

*** Популяции:
структура и
динамика**

- * 1. Понятие о популяции. Типы популяций
- 2. Основные характеристики популяций
- 3. Структура и динамика популяций
- 4. Двойственный характер популяционных систем
 - а) эволюционная и функциональная сущность популяции
 - б) биологическая противоречивость функций популяции (модель Лотки-Вольтерры; закон эмерджентности)
- 5. Колебания численности

* 1. Представление 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. Популяции состоят из сходных особей, которые, тем не менее, отличаются друг от друга. Они точно так же непохожи, как непохож один человек на другого, тоже относящиеся к одному виду. Всех особей вида объединяет единый *генофонд*, обеспечивающий их способность к размножению. Не может быть потомства от особей различных видов, даже близкородственных, не говоря уже о семействе и более крупных таксонах, объединяющих еще более «далеких родственников». Поэтому генетики обычно добавляют как обязательный момент в определении популяции *способность к самовоспроизведению*.

* 1. Представление о популяции. Типы популяций

Поскольку каждый отдельный индивид (особь) имеет свои специфические особенности, то и отношение их к состоянию среды, к воздействию ее факторов различное. Например, повышение температуры часть особей может не выдержать и погибнуть, но популяция всего вида выживает за счет других, более приспособленных. В оптимальных условиях произрастания выживают и самые слабые, а в экстремальных самые сильные, самые выносливые. Некоторые из группировок видов достаточно хорошо приспособляются к местным условиям, образуя так называемый *экотип*.

* 1. Представление о популяции. Типы популяций

В реальной природной среде многие виды рассеяны на огромных пространствах, поэтому изучать ту или иную видовую группировку надо в пределах определенной территории: в конкретной экосистеме, конкретном биогеоценозе. В этом случае она называется *ценопопуляцией*. Даже небольшая группа особей, связанных между собой генетически, может дать начало большой популяции, причем, весьма устойчивой достаточно длительное время. Этому способствуют приспособленность особей к среде обитания, внутривидовая конкуренция.

*** 1. Представление о популяции. Типы популяций**

Популяция является первой надорганизменной биологической системой. Наибольшее признание получила трактовка С.С. Шварца, популяция - группировка особей, которая является формой существования вида и способна самостоятельно развиваться неопределенно долгое время.

* 1. Представление о популяции. Типы популяций

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, распределении в пространстве. Популяциям присущи конкретные генетические и экологические признаки, отражающие способность систем поддерживать существование в постоянно меняющихся условиях: рост, развитие, устойчивость. Наука, всесторонне изучающая популяции, известна как популяционная биология.

* 1. Представление о популяции. Типы популяций

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.

* 1. Представление о популяции. Типы популяций

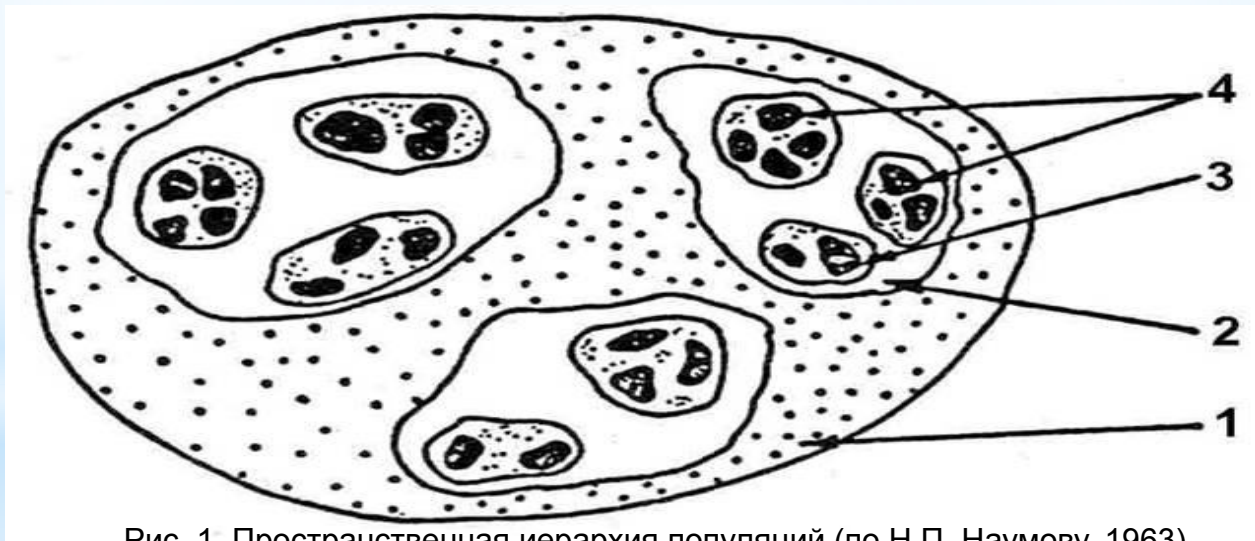


Рис. 1. Пространственная иерархия популяций (по Н.П. Наумову, 1963)

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

* 1. Представление о популяции. Типы популяций

Экологическая популяция - совокупность элементарных популяций, внутривидовые группировки, приуроченные к конкретным биоценозам. Обмен генетической информацией между ними происходит достаточно часто.

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.

* 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.

* 2. Основные характеристики популяций

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.

* 2. Основные характеристики 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

* 2. Основные характеристики популяций

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

* 2. Основные характеристики популяций

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.

* 2. Основные характеристики популяций

Стабильные, растущие и сокращающиеся популяции. Популяция приспосабливается 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

* 2. Основные характеристики популяций

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).

* 2. Основные характеристики популяций

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).

* 2. Основные характеристики популяций

При переуплотнении у растений 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.

* 2. Основные характеристики популяций

Если смертность превышает рождаемость, то такая популяция считается сокращающейся. Чаще всего неумеренно растущими бывают популяции нежелательных видов, сокращающимися - редких, реликтовых, ценных, как в экономическом, так и в эстетическом отношении.

* 3. Структура и динамика популяций

Динамика и состояние популяции согласуются с их возрастной и половой структурой.

Возрастная структура отражает скорость обновления популяции и взаимодействие возрастных групп с внешней средой.

В жизненном цикле особей обычно выделяют три возрастных периода: *предрепродуктивный*, *репродуктивный* и *пострепродуктивный*. Для растений характерен еще период *первичного покоя*, который они проходят в стадии поящихся семян.

* 3. Структура и динамика популяций

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.

* 3. Структура и динамика популяций

Возрастная структура животных
(классификация по Г.А. Новикову):

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

* 3. Структура и динамика популяций

Возрастная структура растений (классификация Н.М. Черновой, А.М. Быловой) в геоботанике:

- *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*.

* 3. Структура и динамика популяций

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) подросту;
- *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;
- *приспевающие 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 и придержки по размерам аналогичные, но в связи с их более быстрым ростом и старением класс возраст у них составляет не 20, а 10 лет.

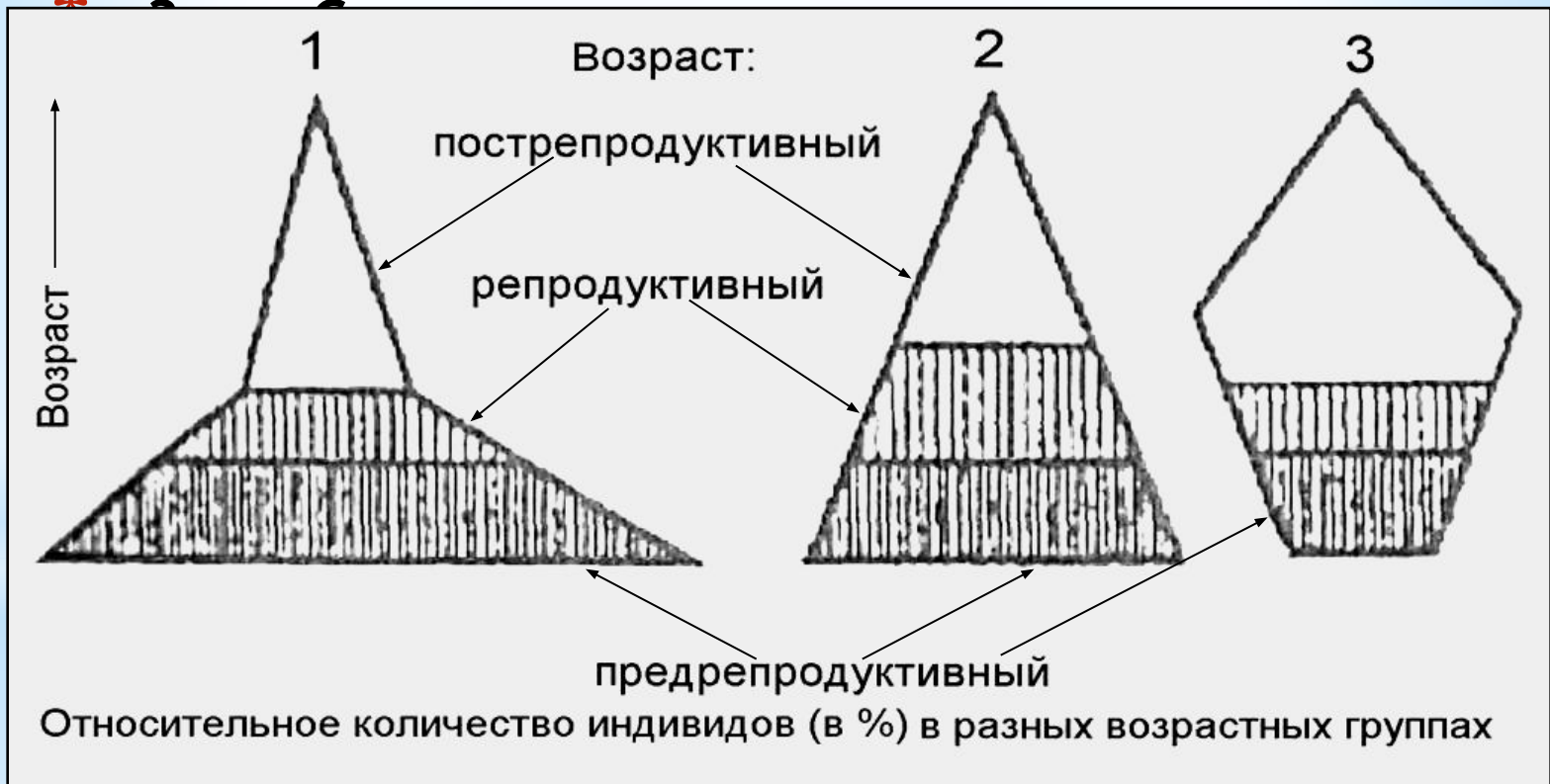


Рис. 2. Типы популяций: 1 – растущая, 2 – стабильная, 3 – сокращающаяся

* 3. Структура и динамика популяций

Анализ рисунка показывает, что в растущих популяциях с высокой рождаемостью преобладают молодые (рис. 2), еще не репродуктивные особи, в стабильных - обычно это разновозрастные, полночленные популяции, рождаемость равна убыванию населения. В сокращающихся популяциях основу составляют старые особи, возобновление в них отсутствует или совсем незначительно.

* 3. Структура и динамика популяций

Половая структура по генетическим законам должна быть представлена равным соотношением мужских и женских особей, т.е. 1:1. Но в силу специфики разных полов, в силу их разной жизнеспособности, влияния внешней среды, социальных, антропогенных факторов, могут быть значительные различия в этом соотношении (рис. 3).



3 Структура и динамика популяций

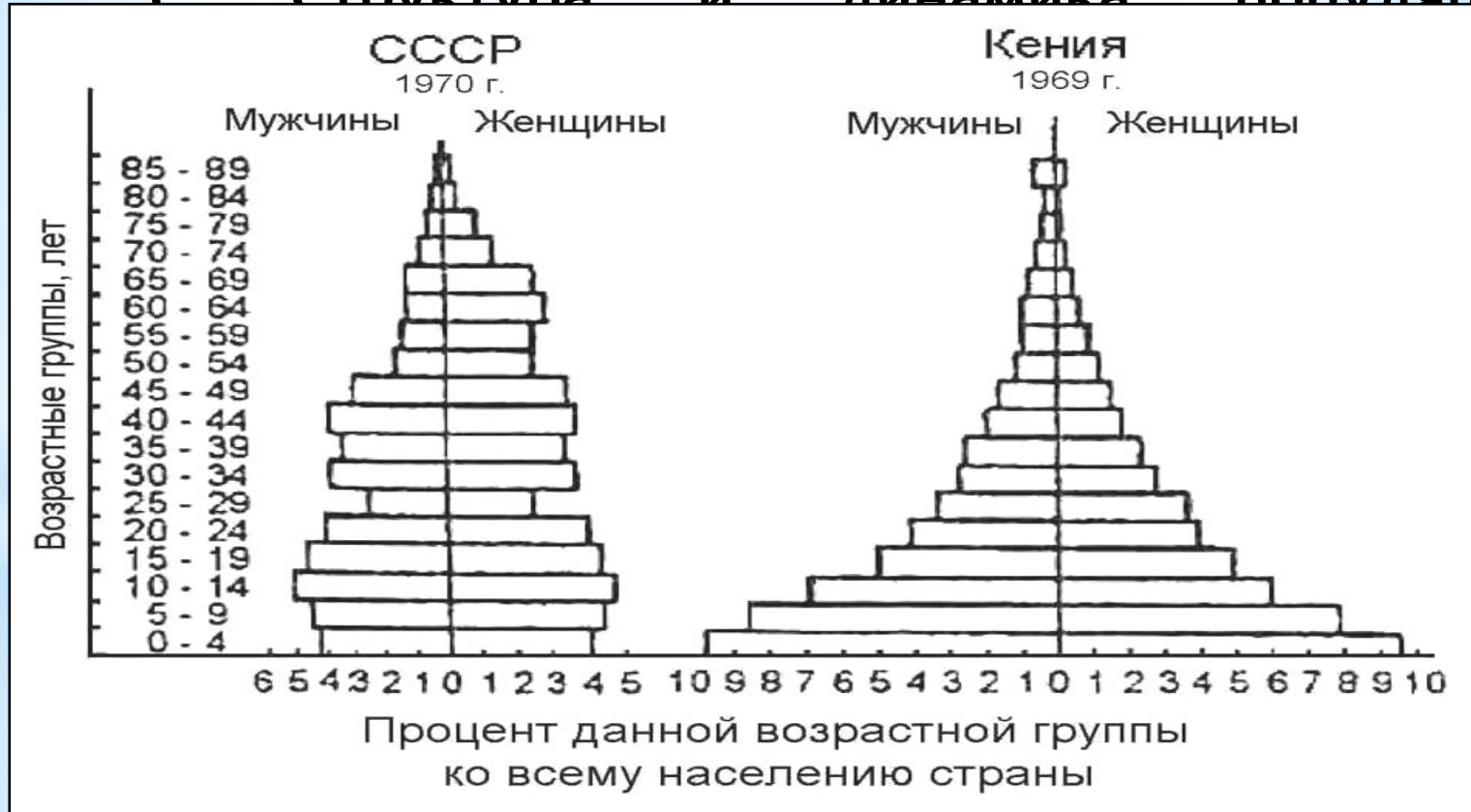


Рис. 3. Половозрастные пирамиды населения бывшего СССР и Кении (по Н.Ф.Реймерсу, 1990)

* 3. Структура и динамика популяций

Пространственное распределение особей в популяциях бывает *случайным, групповым и равномерным.*

Случайное (диффузное) распределение - неравномерное, наблюдается в однородной среде; взаимосвязи между особями выражены слабо.

3. Структура и динамика популяций
Групповое распределение встречается наиболее часто и отражает неоднородность условий обитания или разные онтогенетические (возрастные) закономерности популяции. Оно обеспечивает наибольшую устойчивость популяции.

Равномерное размещение в природе встречается редко. Им характеризуются вторичные одновозрастные 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 расселяются и займут всю пригодную для жизни территорию.

* 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 в процессе эволюции форм жизни

организм → популяция → вид → род → ... → царство

* 4. **Двойственный характер популяционных систем**

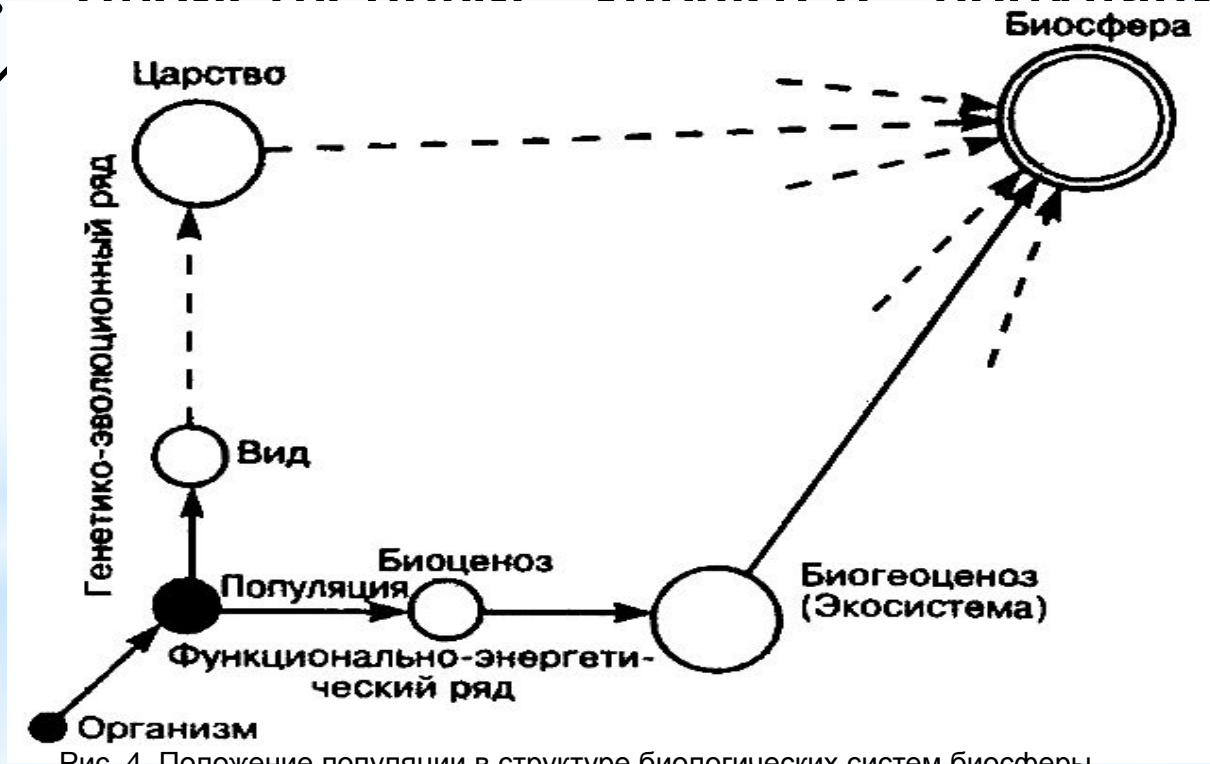


Рис. 4. Положение популяции в структуре биологических систем биосферы

(по И.А. Шилову, 1988)

* 4. Двойственный характер популяционных
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.

* 4. Двойственный характер популяционных систем

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 субсистемой биогеоценоза* и представляет одно из звеньев *функционально-энергетического ряда*:

организм → популяция → биогеоценоз → биосфера

* 4. Двойственный характер популяционных

СИСТЕМ
б) биологическая противоречивость функций популяции

"Двойственность" популяций проявляется и в биологической противоречивости их функций, т.е. внутри функционально-энергетического ряда. 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.

* 4. Двойственный характер популяционных систем
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.

* 4. Двойственный характер популяционных систем

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.

* 4. Двойственный характер популяционных систем

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.

* 4. Двойственный характер популяционных у **СИСТЕМ** 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.

* 4. Двойственный характер популяционных систем

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.

* 4. Двойственный характер популяционных систем

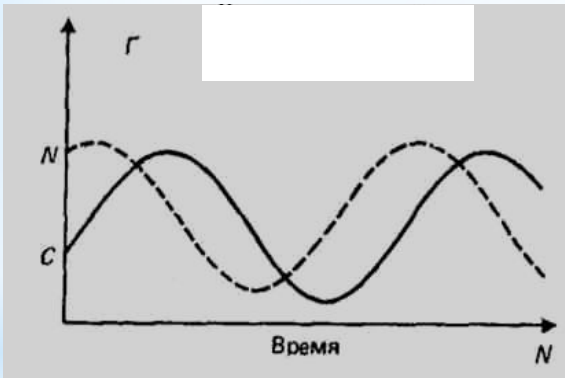


Рис. 5. Модель Лотки-Вольтерры для системы "хищник-жертва"

При низкой плотности хищника (C) численность жертвы (N), или запас пищи, увеличивается, а при более высокой – снижается.



Для системы "хищник-жертва" характерны взаимосвязанные колебания численности. При отсутствии нарушений для этих колебаний характерна нейтральная стабильность: они продолжаются неограниченно долго (фрагмент Г). Но после каждого нарушения, приводящего к новому уровню численности, начинается новая серия нейтрально стабильных циклов (фрагмент Д).

* 4. Двойственный характер популяционных систем.
Закон Эмерджентности. Как целостная система популяция может быть устойчивой только при тесных контактах и взаимодействии особей друг с другом.

*** 4. Двойственный характер популяционных систем**

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.*

* 4. Двойственный характер популяционных систем

Например, когда дафнии - пища окуня, сбиваются в группу, у группы образуется защитное биополе, благодаря которому рыбы не "замечают" корм Рис. 5. При объединении дафний в стаю популяция становится недоступной для хищников (рис. 5). У одной дафнии такого биополя нет, и она быстро становится добычей рыбы.

* 4 Двойственный характер популяционных

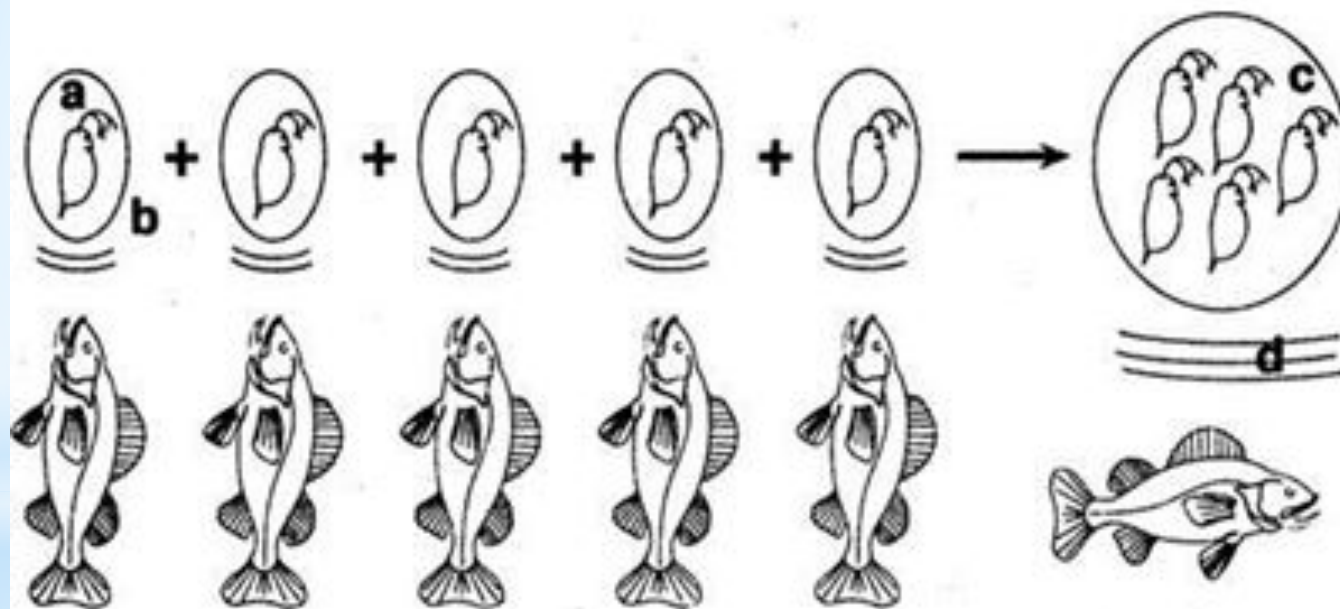


Рис. 5. При объединении дафний в стаю популяция становится недоступной для хищников

* 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*.

* 5. Колебания численности

Совокупность факторов, лимитирующих рост численности популяции, называют *сопротивлением среды*. Состояние равновесия между биотическим потенциалом вида и сопротивлением среды (рис. 6), под-держивающее постоянство численности популяции получило название *гомеостаза* или *динамического равновесия*. При нарушении его происходят колебания численности популяции, т.е изменения ее.

* 5. Колебания численности



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

* 5. Колебания численности

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.

* 5. Колебания численности

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.

* 5. Колебания численности

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.

* 5. Колебания численности

Согласно *теории Х.Г. Андреварты-Л.К. Бирча (1954) - 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 (1927)*: рост численности популяции ограничивается воздействием комплекса абиотических и биотических факторов среды.

* 5. Колебания численности

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.

6. Экологические стратегии популяций

Экологические стратегии очень разнообразны, но в 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 (лужи, заливные луга, временные водотоки)

6. Экологические стратегии популяций

Все приспособления особей к тем или иным факторам в конечном итоге направлены на длительное выживание и продолжение себя в любых условиях существования. Среди них 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.*

6. Экологические стратегии популяций

Основные признаки r-видов: высокая плодовитость, короткое время регенерации, высокая численность, обычно малые размеры особей (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 скоро - в течение жизни одного-двух поколений сменяются K-видами.

6. Экологические стратегии популяций

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.

6. Экологические стратегии популяций

К-стратегия - этой стратегией обладают виды с низкой скоростью размножения и высокой выживаемостью (К-виды); она определяет отбор на выживаемость при высокой, близкой к предельной, плотности популяции.

6. Экологические стратегии популяций

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. С приближением к предельной плотности скорость размножения популяции K-видов падает и быстро увеличивается при низкой плотности; родители заботятся о потомках. K-виды часто становятся доминантами биогеоценозов.

6. Экологические стратегии популяций

К К-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. Яркие представители растений - все хвойные, дуб монгольский, орех маньчжурский, разнотравье, осоки.

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