

Лекция 9

Основы популяционной экологии

Популяция – совокупность особей одного вида, населяющих в течение длительного периода времени (неопределенно большого числа поколений) определенное географическое пространство (**ареал**), внутри которой осуществляется свободное скрещивание особей (**панмиксия**), и которая достаточно изолирована тем или иным способом от других таких популяций того же вида.

Термин «*популяция*» в биологии взят из человеческого общества. Он происходит от латинского слова «*populus*» — народ, которое в Древнем Риме, а затем и в других частях огромной Римской империи употреблялось по отношению к человеческому обществу в значениях «собрание», «группа людей», «население».

Однако поскольку в античном мире, даже в «колыбели демократии» - Греции, рабы людьми не считались, то в «популяцию» они не включались.

В качестве биологического термина понятие «популяция» впервые использовал германский зоолог *Б. Иогансен* в 1903 году.

Популяция является самостоятельной генетической системой. Она характеризуется определенным генотипическим своеобразием, которое отличает ее от других популяций данного вида.

Поэтому популяционный уровень является одним из трех важнейших уровней организации биологических систем, наряду с молекулярно-генетическим и биогеоценотическим.

Именно на популяционном уровне происходят процессы видообразования (*микроэволюции*) и приспособления (*адаптации*) к факторам внешней среды.

Каждая популяция занимает собственное экологическое гиперпространство. Под ним можно понимать определенную территорию, на которой существует данная популяция (*ареал*), а также функциональную роль, которую она выполняет в биоценозе (*экологическая ниша*).

Как правило, любой вид состоит из нескольких (иногда очень многих) популяций. Ареалы всех популяций одного вида образуют *ареал вида*, или определенную территорию, где постоянно обитают особи этого вида.

Неправильно говорить «*ареал распространения вида*», поскольку ареал, в переводе и означает «область распространения».

Популяция — это минимальная самовоспроизводящаяся группа особей.

Минимальный размер для самовоспроизводства популяции означает численность, достаточную для ее выживания при резких изменениях факторов среды на протяжении длительного числа поколений.

Во многих популяциях наблюдаются или значительные многолетние изменения численности («*популяционные волны*»).

Их диапазон в отдельных случаях достигают сотен и тысяч раз.

Однако, несмотря на это численность популяции не падает ниже определенного критического уровня. Если это происходит, популяция исчезает.

Приведенное выше общее определение относится преимущественно к популяциям двуполых видов, которые размножаются посредством полового размножения.

Однако очень большому числу видов свойственны другие формы воспроизводства.

У многих растений, протистов, беспозвоночных и низших хордовых наблюдается агамное, или бесполое размножение.

Это вегетативное размножение у растений, почкование — у растений, губок, полипов, мшанок, деление тела надвое — у протистов или на несколько частей — у кольчатых червей, оболочников и др.

У некоторых групп беспозвоночных, таких как ракообразные (артемия, дафнии) и насекомых (тли), имеет место партеногенез, т. е. особая форма полового размножения, когда яйцеклетка начинает делиться без оплодотворения.

Легочные моллюски, как гермафродиты способны размножаться самооплодотворением. Однако у большинства их водных видов оно является вынужденным способом полового размножения, так как имеет место лишь когда особь в течение длительного времени не может найти полового партнера.

Напротив, у многих наземных видов легочных моллюсков этот способ размножения преобладает.

Популяции тех видов, которые размножаются посредством партеногенеза, самооплодотворения, а также вегетативным способом часто называют *агамыми популяциями*.

Агамная популяция – это совокупность *клонов, или чистых линий*, т. е. потомства от отдельных предковых организмов (*особей-основателей*), имеющих идентичные, если не считать мутаций, генотипы, занимающая определенную территорию и достаточно изолированная тем или иным способом от других таких же популяций.

Численность и биомасса популяций

Численность популяции характеризует количество составляющих ее особей; она бывает абсолютной и относительной.

Абсолютная численность может быть определена лишь в очень редких случаях, когда четко очерчены границы популяции и есть возможность пересчитать всех особей в их пределах.

Возможно установить абсолютную численность популяций крупных древесных растений (например, секвойи), редких крупных млекопитающих (носороги, слоны и т. п.) и птиц (журавли и т. п.), обитающих на изолированных территориях, таких как заповедники и небольшие острова.

Например, численность популяции европейского зубра *Bison bonasus* в Беловежской пуще известна с точностью до одной особи.

Однако уже численность популяций мелких млекопитающих, например мышевидных грызунов, зайцев и даже диких кабанов и косулей, здесь определена лишь приблизительно, поскольку она значительно изменяется по сезонам или годам.

Поэтому в экологии чаще всего анализируется не абсолютная, а ***относительная численность популяций***, или их ***плотность***.

Плотностью популяции называется количество ее особей, приходящихся на единицу площади или объема пространства.

Она выражается, например, в $5 \text{ экз} \cdot \text{га}^{-1}$; $10 \text{ экз} \cdot \text{м}^{-2}$; $50 \text{ экз} \cdot \text{м}^{-3}$.

Зная площадь (или объем) ареала популяции и среднюю плотность особей в нем, можно получить определенное представление и об ее общей численности.

Общее количество живого вещества в экосистеме называется **биомассой**. Биомасса экосистемы образована всеми населяющими ее живыми организмами.

Биомасса популяции (В) равна суммарной массе всех ее особей, обитающих на единице площади или объема:

$$B = \sum_{i=1}^n W_i,$$

где W_i – масса особей i -того размера.

На практике биомассу чаще находят как произведение средней плотности популяции (**N**) на среднюю массу одной особи в ней (**W**), т.е.:

$$B = W \cdot N.$$

Численность и биомасса популяций планктона обычно рассчитывается на единицу объема, например [экз·м⁻³, экз·мл⁻³; г·м⁻³, мг·мл⁻³].

Численность и биомассу популяций зообентоса обычно рассчитываются на единицу площади [экз·м⁻², экз·мл⁻², г·м⁻²], а для организмов, живущих в донных отложениях – на единицу их массы [г·кг⁻¹].

Численность и биомасса nekтона обычно рассчитывается на единицу площади водоема. Например, для рыб [экз·га⁻¹, ц·га⁻¹], а для китообразных [экз·100 км⁻², тонн·100 км⁻²].

Достаточно точно плотность можно определить лишь для популяций неподвижных или малоподвижных видов, например растений или двустворчатых моллюсков. Поскольку чаще всего распределение особей в популяциях неравномерное, обычно пробы численности берутся в разных точках ареала или в разных биотопах, а потом находят их средние значения.

Определение плотности мелких или (и) мигрирующих видов животных представляет особые методические сложности. В таких случаях вместо абсолютных значений плотности часто используют ряд относительных показателей.

В энтомологии широко применяется оценка численности летающих насекомых в «ловушко-сутках», или в количестве насекомых, попавших в стандартные ловушки за определенный период времени.

В орнитологии в период размножения (когда птицы поют) применяется учет птиц по голосам на определенных маршрутах. Поскольку у большинства певчих птиц поют только самцы, выявленное количество птиц умножают на два.

Определение численности популяций промысловых видов животных (киты, рыбы, ракообразные) имеет не только научное, но и большое практическое значение. В этих случаях широко используются следующие понятия:

промысловое усилие, или *интенсивность промысла*, — произведение количества орудий лова на продолжительность промысла;

уловистость, или *эффективность промысла*, — отношение общего количества добытых особей к промысловому усилию.

В китобойном промысле используется такой показатель, как «*тонно-сутки*», или общая масса китов, добытая в определенном районе океана за одни сутки период промысла.

Пример:

При промысле речных раков на одном озере использовано 20 ловушек в течение 10 суток и при этом отловлено 1000 особей.

На втором озере использовано 10 ловушек в течение 8 суток и отловлено 500 особей.

Тогда промысловое усилие на первом озере составит $20 \cdot 10 = 200$ ловушко-суток, а уловистость – $1000 : 200 = 5$ особей на ловушко-сутки.

На втором озере эти показатели составят $10 \cdot 8 = 80$ ловушко-суток и $500 : 80 = 6,25$ особей на ловушко-сутки.

Отсюда можно заключить, что численность раков во втором озере выше, чем в первом.

Однако эти показатели пригодны лишь для сравнительных оценок численности разных локальных популяций отдельных видов.

Для более точных оценок применяют иные методы, из которых мы приведем наиболее употребительные.

Метод мечения.

Всех добытых животных метят и отпускают обратно в естественную популяцию.

Затем по доле меченых особей в их общем количестве, добытых при втором облове, можно получить ориентировочные данные об абсолютной численности популяции.

Пример:

Для определения численности промысловой части популяции речных раков в озере было поймано 507 половозрелых особей (N_1), всех их поместили и выпустили обратно. При повторном облове поймано 336 половозрелых особей (N_2), из которых помеченными оказались 18 особей (N_3).

Если принять, что доля помеченных особей во втором облове равна доле всех помеченных особей в общей численности промысловой части популяции (ΣN), то

$$\frac{N_1}{\Sigma N} = \frac{N_3}{N_2} = \Sigma N = \frac{N_1 \cdot N_2}{N_3}$$

Отсюда $\Sigma N = (507 \cdot 336)/18 = 9464$ особи

Метод последовательных изъятий.

Численность интенсивно эксплуатируемых популяций можно определить по снижению количества особей в последовательных изъятиях. При этом особи, изымаемые из популяции, обратно в нее не возвращаются.

Пример. При первом облове раков в озере поймано 526 половозрелых особей (N_1), а при повторном (при таком же промысловом усилии) – 467 особей (N_2). Если принять, что число особей, пойманных при каждом облове, составляет равную долю от общей численности популяции (ΣN), то

$$\frac{N_1}{\Sigma N} = \frac{N_2}{\Sigma N - N_1} = \Sigma N = \frac{N_1^2}{N_1 - N_2}$$

Тогда численность половозрелой части популяции до начала промысла составляла

$$\Sigma N = 526^2 / (526 - 467) = 4690 \text{ особей,}$$

а после двух последовательных обловов она снизилась до 3697 особей.

Метод де Лури широко используется для приближенной оценки численности популяций промысловых китообразных. Проиллюстрируем его на примере данных по статистике китобойного промысла за ряд лет.

Годы	Уловистость, число добытых особей в расчете на одно судно в сутки (D)	Общее число особей, добытых с начала учета (N)
1957	2,3 (D₀)	0 (N₀)
1958	2,0	5 780
1959	1,8	9 780
1960	1,6	13 700
1961	1,3	19 570
1962	1,1	23 480
1963	0,9	27 390
1964	0,8 (D_k)	29 350 (N_k)

На графике по оси ординат откладывают величины уловистости (**D**), а по оси абсцисс – общее число китов, добытых с начала учета (**N**).

Если эмпирические данные удовлетворительно соответствуют прямой линии, рассчитывают уравнение линии регрессии **D** по **N**:

$$D = D_k - aN,$$

где **a** – тангенс угла наклона линии регрессии этого уравнения к оси абсцисс, который приближенно равен:

$$a = \frac{D_0 - D_k}{N_k - N_0}$$

Отсюда:

$$D = 2,3 - [(2,3 - 0,8)/(29\,350 - 0)] \cdot N,$$

или

$$D = 2,3 - 0,0000511 \cdot N$$

$$\text{—} D_0$$



Легко рассчитать, что, когда уловистость (D) упадет до нуля, будет выбито 45 010 китов, и это соответствует их численности до начала промысла ($N_{\max}$).

По величинам D можно также определить общее число китов, добытых к данному моменту времени (N).

Отсюда остаточная численность их популяции составляет:

$$N_{\max} - N.$$

Пример:

Уловистость китов (D) равна 0,9 особей на судно в сутки, отсюда N по уравнению составляет 27 397 особей.

Отсюда случае численность популяции китов на данный момент времени составляет $45\,010 - 27\,397 = 17\,613$ особей.

Все рассмотренные выше методы определения численности популяций основываются на следующих важных допущениях.

1. Численность популяции изменяется только в результате изъятия из нее особей. Все другие факторы (эмиграции, иммиграция, рождаемость, смертность и др.) не оказывают на нее во всем периоде изъятия существенного влияния.

2. Равная вероятность быть пойманными для всех особей.

3. Метки на животных должны быть легко распознаваемыми и не должны теряться.

Биомасса популяций

С численностью популяций тесно связана их *биомасса*, или общая масса особей на расчете на единицу площади или объема. В самом общем виде биомасса популяции (**B**) равна суммарной массе всех ее особей, обитающих на единице площади или объема:

$$B = \sum_{i=1}^n W_i,$$

где W_i — масса особей i -того размера.

На практике биомассу чаще находят как произведение средней плотности популяции (**N**, экз·м⁻²) на среднюю массу одной особи в ней (**W**), т. е.

$$B = W \cdot N.$$

Биомасса популяций, как и масса отдельных особей, может быть выражена самыми разными способами.

Чаще всего ее выражают в единицах массы — сырой, сухой, обеззоленной, массы органического углерода и т. д., например, 100 кг сырой массы·га⁻¹, 5 мг сухой массы·м⁻³ и т. п.

Однако определение массы организмов при кажущейся простоте представляет серьезные методологические трудности. Практически у всех организмов имеются метаболически неактивные структуры, не принимающие значительного участия в процессах трансформации вещества и энергии.

Это кора и одревесневшие ткани у растений, раковина у моллюсков, скелет у позвоночных и т.д.

У травоядных млекопитающих приблизительно 20% живой массы составляет находящийся в их желудках растительный корм.

Поскольку содержание золы и сухого вещества у особей разных видов неодинаково, в целях сравнения биомассу предпочтительнее выражать в энергетических единицах, например $5 \text{ ккал} \cdot \text{м}^{-2}$.

Однако значительную часть массы древесных растений (и ее энергетического эквивалента) составляет мертвая древесина, обладающая высокой удельной энергоемкостью.

Поскольку большинство метаболических процессов происходят в клетках, с методической точки зрения наилучшим показателем массы организма является суммарная масса его живой цитоплазмы.

Некоторые соединения, например АТФ и пигменты фотосинтеза, существуют только в живых клетках, вне их или в мертвых клетках они быстро разрушаются.

Поскольку содержание этих соединений в клетках достаточно постоянно у разных видов, их масса может быть хорошим показателем общей массы цитоплазмы организмов.

Однако их количественное определение сопряжено со значительными методическими трудностями.

Популяция, как и любая система, обладает определенной структурой. Ее формируют совокупность отдельных элементов системы (особей) и их связей между собой и окружающей средой.

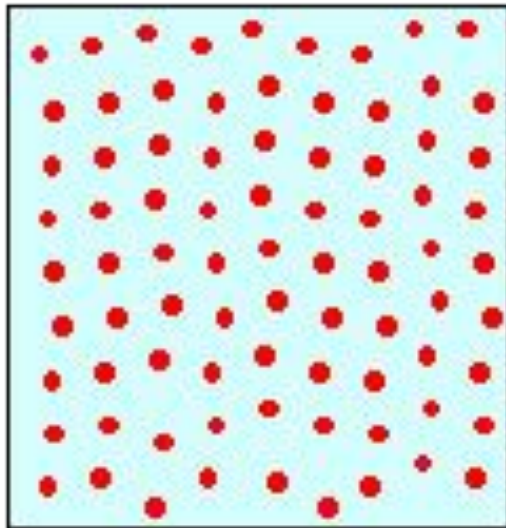
Структура популяции может быть подразделена на *пространственную, половую, размерную, возрастную, генетическую, этологическую и др.* структуру.

Пространственная, или *хорологическая* структура характеризует распределение особей в пределах популяционного ареала.

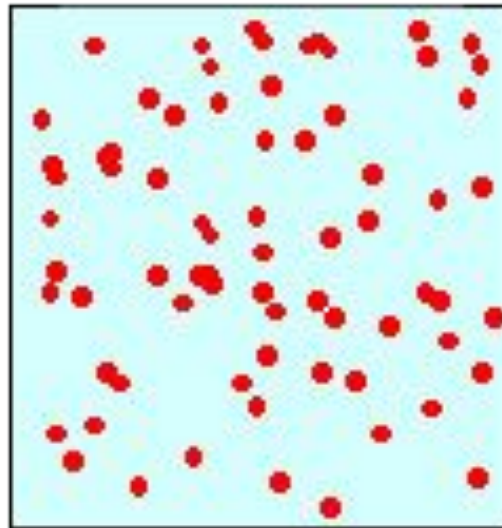
Распределение бывает равномерным и неравномерным.

Неравномерное распределение подразделяется на случайное и агрегированное.

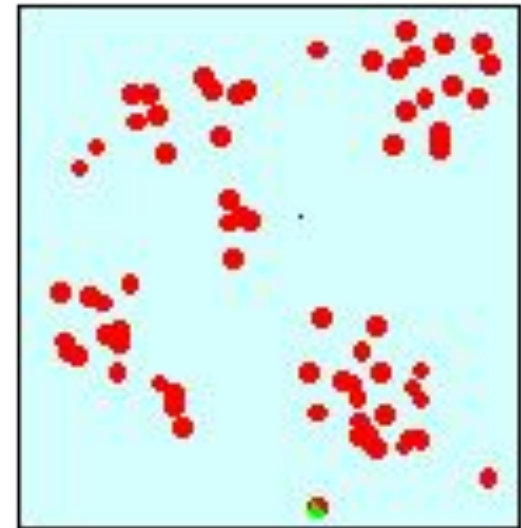
Различные типы распределения особей в популяциях живых организмов



Regular



Random



Aggregated

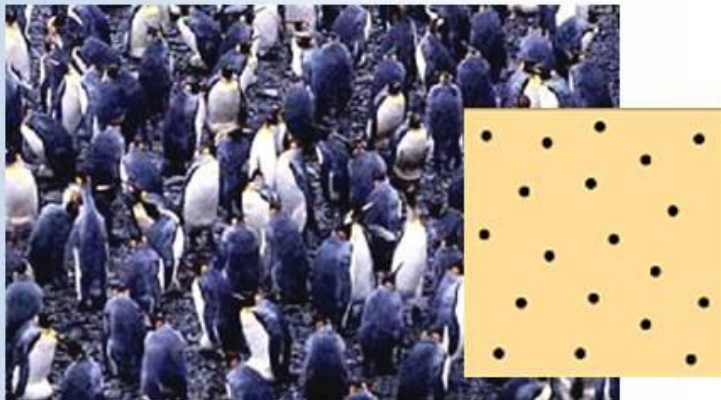
Слева – равномерное, в центре – случайное, справа – агрегированное

Структура популяции

Разные популяции характеризуются различной пространственной структурой – расположением особей в пространстве



Случайное



Равномерное



Групповое

Равномерное распространение встречается достаточно редко, чаще всего в популяциях, созданных человеком, например, в посевах культурных растений и искусственных лесопосадках.

В природных популяциях распределение, близкое к равномерному, чаще всего наблюдается у растений. Его примерами являются популяции полуводных растений – камыша, рогоза, вереска на пустошах, деревьев в густых лесах.

Среди животных подобное распределение встречается почти исключительно у малоподвижных видов, в частности, у крупных двустворчатых моллюсков. Обычно равномерное распределение наблюдается, когда условия среды в ареале популяции достаточно однородны и не подвержены значительным колебаниям.

Гораздо чаще наблюдается *хаотическое*, или *случайное распределение*, когда в распределении особей в пределах ареала нельзя установить какой-либо четкой закономерности.

Оно обычно характерно для подвижных видов животных, которые постоянно перемещаются в пределах ареала в поисках пищи или биотопов с более благоприятными условиями существования.

Случайное распределение характерно также для популяций планктонных организмов, численность которых в разных участках водоема постоянно изменяется в результате изменения направления ветра, течений воды и пр.

Агрегированное, или *пятнистое, распределение* обычно встречается в популяциях растительноядных животных. Часто оно обусловлено пятнистостью в распределении потребляемых ими кормовых объектов, мест гнездовых и .

Для оценки характера распределения используют следующую методику. Весь ареал делят на некоторое число равных по площади участков, а затем определяют численность особей в каждом из них.

Если участков слишком много, подсчеты производят в определенном числе случайно выбранных участков.

По этим данным рассчитывают среднее число особей, приходящихся на один участок (средняя плотность популяции, N) и дисперсию этого показателя (σ^2).

При равномерном распределении отношение σ^2/N близко к нулю.

При случайном распределении отношение σ^2/N близко к единице.

При агрегированном отношении σ^2/N больше единицы.

Распределение овец по пастбищу

Запад	Север				Средние	Восток
	17	25	20	23	21,3	
	16	12	20	19	16,8	
	13	24	26	29	23,0	
	18	17	24	21	20,0	
	13	13	20	30	19,0	
Средние	15,4	18,2	22,5	24,4		Юг

Средняя численность овец на одном квадрате (N) равна 20 особям, а $\sigma^2 = 28,1$. Поскольку $\sigma^2/N = 28,1/20 \approx 1,41$, распределение овец по пастбищу является агрегированным.

Легко заметить, что их численность возрастает в направлении с запада на восток, но незакономерно изменяется с юга на север.

Обычно считается, что в пределах популяционного ареала численность особей максимальна в оптимальных для них условиях среды.

Однако это чаще всего справедливо лишь для видов, способных к активному поиску биотопов с наиболее благоприятными условиями, таких, как насекомые, рыбы, птицы, крупные млекопитающие.

В то же время, пространственное распределение особей в популяциях планктонных видов в значительной степени зависит от характера течений воды, волнового перемешивания и т. п.

Половая структура характеризует соотношение между самцами и самками в двуполых популяциях. Она имеет важнейшее значение для их воспроизводства.

Различают *первичное* соотношение полов, определяемое в процессе оплодотворения яйцеклетки, *вторичное* соотношение полов – у новорожденных особей и *третичное* соотношение полов – при достижении особями половой зрелости.

У ряда видов креветок и рыб наблюдается *протегиния*. При рождении и в начале репродуктивного периода особь является самкой, а к концу жизненного цикла она превращается в самца.

У некоторых креветок наблюдается и противоположное явление – *протерандрия*.

У многих видов (например, у млекопитающих и птиц) первичное соотношение полов близко к 1:1, что обусловлено генетически. У других видов самки преобладают над самцами. Например, в популяции речных раков соотношение между самцами и самками близко к 1:4.

Существует достаточно большое число видов, для которых характерно чередование партеногенетического и двуполого размножения. Так, у партеногенетических артемий, ветвистоусых раков и коловраток и др. самцы появляются лишь в случаях ухудшения состояния условий среды.

Легочные моллюски являются гермафродитами, они могут размножаться как перекрестным оплодотворением (норма), однако при резком снижении плотности популяций могут переходить к самооплодотворению.

Большое значение для оценки состояния популяций имеет доля размножающихся самок в общей численности половозрелых самок. Если в сезон размножения того или иного вида подобное этот показатель низок, можно утверждать, что популяция находится под угрозой исчезновения, даже если ее численность остается еще достаточно высокой.

Размножающиеся самки обычно идентифицируются по наличию у них половых продуктов – яиц или икры. Например, самки многих видов ракообразных вынашивают яйца на себе, у самок рыб заметны яичники, где находится икра и т.д. Выметавшие икру самки двустворчатых моллюсков определяются по характерным изменениям в строении гонад.

Возрастная структура популяций характеризует соотношение в популяции различных возрастных групп.

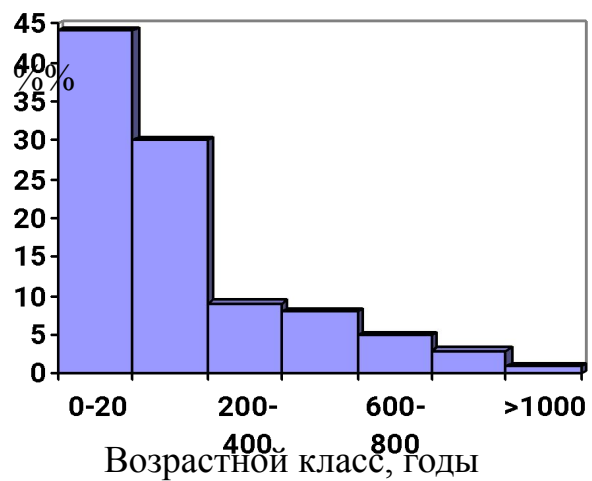
Группу одновременно отрожденных особей в популяции называют *когортой*.

Численность когорты во времени может только снижаться, в крайнем случае, оставаться постоянной в какой-то период времени.

На практике когортой считается достаточно большая группа особей, отрожденных за короткий, относительно общей продолжительности их жизни, промежуток времени.

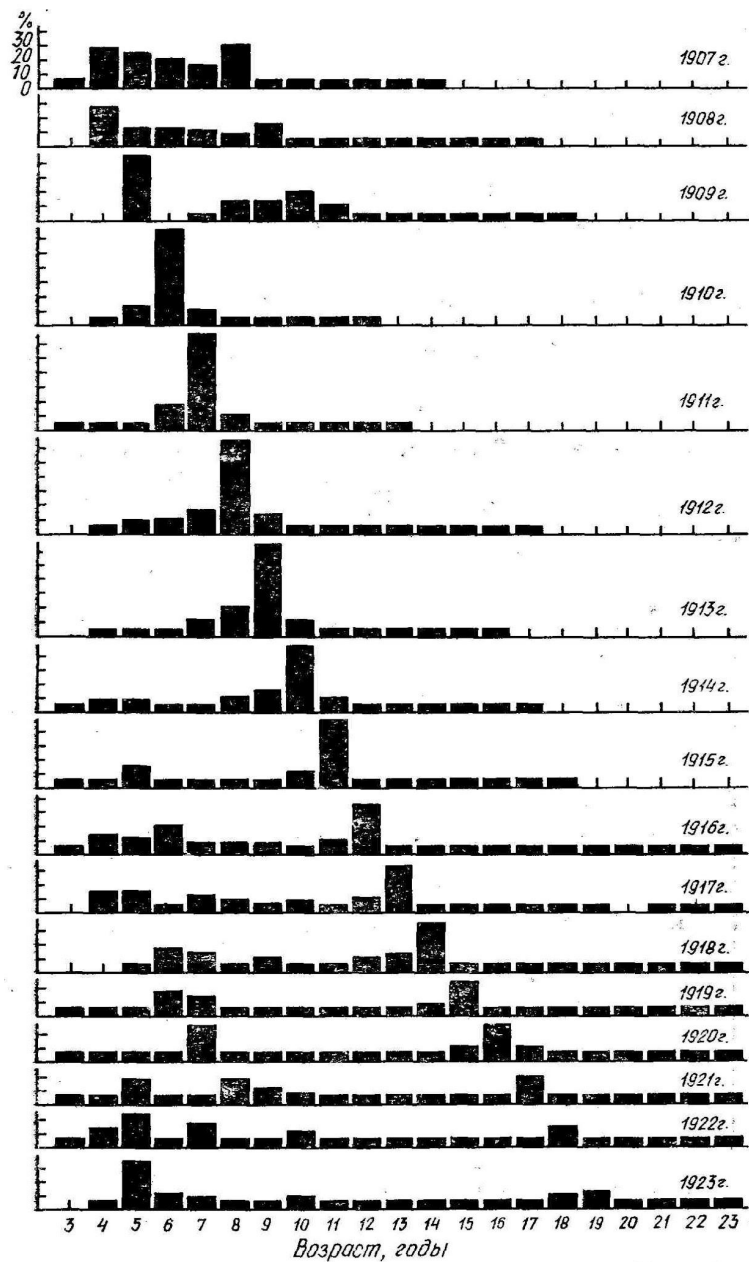
В человеческих популяциях за когорту принимается *выборка индивидуумов с одним календарным годом рождения*.

Возрастную структуру популяции можно задать табличным или графическим способом — в виде столбчатой диаграммы. Для видов с максимальной длительностью жизни не более 10–20 лет, в качестве возрастного интервала обычно используют 1 год.



Возрастная структура популяции секвойи вечнозеленой *Sequoia sempervirens* в одном из национальных парков Калифорнии





Многолетняя динамика возрастной структуры популяции атлантической сельди *Clupea harengus*



Размерно-возрастная структура популяции человека выражает долю особей того или иного размера и (или) возраста в ее общей численности. Она обычно изображается в виде размерных или возрастных диаграмм или таблиц.

У выборок людей периодически определяют такие антропометрические параметры, как рост, вес, ширина в плечах, длина конечностей. Эти данные имеют не только научное и медицинское значение, но и большой практический интерес. На их основе маркетологи швейной и обувной промышленности определяют, какое количество одежды и обуви того или иного размера нужно произвести.

Основы биологической статистики были заложены в середине XIX века именно при анализе изменчивости по росту молодых мужчин, призываемых на военную службу.

В природных популяциях абсолютного большинства видов точный возраст особей определить, как правило, очень трудно, а иногда вообще невозможно.

Определенное исключение составляют виды, у которых имеются морфологические структуры, регистрирующие возраст, — *годовые кольца*, или *кольца роста*, на горизонтальных спилах деревьев, раковинах двустворчатых моллюсков, чешуе рыб и некоторые другие, которые позволяют определить их возраст с достаточной точностью.

Однако у большинства видов, например, у птиц это сделать невозможно.

По этим причинам в популяциях обычно выделяют только три возрастные группы — *предрепродуктивную, репродуктивную и пострепродуктивную*. Доля этих возрастов к общей продолжительности жизни у разных видов сильно варьирует.

У ряда видов, например насекомых и лососевых рыб, репродуктивный период очень короткий, а пострепродуктивный отсутствует совсем. Так, самки лососевых рыб (кета, горбуша), идущих на нерест из моря в реки, гибнут сразу после вымета икры, а самцы — после ее оплодотворения.

Некоторые цикады достигают половой зрелости в возрасте 17 лет, при этом взрослые особи живут не более одного сезона. К этой же группе принадлежат и поденки, хотя их жизненный цикл значительно более короткий.

У современного человека продолжительность этих возрастов вполне сравнима. В демографии предрепродуктивным возрастом женщин считается возраст до 15 лет, репродуктивным – 15 – 49 лет и пострепродуктивным – свыше 50 лет

Таким образом, у женщин в возрасте 100 лет и более постпепродуктивный возраст составляет бóльшую половину жизни.

Напротив, у первобытного человека пострепродуктивный период был намного короче.

Возрастную структуру человеческой популяции более наглядно можно представить графически в виде особых диаграмм, называемых *возрастными пирамидами*.

Возрастные пирамиды строятся на определенную дату какого-либо календарного года.

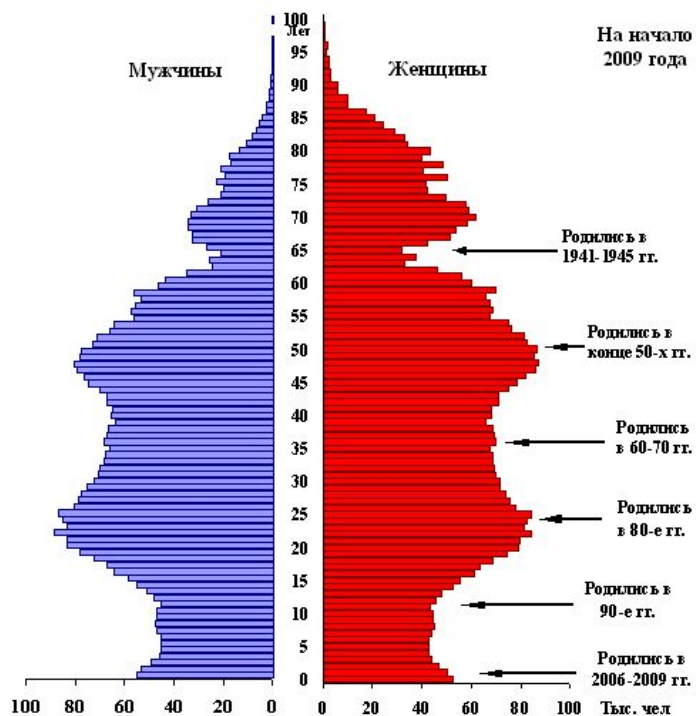
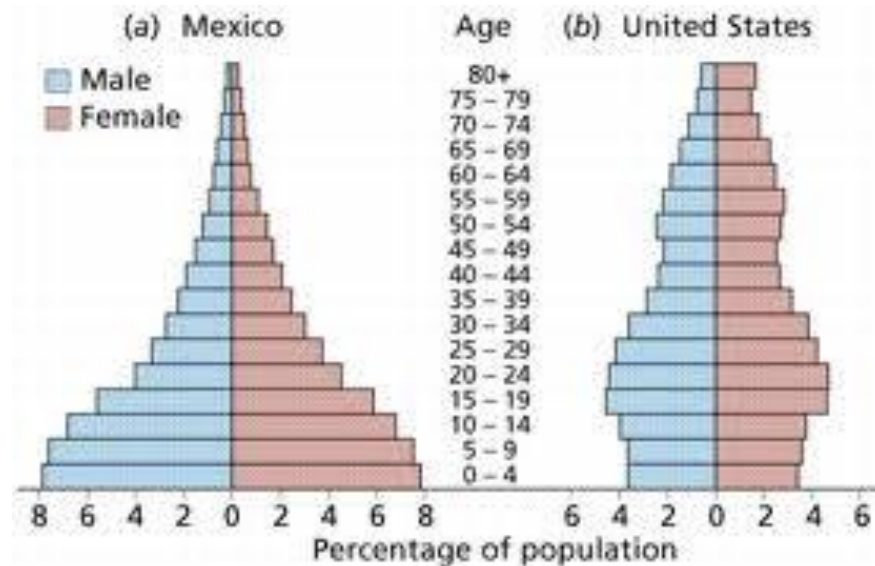
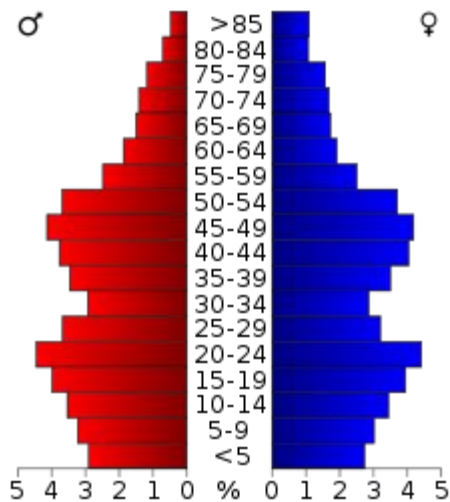
По оси абсцисс на такой пирамиде, разделенной вертикальной осью на левую «мужскую» и правую «женскую» стороны, отложены проценты от общей численности популяции отдельно для мужчин и женщин определенного возраста.

По оси ординат отложены возраста – в порядке возрастания или годы рождения – в порядке убывания.

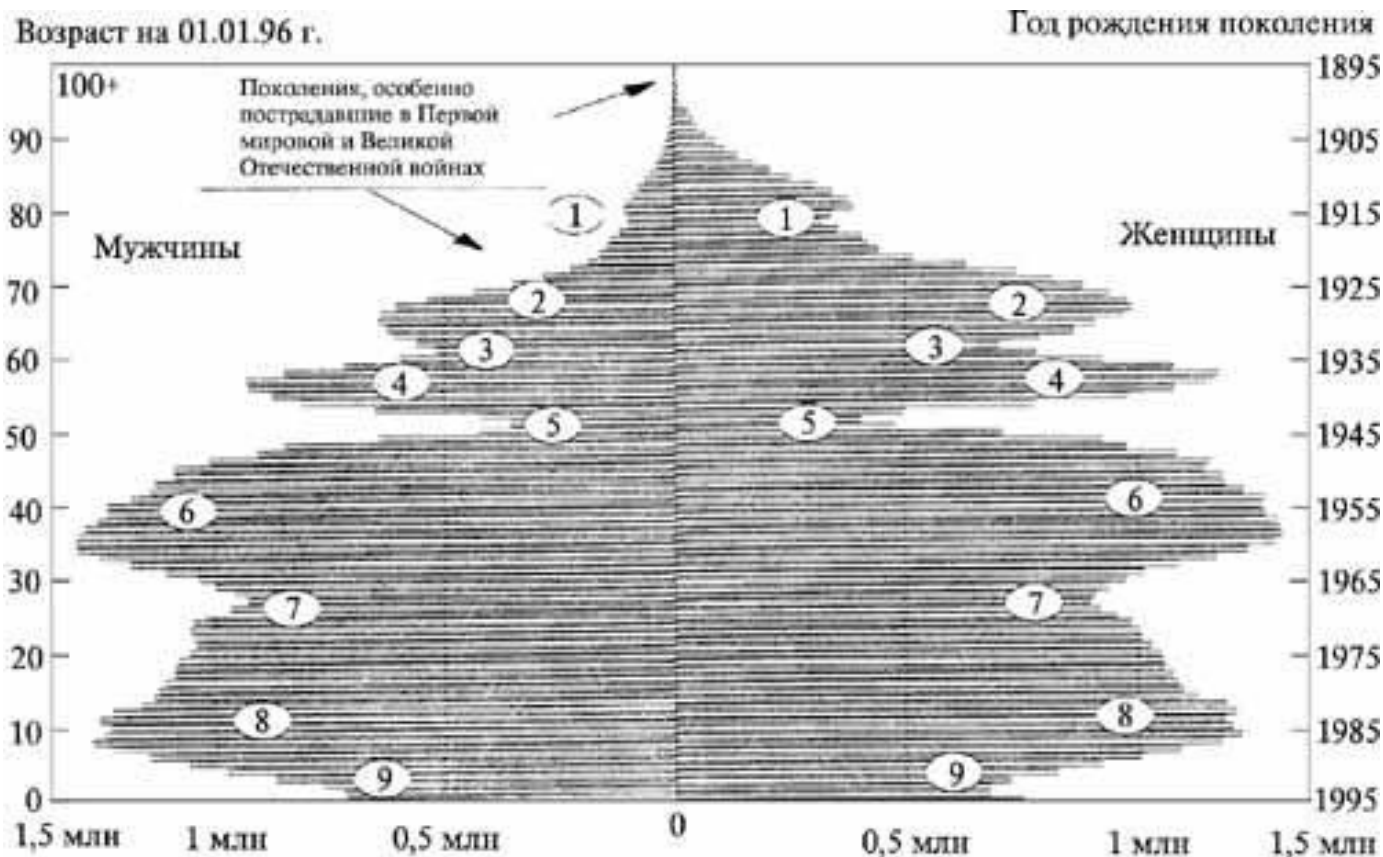
Таким образом, возрастная пирамида образована наложенными друг на друга вертикальными блоками.

Ширина каждого из них соответствует доле в процентах каждого возраста в общей численности популяции.

По виду возрастной пирамиды можно сделать целый ряд интересных выводов.



Возрастная пирамида для России на 01.01.1996 г.



1. Снижение рождаемости в годы Первой мировой и Гражданской войн.
2. Компенсационное повышение рождаемости после Гражданской войны, в период НЭП.
3. Коллективизация, раскулачивание (1928 – 1932 гг.) и «голодомор» 1933 г.
4. Запрещение аборт в 1936 г. и сталинская natalistическая политика.
5. Падение рождаемости в Великую Отечественную войну.
6. Рост рождаемости в послевоенные годы и "Хрущевскую оттепель".
7. «Демографическое эхо» Великой Отечественной войны.
8. Новая семейная политика и повышение рождаемости при М.С.Горбачеве (в том числе положительное влияние «сухого закона»).
9. Понижение рождаемости в 1990-е годы («лихие девяностые») и «второе эхо войны».

Размерная структура популяции выражает долю особей того или иного размера (или массы) в ее общей численности. В большинстве случаев размерную структуру популяций анализируют по линейным размерам особей, поскольку получить значения их массы не всегда возможно. Например, можно с высокой точностью и за короткое время измерить высоту большого числа деревьев, однако определить массу даже одного дерева весьма затруднительно. В практике лесоводства обычно измеряют не высоту деревьев, а диаметр их ствола на высоте приблизительно 1,5 м от поверхности почвы.

Размерная структура естественной популяции (как любой другой тип ее структуры) никогда не остается постоянной. Абсолютная и относительная численность размерных групп постоянно изменяется в результате появления в популяции новорожденных особей, перехода особей в результате их роста из одного размерного класса в другой, различной смертности особей из разных размерных классов, миграций особей из одной популяции в другую и т. д.

На все эти процессы значительное воздействие оказывают как абиотические факторы — температура, фотопериод, так и биотические факторы — обеспеченность пищей, плотность популяции, межпопуляционные отношения.

Поэтому размерная структура популяций постоянно претерпевает сезонные и многолетние изменения. Однако, несмотря на высокую степень лабильности размерной структуры, в ее изменениях можно найти ряд общих закономерностей, на основе которых *популяции всех видов живых организмов подразделяются на четыре типа.*

1 тип. Популяции, состоящие из одновозрастных особей.

К ним относятся популяции моноциклических видов с непродолжительным (до года) жизненным циклом и коротким периодом размножения. Это щитни и жаброногие ракообразные, обитающие во временных водоемах (весенних лужах, тундровых водоемах, рыбоводных прудах и т.п.), а также однолетние цветковые растения, особенно обитающие в арктических регионах.



Щитень *Triops cancriformis*.



Стрептоцефал *Streptocephalus torvicornis*.

Вверху – самка; внизу – самец

Эти виды значительную часть года проводят на стадии покоящихся яиц или семян. Выход личинок из покоящихся яиц и прорастание семян начинается, когда температура воды или почвы достигает необходимого уровня и длится очень непродолжительное время.

Отрожденные особи быстро растут и вскоре достигают дефинитивных размеров.

Особи, достигшие половой зрелости, производят покоящиеся яйца или семена, после чего отмирают. Поскольку пополнение таких популяций молодью не происходит, их максимальная численность имеет место на начальных этапах существования.

Затем в силу естественной смертности, выедания хищниками и иных причин она будет только снижаться и в конечном итоге станет равной нулю.

Поэтому размерная структура таких популяций выражается одновершинной гистограммой с узким основанием. Ее модальный класс в течение вегетационного сезона постоянно смещается от меньших размеров в сторону бóльших размеров, что обусловлено ростом особей.

По смещению модального класса во времени можно реконструировать усредненную кривую роста особей данной популяции.

Сезонная динамика размерной структуры популяции *Streptocephalus torvicornis* в рыбоводном пруду Волгоградского осетрового рыбоводного завода

II Тип. Популяции с дискретным распределением разных возрастных групп

Характерны для животных и растений с длительным (не менее нескольких лет) жизненным циклом, размножающихся ежегодно в течение короткого промежутка времени. В их числе – большинство рыб, долгоживущие двустворчатые моллюски, речные раки, многолетние растения и т.п.

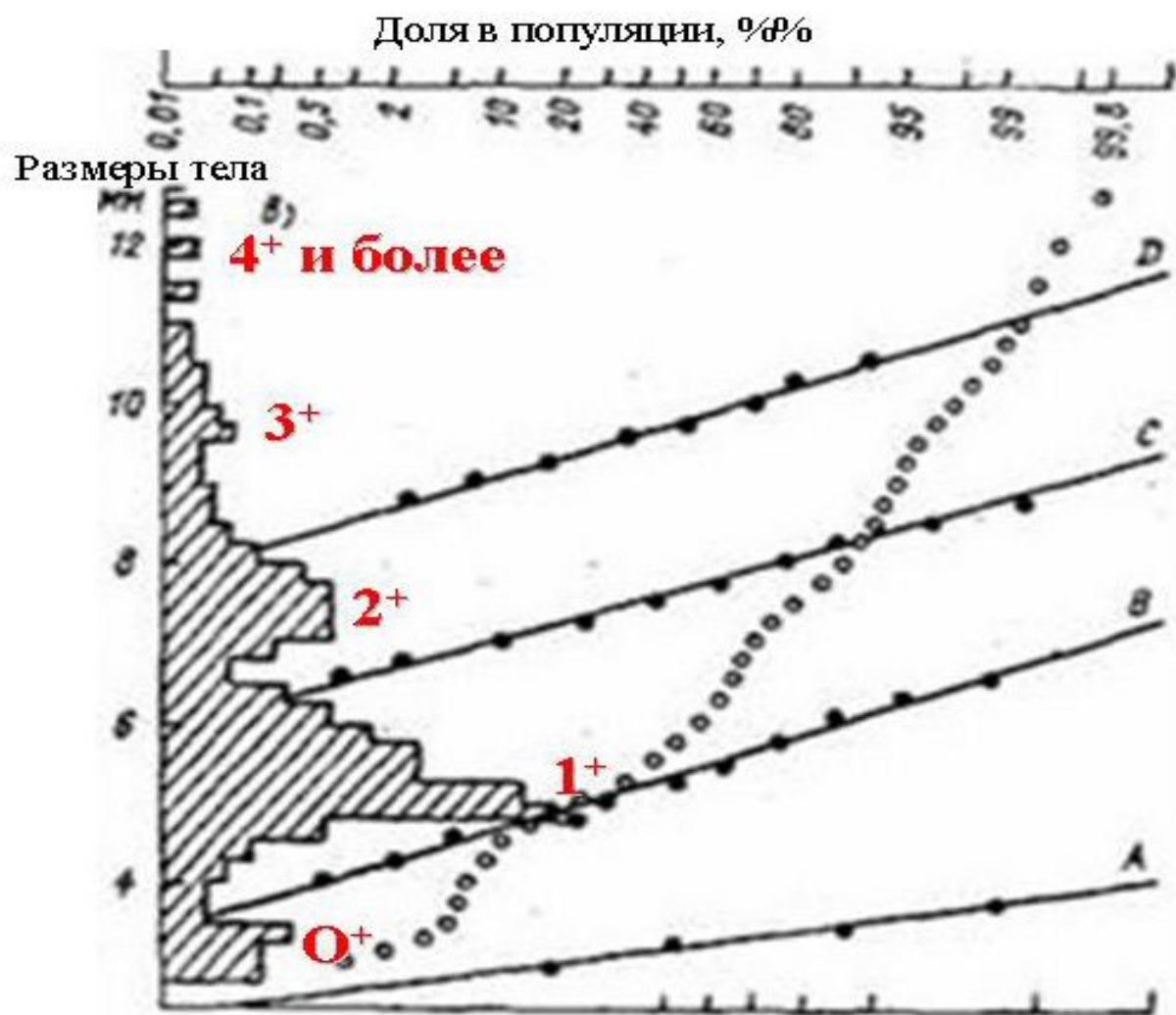
В этих популяциях в любой момент времени присутствует ряд возрастных групп: сеголетки (обозначение: 0+), годовики (1+), двухлетки (2+) и т.д.

Поэтому они могут рассматриваться как совокупность некоторого числа когорт определенного года рождения.

По средним значениям модальных классов в разных возрастных группах можно реконструировать усредненные кривые роста особей в популяциях за жизненный цикл.



Речной рак *Astacus leptodactylus*



Размерная структура популяции второго типа

III Тип. Популяции с непрерывным размножением в течение сезона вегетации.

Подобный тип популяций характерен для планктонных веслоногих и ветвистоусых раков, а также многих видов пресноводного зообентоса.

В них присутствуют особи всех возрастов, но в результате непрерывного размножения выделение отдельных когорт невозможно.

Поэтому численность особей, относящихся к каждой отдельной размерной группы, может не только уменьшаться в результате перехода особей на последующую стадию или их элиминации, но и возрастать по мере ее пополнения особями, переходящими из младших возрастных стадий.



Разные виды мизид

Динамика размерной структуры
популяции *Paramysis lacustris* в
Таганрогском заливе в первую
половину сезона вегетации

IV Тип. Популяции с незначительными различиями размеров тела особей.

К этому типу относятся популяции одноклеточных организмов – бактерий и протистов, а из многоклеточных животных – коловраток. При оптимальных условиях жизненный цикл этих видов очень короткий – от нескольких часов до немногих суток, у одноклеточных организмов он соответствует промежутку времени между двумя делениями.

Поскольку одноклеточные организмы размножаются делением надвое, различия по размерам тела особей в популяциях одноклеточных организмов незначительны.

В популяциях коловраток самки производят крупную (по сравнению с ними) молодь, которая очень быстро (при 25°C за 2–3 суток) достигает размеров половозрелых особей.



Коловратки. Самые мелкие многоклеточные животные.

По этим причинам размерный диапазон особей в популяциях одноклеточных организмов и коловраток очень узок и выделение в них отдельных размерных классов в абсолютном большинстве случаев (за исключением нескольких видов самых крупных коловраток) невозможно.

В популяциях этого типа все особи фактически образуют единственную размерную группу, поэтому о сезонной или многолетней динамике их размерной структуры говорить не приходится.



Инфузории



Одноклеточная водоросль