популяции обычно имеют адаптационные механизмы, способствующие снижению численности (если она значительно превышает оптимальную) или ее восстановлению (при уменьшении, ниже оптимальных значений).

Каждой популяции свойствен биотический потенциал (теоретически возможное потомство от одной пары особей при реализации способности организмов увеличивать численность в геометрической прогрессии). Обычно биотический потенциал тем выше, чем ниже уровень организации организмов. Так, дрожжевые клетки, размножающиеся простым делением, при наличии условий для реализации биотического потенциала могли бы освоить все пространство земного шара за несколько часов; гриб дождевик, приносящий до 7,5 млрд. спор, уже во втором поколении освоил бы весь земной шар. Крупным организмам с низким потенциалом размножения потребовалось бы для этого несколько десятилетий или столетий.

Однако биотический потенциал реализуется организмами со значительной степенью полноты только в отдельных случаях и в течение коротких промежутков времени. Например, если быстроразмножающиеся организмы осваивают какой-либо субстрат или среду, где нет конкурентов (при освоении экскрементов крупных животных насекомыми, размножение микроорганизмов в богатых нутриентами средах, например в эвтрофированных водоемах).

В этом случае увеличение численности идет по J-образной экспоненциальной кривой. Близкий к экспоненциальному тип роста характерен в настоящее время для популяции человека. Он обусловлен, прежде всего, резким снижением смертности в детском возрасте. Для человека характерна кривая выживаемости потомства первого типа (рис. 10).

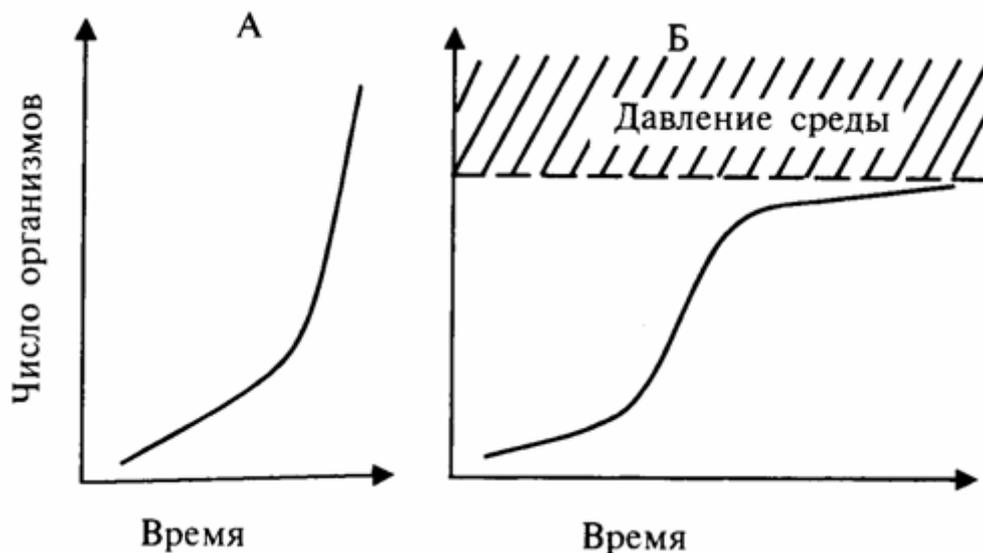


Рис. 10. Экспоненциальная (А) и логистическая (Б) кривые роста популяций.

Для большинства популяций и видов выживаемость характеризуется кривой второго типа, которая отражает высокую смертность молодых особей или их зачатков (яйца, икринки, споры, семена). При таком типе выживаемости (смертности) численность популяции обычно выражается S-образной логистической кривой (см. рис. 10). Но и в этом случае существуют значительные периодические колебания численности: сезонные (у многих насекомых), взрывные (у некоторых грызунов – леммингов, белок) или постепенные (у крупных млекопитающих). Численность при этом существенно отклоняется: у насекомых в  $10^7 - 10^8$  раз, у позвоночных животных (напр., грызунов) – в  $10^5 - 10^6$  раз.

Периоды резкого изменения численности носят название "популяционных волн", "волн жизни", "волн численности". Причины таких колебаний до конца неясны. В одних случаях их связывают с пищевым фактором, в других – с погодными (климатическими) явлениями (например, для леммингов – с количеством тепла, приносимого Гольфстримом), в-третьих – с солнечной активностью или комплексом взаимосвязанных факторов (что наиболее вероятно).

Резкие колебания численности обычно отрицательно влияют на жизнь популяций: высокая численность приводит к ослаблению всех особей из-за недостатка пищи, самоотравления среды, возможных массовых заболеваний; низкая численность – превышает порог ее минимальных значений.



## **Заключение**

Животный и растительный миры, являясь составной частью окружающей среды, выступают как неотъемлемое звено в цепи экологических систем, необходимый компонент в процессе круговорота веществ и энергии природы. Вместе с тем животный мир имеет большое экономическое значение.

Основной частью животного мира является популяция особей. Ее определяют как группу организмов одного вида, которая обладает общим генофондом и имеет общую территорию. В этой работе мы рассмотрели основные черты и виды популяций. Познакомились с некоторыми примерами популяций.

Одной из основных особенностей популяций животного мира является то, что данный объект возобновляем, но для этого необходимо соблюдение определенных условий, непосредственно связанных с охраной окружающей среды. При истреблении, нарушении условий, существование определенных видов животного мира могут окончательно исчезнуть, и их возобновление будет невозможно. Поэтому я считаю сохранение природной экосистемы Земли, одной из приоритетных задач человечества.

### **Список использованной литературы.**

1. Степановских А.С. Общая экология: Учебник для вузов. М.: ЮНИТИ, 2001г. 510 с.
2. Радкевич В.А. Экология. Минск: Высшая школа, 1998г. 159 с.
3. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества/ Пер. с англ. М.: Мир, 1989г. Том. 2.
4. Шилов И.А. Экология. М.: Высшая школа, 2003г. 512 с. (СВЕТ, циклы).
5. Инженерная экология и экологический менеджмент: Учебник. Под ред. Н.И. Иванова, И.М. Фадына.–М.: Логос, 2003г. 528с.
6. Экология: Учебник для технических вузов/ Л.И. Цветкова, М.И. Алексеев и др.; Под ред. Л.И. Цветковой. –М.: Изд-во АСВ, СПб.: Химиздат, 2001г. –552 с.