

СОСТАВ ПОПУЛЯЦИЙ

Каждая биологическая система, независимо от уровня, неоднородна. Разнообразие (полиморфизм) обеспечивает стабильность, в том числе и популяциям.

Популяции имеют *групповую, территориальную, половую, возрастную* и т.п. структуризацию.

ГРУППОВАЯ СТРУКТУРА

Биологические расы

Это группы особей одного вида, отличающиеся по **срокам размножения**

У многих видов **костных рыб** (лососеобразных, осетрообразных и т.д.) выделяют озимые (зимующие) и яровые (весенние) расы. Первые заходят в реки осенью (с ещё незрелыми половыми продуктами), а вторые - весной, почти готовые к размножению **характеру питания**

Яблоневая плодожорка образует пищевые расы: яблоневую, ореховую и т.д.

виду-хозяину

Обыкновенная кукушка в разных районах обитания разделяется на **расы**: трясогузковую, камышовковую, вьюрковую, зябликовую и т.п.

Половые группы

Часто экология самок и самцов несходна, они даже могут относиться разным жизненным формам.

У **иксодовых клещей** самки питаются кровью, а самцы вообще ничего не едят.

У **комаров** самки - кровососущие, а самцы питаются нектаром и соками растений.

У **ластоногих млекопитающих** самцы большую часть года живут отдельно от самок и детёнышей.

У **многих перелётных и кочующих птиц** самцы и самки зимуют отдельно друг от друга.

У **оленей** самцы и самки значительную часть года живут и мигрируют отдельно.

Формируются функционально-физиологические группы с разной скоростью обмена веществ и полового созревания.

Генерации = возрастные группы = поколения

Особи разного возраста и размера живут обособленно.

Это объясняется тем, что они имеют отличающиеся биологические свойства и потребности:

степень подвижности

активность

характер пищи

терморегуляторные свойства (не сразу отлаживается механизм)

выносливость (по мере роста падает)

место обитания

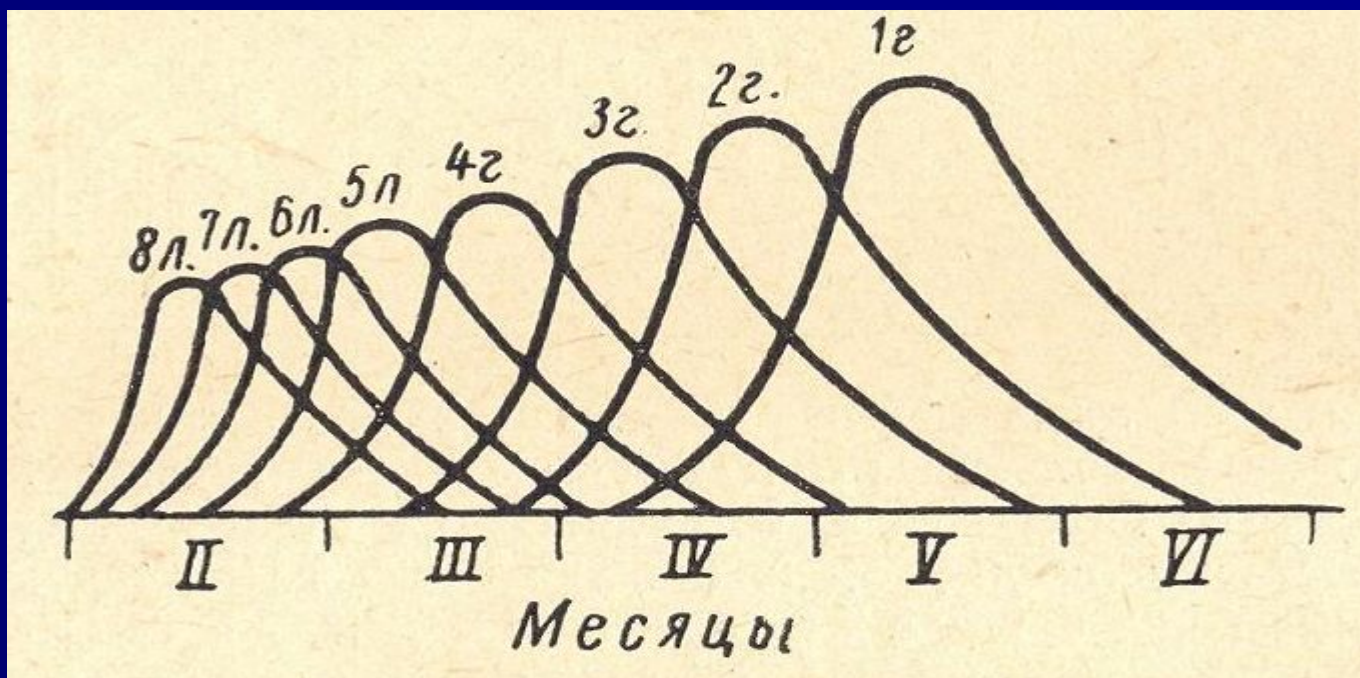


График захода сельди в зал. Петра Великого (Шмидт, 1947)

характер пищи

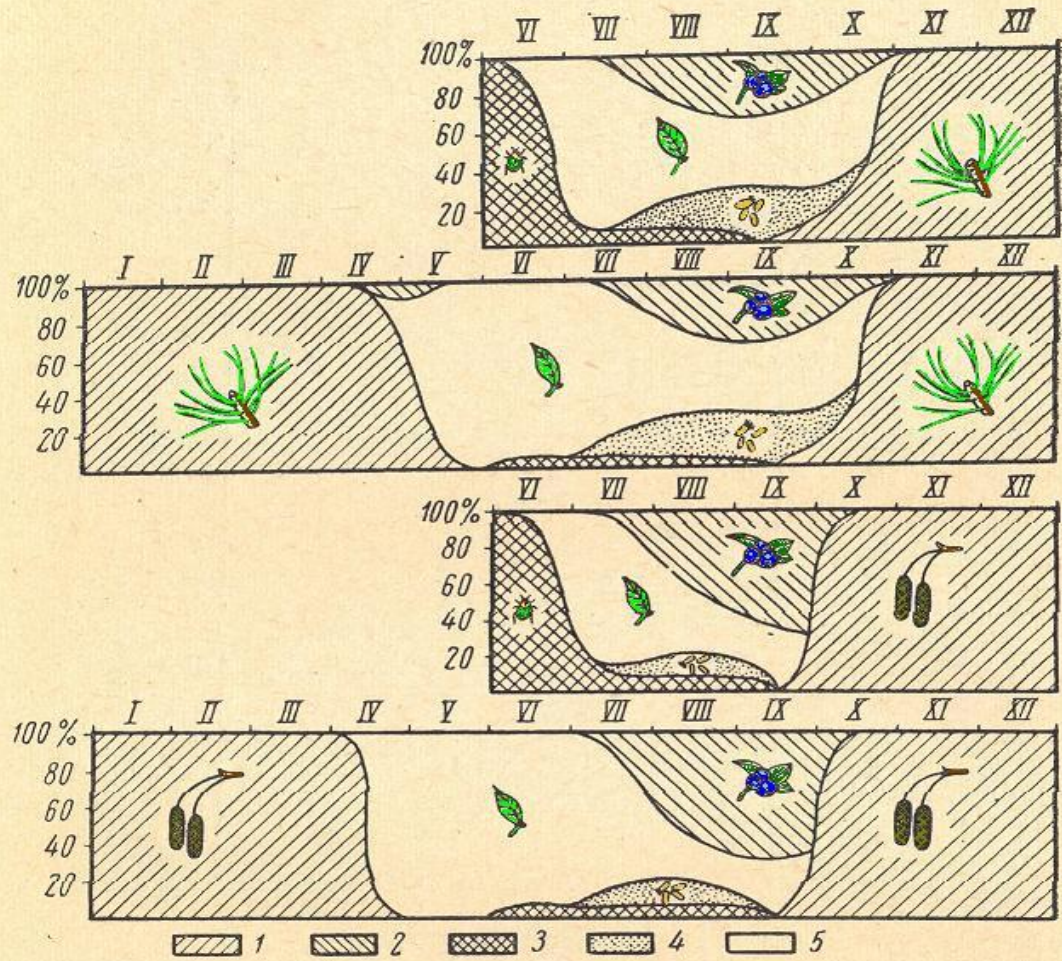
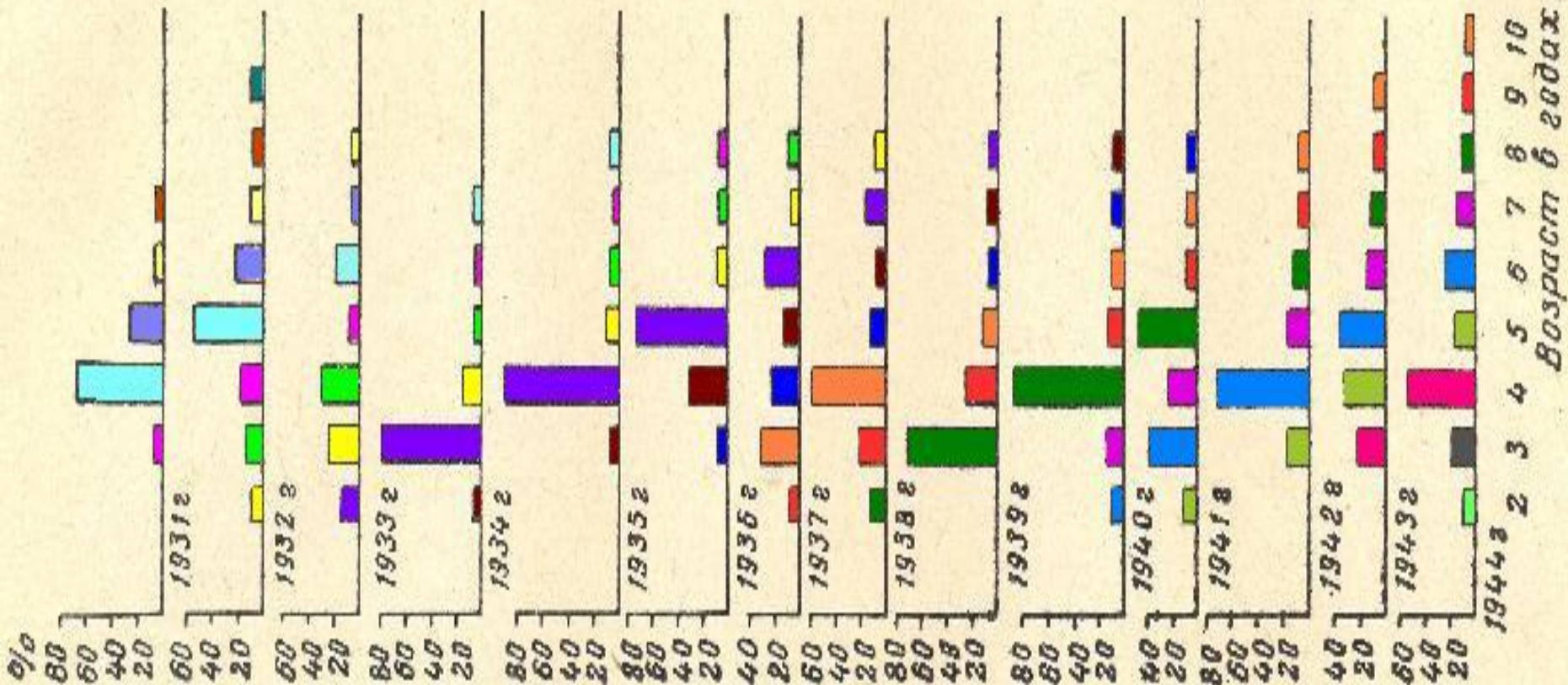


Рис. 189. Соотношение (в объемных процентах) основных видов пищи у глухарей и рябчиков (по Олигеру, 1957): Сверху вниз: молодые глухари, взрослые глухари, молодые рябчики, взрослые рябчики

1 — хвоя сосны (у глухаря). сережки ольхи, (у рябчика), 2 — ягоды, 3 — беспозвоночные, 4 — семена, 5 — листья, цветки, почки

Изменение пищевого рациона лесных курообразных с возрастом

Разные поколения вносят неодинаковый вклад в динамику популяции.



Состав популяции леца в дельте р.Волга (Монастырский , 1952)

ТЕРРИТОРИАЛЬНАЯ СТРУКТУРА

В состав популяций разных видов могут входить одиночные особи, либо объединяющиеся в стаи, стада и колонии.

Характер распределения в пространстве **определяется** потребностями особей и их взаимоотношениями

Местообитание обеспечивает животное или группу кормом, водой, минеральными веществами, жизненноважными газами, убежищами, определённым микроклиматом

Занимаемое пространство не должно быть слишком мало, чтобы обеспечивать самоочищение от отходов жизнедеятельности

Населённость пространства может отличаться в разные сезоны, в разных частях ареала, у разных жизненных форм

В ходе эволюции у живых организмов выработались потребности в определённом жизненном пространстве, для реализации которых может быть недостаточно угодий, обеспечивающих основные потребности

Обыкновенные воробьи, содержащиеся в тесных садках и клетках не дают потомства (как и многие другие животные)

Одиночный образ жизни (в период размножения одиночно-семейный).

Каждая особь имеет свой индивидуальный участок.

У многих видов пара, объединившаяся для размножения, также занимает отдельное пространство, где выводит потомство.

Виды, у которых потомство воспитывает один из родителей, не создают семейных участков.

Охрана занятого пространства организована по разному.

Защищаться может весь участок вдоль границы (хищные млекопитающие, коралловые рыбы) либо гнезодвая часть (птицы, многие звери, лососи, колюшки).

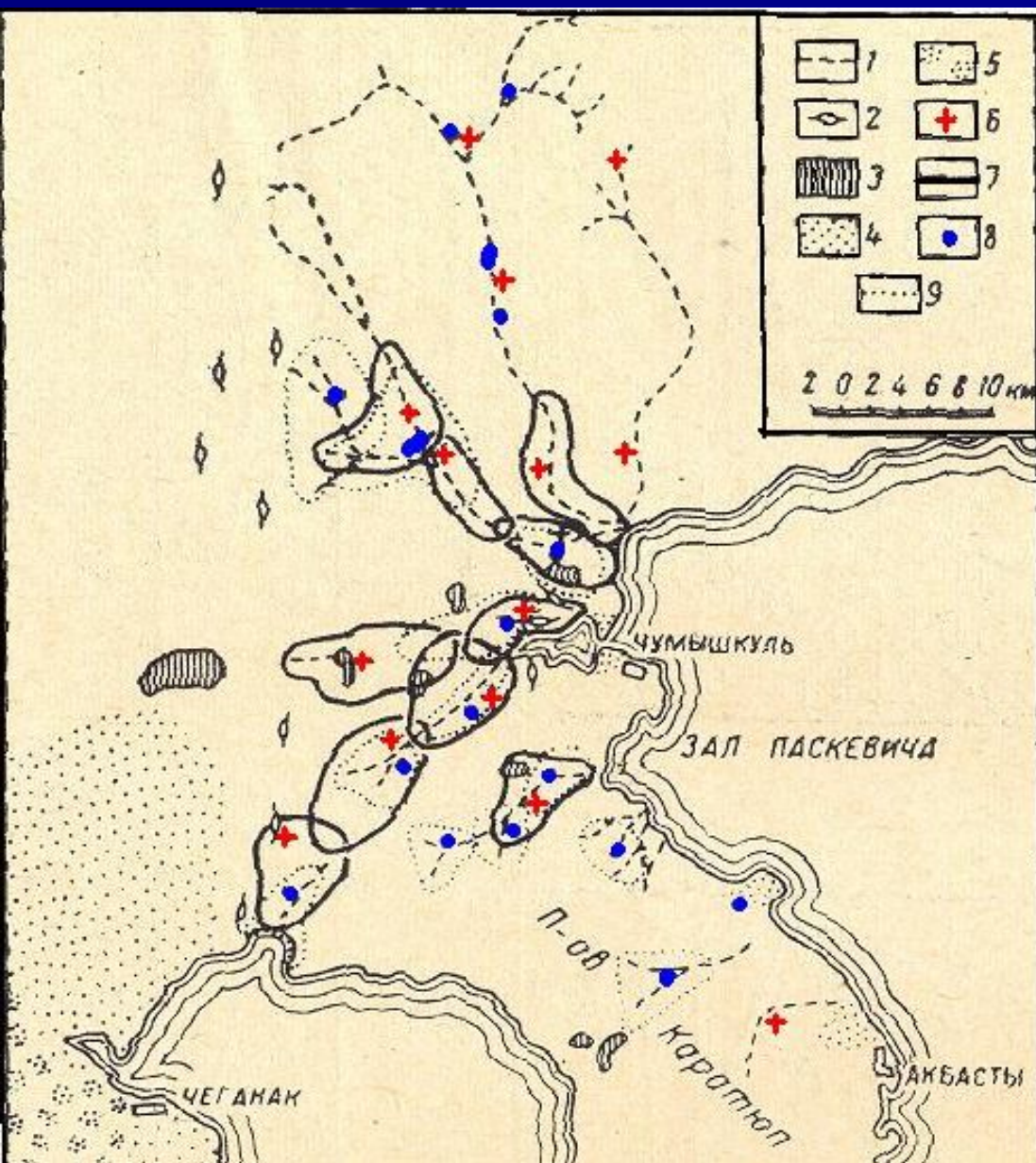
У некоторых видов нет изолированных участков отдельных особей (многие воробьинообразные).

Сидячие водные животные не нуждаются в структурировании пространства.

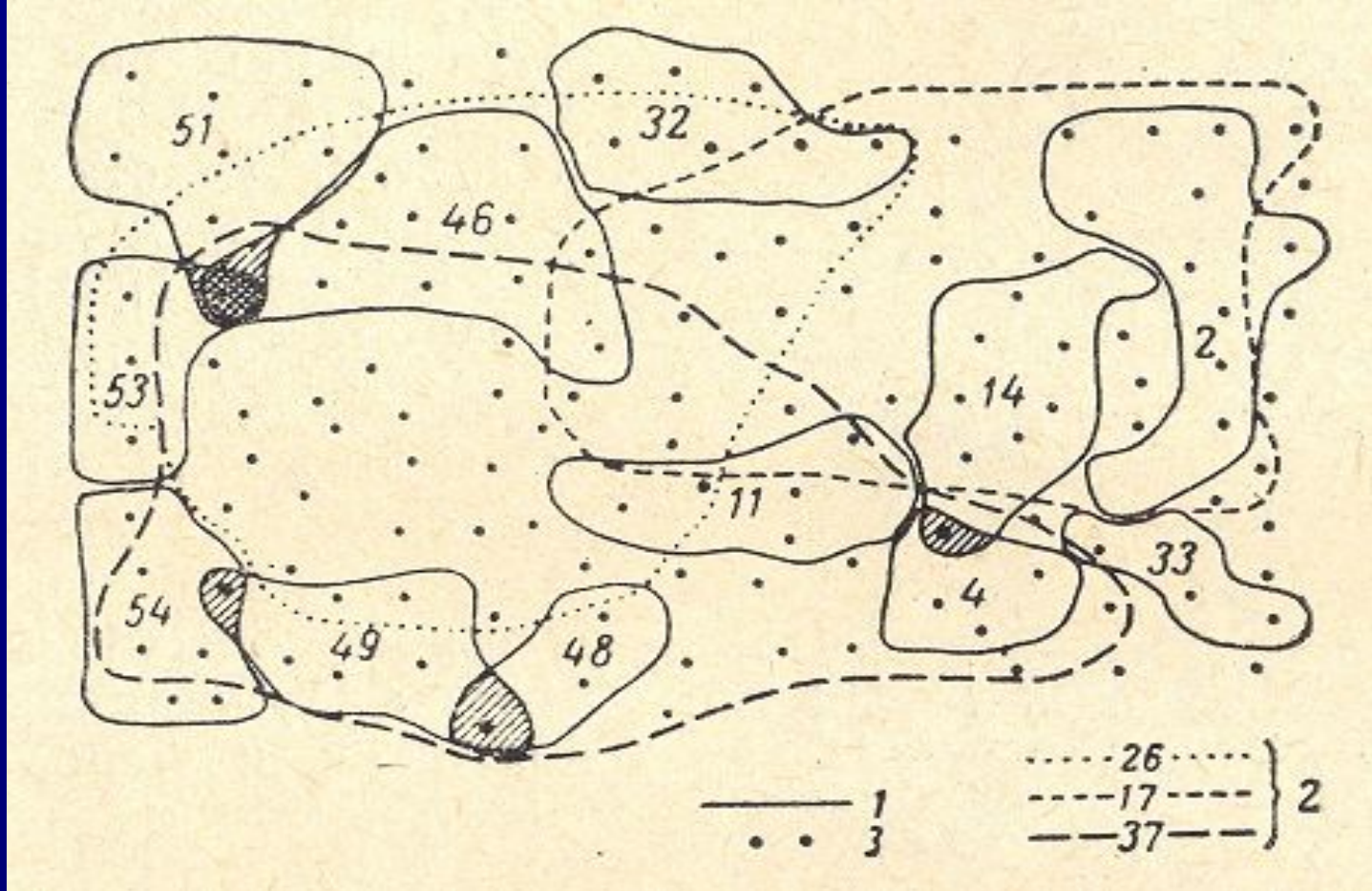
Охраняемое пространство метится (запахом, голосом, внешним видом)

Схема разделения участков изменчива, зависит от физиологического состояния владельца, его иерархического статуса, численности популяции, кормовых условий сезона и т.п.

Размещение гнёзд и охотничьих участков хищных птиц в Приаралье



- 1- сухие долины и балки,
- 2- столовые возвышенности,
- 3- такыры,
- 4- мелкобугристые пески,
- 5- крупнобугристые пески,
- 6- гнёзда степных орлов (*Aquila nipaiensis*)
- 7- охотничьи участки степных орлов (*Aquila nipaiensis*)
- 8- гнёзда канюков-курганников (*Buteo ferox*)
- 9- охотничьи участки канюков-курганников (*Buteo ferox*)



Карта индивидуальных участков рыжих полёвок в одном из парковых лесов в Подмосковье (Наумов, 1951)

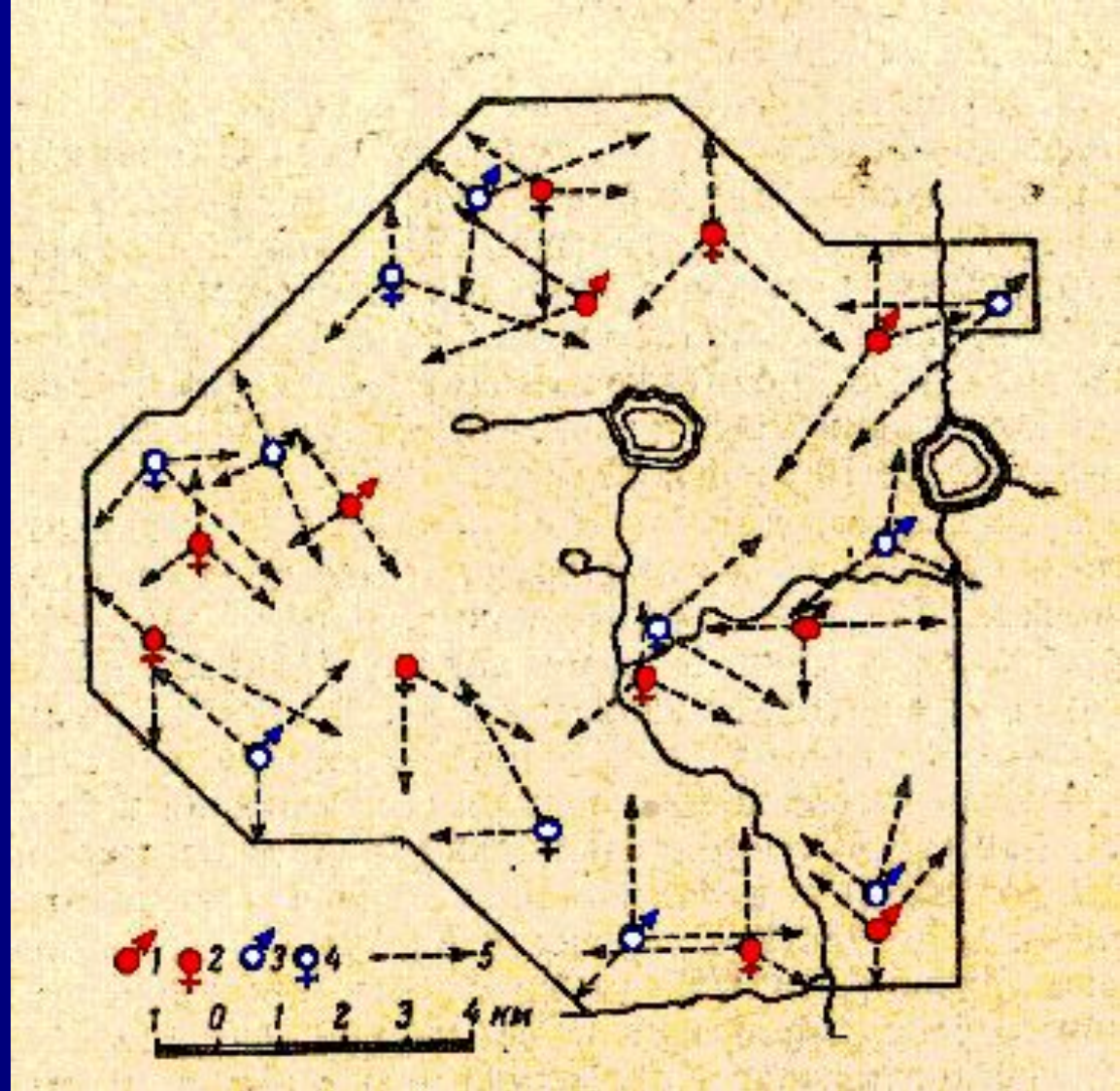
1- участки размножающихся самок (заштрихованы налегающие территории)

2- участки трех взрослых самцов

3- места установки живоловок

цифры - учётные номера зверьков

У соболей индивидуальные участки устойчивы, их размер определяется кормностью территории. В лучших угодьях участки меньше по размеру и изолированы не полностью.



Индивидуальные участки соболей (*Martes zibellina*) в Кондо-Сосьвинском заповеднике в разные годы (по Раевскому, 1947)

1- гнездо самца (1940), 2- гнездо самки (1940), 3- гнездо самца (1941), 4- гнездо самки (1941), 5- ходы соболей, по которым определены участки

Одиночный (одиночно-семейный) образ жизни

имеет ряд преимуществ для видов с ограниченной подвижностью

- **раздельное владение участками** обеспечивает выкармливание и охрану молодняка
- переживание неблагоприятных условий
- **защиту от врагов и конкурентов**
- **приводит к миграциям (расселению)**
- **позволяет оптимальное** пререраспределение особей в пространстве

Недостатки такого образа жизни проявляются при росте численности.

Уменьшается число **участков, их** размеры и кормность.

Усложняется поиск пары.

Растёт число **внутривидовых** контактов, **ведущее к развитию** эпизоотий, **увеличивающих физиологический** стресс и массовую эмиграцию, **увеличивающие смертность**

Групповой образ жизни

У разных видов бывает постоянным или периодическим (сезонным).

Стаи и стада

Встречаются у многих животных (насекомых, рыб, птиц, зверей).

Ведут кочевой образ жизни, постоянно передвигаясь по собственному маршруту в пределах района обитания, характерного для этой группы.

Местообитания соседних групп могут частично совпадать и использоваться поочерёдно.

Размер объединений меняется сезонно: зимние - крупнее

Стаи и стада характеризуются слаженностью действий при отсутствии явных вожаков.

У северного оленя (карибу) в авангарде идут самые беспокойные, меньше кормящиеся и отдыхающие

Середина стада состоит из уравновешенных, хорошо кормящихся животных, реже гибнущих из-за хищников.

Арьергард составляют наиболее медлительные особи.

Падальщики (грифы, вороны, сипы) ведут одиночную жизнь, но создают рыхлые (непостоянные) скопления около добычи.

Колонии

Это группы совместно живущих оседлых животных.

Все особи свободны, но имеют общее убежище или гнездовье.

Наиболее тесны связи между особями в колониях **общественных насекомых**. В них особи функционально дифференцированы и интегрированы.

У птиц и млекопитающих **индивидуальные** связи слабее.

Величина и количество колоний у **летучих мышей** зависит от подвижности вида: **малоподвижные образуют немного небольших колоний**.

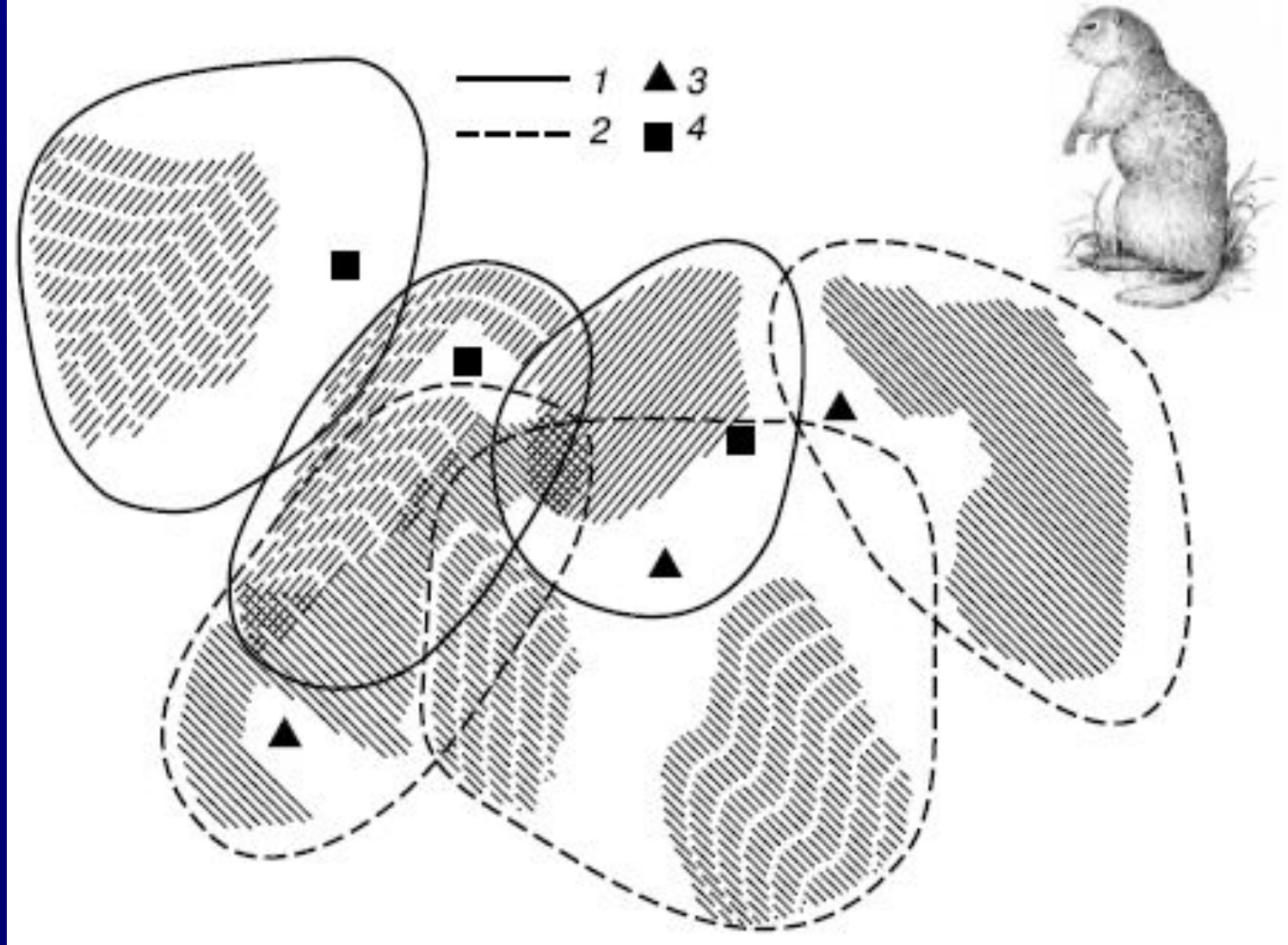
Колониальные группы

В них сочетаются одиночный и групповой образ жизни.

Могут быть одно- и многовидовыми: **поселения грачей, чаек, птичьих базары**.

У **сусликов** колониальные поселения состоят из индивидуальных или семейных участков, прилегающих друг к другу, и используемых совместно.

В поселении есть один или несколько дежурных.



Расположение участков малых сусликов в нижем Поволжье
(Солдатова, 1952)

1- границы участков самок, 2- границы участков самцов, 3- гнездовые норы самцов, 4- выводковые норы самок.

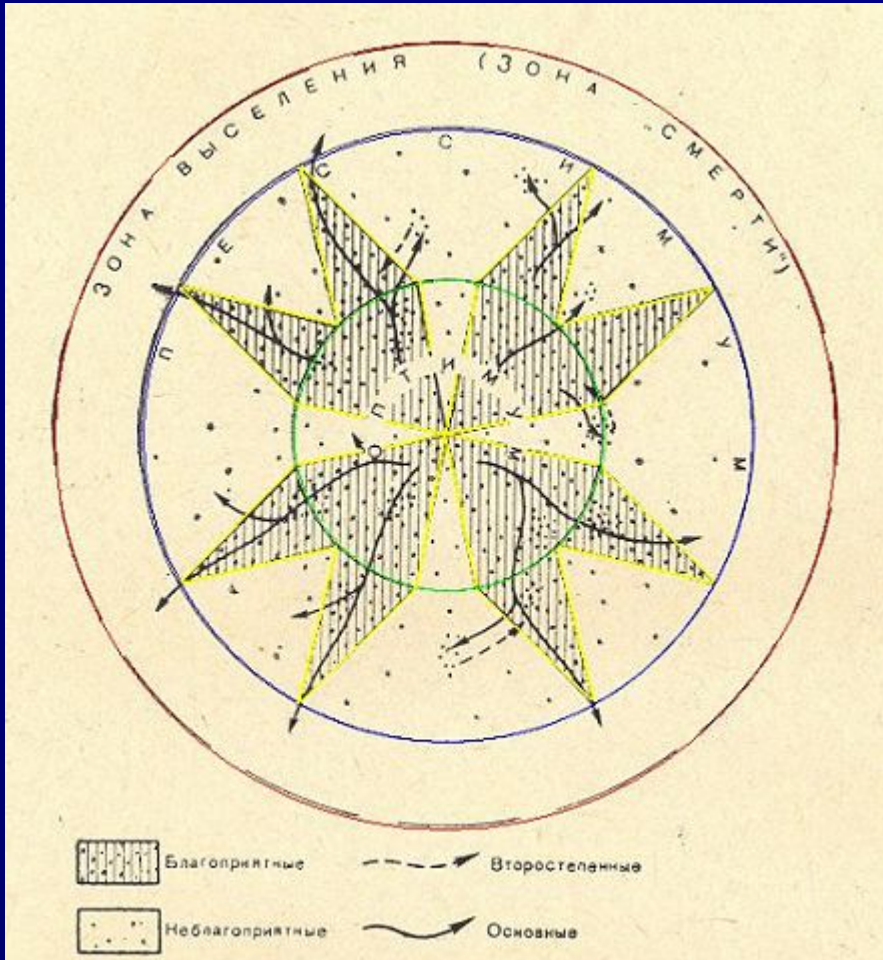
Штриховка - любимые места кормёжки.

В определённых условиях групповое сосуществование даёт преимущество для более полного освоения среды:

- **создаётся благоприятный микроклимат (температура) и химизм среды (определённая концентрация метаболитов ускоряет развитие, стимулирует кормовую базу)**
- **совместное добывание пищи более эффективно**
- **облегчается поиск пары для размножения**
- **создаются преимущества в условиях конкуренции**
- **более надёжная защита от врагов**

Недостатками группового образа жизни можно считать более лёгкую подверженность инфекциям и инвазиям, что ведёт к эпизоотиям и снижению численности

Схема экологической структуры ареала и взаимосвязи и расположения популяций (Наумов, 1976).



Отдельные секторы - биотопы,
точки - плотность заселения
(численность популяций),
стрелки - направления расселения

ПОЛОВАЯ СТРУКТУРА

Соотношение полов отличается у моногамных и полигамных видов. У первых сохраняются запасные самцы, составляющие "репродуктивный резерв популяции".

Смертность самцов обычно выше смертности самок на всех стадиях эмбрионального развития и в онтогенезе.

Первичное соотношение полов определяется при мейозе в ходе образования гамет и обычно бывает близко 1:1.

Существует три системы определения пола:

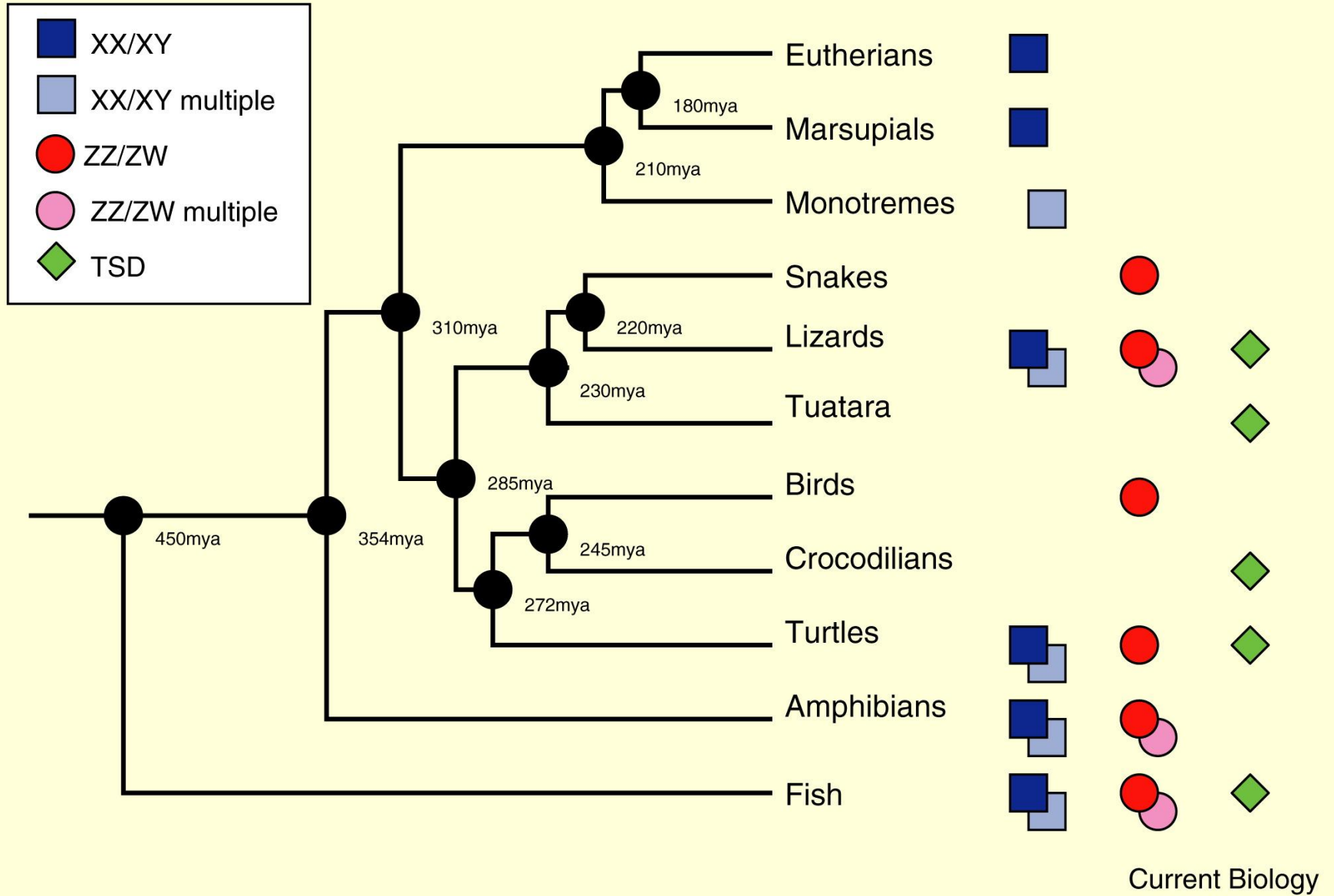
температурнозависимая (многие беспозвоночные, рыбы, амфибии, рептилии),

ZW (рыбы, амфибии, рептилии, птицы) и

XY (беспозвоночные, амфибии, рептилии, птицы, млекопитающие)

На свет появляются только самцы и самки не несущие летальных генов.

Способы определения пола у позвоночных животных



Вторичное соотношение полов - соотношение полов при рождении и в ювенильном периоде, которое определяется, как правило, экологическими факторами.

У беспозвоночных такими факторами являются прикрепленный или свободно живущий образ жизни (морской червь боннелия), тип питания личинок (пчела медоносная, муравьи, термиты), размер тела (морской кольчатый червь меняет пол в течение жизни - молодые особи - самцы, а взрослые - самки). Регенерирующие из отдельных сегментов животные снова становятся самцами, пока не дорастут до размеров самок.

У амфибий генетический пол на противоположный может изменить температура, при которой происходит развитие молодежи.

У кабарги количество самок в потомстве зависит от полноты семьи.

У семейных пар самок рождается вдвое больше, чем самцов.

Одна и та же популяция, в разные периоды своего существования, может значительно отличаться по соотношению полов.

Третичное соотношение полов - доля самцов и самок среди половозрелых особей.

У беспозвоночных чередование партеногенеза с обычным половым размножением отражается на соотношениях полов.

Доля самцов у разных видов животных могут составлять от 0 % (в партеногенетических популяциях **дрозофил**) до 70 % (**лесной лемминг, соболь, речной окунь**).

Для млекопитающих характерно уменьшение доли самцов в старших возрастных группах. В молодом и зрелом возрасте самцы подвижнее самок, менее привязаны к убежищам и выводкам и, поэтому, чаще становятся жертвами хищников и непогоды, чаще попадают в капканы и ловушки.

У насекомоядных и хищных млекопитающих доля мелких взрослых самцов связана с фазами динамики численности.

Выживаемость самок растет в неблагоприятный период, во время депрессии популяции. Восстановление подорванной численности в первую очередь зависит от количества самок.

Пола, который больше гибнет рождается тоже больше.

"Самцовые виды" - **грызуны, копытные, насекомоядные.**

"Самочные" виды - **куны, волки**

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА

Соотношение возрастов в популяции определяется следующими параметрами:

продолжительностью предрепродуктивного периода;

общей продолжительностью жизни;

продолжительностью периода размножения;

временем генерации или продолжительностью поколения;

частотой приплодов;

характером кривой выживания (кривой смертности) в разных возрастных и половых группах;

типом динамики численности (если колебания численности резки, то преобладает, как правило, молодь).

Возрастная структура популяций отражает общий характер динамики численности, её особенности в отдельные годы и реагирует на рост размножения, выживания и т.п.

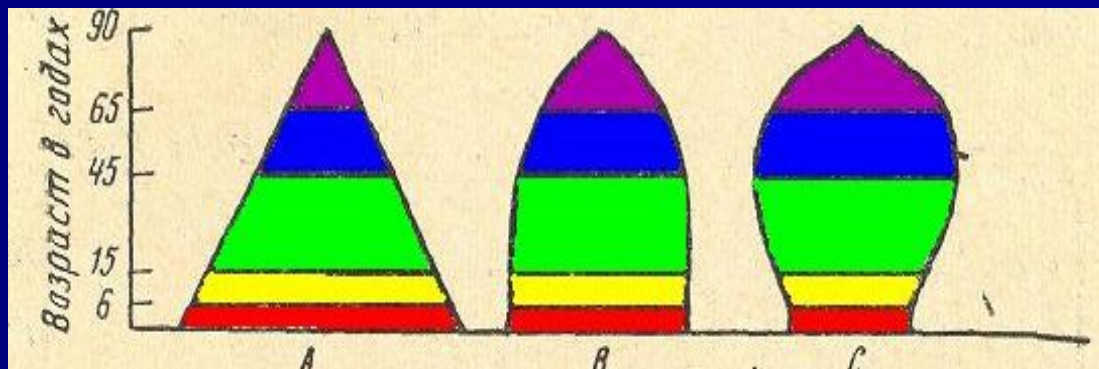
В хорошие годы формируются генерации, доминирующие в популяциях.

При этом растёт доля молодых животных.

При снижении численности молодых - снижается плодовитость.

Рост смертности взрослых ведёт к уменьшению доли производителей

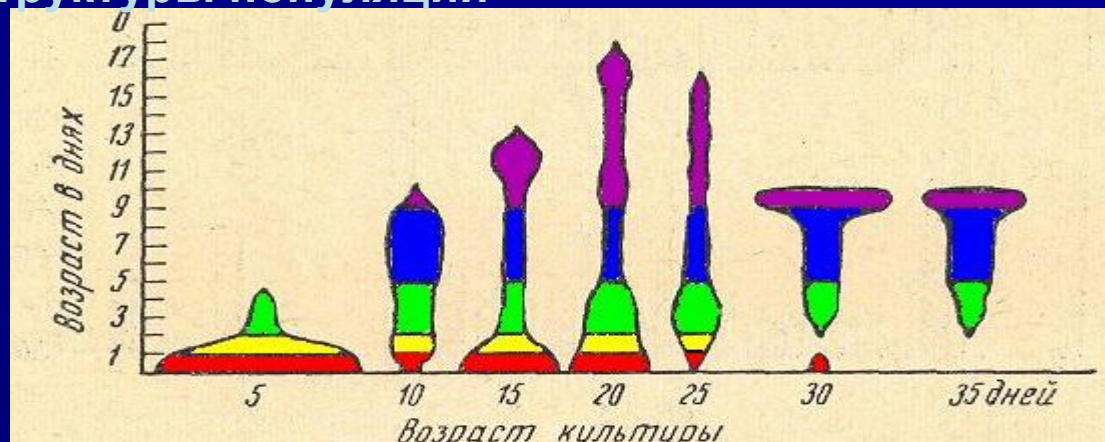
Примеры возрастной структуры популяций



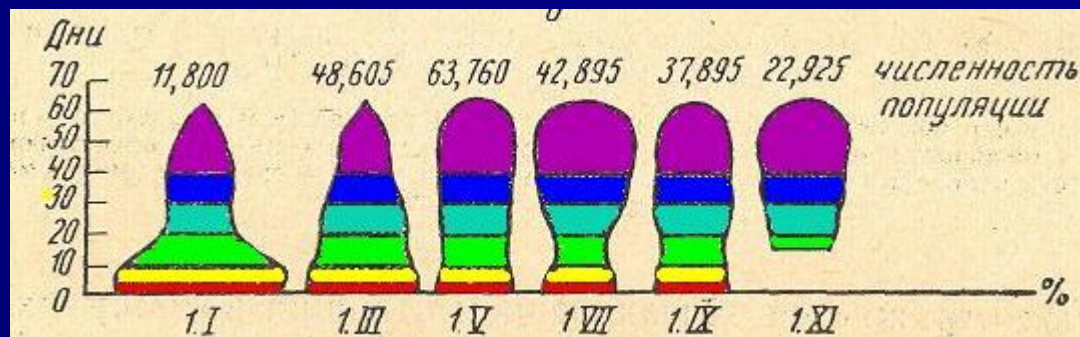
А- растущая
В- стабильная
С- убывающая

Общая схема возрастной структуры популяции

Плодовая мушка



Пчела медоносная



Особенности и роль внутривидовых отношений в формировании структуры вида

Видовая структура - это приспособление, обеспечивающее размножение, увеличение численности, удержание занятого и заселение нового пространства

Внутривидовые отношения сходны с межвидовыми, но строятся на основе конкуренции.

Каннибализм (поедание сородичей) встречается у многих видов (треска, налим, окунь, щука, личинки амфибий и т.д.)

Поедание молодых более взрослыми позволяет осваивать виды корма, недоступные напрямую (планктон, бентос)

Поедание взрослых молодыми происходит посмертно (**лососеобразные**) и улучшает выживание потомства, обеспечивая его кормом.

Конкуренция за жизненноважные ресурсы (естественный отбор) распространена повсеместно (**рыбы, амфибии, рептилии, птицы, звери**).

Паразитизм (самцов на самках) обеспечивает воспроизводство в условиях низкой численности (**удильщикообразные**).

Альтруизм (у групповых животных) сохраняет группу, укрепляет отношения (**копытные, приматы, китообразные**).

Межвидовые отношения формируют коадаптации.

Внутривидовые отношения создают целостность и единство вида при сохранении структурной дифференцировки.

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ

Численность **особей любого вида** не остаётся постоянной.

Она **меняется от сезона к сезону, растёт после периода размножения, снижается после зимовки.**

В ряду лет **число особей вида** определяется **климатическими, кормовыми, рельефообразующими и т.д. факторами.**

В течение нескольких лет она может **неуклонно расти, а затем снижаться плавно или резко.**

В одних условиях изменения численности **ведут к пульсации ареала, в других - после спада ни границы, ни число особей не восстанавливаются.**

Причины колебаний численности **могут быть различными, но их общий характер видоспецифичен.**

Различия **состоят в особенностях** возрастной, территориальной и половой **структуры.**

У одних видов колебания численности значительны, у других - нет.

Характер динамики **вида** определяется его морфофизиологическими и экологическими особенностями **и отражает отношения вида со средой.**

Количественные изменения в популяции это итог баланса между размножением, гибелью и миграциями.

Показателем размножения является плодовитость - количество потомства.

Средняя величина плодовитости сложилась эволюционно как приспособление для компенсации убыли популяций.

Диапазон колебаний плодовитости очень велик:

луна-рыба за один раз вымётывает до 300 млн икринок,
яйцеживородящие акулы производят несколько штук яиц,
зелёная жаба откладывает в год 8-12 000 яиц,
сумчатая квакша - 200 икринок,
суринамская пипа - 100 яиц,
яйцеживородящая чёрная саламандра - 2 детёнышей.

Количество потомства связано с развитостью заботы о нём.

Высокая плодовитость при большой детской смертности и быстром созревании - *r-стратегия*

Малое число потомков при низкой их смертности и медленном взрослении - *K-стратегия*

Долгое время считалось, что величина плодовитости коррелирует со средней нормой гибели особей вида.

Было доказано, что количество потомства определяется, в первую очередь, возможностями для его выращивания (Лэк, 1957).

В популяциях доминируют особи из тех выводков, в которых большинство достигло половой зрелости.

Таким образом, идёт отбор на наиболее эффективную плодовитость. Это средство борьбы с конкурентами.

Характер плодовитости зависит от ряда особенностей:

- скорости полового созревания
- суммарного годового приплода
- соотношения полов

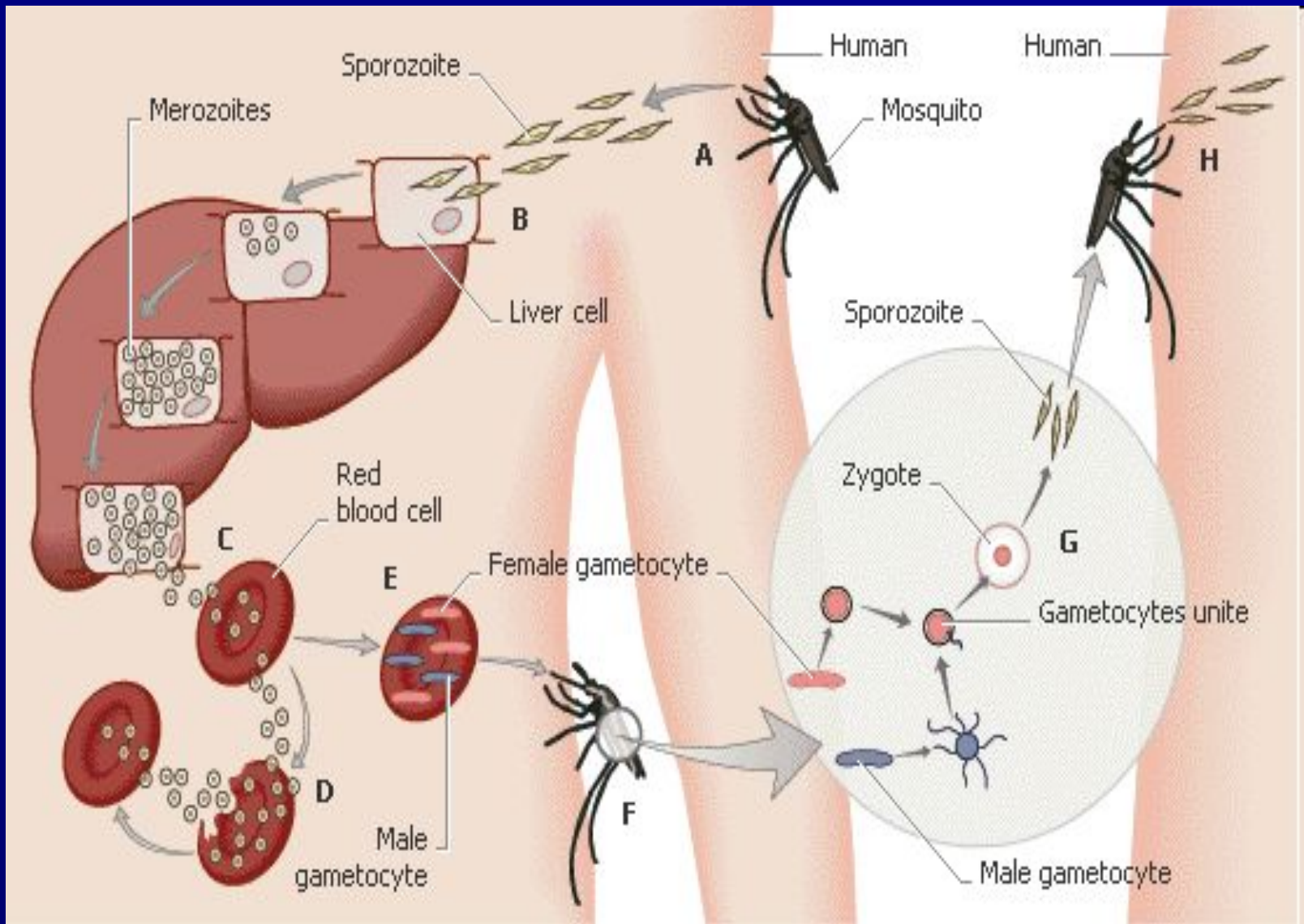
Выделяют две группы видов по характеру размножения:

- **моноциклические** - дающие потомство 1 раз в жизни. Чаще, это низкоорганизованные животные, у которых личиночная стадия продолжительна, а взрослая - коротка и посвящена, преимущественно, размножению. Взрослая группа представлена одной генерацией (реже 2-3 соседними). Такой цикл связан с опасностями взрослой жизни (тихоокеанские лососеобразные, ручейники, подёнки и т.п.).

- **полициклические** - размножающиеся неоднократно.
Переход к такому циклу проявляется в порционном размножении (повышается вероятность выживания).
Собственно полициклическое размножение бывает непрерывным (у маложивущих видов) периодическим (сезонным).
Взрослая группа состоит из нескольких генераций, что обеспечивает стабилизацию плодовитости.
У некоторых видов проявляется особая форма полициклическости - способность размножаться на разных стадиях жизненного цикла при помощи шизогонии, полиэмбрионии, партеногенеза, неотении (простейшие, кишечнополостные, черви, членистоногие, амбистомы).



Аксолотль - неотеническая личинка тигровой амбистомы



Жизненный цикл малярийного плазмодия

Важнейшим параметром популяции является смертность.

Гибель животных вызывается множеством причин, в том числе и случайностями (для отдельных особей).

В целом, популяционная смертность достаточно закономерна, но неодинакова у разных половых и возрастных групп.

Уровень смертности определяется:

продолжительностью жизни особей

последовательностью отмирания отдельных генераций

характером возрастного состава популяции.

У большинства животных ранняя детская смертность преобладает над взрослой.

У рыб, не охраняющих икру и имеющих пелагических личинок, до взрослого состояния доживают 1-2% от выплода.

У видов рыб, которые прячут и охраняют икру, или потомство которых имеет мало врагов, - выживаемость выше.

У птиц и зверей до наступления половой зрелости гибнет 70-80% приплода.

Рост гибели характерен в период начала самостоятельной жизни, особенно во время расселения (гибнет 60-70% генерации).

У взрослых особей, после расселения, смертность падает.

До предельного возраста в природе доживают только отдельные особи (у грызунов $1-3 \times 10^{-3}$ родившихся).

Различается смертность у разных полов.

В сезон размножения погибает больше подвижных самцов, в то время как самки выживают, сидя в норах.

К концу размножения самки преобладают по численности.

Во время зимовки наоборот, самок гибнет больше, чем самцов.

К началу нового периода размножения численность обоих полов выравнивается.

В ходе эволюции видов выработалась такая особенность, как повышенная рождаемость того пола, гибель которого больше.

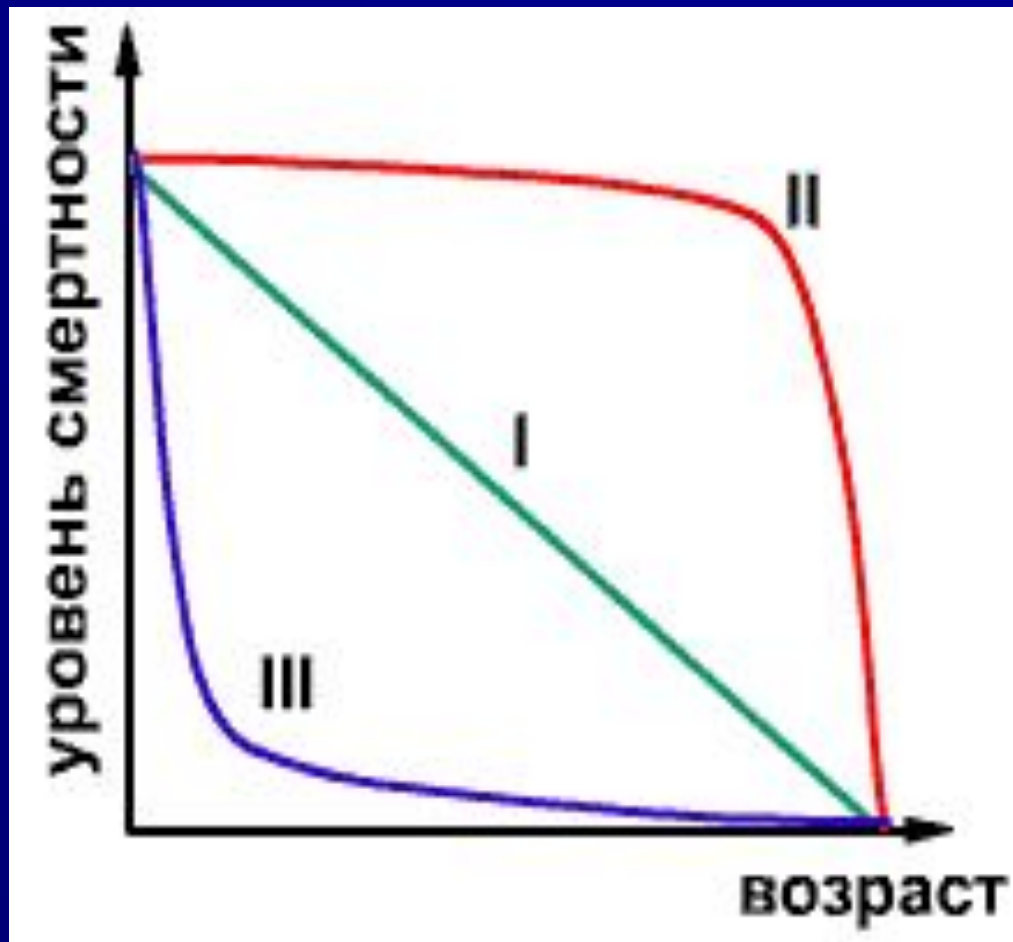
Не у всех видов смертность молодых превышает взрослую.

У некоторых беспозвоночных (насекомых) гибель взрослых максимальна:

их личинки живут в почве или стволе дерева где у них мало врагов, а взрослые обитают на поверхности.

У подобных видов продолжительность жизни имаго коротка, а плодовитость велика.

Величина гибели животных на разных стадиях жизненного цикла определяет общий характер смертности в популяции



I- смертность одинакова в течение всей жизни

II- высока смертность молодых и относительно стабильна стойкость взрослых

III- более высокая смертность взрослых, а молодые живут в защищенных условиях

Важным механизмом балансировки популяционной численности являются **миграции**.

Чаще всего, им подвержены молодые особи, которым не досталось индивидуального участка в родной популяции.

В разных популяциях соотношение плодовитости и смертности различается, что связано с отличиями кормности и комфортности.

Миграции позволяют освобождать **одни** местообитания от избыточных особей и пополнять **другие**, где численность недостаточна, чтобы освоить всё пространство.

Перемещение свободных представителей вида в новые местообитания позволяет также поддерживать единство вида и распространять **новые сочетания генов и признаков**.

РЕГУЛЯЦИЯ ЧИСЛЕННОСТИ В ПОПУЛЯЦИЯХ

Интенсивность размножения имеет приспособительный характер. Факторы среды **влияют** на состояние особей, **корректируют** сроки и ход размножения.

В благоприятных условиях **размножаемость** выше и имеет лучшие последствия (**число приплода, выживаемость, физические параметры**).

В неблагоприятных условиях **размножаемость** ниже или **вовсе** прекращается.

Величина смертности изменяется **вслед** за изменениями среды или **самой** популяции.

Миграционные процессы так же позволяют регулировать состояние популяций.

Важным параметром состояния популяции является плотность: количество особей на единицу пространства (площади или объёма). Плотность определяется балансом рождаемости, смертности и миграции в конкретный момент времени.

Когда популяция растёт - её плотность увеличивается.

В результате роста численности

ухудшаются условия питания, дыхания, размножения
уменьшаются размеры участков, заселяются станции переселения
в среде накапливаются продукты обмена веществ
падают темпы роста и развития (особи мельчают)
снижается интенсивность размножения, уменьшается плодовитость
распространяются инфекции и инвазии, вспыхивают эпизоотии
частота встреч с сородичами приводит к усилению физиологического стресса

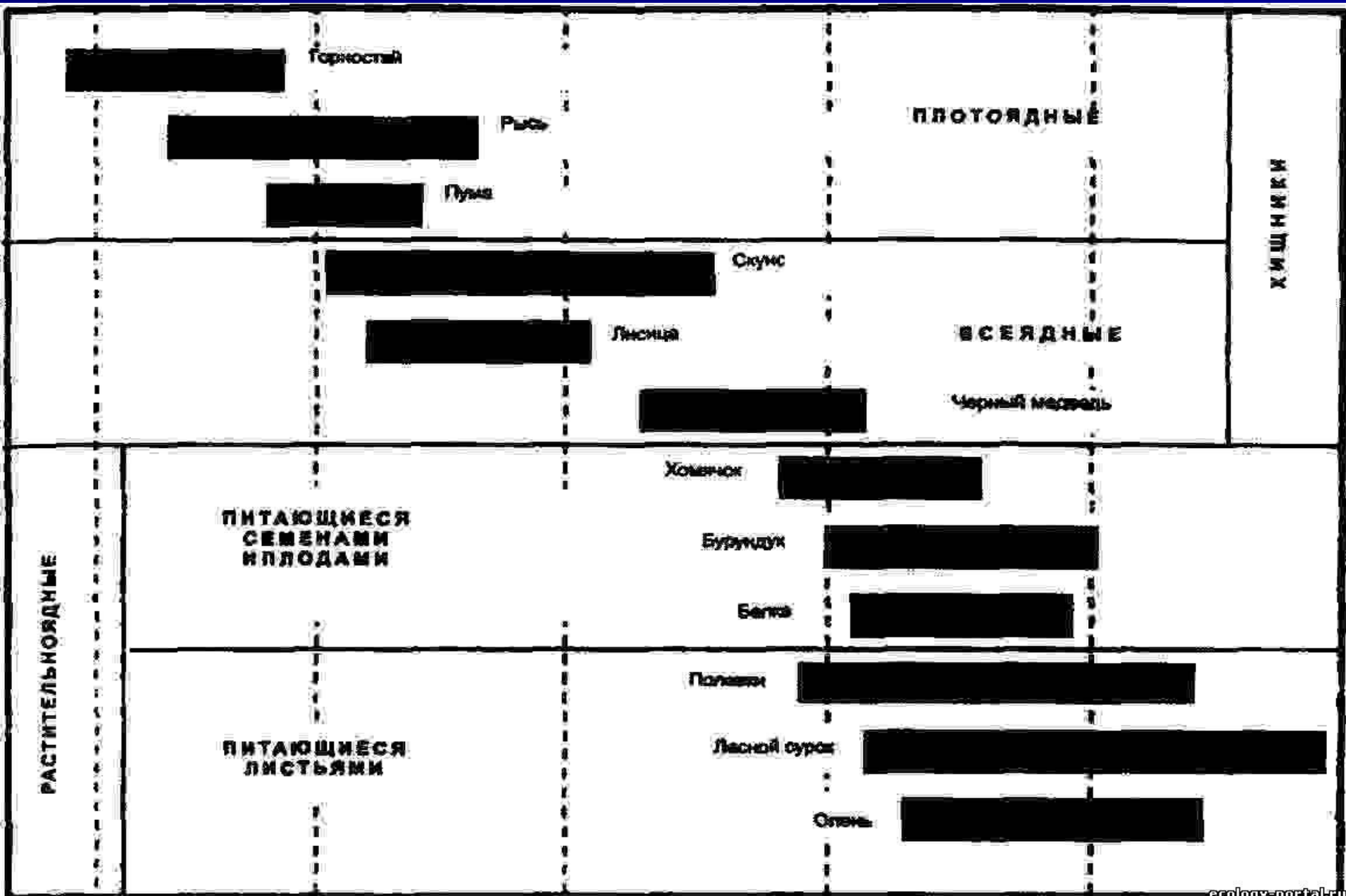
У ряда видов (грызуны) задерживается наступление половой зрелости.

У видов с чёткой территориальной структурой особи, не получившие участка, не размножаются.

Бездомные особи - потенциальные мигранты.

В результате численность популяции резко снижается.

Плотность популяций у разных видов млекопитающих (в килограммах биомассы на гектар)



При снижении численности **популяции** постепенно улучшаются условия питания и дыхания ускоряются рост и развитие часто увеличивается доля рождающихся самок поиск пары ведет к активизации кочёвок особи концентрируются в стациях выживания (быстрее компенсируются потери численности).

Численность популяции начинает расти.

Регуляторные и компенсаторные процессы **в популяциях** стабилизируют динамику численности и дают **виду** возможность приспособиться к **изменениям среды**.

Но они не обеспечивают полной стабильности.

Каждый вид использует среду односторонне - истощает, трансформирует, загрязняет отходами жизнедеятельности.

В результате вид и среда меняются, **обоюдно** влияя друг на друга, и испытывая действие независимых факторов (климатических, космических).

У одних видов **такие изменения** сдерживаются внутренней регуляцией и не дают резких всплесков численности, а у других - нет, что ведёт к сильным перепадам в числе особей.

Факторы, регулирующие численность насекомых при различной плотности популяции (по Г. А. Викторову, 1967)



Условия среды значительно влияют на динамические свойства популяций.

В стабильных условиях **ареал и численность мало меняются.**

Неблагоприятные изменения среды сильнее отражаются на популяции **с высокой плотностью**, занимающей все доступные для жизни места, чем на **небольшой, но живущей только в оптимальных биотопах.**

При изменениях среды **ареал и численность также изменяются.**

В природе существуют сезонные и многолетние **колебания численности**, определяемые взаимоотношениями рождаемости, смертности и миграций.

Сезонные колебания заметнее всего в средних и высоких широтах.

На них влияет частота размножения:

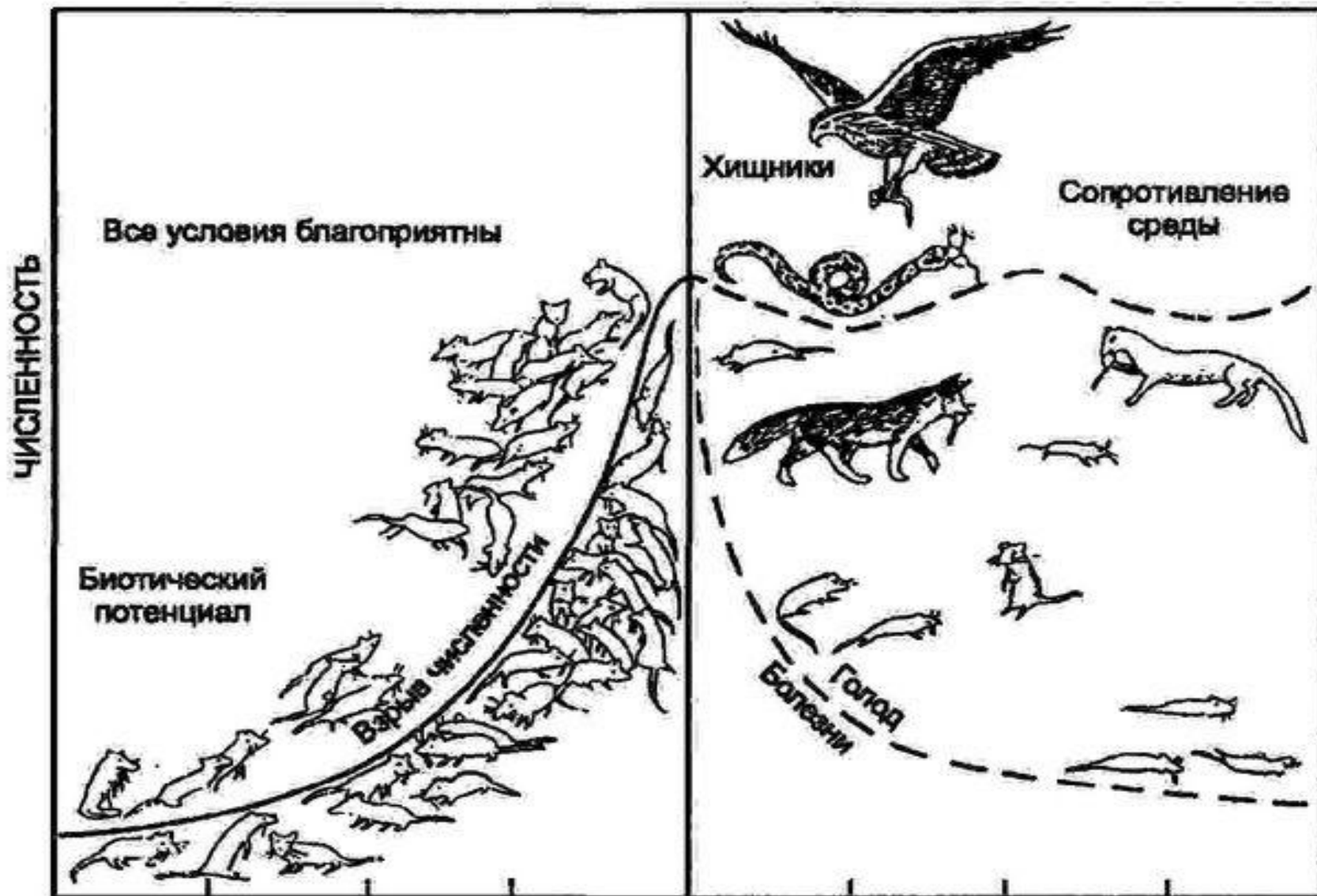
при однократной численность минимальна перед сезоном размножения, при многократной - картина сложнее.

Изменения численности отражаются на особенностях популяции генетических (принцип основателей)

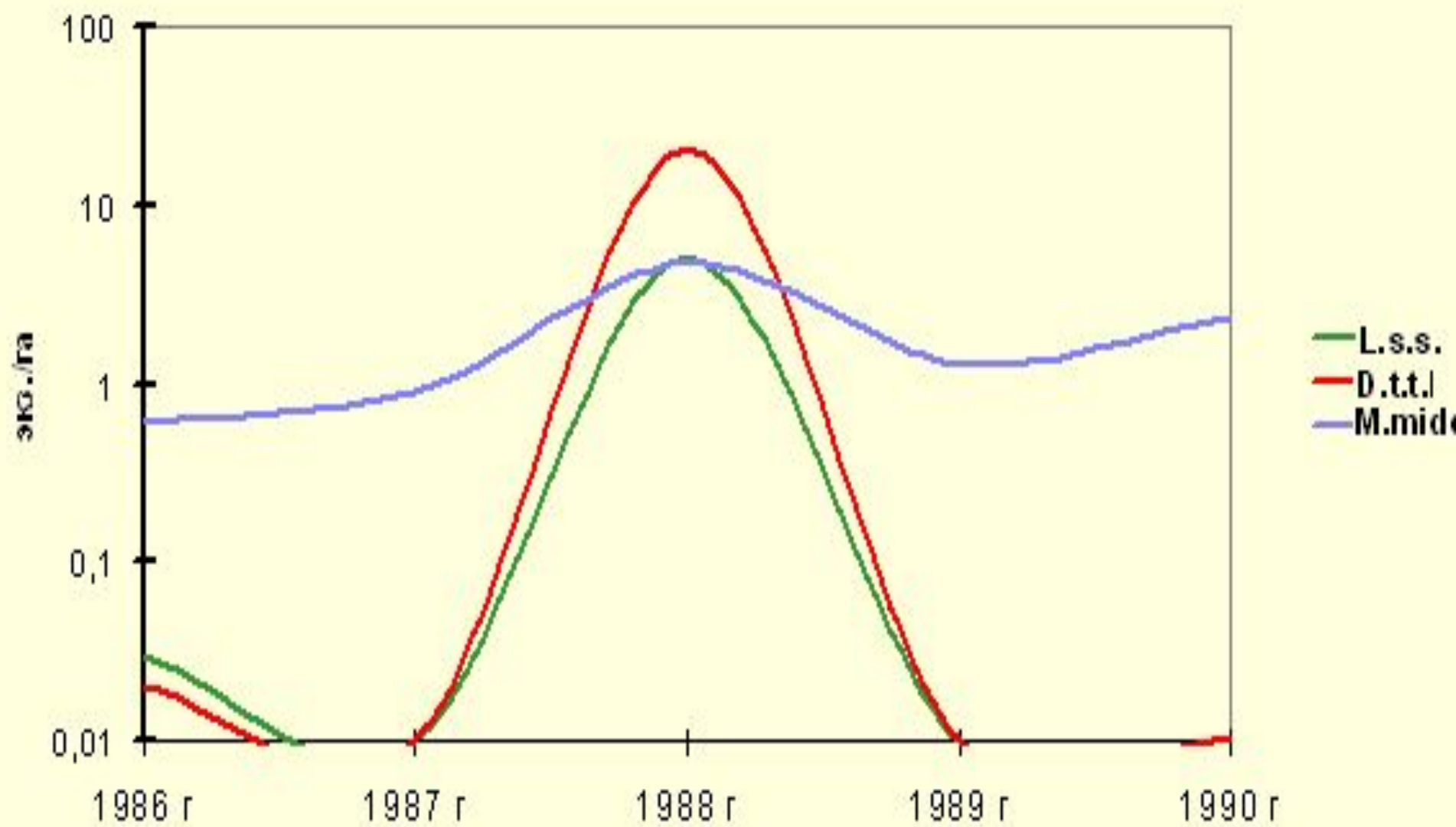
физиологических (рост иммунитета после эпизоотий, морозостойкости после холодов)

морфологических (цветовые уклонения).

Формирование волн численности



Динамика численности тундровых грызунов



Амплитуда колебаний численности - характеристический признак популяции.

Она может различаться не только у разных видов, но и у разных популяций одного вида.

Размах колебаний численности пропорционален размеру экологической ниши, её широте и ёмкости (пределах колебаний широты).

Понятие широты экологической ниши включает

- пространственные размеры
- возможность использования жизненных ресурсов местообитания (обилие врагов и конкурентов).

В тропических дождевых лесах ниши узки, т.к. экосистема предельно сложна - там численность большинства видов стабильна.

В экосистемах экстремальных (горы, тундра, степь, пустыня) и антропогенных зон структура более проста и широта ниши может значительно колебаться, приводя к всплескам численности отдельных видов.

Широта ниши может меняться из-за изменений среды (виды-вредители).

Динамика численности количественно отражает всё многообразие взаимоотношений популяций со средой.