

Популяции

Популяция – любая способная к самовоспроизведению совокупность особей одного вида, более или менее изолированная в пространстве и времени от других популяций.

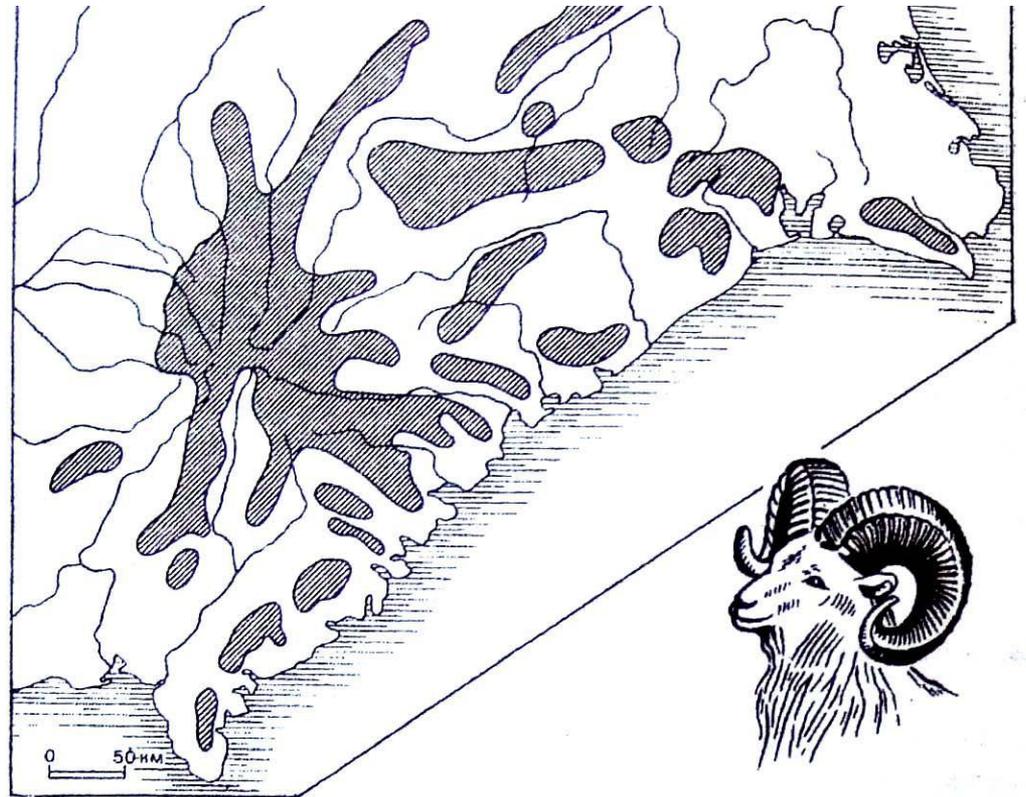


Рис. 5. Распределение поселений снежного барана в горах северо-востока Азии (по Чернявскому, из Яблокова, 1987)

*Популяция – элементарная единица
эволюционного процесса и существования
биоты.*

Толерантность к факторам среды у популяции
значительно шире чем у особи.

Показатели популяции: численность, плотность,
структура (пространственная,
половозрастная, функциональная)

Пространственная структура популяций

Популяции различных видов размещаются разными способами по занимаемой ими территории, т.е. имеют разную пространственную структуру.

Причины: *неравномерное распределение ресурсов, постоянные и сезонные особенности поведения, особенности возобновления или размножения.*

Типы пространственной структуры популяций:

- равномерное – каждая особь удалена от другой на определенное расстояние (антагонистические отношения)
- случайное – распределение организмов определяется чисто статистически, без влияния каких-либо факторов.
- мозаичное – особи скапливаются на определенных участках

В природе большинство живых существ распределено мозаично.

Часто пространственная структура популяции зависит от сезона.

Типы пространственной структуры популяций

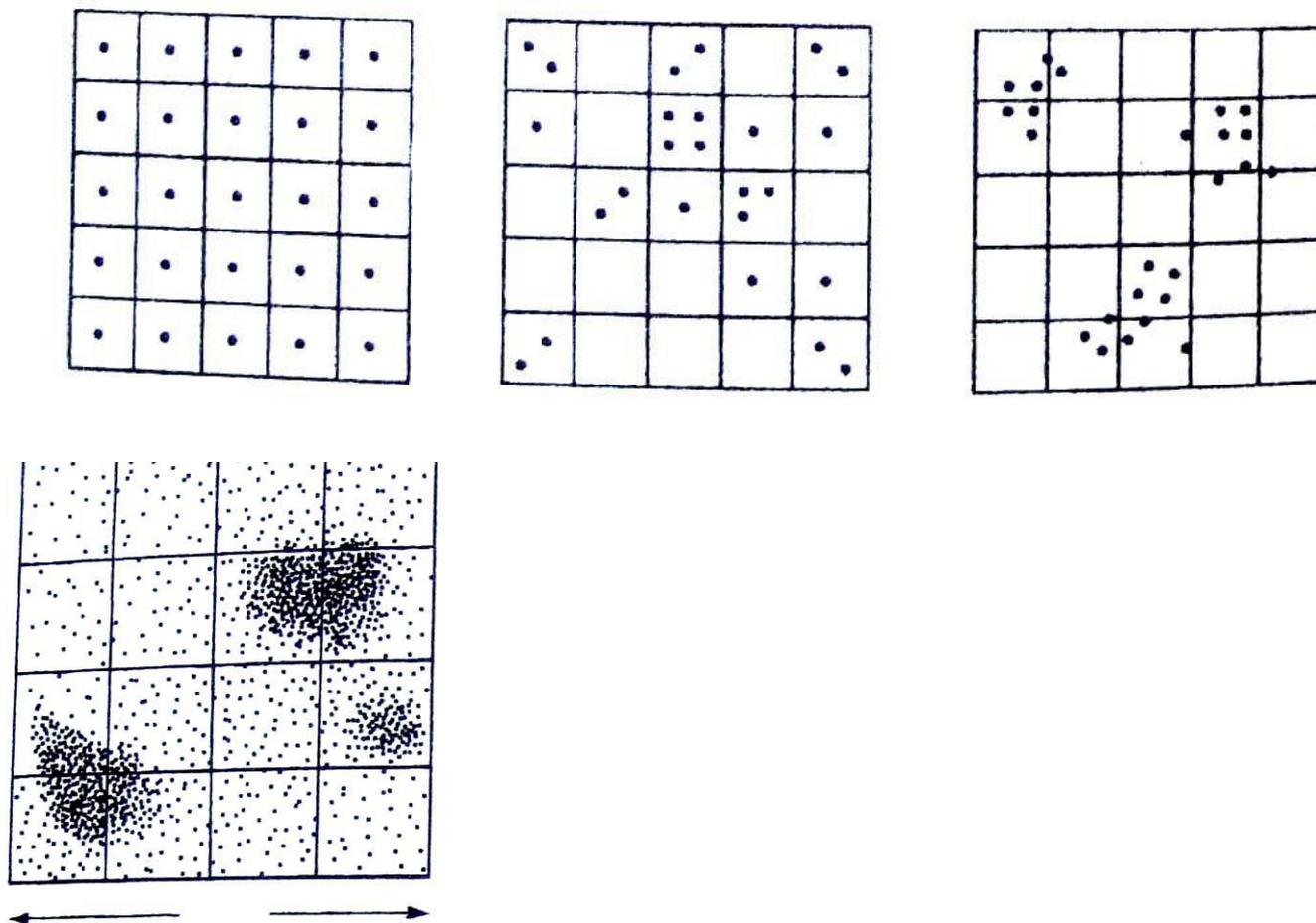


Рис. 7. Распределение особей мелких насекомых — ногохвосток на участке мохового болота (каждая особь обозначена точкой)

Поло-возрастная структура популяций – соотношение особей, принадлежащих разным полам и находящихся на разных стадиях жизненного цикла.

Характеризует показатель самовоспроизведения популяции.

Для успешного существования популяции поло-возрастная структура должна быть оптимальной (и стабильной).

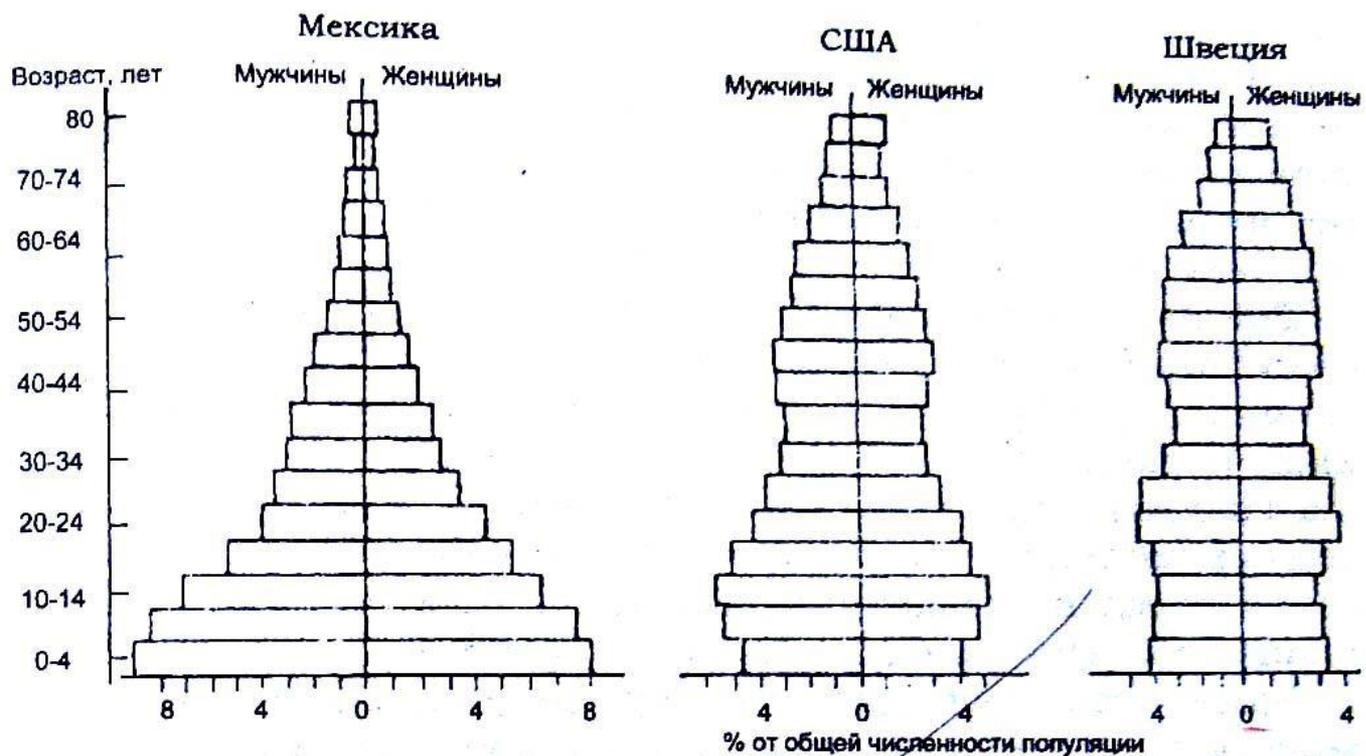


Рис. 9. Половозрастная структура различных популяций человека (по Ревелль, Ревелль, 1994 с изм.)

Функциональная структура популяции –
«разделение труда между особями».

Особенно типична для организмов с общественным поведением.

1. Молодые особи в основном накапливают энергию (биомассу), а взрослые ее расходуют (особенно при размножении). Личинки и взрослые насекомые.
2. Формирование группировок внутри популяций с распределением функций (стаи, стада, семьи, колонии).

Функциональная специализация с распределением функций внутри популяции термитов

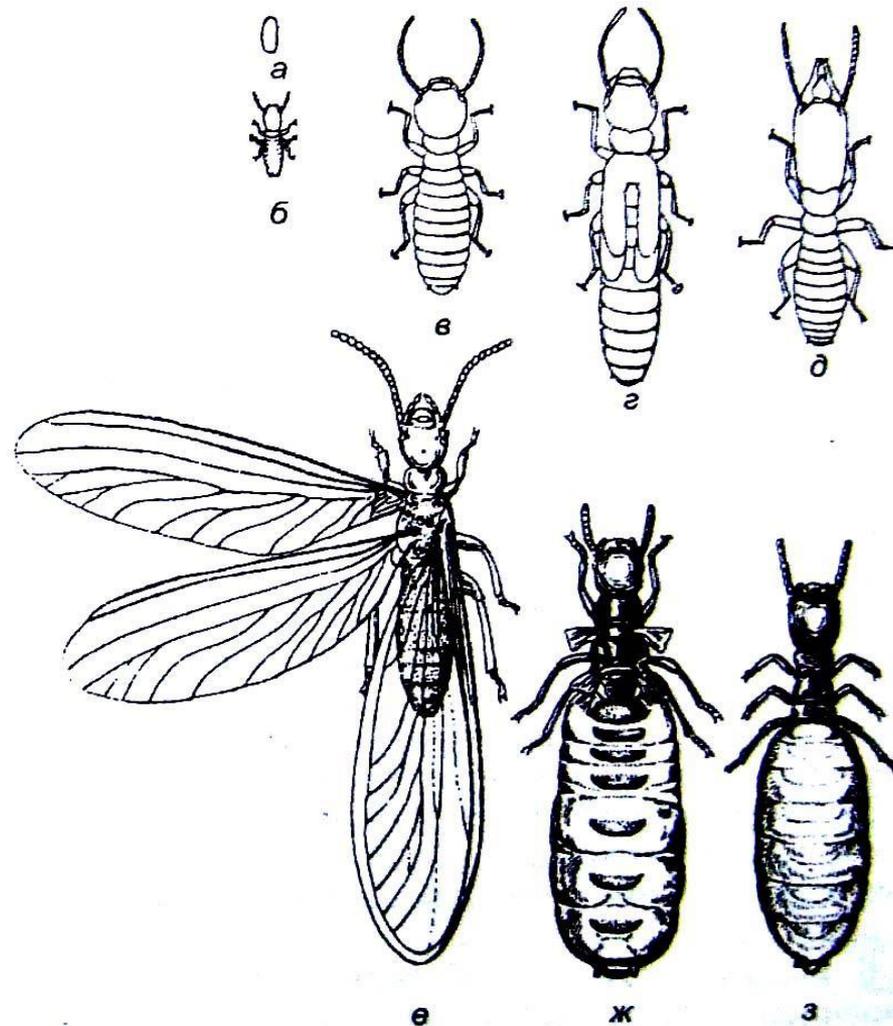


Рис. 10. Функционально различные особи в семье термитов: а — яйцо; б — младшая личинка; в — ложный рабочий (старшая личинка); г — старшая личинка; д — солдат; е — крылатое взрослое насекомое; ж — царица; з — дополнительная самка

Динамика популяций

ПРИНЦИП ЭКСПОНЕНЦИАЛЬНОГО РОСТА ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ В БЛАГОПРИЯТНОЙ И НЕОГРАНИЧЕННОЙ СТАЦИОНАРНОЙ СРЕДЕ

Это один из основных экологических принципов динамики популяций.

В.И. Вернадский называл этот процесс **давлением жизни**.

**Владимир Иванович
Вернадский (1863-1945)**



Модель Томаса Мальтуса

$$N_t = N_0 e^{rt}$$

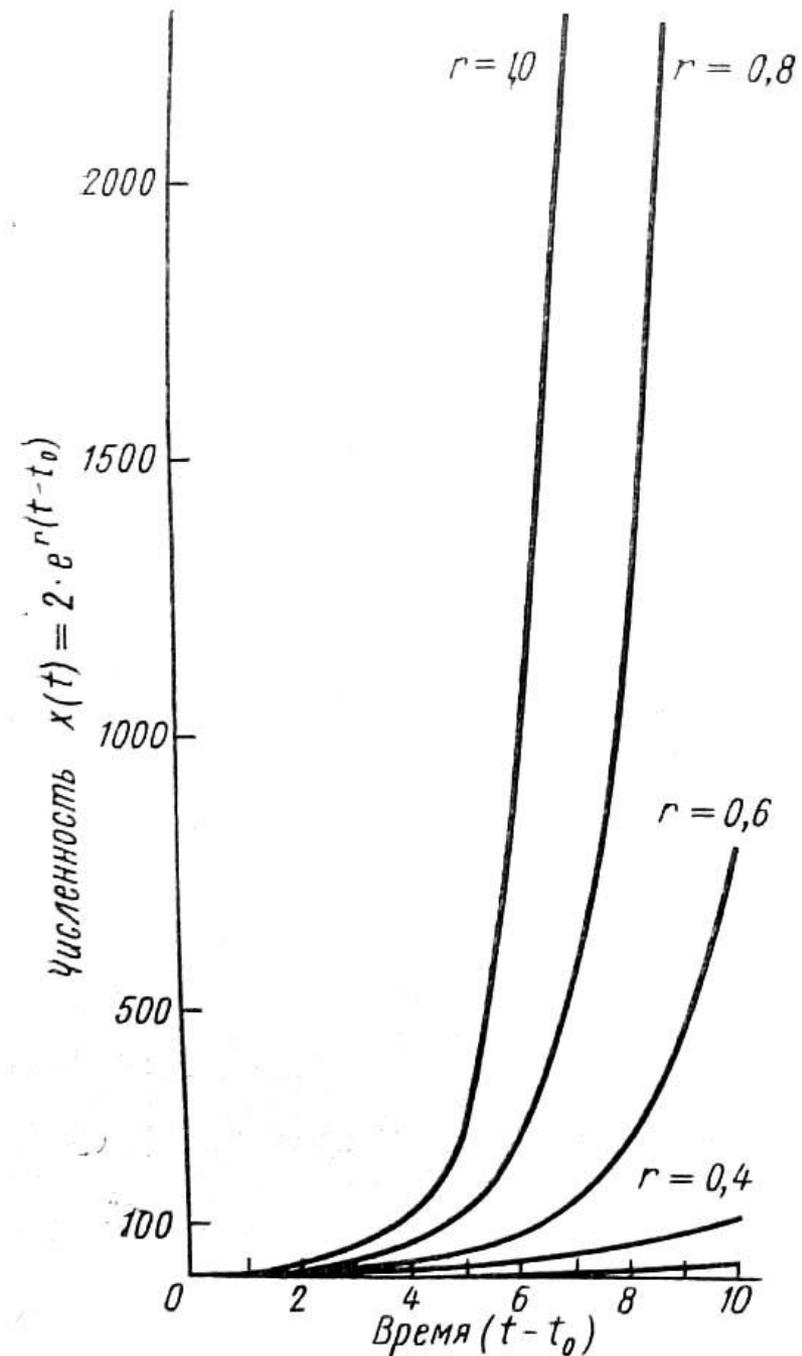
где N_t – численность во времени t

N_0 – исходная численность

e – основание натуральных логарифмов

r – врожденная скорость роста

Согласно этой модели численность популяции будет катастрофически возрастать (экспоненциальный рост).



О возможности геометрического роста численности организмов упоминали **Ж. Бюффон** и **К. Линней**, расчеты **Т. Мальтуса** оказали большое влияние на **Ч. Дарвина** и **А. Уоллеса** при формировании **концепции естественного отбора**.



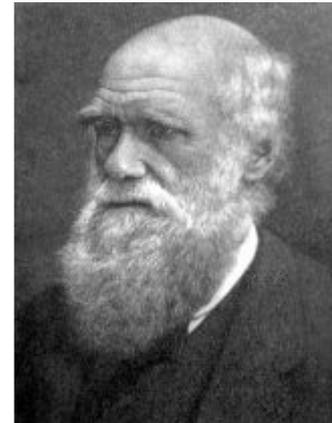
Бюффон
Жорж Луи Леклерк
Georges-Louis
Leclerc
Buffon (1707–1788)



Карл Линней
Carl von Linné
(1707-1778)



Томас Мальтус
Thomas Robert
Malthus
(1766-1834)



Чарльз Дарвин
Charles Robert
Darwin (1809-1882)



Альфред Уоллес
Alfred Russel
Wallece
(1823-1913)

- Так, **Чарльз Дарвин** рассчитывал потенциальные возможности роста популяций разных организмов (по его оценкам, например, число потомков **пары слонов** – животных, размножающихся очень медленно, – через **750 лет** должно было бы достигнуть **19 миллионов**).



- Бактерия *Vacillus coli* делится каждые **20 минут**; при такой скорости размножения достаточно **36 часов**, чтобы этот одноклеточный организм покрыл **весь земной шар** сплошным слоем.

- А **одна** инфузория (*Paramecium caudatum*) могла бы за несколько дней произвести такое количество протоплазмы, которая по объему в **10 тысяч раз** превысила бы **объем земного шара**.
- Наконец, наибольшей интенсивностью размножения на Земле отличается, видимо, гриб дождевик гигантский – каждый его экземпляр способен давать по **7,5 миллиардов** (!) спор; если все споры пойдут в дело, то уже во **втором поколении** объем дождевиков в **800 раз** превысит объем нашей планеты...



Langermannia gigantea (Pers.) Rostk.
(*Calvatia gigantea*)

Модель Мальтуса теоретически отражает возможности нарастания численности любой популяции в условиях отсутствия каких либо ограничений и неизменности врожденной скорости роста.

В природе экспоненциальный рост популяции практически никогда не наблюдается (если и происходит, то в течение очень непродолжительного времени, сменяясь спадом численности или выходом ее на некоторый стационарный уровень) – **размер популяции всегда ограничен сверху.**

Динамика популяции – процессы, протекающие в популяции за промежуток времени (рождаемость, смертность и скорость роста)

Стабильный тип динамики – отсутствие резких колебаний численности и других параметров в популяции. Характерен для видов со значительной продолжительностью жизни, низкой средней плодовитостью и выживаемостью большей части потомства.

Нестабильный тип динамики – характерны очень резкие перепады численности (в десятки, сотни, тысячи раз) и других параметров.

Двум типам динамики соответствуют две
противоположные жизненные стратегии. (Р. Мак-
Артур, Э. Вильсон)

K-стратегия характерна для стабильных популяций
r-стратегия характерна для нестабильных
популяций

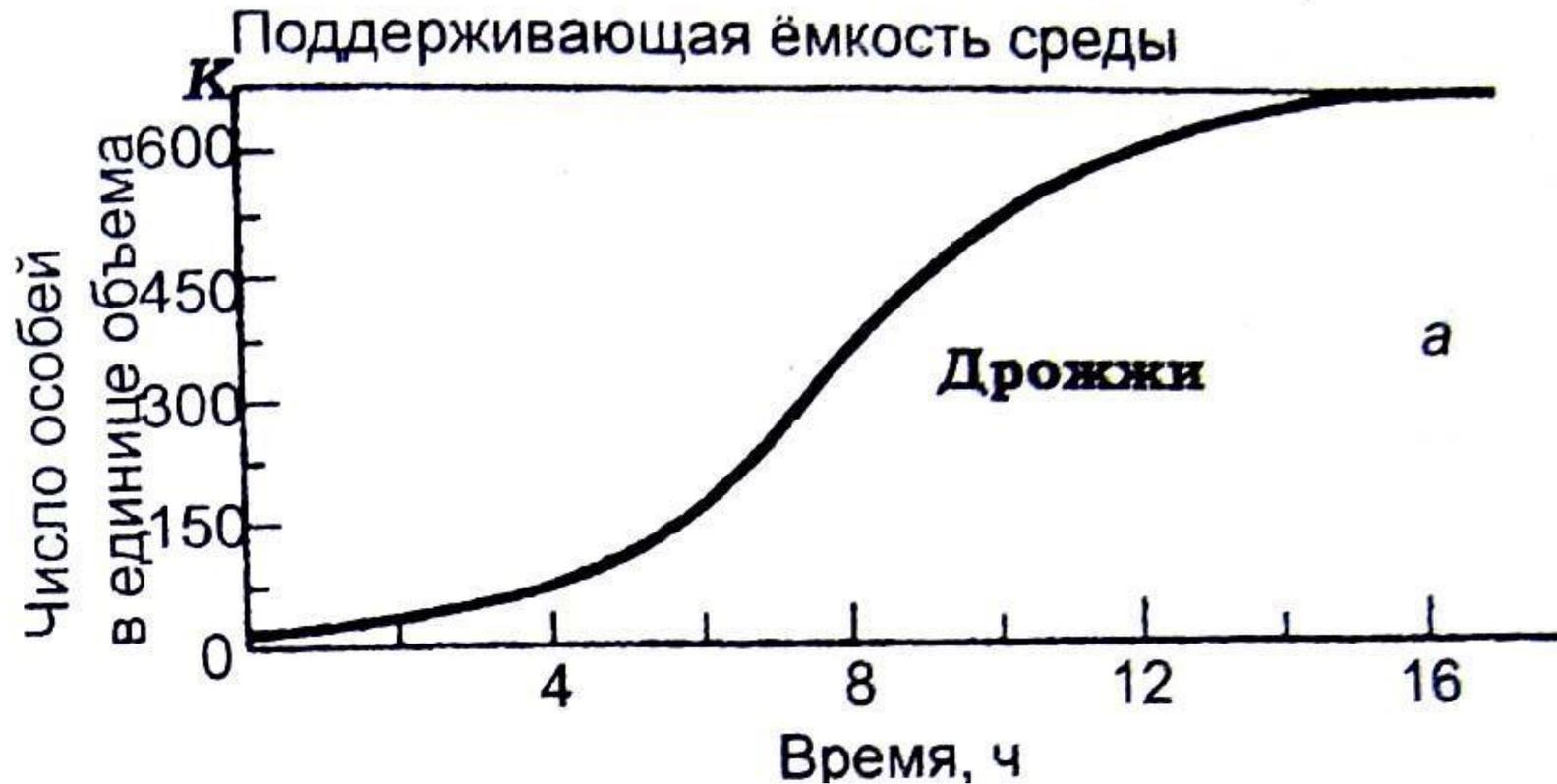
Символ «K» обозначает поддерживающую емкость
среды (максимальная численность популяции,
которая может поддерживаться равновесно в
данных условиях на протяжении ряда поколений).

Символ «r» означает врожденную скорость роста
популяции.

В природе (и в экспериментах) динамика популяций часто хорошо соответствует так называемой *логистической (сигмоидной, S-образной) кривой*.

В этой модели рост популяции зависит от ее численности. *С увеличением численности популяции скорость роста падает, а кривая приближается к K (поддерживающей емкости среды) и выходит на плато.*

Подобный рост характерен для K -стратегов.



Для r-стратегов используется экспоненциальная модель.

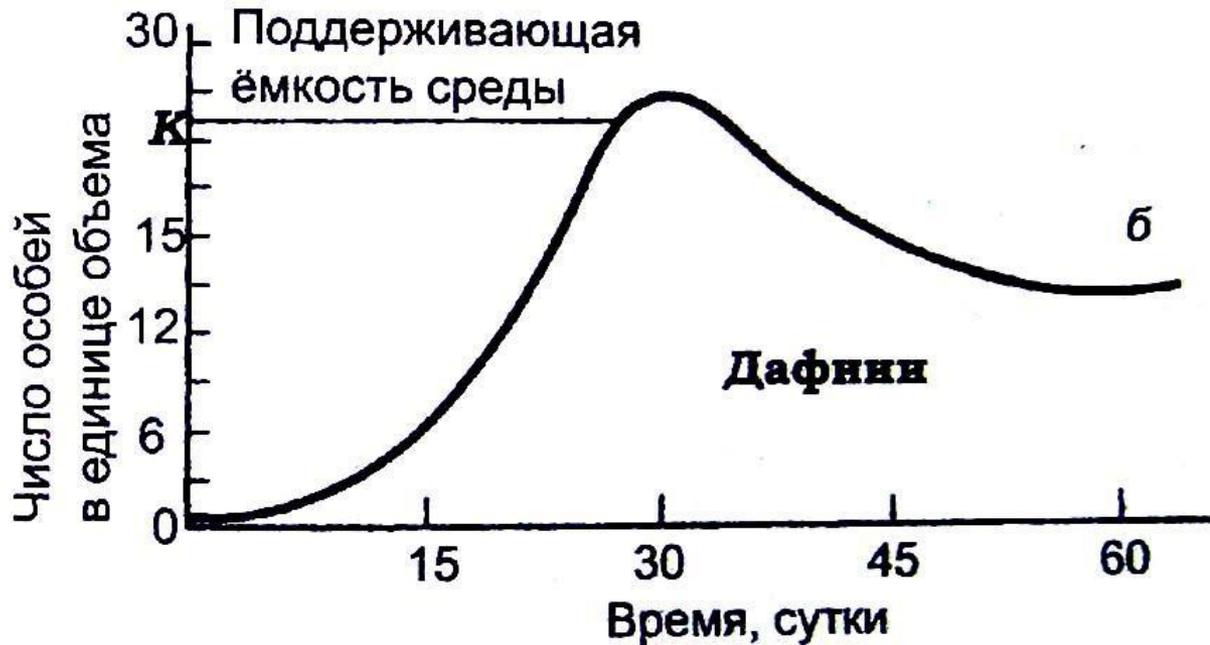
В ней рост численности не зависит от плотности, но врожденная скорость роста может меняться.

J-образная кривая состоит из двух экспоненциальных участков.

Первый отражает нарастание численности (врожденная скорость $r > 0$)

Второй отражает падение численности (врожденная скорость $r < 0$) после достижения предельной величины роста (которая может быть больше K).

В результате, наблюдаются циклические изменения численности популяции.



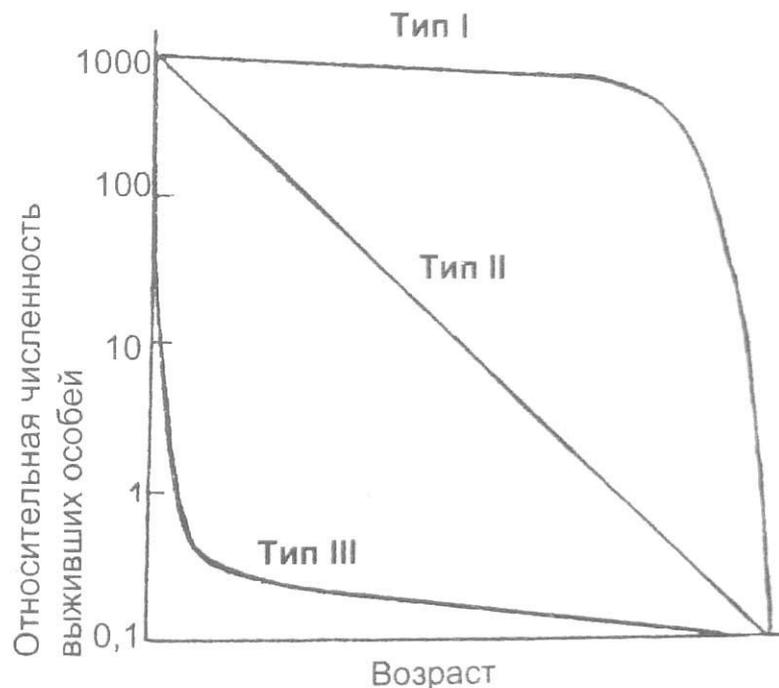
Признак	r-стратег	K-стратег
Численность популяции	Очень изменчива, может быть больше K	Близкая к K
Оптимальный тип климата и местообитаний	Изменчивый и (или) непредсказуемый	Более или менее постоянный, предсказуемый
Смертность	Катастрофическая	Небольшая
Размер популяции	Изменчивый во времени, неравновесный	Относительно постоянный, равновесный
Конкуренция	Часто слабая	Острая
Онтогенетические особенности	Быстрое развитие, раннее размножение, небольшие размеры, много потомков, короткая жизнь	Медленное развитие, позднее размножение, крупные размеры, мало потомков, долгая жизнь
Способность к расселению	Быстрое и широкое расселение	Медленное расселение

Кривые выживания – показывают общую картину динамики численности популяций. **Три основных типа кривых выживания.**

Тип 1 (сильно выпуклый). Смертность особей очень мала до достижения ими какого-то критического возраста (крупные млекопитающие, К-стратеги)

Тип 2 (диагональ). Постоянная, независящая от возраста смертность (многие рыбы, пресмыкающиеся, птицы, многолетние травы).

Тип 3. (сильно вогнутая). Массовая гибель особей в начальный период жизни и низкая смертность взрослых особей (двустворчатые моллюски, крокодилы, черепахи, ряд насекомых)



Общую оценку численности популяции в каком-то определенном местообитании в некое время t можно получить по формуле

$$N_t = N_{t-1} + B - D + C - E$$

N_t – количество особей в момент t

N_{t-1} – количество особей в предыдущий момент $t-1$

B – число особей родившихся в этот промежуток времени

D – число погибших за этот период особей

C – количество иммигрантов

E – количество эмигрантов

ГИПОТЕЗА САМОРЕГУЛЯЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ

Любая популяция способна, в принципе, сама регулировать свою численность так, чтобы не подрывались возобновляемые ресурсы местообитания и не требовалось вмешательства каких-либо внешних факторов (например, хищников или неблагоприятной погоды).

Одним из авторов этой гипотезы стал английский эколог **Д. Читти** (Chitty, 1960); у нас в стране эти идеи пропагандировались **С.С. Шварцем** (1969 и др.).

Типы регуляции численности популяции:

Внутривидовая (внутрипопуляционная) конкуренция – важнейший регулятор динамики популяций. С нарастанием численности популяции усиливается конкуренция за ресурс, в конечном счете приводящая к отмиранию части особей.

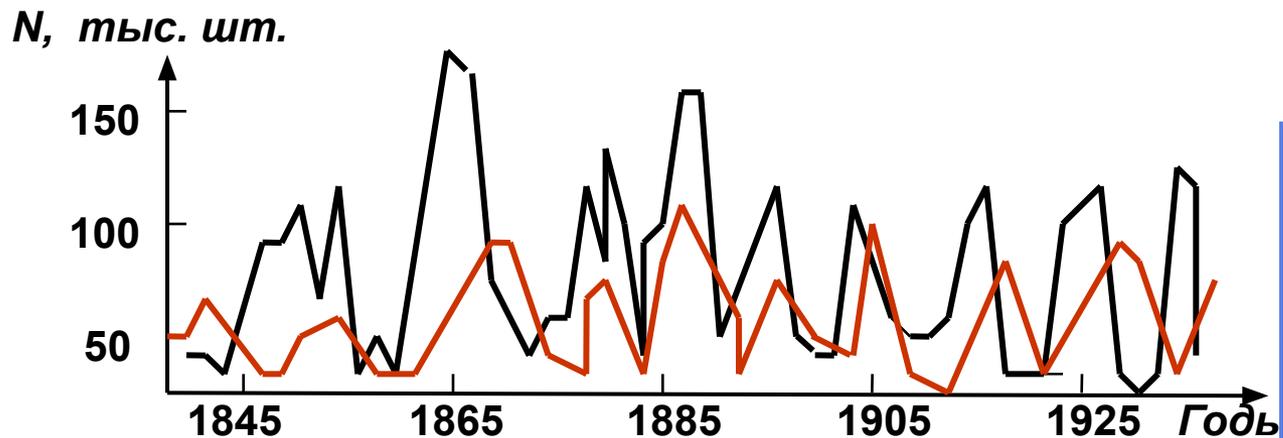
Физиолого-поведенческий механизм регуляции. У полевок-экономок в периоды наибольшей численности половая зрелость может наступать на 9-11-й месяцы, а в период нарастания численности – уже на 20-25-й день.

Случайные процессы : непредсказуемые перемены погоды, другие абиотические и биотические факторы

Саморегуляция осуществляется через:

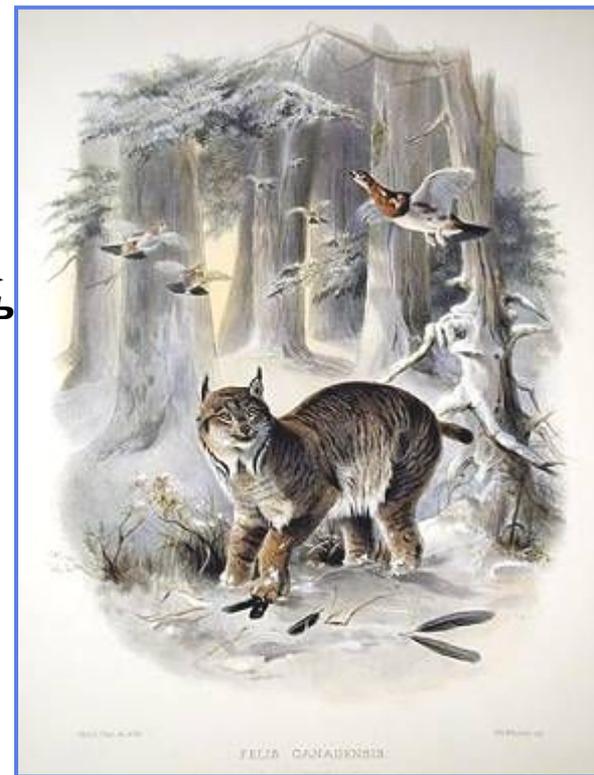
- ❖ **"механизмы стресса"** (гормональные сдвиги под влиянием нервного возбуждения, тормозят деятельность половых желез, изменяются другие физиолого-биохимические показатели),
- ❖ **поведенческие реакции** (защита территории при возрастании плотности популяции становится все более затруднительной, и вытесненные особи вынуждены мигрировать в менее благоприятные места, где возрастает их смертность),
- ❖ **генетические механизмы регуляции** (на примере пенсильванской полевки [*Microtus pennsylvanicus*] показано, что на пиках численности доминирует генотип с меньшей плодовитостью, а в периоды депрессий – с большей).

Циклические изменения численности зайца (*Lepus americanus*) и рыси (*Felis canadensis* [*Lynx lynx*]) в Канадской Арктике, представленные по результатам статистики заготовок пушнины "Компанией Гудзонова залива" с 1845 по 1935 гг.



—
1

—
2



ЗАКОН СИСТЕМЫ «ХИЩНИК – ЖЕРТВА» Вольтерра

$$dN_1 / dt = N_1 \cdot (r_1 - b \cdot N_2)$$

$$dN_2 / dt = N_2 \cdot (k \cdot b \cdot N_1 - m) \quad ,$$

где $N_i(t)$ – плотность популяций i в момент времени t ($i = 1$ – «жертва», $i = 2$ – «хищник»);
 r_i – скорость экспоненциального роста популяций;
 K_i – максимально допустимая плотность популяции (емкость экологической ниши); m – коэффициент естественной смертности хищников; b – коэффициент хищничества; $k < 1$ – доля энергии, содержащейся в биомассе жертвы, которую хищник расходует на воспроизводство.

ОБОБЩЕННАЯ МОДЕЛЬ Колмогорова

Модель системы хищник–жертва:

$$dN_1 / dt = a(N_1) \cdot N_1 - V(N_1) \cdot N_2$$

$$dN_2 / dt = K(N_1) \cdot N_2 ,$$

где $a(N_1)$ – функция естественного прироста жертвы; $V(N_1)$ – трофическая функция хищника; $K(N_1)$ – коэффициент естественного прироста хищника.

Когда $a(N_1) = r_1$, $K(N_1) = k \cdot b \cdot N_1 - m$, $V(N_1) = b \cdot N_1$, получаем классическое **уравнение Вольтерра**.

Модель была предложена
Н. Колмогоровым в 1936 г.



А.

**Андрей Николаевич
Колмогоров (1903-1987)**

УРАВНЕНИЕ (ФОРМУЛА) Ивлева

Эта формула задает следующий вид трофической функции хищника от одной из жертв:

$$V(N_i) = V_i \cdot [1 - \exp(-N_i / a_i)] ,$$

где V_i – максимальная индивидуальная скорость роста жертвы i ; a_i – константа хищника i -м видом

формула предложена (Ивлев, 1952).

В.С.



**Виктор Сергеевич
Ивлев (1907-1964)**

ПРАВИЛО КООПЕРАЦИИ ХИЩНИКОВ

Если данный вид жертвы служит добычей для нескольких видов хищников, то вместе они регулируют его численность эффективнее, чем каждый из них в отдельности.

БИОЦЕНОТИЧЕСКОЕ ПРАВИЛО Ивлева

Правило, согласно которому межвидовое напряжение гораздо значительнее, чем внутривидовые отношения.

Правило предложено **В.С. Ивлевым** в 1955 г.