

# Популяционный уровень жизни

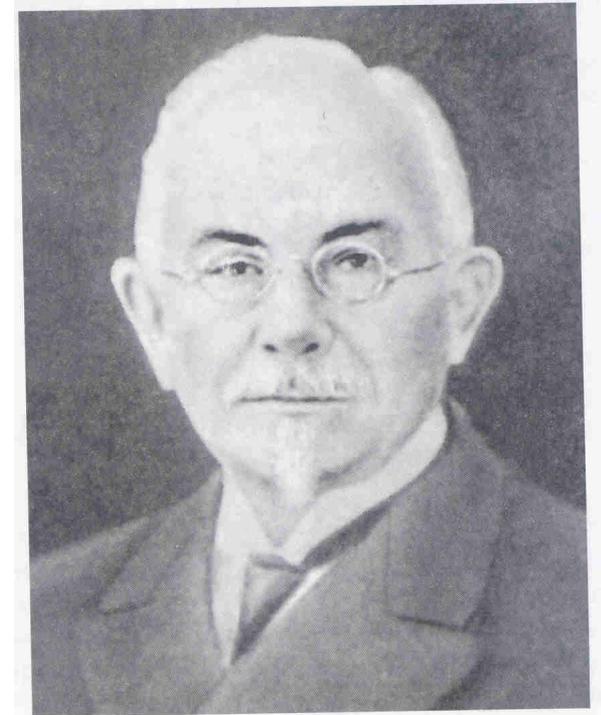
Келин Е.А.



**Популяция** (от лат. *populatio* — народ, население) — это совокупность организмов одного вида, длительное время обитающих на одной территории (занимающих определённый ареал) и свободно скрещивающихся (*способных к панмиксии*) между собой и дающих плодовитое потомство. Этот термин используется в различных разделах биологии, экологии, демографии, медицине. **Термин предложил в 1903 году датский ученый Иогансен, который** для обозначения «естественной смеси особей одного и того же вида, неоднородной в генетическом отношении» впервые было использовано понятие.

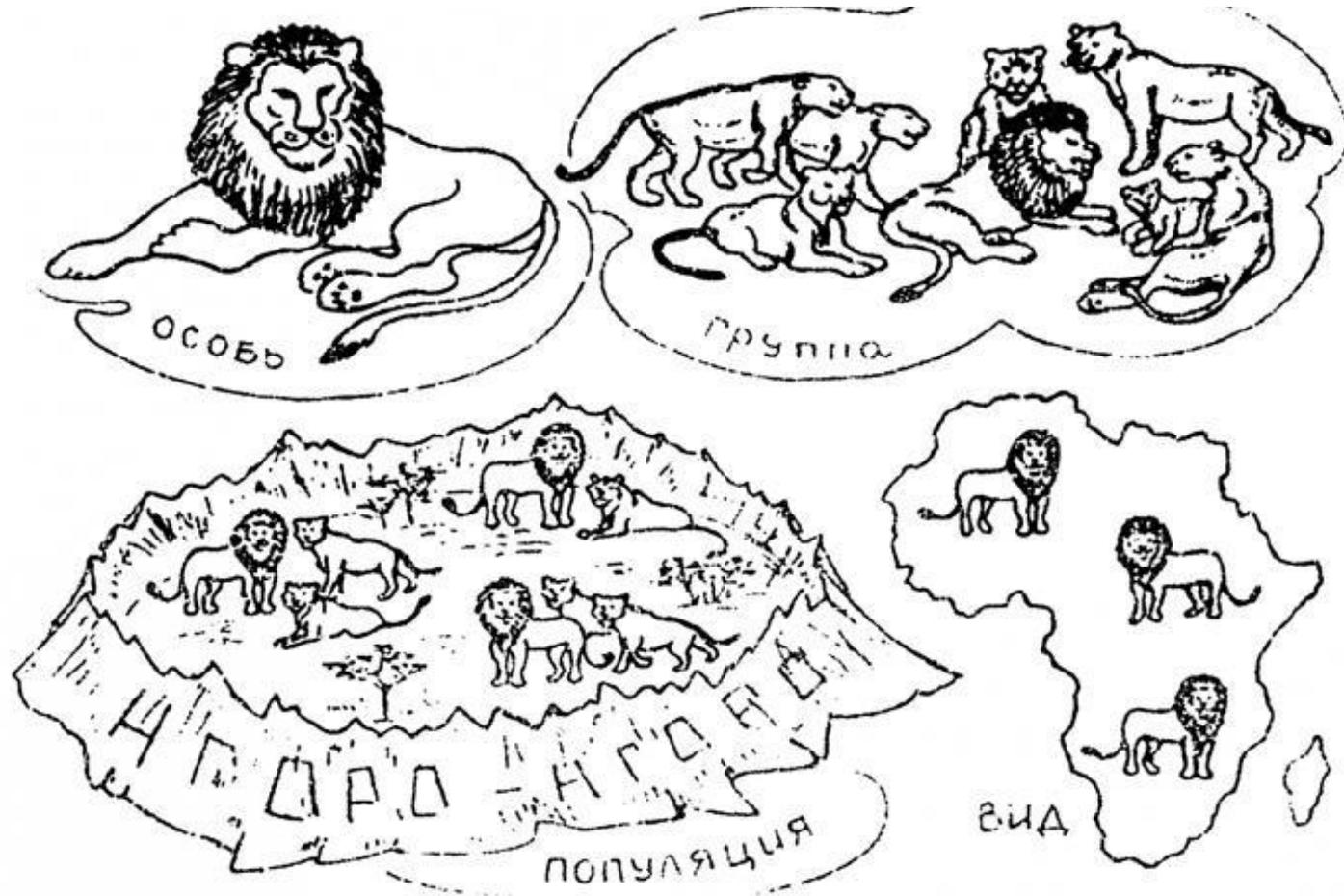
**Панмиксия** - свободное скрещивание разнополых особей в популяции.

Изучение популяций, их взаимодействия и динамики является одной из основных задач экологии. В 1930-е гг. оформилась новая область экологической науки- популяционная экология (демэкология). С точки зрения экологии, **популяция – не простая сумма особей, а единое функциональное целое.**



Вильгельм Людвиг Иогансен  
(1857–1927)

**Демэкология** (от др.-греч. δῆμος — народ), **экология популяций** — раздел общей экологии, объектами изучения которого являются изменение численности популяций, отношения групп внутри них. В рамках демэкологии выясняются условия, при которых формируются популяции. Демэкология описывает колебания численности различных видов под воздействием экологических факторов и устанавливает их причины. **Основоположник демэкологии Чарльз Элтон.** В 1932 г. он организовал бюро по изучению популяций животных.



У растений совокупность особей одного вида называют – **ценопопуляцией**.

**Популяция является генетической единицей вида, единицей эволюции.**

**Популяция может дать начало новому виду. Это процесс видообразования.**

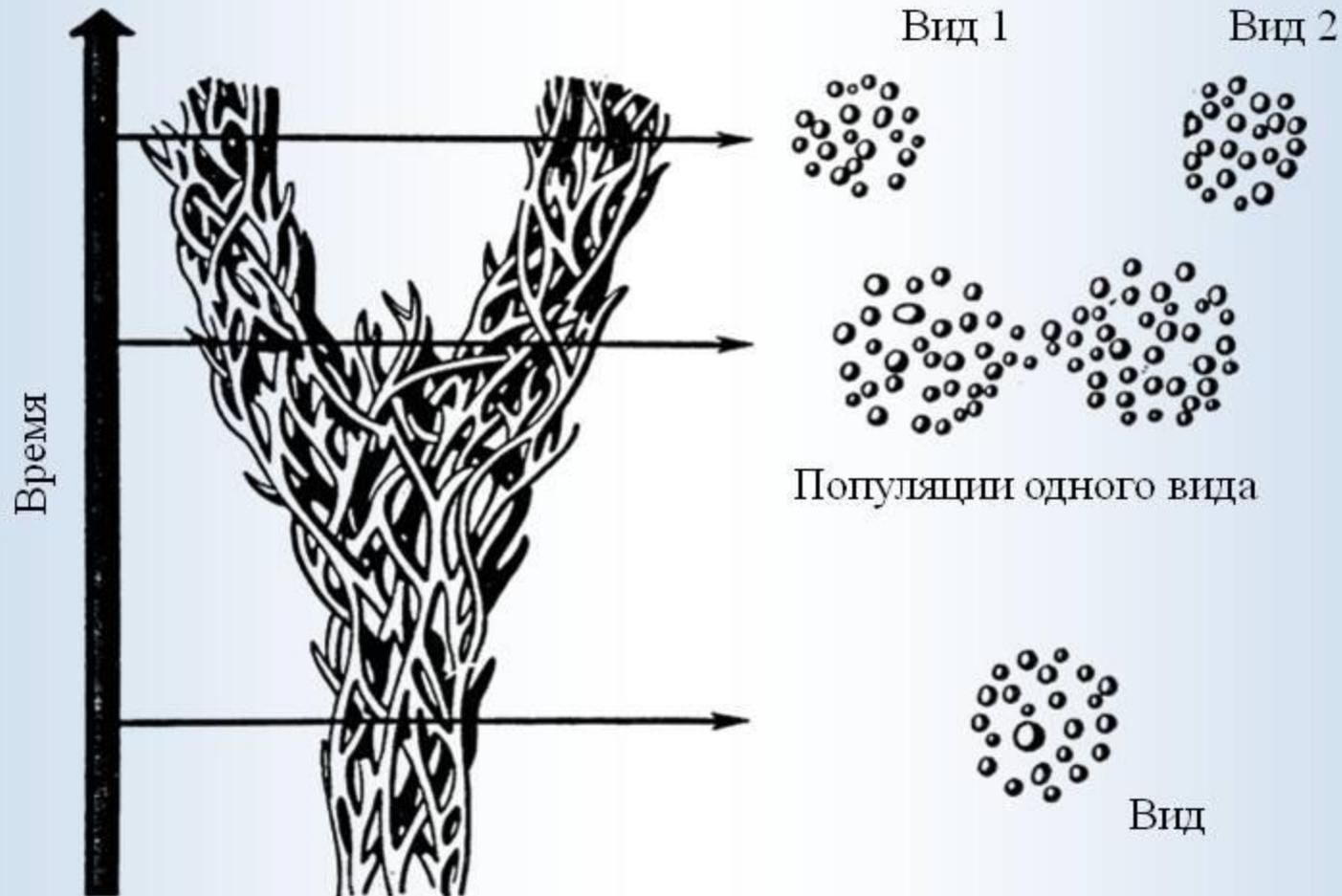
**Видообразование** — процесс возникновения новых биологических видов и изменения их во времени. При этом генетическая несовместимость новообразованных видов, то есть их неспособность производить при скрещивании плодотворное потомство или вообще потомство, называется **межвидовым барьером**, или **барьером межвидовой совместимости**.



**Основоположник  
демэкологии Чарльз Элтон.**

# Популяционная структура вида

Вид – совокупность популяций. Нарушение связи между популяциями приводит к образованию новых видов

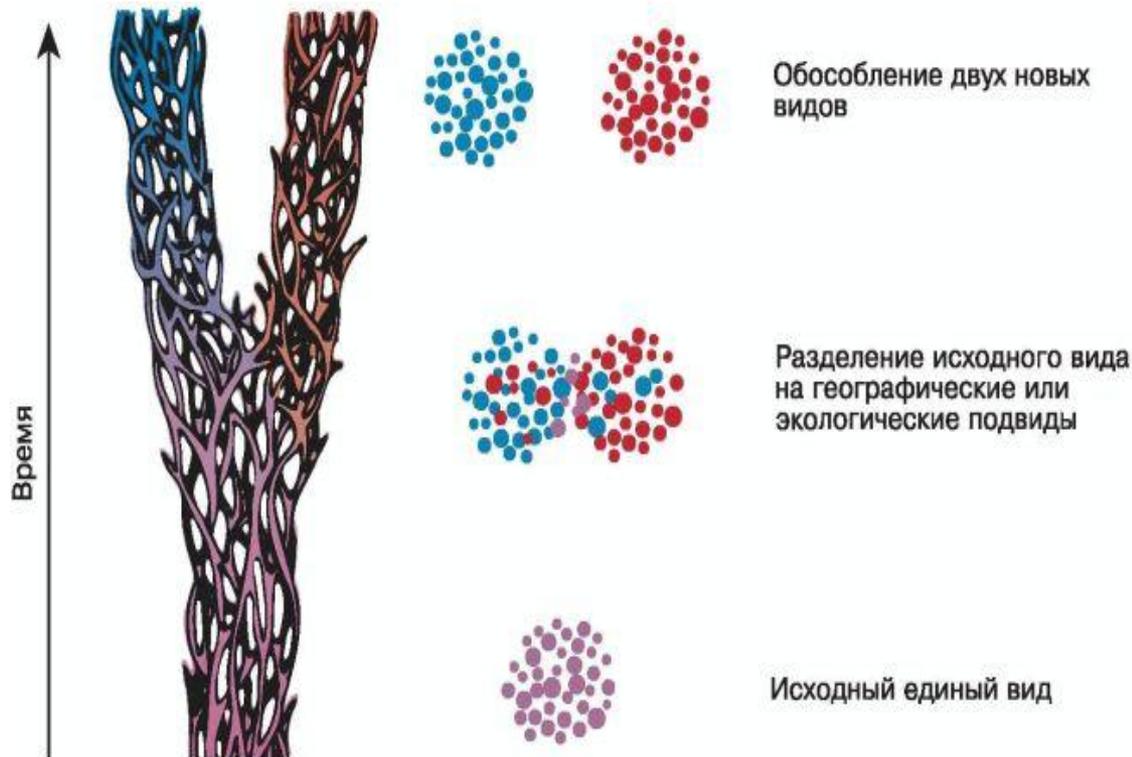


## Способы видообразования:

Экологическое (симпатрическое).

Географическое (аллопатрическое).

**Экологическое (симпатрическое; *syn-вместе, patris-родина*) видообразование** - расхождение групп особей, обитающих на одном ареале по экологическим причинам (сроки цветения, размножения, активности). **Не связано с пространственным разобщением популяций т.е. изоляцией.** В пределах единого ареала отдельные популяции отличаются условиями обитания. Из-за этого изменяется фенология (сезонная активность) особей, а в дальнейшем и морфология (внешнее строение).



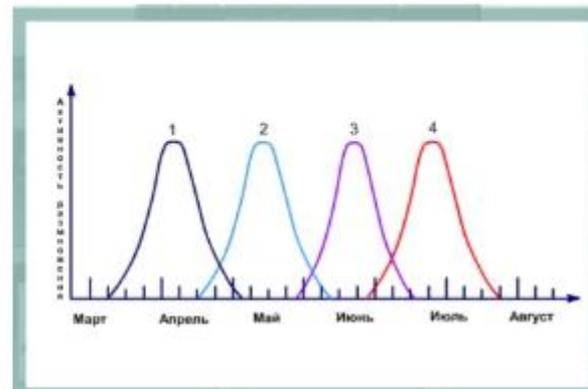
# Примеры причин экологического видообразования



Переход на другой вид пищи



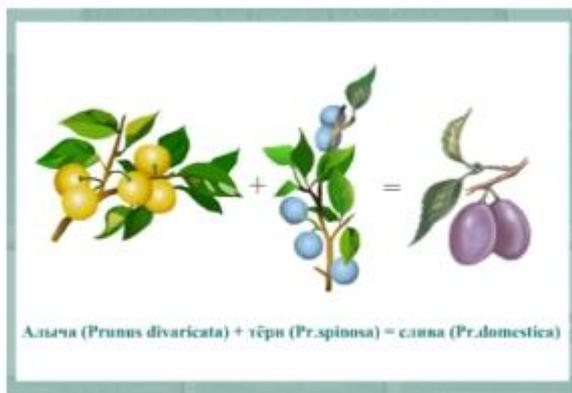
Различия в поведении



Разные сроки размножения



Увеличение числа хромосом



Гибридизация



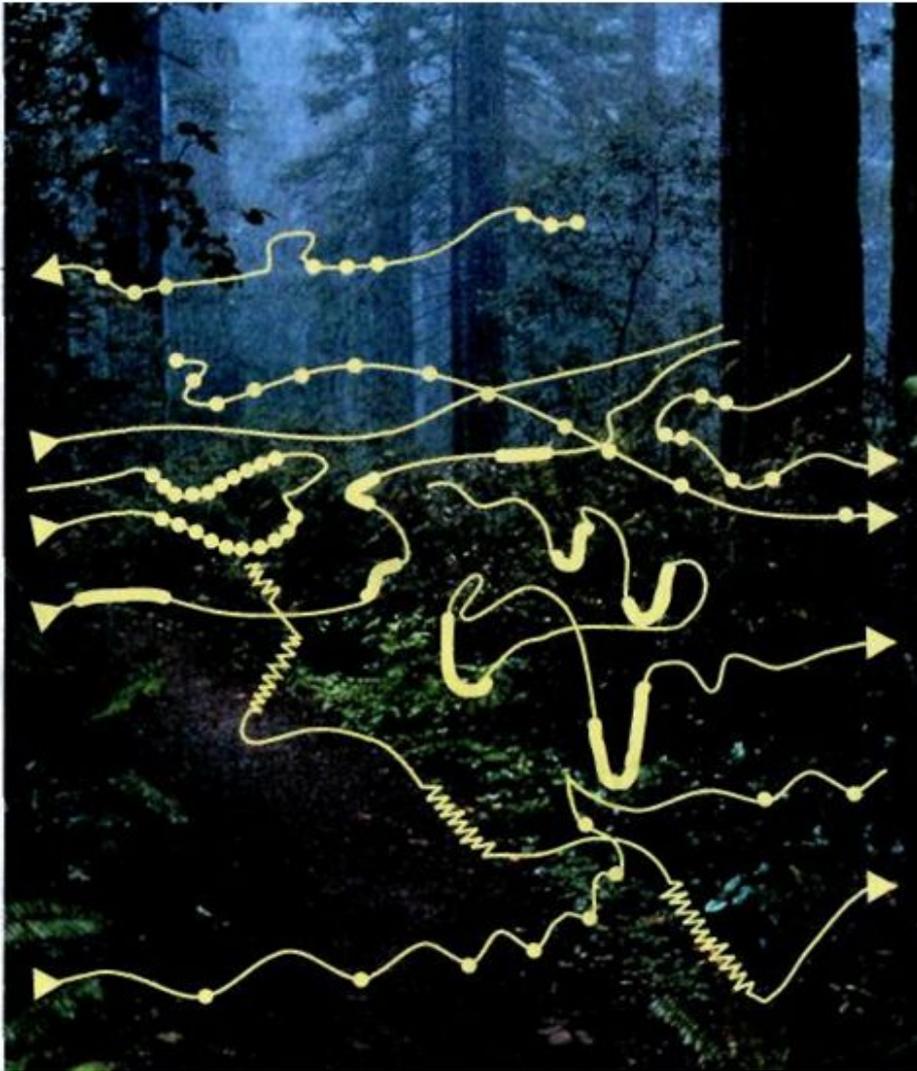
Изменения структуры хромосом

## *Экологическая изоляция.*

На Гавайских островах обитают два вида фруктовых мушек, которые внешне очень похожи. Оба вида живут в одних и тех же местах, питаются соком одного и того же древесного растения. При этом один вид питается соком, стекающим по стволам и ветвям в верхних ярусах дерева, в то время как другой — лужицами сока на лесной подстилке. Скрещивание между этими видами никогда не происходит из-за их пространственной разобщенности. Этот пример показывает, что генетические различия между популяциями могут возникать в результате разной *экологической специализации*.



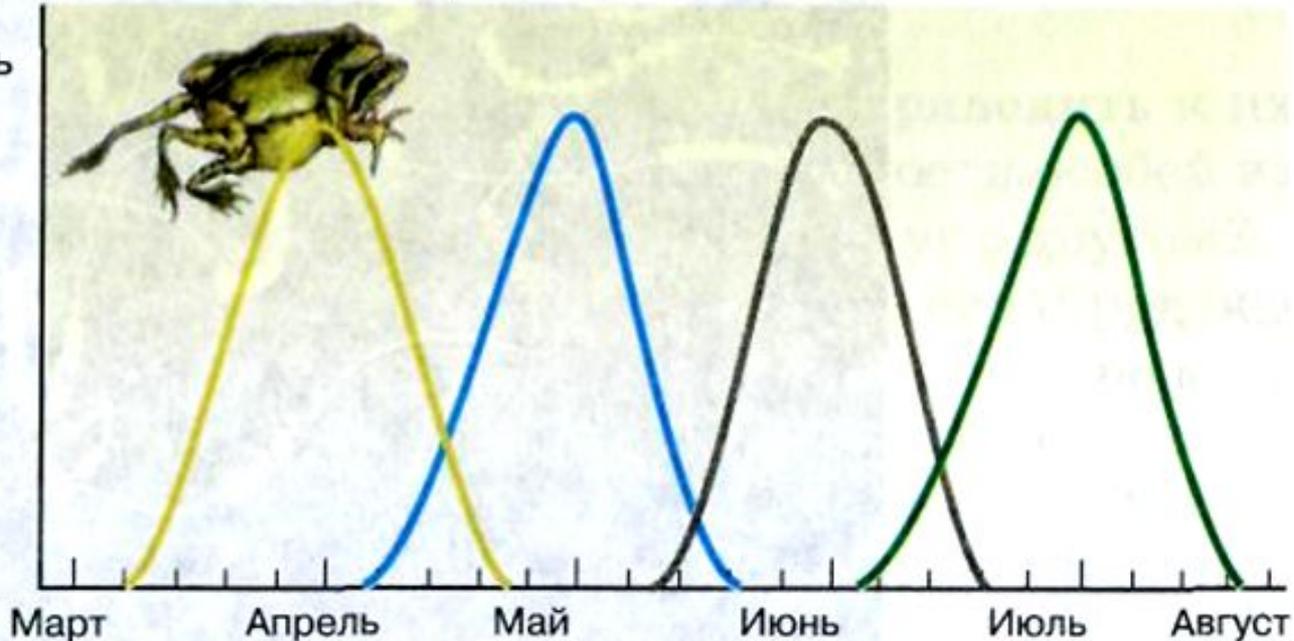
## Поведенческая изоляция.



Интересный пример *поведенческой изоляции* демонстрируют различные виды светлячков. Для каждого из обитающих вместе видов характерна определенная световая траектория и типы испускаемых световых сигналов. Траектории могут быть зигзагообразными, прямыми или в форме петли, а световые пульсации — короткими или длинными в виде устойчивых отблесков. При спаривании особи выбирают друг друга, строго ориентируясь на тип светового сигнала. Этот пример показывает, что *изоляция между популяциями может закрепляться путем формирования определенных типов поведения* — выработки рефлекторных реакций лишь на сигналы того или иного типа.

Высокая активность  
размножения

Низкая активность  
размножения



*Рис. 77.* Несовпадение в сроках размножения как пример изолирующего механизма

У многих животных период размножения начинается при строго определенных сочетаниях внешних факторов (например, температуры и освещенности). Эти факторы действуют на них как сигналы к началу спаривания. Разные виды реагируют на одни и те же факторы по-разному, благодаря этому сроки размножения у них не совпадают.

## **Экологическое видообразование**

Различные виды лютиков приспособились к жизни в самых разных условиях — в поле, на лугу, в лесу, по берегам водоемов.

**Лютик кашубский**



**Лиственные и смешанные леса**

**Лютик прыщинец**



**Обочины канав и пересыхающих водоемов**

**Лютик едкий**



**Луга и поля**

**Лютик ползучий**



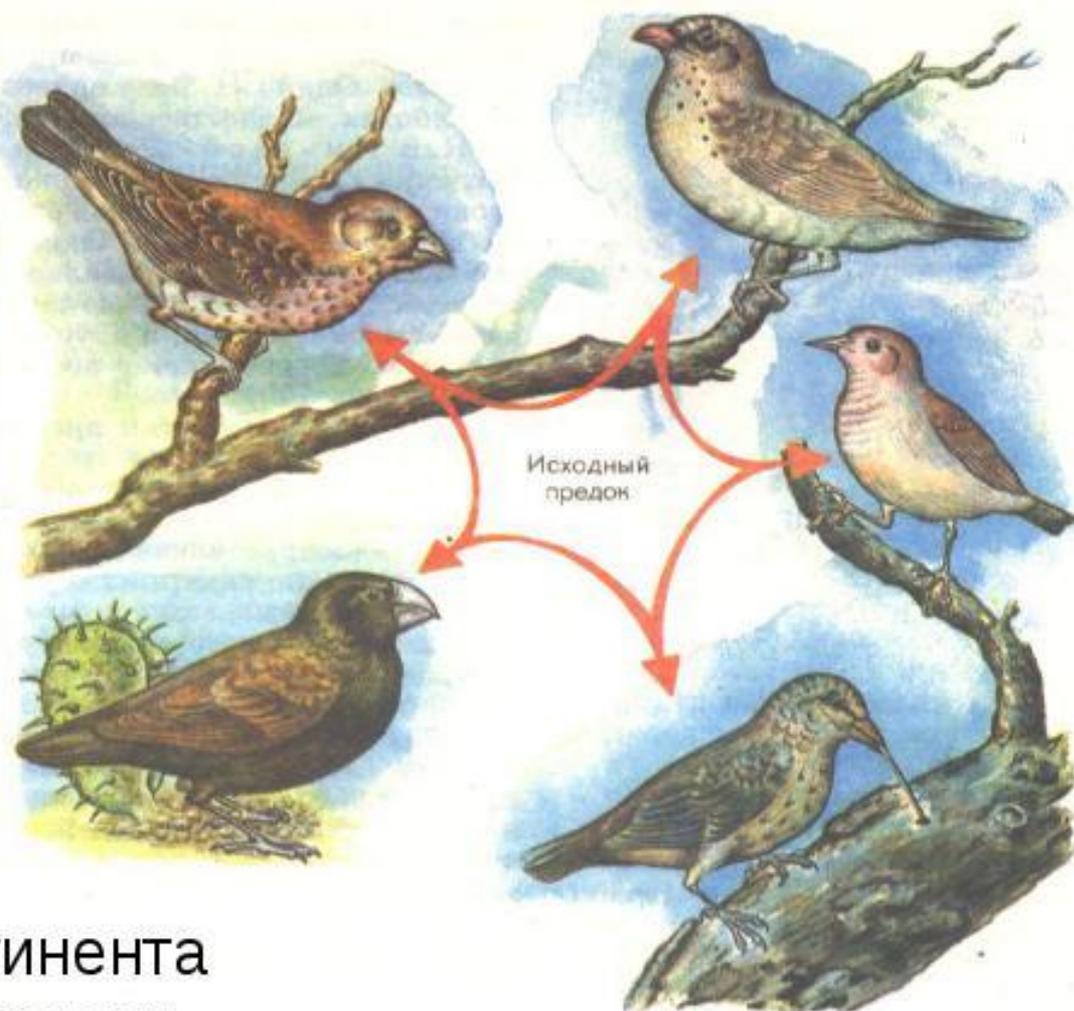
**Сырые луга**



**Форель озера Севан отличается местами обитания, нереста, нагула и т.д.**



# Галапагосские или Дарвиновы вьюрки – пример аллопатрического видообразования (на основе географической изоляции)



Исходный предок с континента дал разные виды на островах



Исходный предковый вид, живущий на материке (Южная Америка)

Питаются семенами

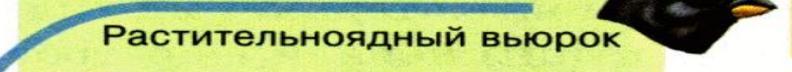


Большой клюв вьюрка приспособлен для раскалывания крупных и твердых семян

Маленькие клювы этих вьюрков хорошо справляются с мелкими семенами

Имеют длинный заостренный клюв и расщепленный язык. Основная пища — цветы и нежная мякоть опунции. Питаются также семенами

Питаются почками



Питается почками, выкручивая их толстым коротким клювом

Питаются насекомыми



Питается жуками и другими насекомыми. В поисках добычи нередко выдалбливает глубокие дыры в мягком дереве

Питаются насекомыми, собирая их на листьях и ветках

Выдалбливает в дереве дырку и, подхватив клювом кактусовую иглу или тонкую веточку, тычет ею в дерево, выгоняя насекомое

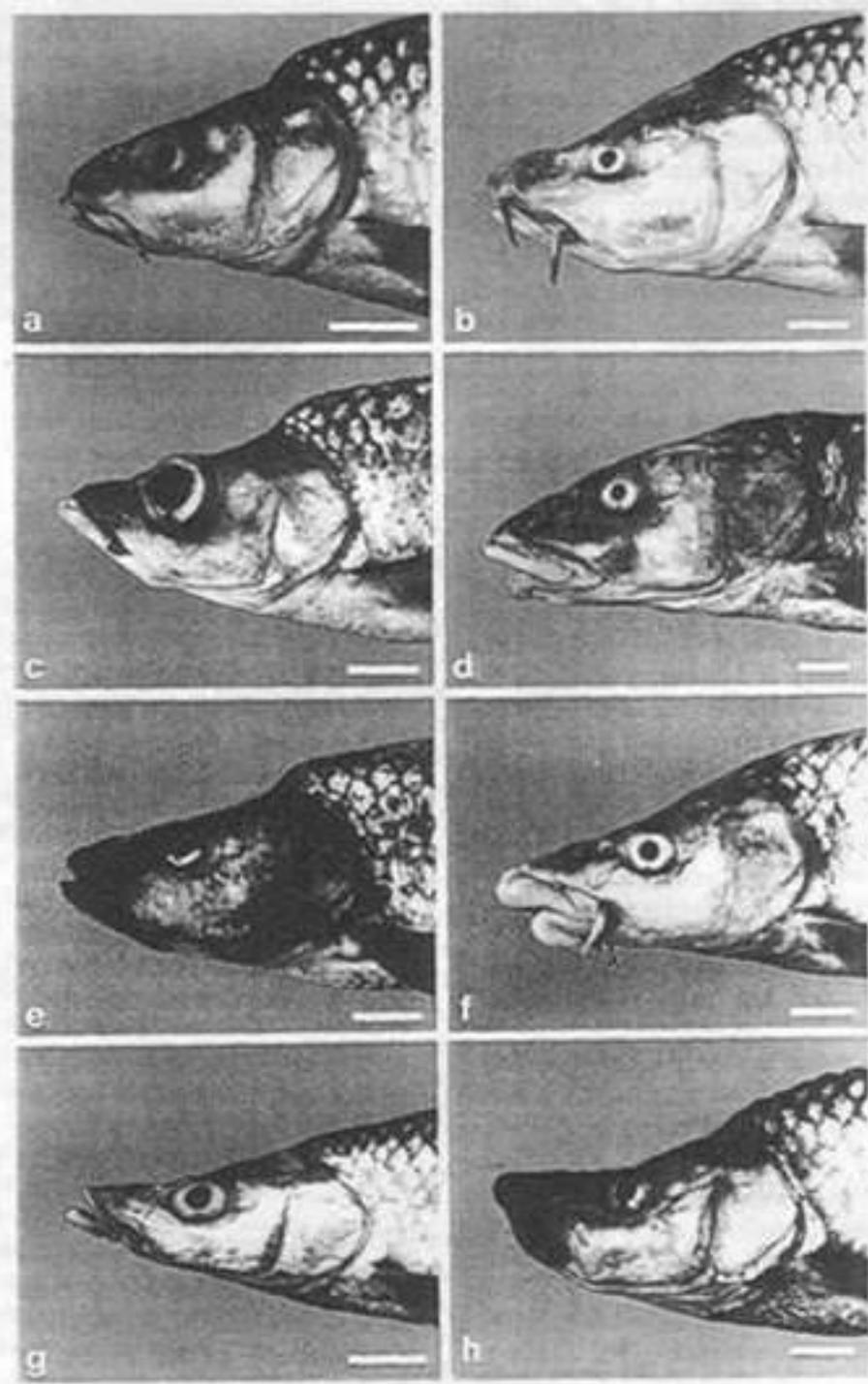
Ищет мелких насекомых на листьях, ветках и в траве, иногда ловит их на лету

**В африканском озере Виктория обитает около 500 эндемичных видов рыб** из семейства цихлидовые с различающимися экологическими нишами. Есть питающиеся планктоном; хищники нападающие на других рыб; есть специализирующиеся на питании моллюсками и даже икрой других видов рыб. По молекулярно-генетическим данным эти виды рыб близкие родственники, а образование всего веера наблюдаемых форм произошло всего недавно т.к. 15 тыс. лет назад озеро полностью высыхало.



**Быстрое симпатрическое  
видообразование в природе  
(усачи озера Тана):**

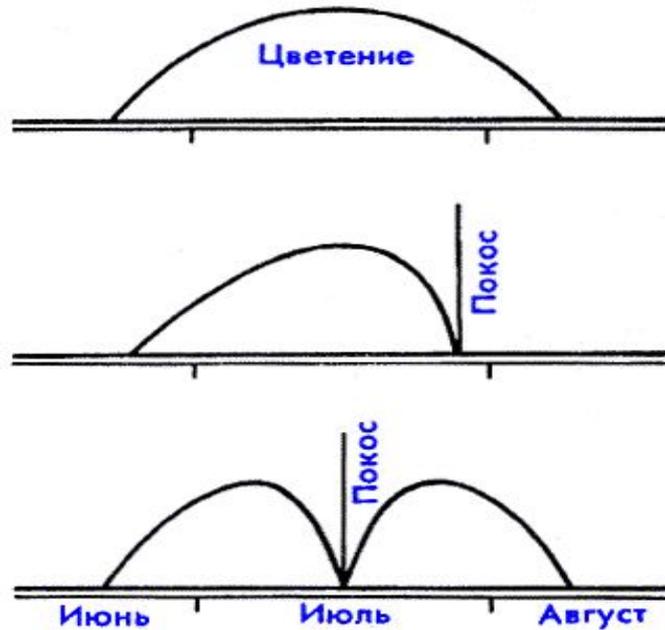
Менее чем за 30 тыс. лет из единственной формы (*Barbus intermedius*) образовалось 14 форм, из которых 8 форм стали хищниками (уникальный случай для карповых рыб).



Популяции атлантической сельди в разных районах океана размножаются в разное время года. Необходимым условием выживания молоди сельди является совпадение в сроках вылупления из икры личинок и развития мелкого фитопланктона — их основной пищи. В зависимости от широты местности пик развития фитопланктона происходит весной, летом, осенью или зимой. Соответственно различают весенне-, летне-, осенне- и зимне-нерестящихся сельдей, популяции которых живут обособленно, имеют небольшие внешние различия, но относятся к одному виду и могут скрещиваться, давая плодовитое потомство.



**Скашивание большого погремка** привело к образованию двух видов (весенняя раса-цветы жёлтые, осенняя-оранжевые). Есть ещё одна, засоряющая посеы ржи (созревает к срокам жатвы, летучки редуцировались, коробочки не открываются).



**Погремóк, или Звонéц, или Позвонóк, или Алекторолóфус** (лат. *Rhinánthus*) — род растений семейства Заразиховые. При раскачивании растения созревшие семена стучат («гремят») о стенки плода (отсюда и название). Растения представляют интересный переход от полупаразитизма к полусапрофитизму, так как корни их присасываются не к живым, а к отмершим корням других растений



**Географическое (аллопатрическое; *allos-другой, patris-родина*)** видообразование. Вызывается разделением ареала вида на несколько частей, изолированных друг от друга. Возникновение географических преград (горных хребтов, морских проливов) или активное расселение вида на новые территории приводит к образованию **ИЗОЛЯТОВ (географически изолированных популяций)**.

В результате между популяциями может возникнуть **репродуктивная изоляция** т.е. не способность скрещиваться между собой.

Одним из основных положений теории аллопатрического видообразования является **правило Джордана** - ареалы близкородственных форм животных занимают смежные территории и существенно не перекрываются.

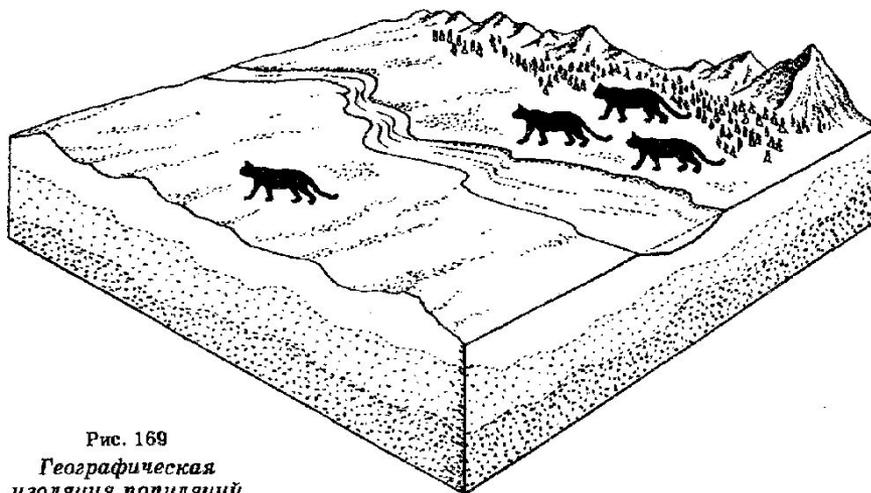
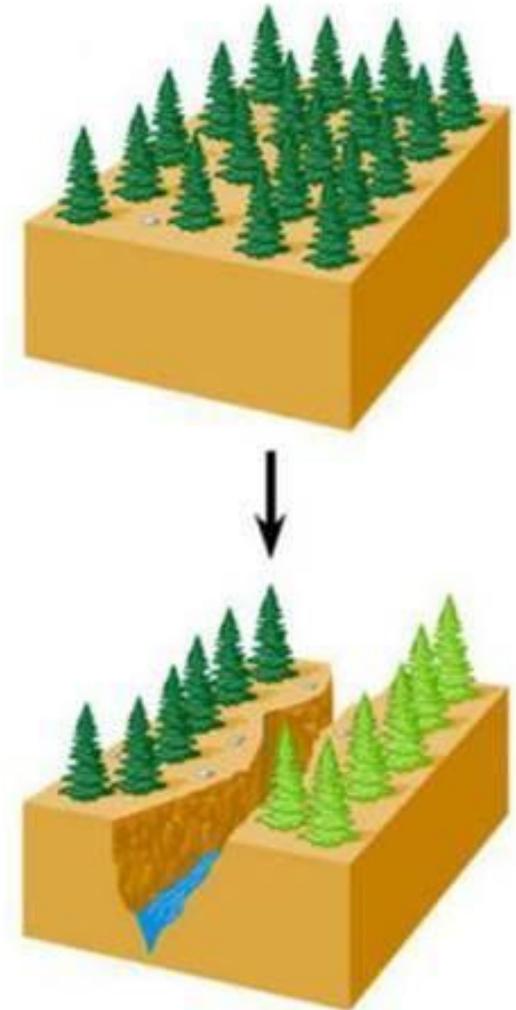
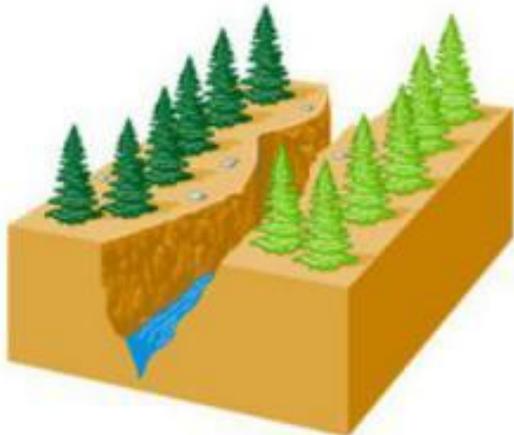


Рис. 169  
Географическая  
изоляция популяций





**Географическое  
(аллопатрическое)  
видообразование.**

*От латинских слов  
allo - разный  
и patria - родина.*



*Расширение ареала привело к многообразию видов зайцев.*

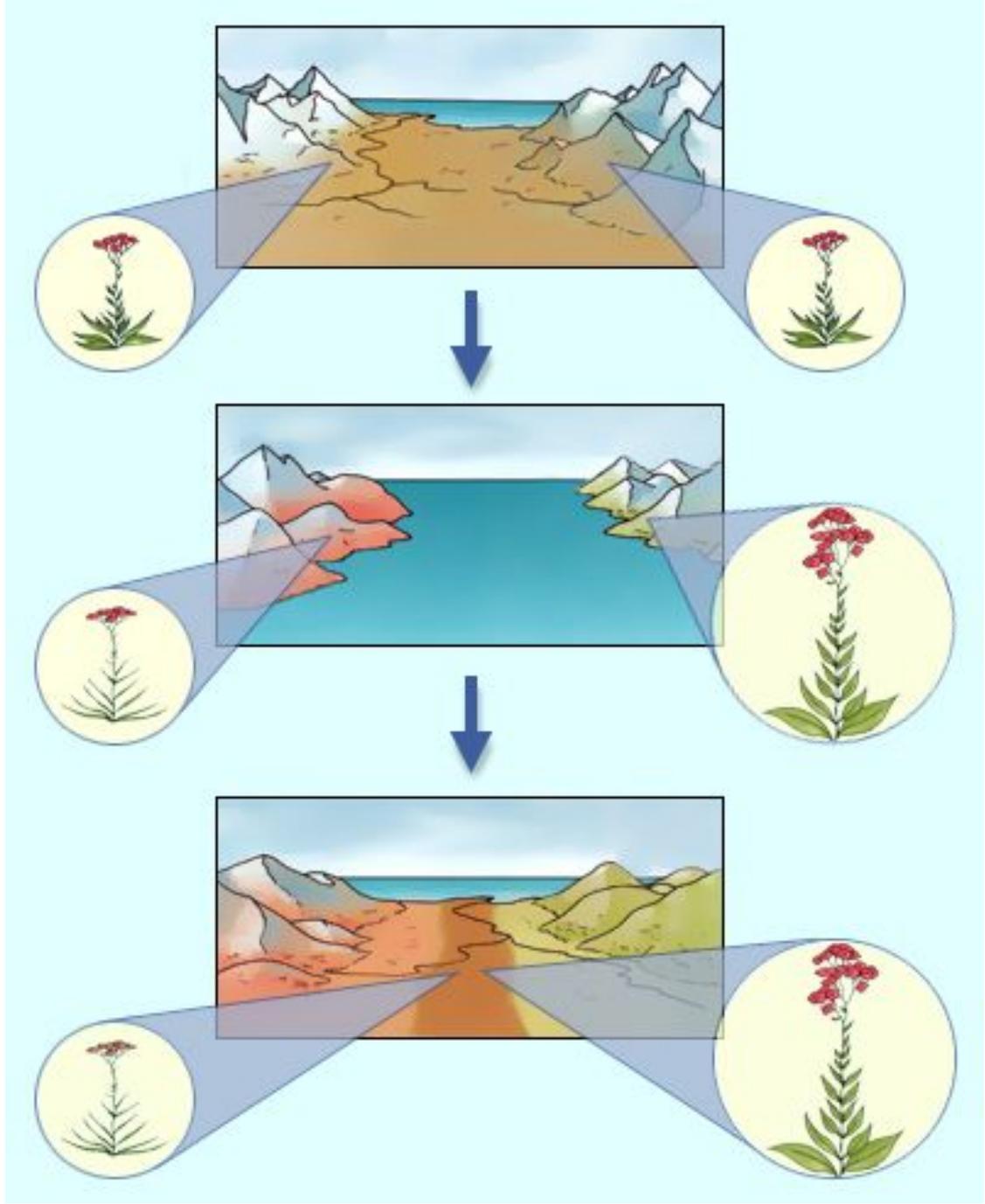
187 — заяц-беляк (187а — летом, 187b — зимой);

188 — заяц-русак;

189 — заяц-толай (ареал пустыни и полупустыни);

190 — кустарниковый заяц;

• — европейский кролик.



**Аллопатрическое  
видообразование  
протекает очень  
медленно, на протяжении  
сотен тысяч поколений.**



**Ландыш, произрастающий в Приморском крае и на Дальнем Востоке (у него более жесткие покрытые восковым налётом листья и красноватые черешки )**



**Ландыш майский распространён на Европейской территории России**





Суслик серый

Днепр



Суслик крапчатый



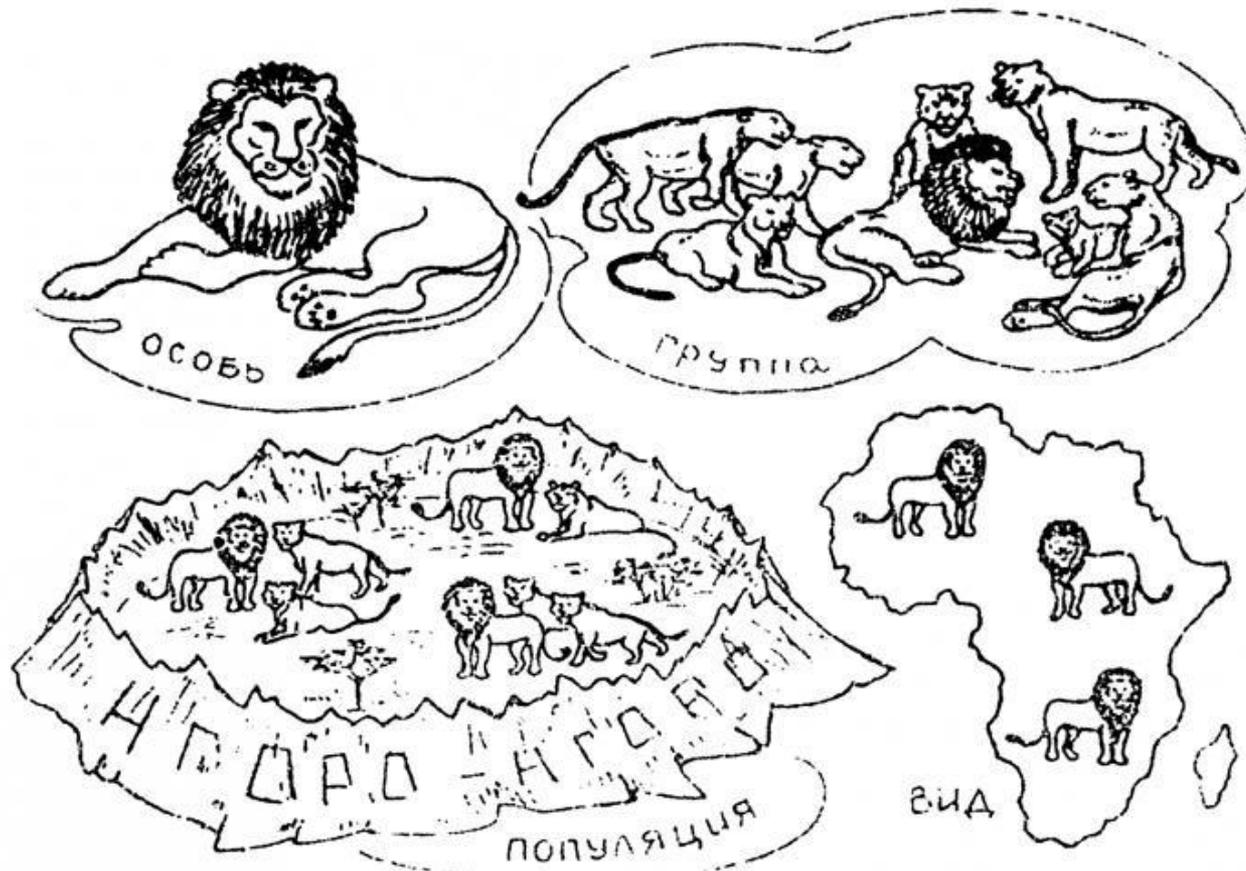
**(a) Allopatric speciation**



**(b) Sympatric speciation**

**Структура популяций.** Популяция любых организмов, существуя не только в *пространстве*, но и во времени, имеет определенную структуру: *половой состав, возрастной состав, численность*.

Экологи, изучая природное сообщество, определяют *территорию*, которую занимает популяция, подсчитывают *численность популяции* — общее количество особей на данной территории или в данном объеме. Изучается *соотношение полов* в популяции, *соотношение молодых организмов, особей среднего возраста и старых*.



Для характеристики численности популяции удобно использовать такое понятие, как **плотность популяции** — число особей, которое приходится на единицу площади или объема.

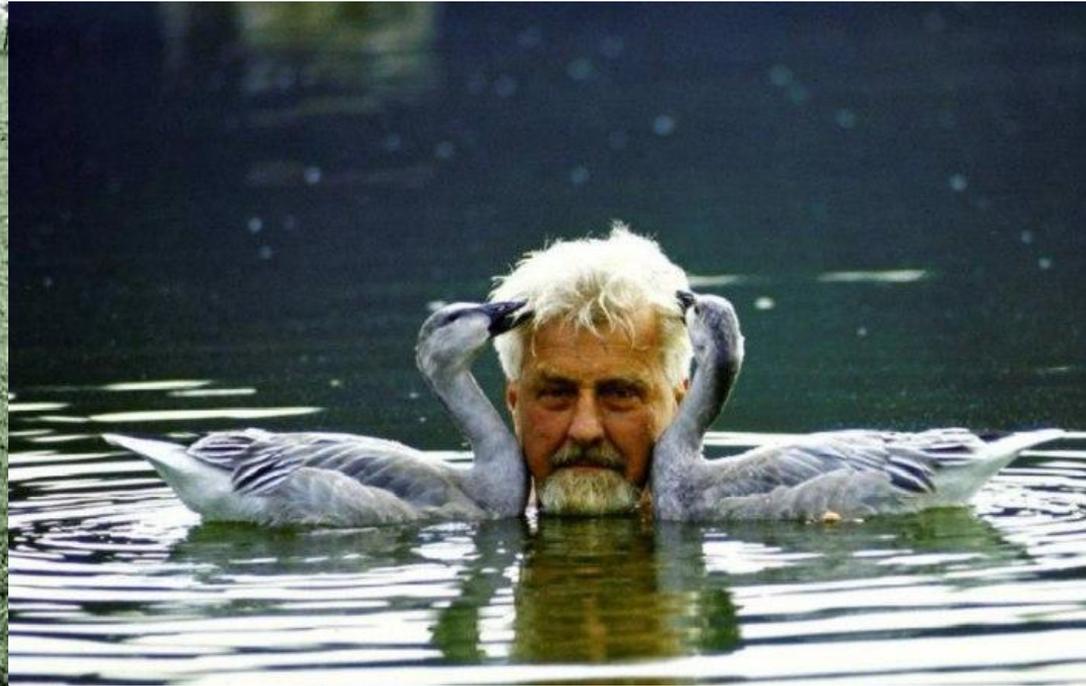
Для нормального существования ряски или хлореллы достаточно площади, равной их размерам, а слону требуется площадь, определяемая десятками квадратных километров.

Все эти характеристики помогают оценить состояние популяции, прогнозировать ее будущее.



## Этологическая (поведенческая) структура популяции.

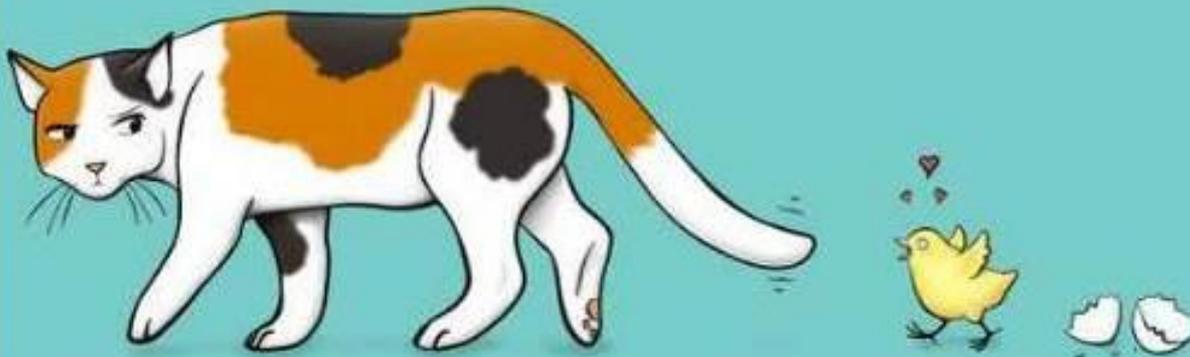
**Этоло́гия** — полевая дисциплина зоологии, изучающая генетически обусловленное поведение (инстинкты) животных, в том числе людей. Основоположник этологии, лауреат Нобелевской премии 1973 г. Конрад Лоренц называл этологию «морфологией поведения животного»



Очень важное значение в формировании этологии особи занимает явление **запечатления или импринтинга** (от англ. *imprint* — *оставлять след, запечатлевать, отмечать*) — в этологии и психологии специфическая форма обучения; закрепление в памяти признаков объектов при формировании или коррекции врождённых поведенческих актов. Объектами могут являться родительские особи (выступающие и как носители типичных признаков вида), братья и сестры (детёныши одного помёта), будущие половые партнёры (самцы или самки), пищевые объекты (в том числе животные-жертвы), постоянные враги (образ внешности врага формируется в сочетании с другими поведенческими условиями, например, предостерегающими криками родителей), характерные признаки обычного места обитания (рождения).



Запечатление осуществляется в строго определённом периоде жизни (обычно в детском и подростковом возрасте), и его последствия чаще всего необратимы. Наиболее изученная и показательная форма запечатления — *«реакция следования»* зрелорождающихся птенцов или детёнышей млекопитающих за родителями и друг за другом.



## *Одиночный образ жизни*

Характерен для многих видов, но они образуют временные скопления в период зимовок, перед размножением.



**Семейный образ жизни:** основан на необходимости заботы о потомстве, на территориальной общности (львы, медведи, приматы) **Прайд** (англ. *Pride*) — семейная стая львов, приматов. Прайд состоит из одного или нескольких взрослых самцов (обычно не более 3-х), нескольких половозрелых самок (гарема самок) и их детенышей (львят обоих полов). Численность прайда может достигать 30-40 животных. В прайдах всегда доминируют львы — альфа-самцы. В функции самцов входит только размножение и защита территории, в том числе от других самцов. Охота и воспитание (обучение) детенышей выполняется в основном львицами. Все львицы являются родственницами по отношению друг к другу. Молодые самцы по достижении половой зрелости изгоняются из прайда. Самки покидают прайд очень редко.



Иерархия в прайде выражена слабо, при небольшой добыче первым ест самец, обычно, он позволяет детенышам есть вместе с ним. Среди львиц царит равноправие, при этом кормящие львицы кормят и чужих детенышей. На охоте львицы действуют сообща, что позволяет им добывать даже очень крупных животных весом около тонны. Состарившихся и больных львиц прайд долгое время защищает, так например, если львица не может охотиться из-за повреждений, полученных на охоте, то она допускается к трапезе. Львята в прайде, как правило, дети главенствующего в данный момент самца. В случае, если самец изгоняется более сильным конкурентом, новый вожак стремится уничтожить живущих котят, чтобы склонить самок к новому спариванию.



**Ста́я** — структурированная группа животных (млекопитающих, рыб, птиц), обычно одного вида, активно поддерживающих взаимный контакт и координирующих свои действия; стая состоит из особей, которые выполняют ряд важных жизненных функций, будучи членами той или иной стаи на протяжении большей части своей жизни. Существует мнение, что именно стая (а не стадо) первобытных протолюдей послужила основой создания человеческого социума. **В стаях развиты подражательные реакции и ориентация на соседей (имитационный рефлекс).**



*Волчьи стаи образуются только зимой.*



*Стая рыб при броске хищника дезориентирует его.*

**Стадо** — группа животных, объединённая за счёт поведенческих механизмов. В состав стада входят по большей части животные одного вида, возможно объединение в стадо представителей разных видов. Для формирования стада принципиально необходимо взаимное влечение животных друг к другу.

Для стада характерно наличие общего ритма жизни, который проявляется в том, что животные в стаде кормятся, отдыхают, перемещаются и защищаются от хищников согласованно. *Основой поведения является взаимоотношения доминирования-подчинения.*



Особи, образующие стадо неоднородны по возрасту, генотипу, полу и другим признакам, хотя нередко встречаются сезонные стада, объединённые по одному признаку, например, однополые стада у северного оленя. Стада могут состоять из более мелких групп — семей, образованных самкой с детёнышами, групп молодых самцов и так далее. Отдельные особи и их группы могут присоединяться к стаду или покидать его.



**Биологическое значение лидерства:** индивидуальный опыт может быть использован всей группой. Ранг животного определяется столкновениями или ритуальными угрозами. После «расстановки сил» животные не тратят лишней энергии подчиняясь наиболее опытным и сильным. Согласованность поведения имеет большое значение в обеспечении защиты от хищников, предупреждения опасности, миграциях, выращивании молодняка.



**Эффект группы:** психофизиологическая реакция отдельной особи на присутствие особей своего вида. Не проявляется у видов, ведущих одиночный образ жизни.

**Пример:** у овец вне стада учащается пульс; ушастые ежи в группах увеличивают потребление кислорода (т.е. частоту дыхания) до 134%, голуби некоторых пород не откладывают яйца если не видят других птиц. Положительный эффект группы проявляется лишь до некоторого оптимального уровня плотности. Если животных слишком много, то это грозит подрыву кормовой базы.



С эффектом группы тесно связан **принцип агрегации особей или принцип Олли**: скопление особей усиливает конкуренцию между ними за пищевые ресурсы и жизненное пространство, но приводит к повышенной способности группы к выживанию.



*Сурикаты живут колониями*



**КОЛОНИЯ** (лат. *colonia*) — в биологии, это отношение отдельных организмов одного вида живущих вместе, обычно на основе взаимной выгоды, например, для защиты или нападения на большую добычу. Это групповые поселения осёдлых животных. Некоторые виды (такие как медоносные пчёлы и муравьи) живут исключительно в колониях. Вид — португальский кораблик (*Physalia physalis*), один из примеров полиповых форм колонии.



Колонии могут создаваться на длительное время или на период размножения (грачи, чайки, гуси, гагары). Сложные колонии у общественных насекомых (муравьи, пчёлы, термиты) возникают на основе сильно разрастающейся семьи.

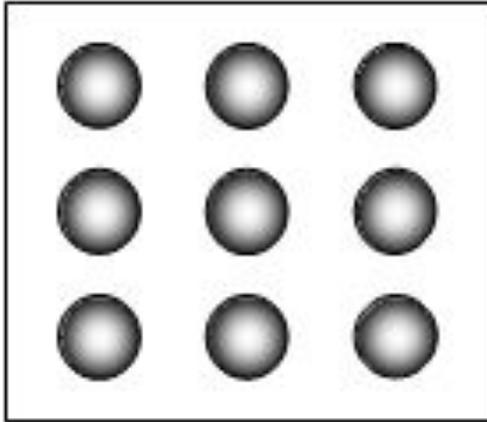


**Трофаллакис** (тж. трофоллакис, от др.-греч. τροφή «еда, пища» и ἄλλαξις «обмен») — обмен пищей и выделениями желёз, наблюдаемый у отдельных особей популяций некоторых видов животных (у пчёл, муравьёв, термитов). Трофаллакис играет большую роль в передаче информации от одной особи к другой, в консолидации различных связей внутри популяции.

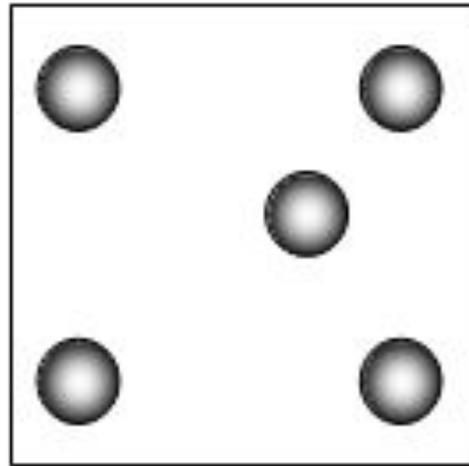


## *Пространственная структура популяции.*

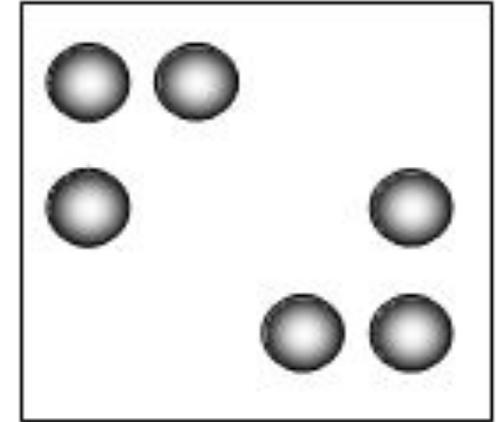
Это характер размещения и распределения отдельных членов популяции и их группировок на популяционной территории (ареале).



*Равномерное*



*Случайное*



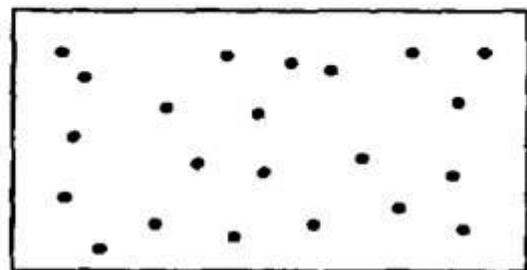
*Групповое*

*Рис.4. Пространственное перемещение особей в популяциях.*

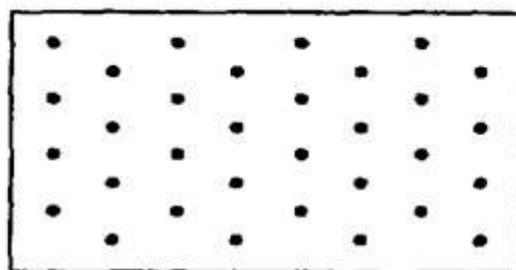
# Основные типы распределения особей популяции по территории по Ю. Одуму

Случайное распределение (а) в природе встречается редко.

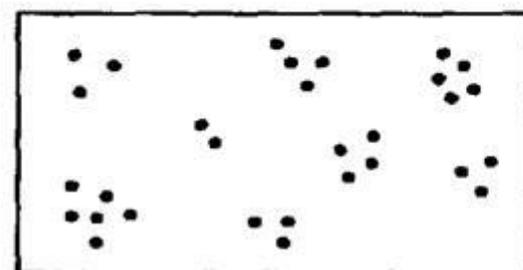
Равномерное распределение (б) бывает там, где между особями очень сильна конкуренция или существует антагонизм. Наиболее часто наблюдается неравномерное (групповое) распределение (в)



а)



б)



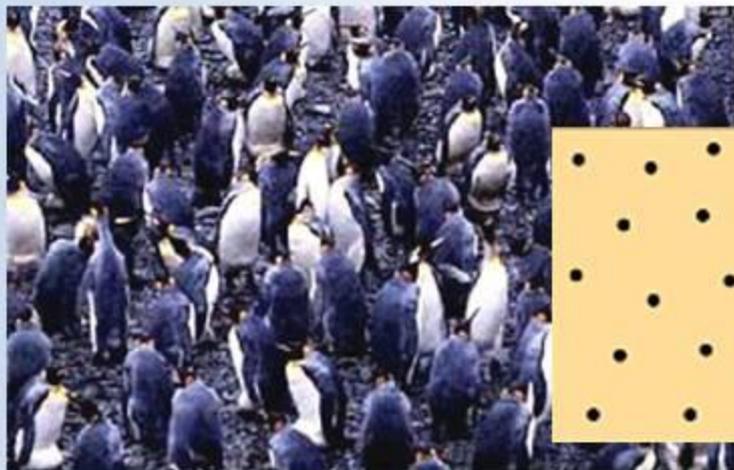
в)

# Структура популяции

Разные популяции характеризуются различной пространственной структурой – расположением особей в пространстве



Случайное

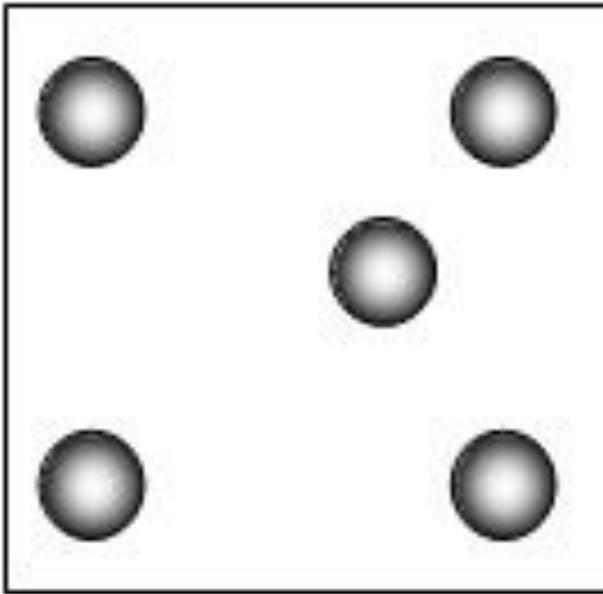


Равномерное



Групповое

**1. Случайное распределение** - местонахождение одной особи не зависит от другой. Случайно распределены особи большинства популяций, если местообитания однородны и достаточно благоприятны, а плотность популяции не очень высока.



*Случайное*

**2. Групповое (контагиозное)** - характерно для популяций в мозаичных экосистемах. Например, в саваннах или сибирской березовой лесостепи деревья распределены группами и соответственно группами распределены обитающие в них популяции птиц и насекомых. Этот же тип распределения отмечается у животных, ведущих групповой образ жизни (сайгак, дзерен) и формирующих колонии (мышевидных грызунов), а также у клональных растений, разрастающихся пятнами (вейника наземного, коротконожки перистой). Таким образом, за наблюдаемым «групповым распределением» могут стоять совершенно разные факторы - неоднородность среды или особенности биологии и поведения.



**3. Регулярное распределение** - расстояние между особями, составляющими популяцию, более или менее одинаковое. Типичный пример - размещение деревьев во фруктовом саду. Однако и среди многих видов птиц, которые разделяют территорию на охотничьи наделы, также возможно распределение, близкое к регулярному.

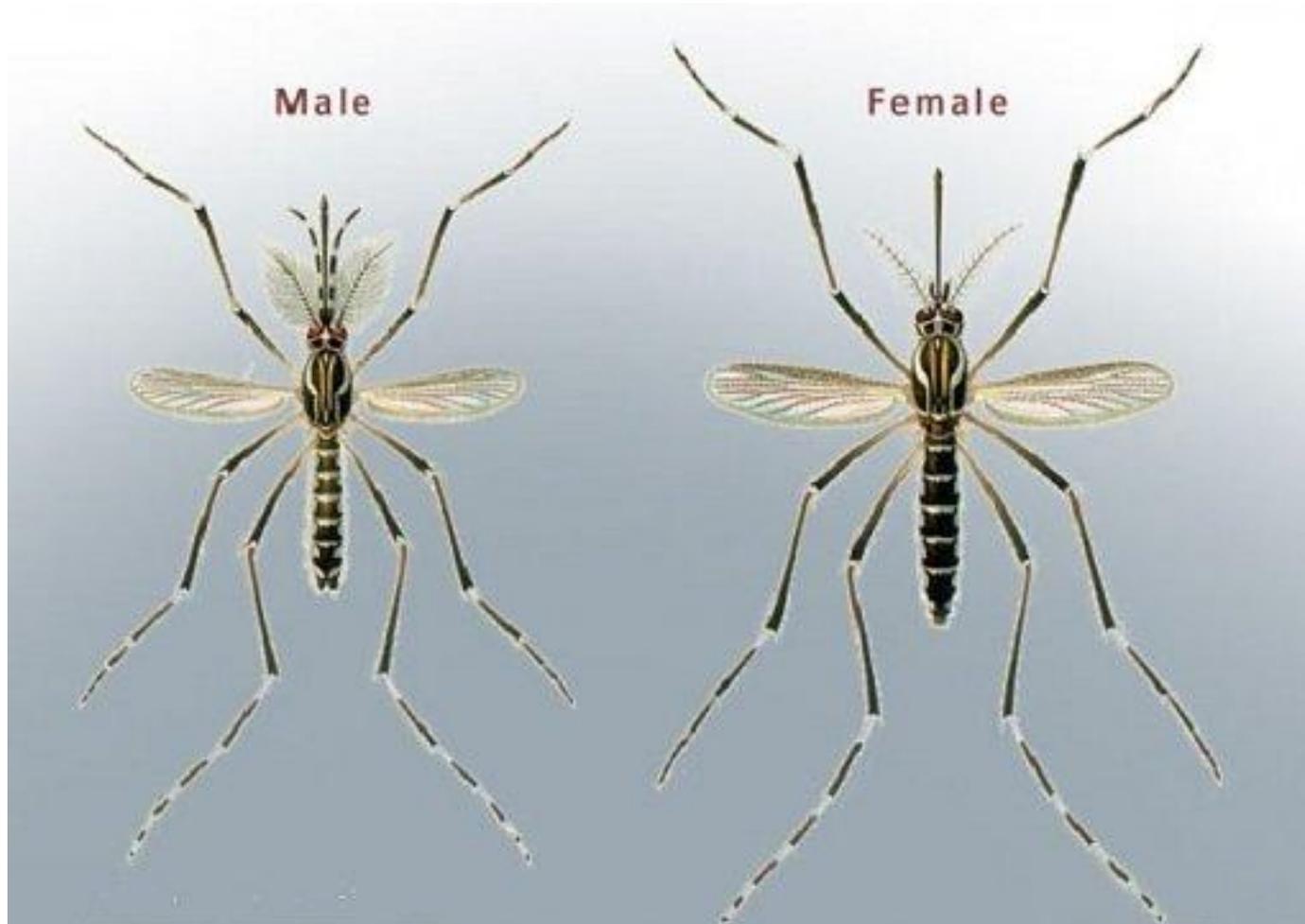


## *Половая структура популяций.*

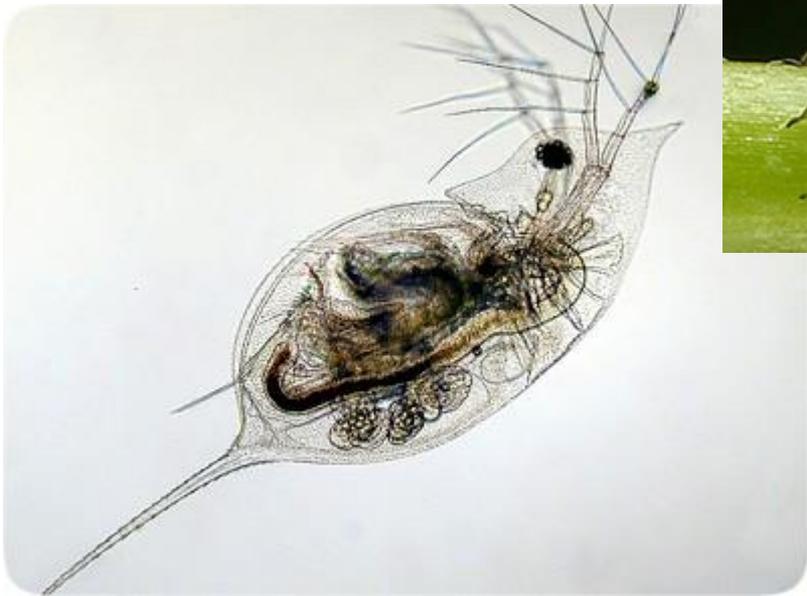
Численное соотношение полов и особенно доля размножающихся самок (которые как правило более жизнеспособны). Именно от них зависит восстановление популяции в неблагоприятных условиях. Соотношение полов зависит от биологии вида: у моногамных видов (самец за один сезон спаривается с одной самкой) - лебеди, аисты, орлы, грифы, волки. у полигамных видов (один самец спаривается с несколькими самками).



Экологические особенности полов также могут сильно отличаться (самцы комаров питаются нектаром и пыльцой, самки кровью). Популяции, особи которых быстро достигают половой зрелости, восстанавливают численность быстрее, чем популяции видов с более длительным периодом созревания.



Иногда на определение пола решающее значение оказывают экологические факторы: при оптимальной температуре у дафний наблюдается партеногенез (форма полового размножения, при которой развитие яйцеклетки происходит без оплодотворения), при высокой или низкой температуре появляются самцы. У тлей появление обоеполого поколения может происходить при увеличении светового дня, температуры.



## Возрастная структура популяций.

Рождаемость и смертность, динамика численности напрямую связаны с возрастной структурой популяции. Популяция состоит из разных по возрасту и полу особей. Для каждого вида, а иногда и для каждой популяции внутри вида характерны свои соотношения возрастных групп. По отношению к популяции обычно выделяют **три экологических возраста**: **предрепродуктивный** (молодой, не способный к размножению), **репродуктивный** (способный к размножению) и **пострепродуктивный**.

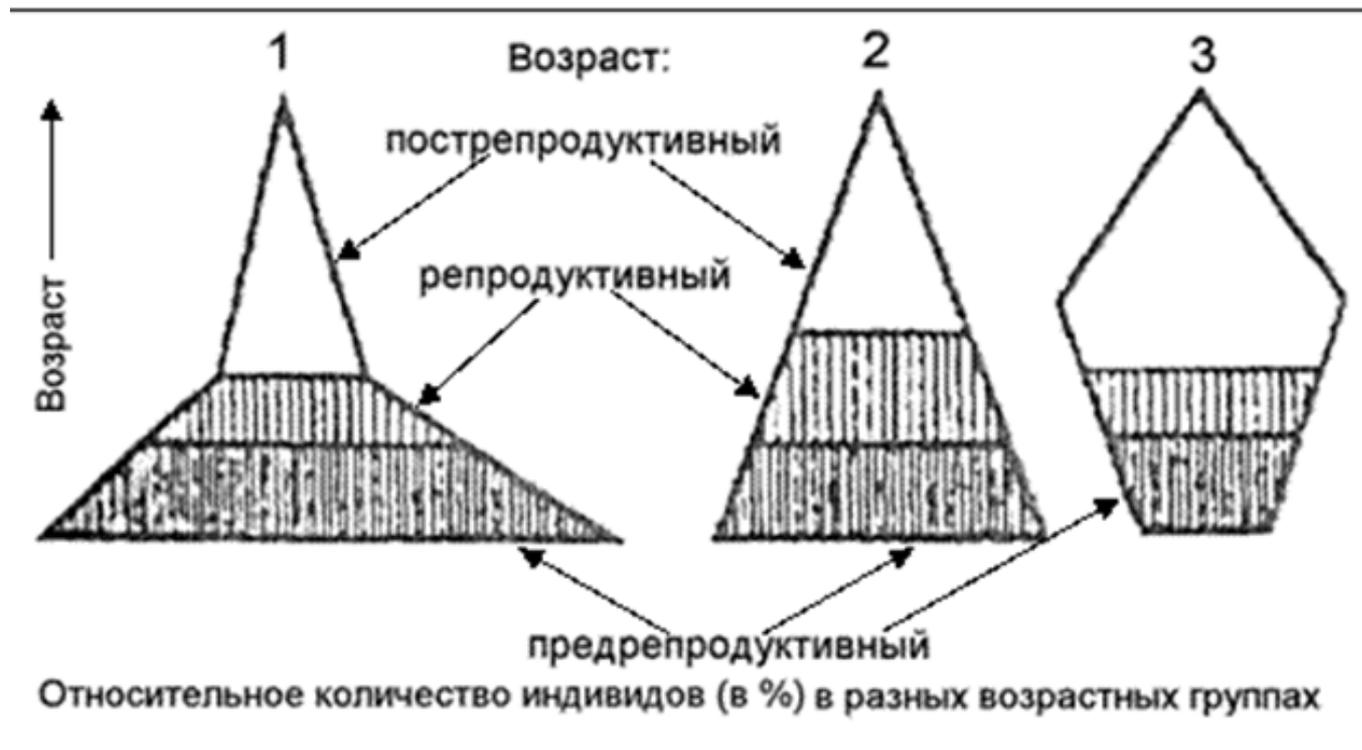
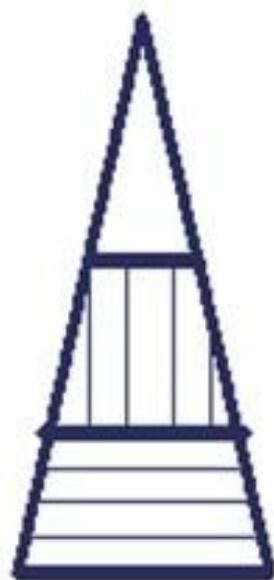
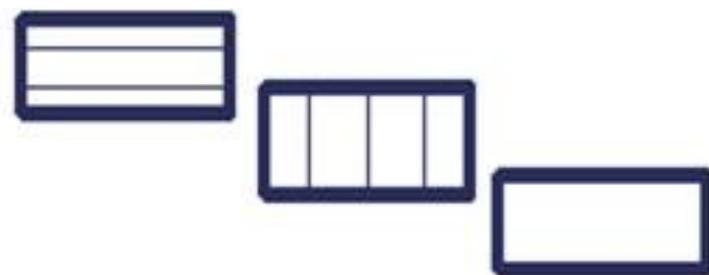


Рис. 2. Типы популяций: 1 – растущая (поползень), 2 – стабильная (барсук), 3 – сокращающаяся (тигр амурский)

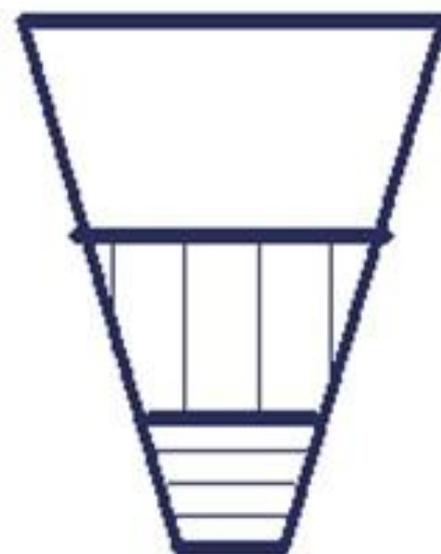
1. Предрепродуктивная (молодые особи)
2. Репродуктивная (взрослые особи)
3. Пострепродуктивная (старые особи)



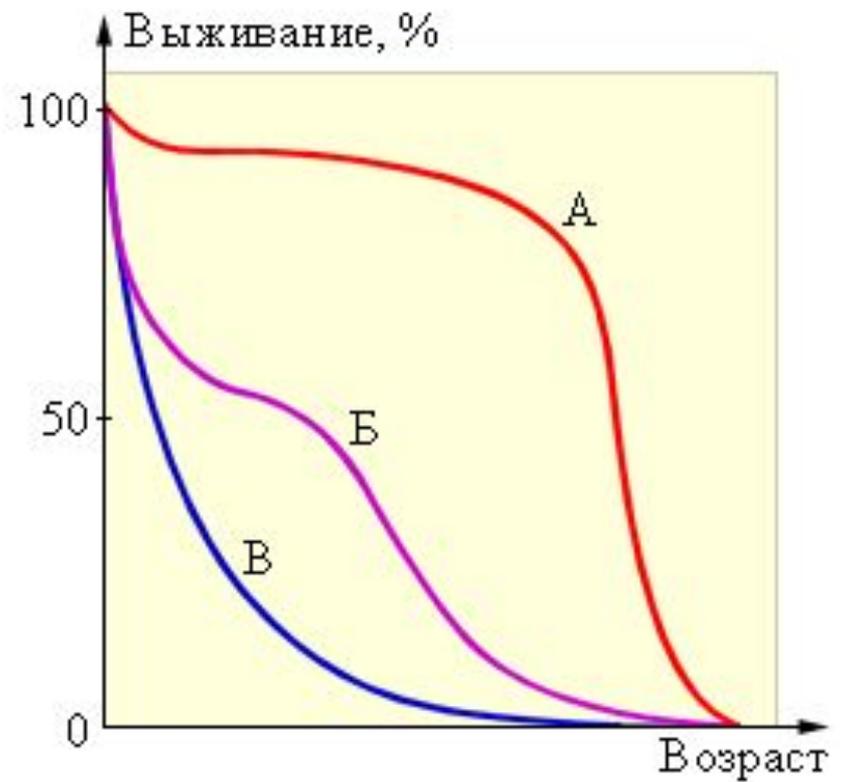
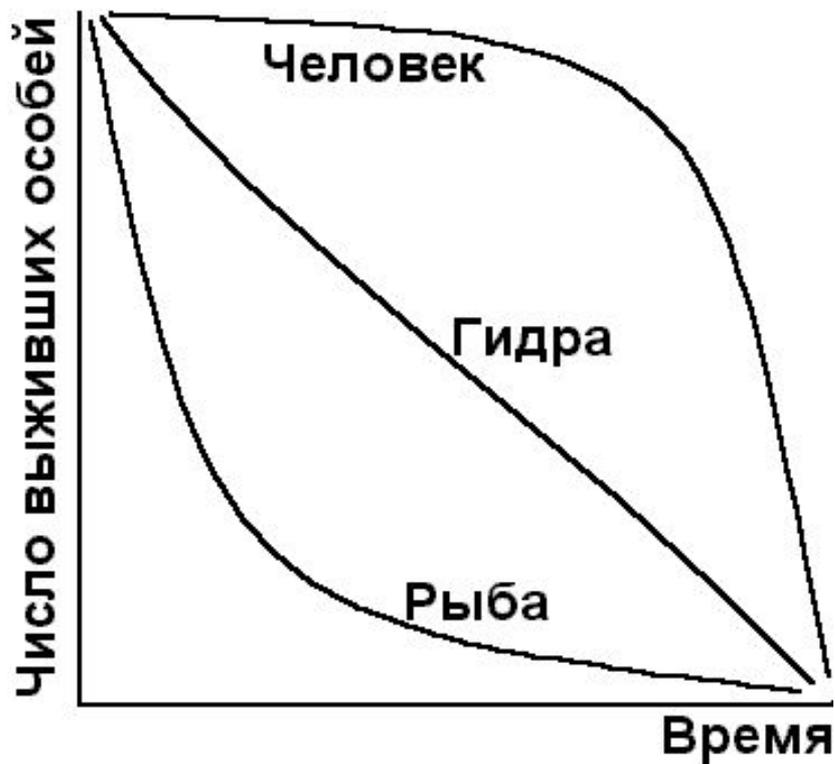
Быстрорастущая,  
развивающаяся популяция



Стабильная  
популяция

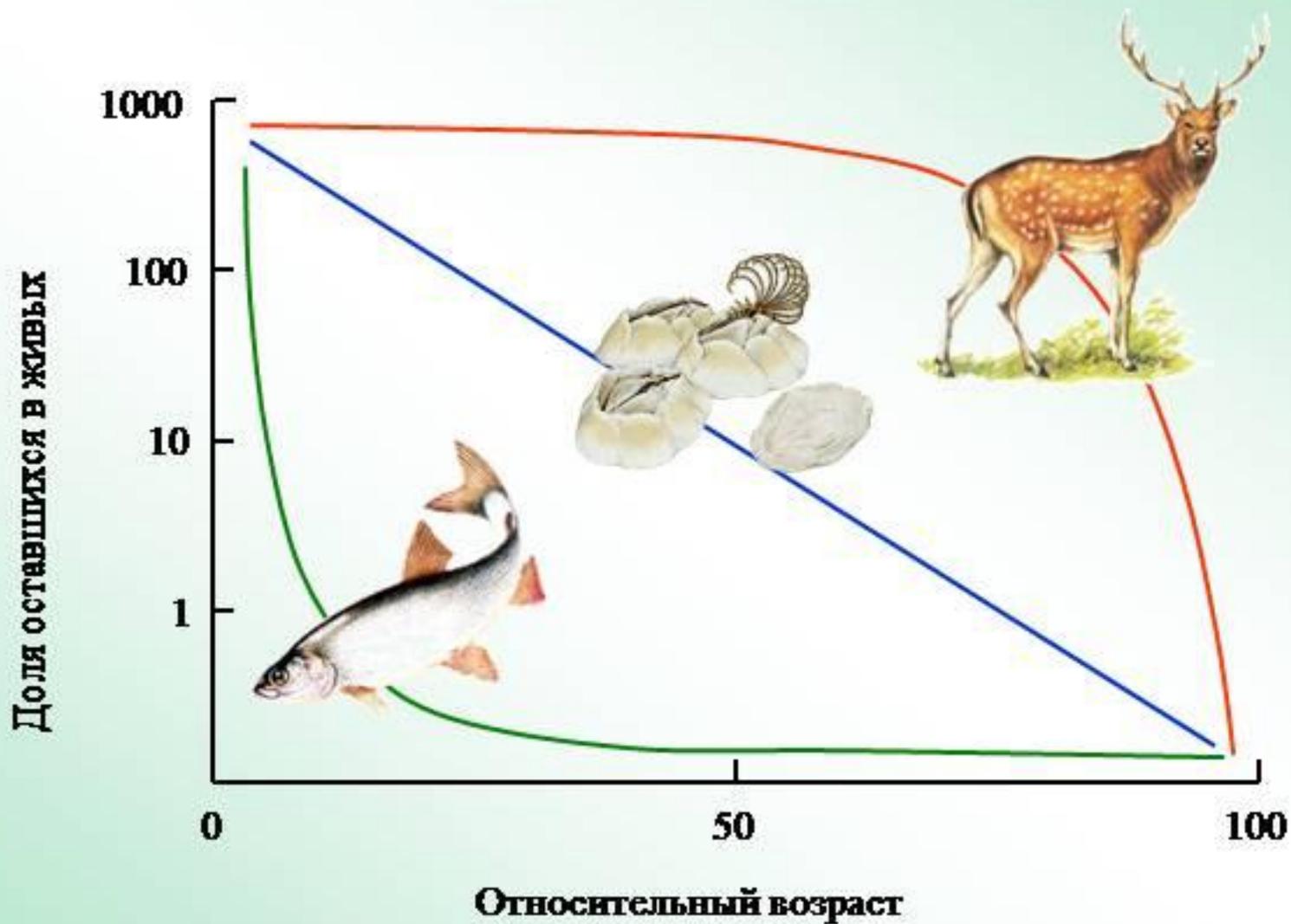


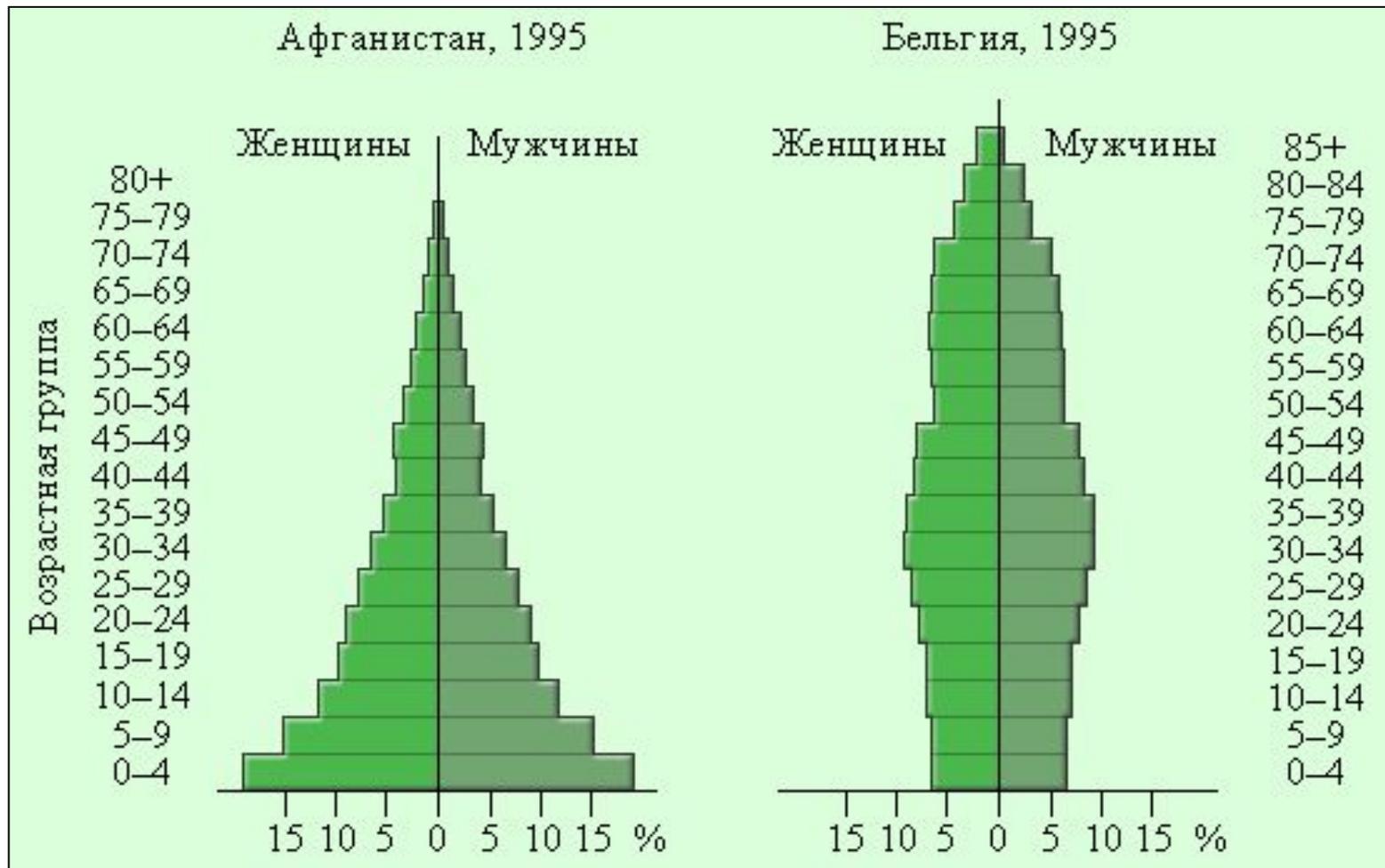
Деградирующая,  
сокращающаяся  
популяция



**Различные типы кривых выживания.** Численность популяции зависит от баланса рождаемости и смертности, которые, в свою очередь, зависят от абиотических и биотических факторов. При благоприятных климатических условиях и достаточном количестве пищи численность возрастает, при неблагоприятных — уменьшается. Смертность у организмов различна в разные периоды жизни, различают три основных типа смертности: смертность, одинаковая во всех возрастах (гидры), повышенная гибель на ранних стадиях развития (рыбы), повышенная гибель старых особей (человек).

# Кривые выживания

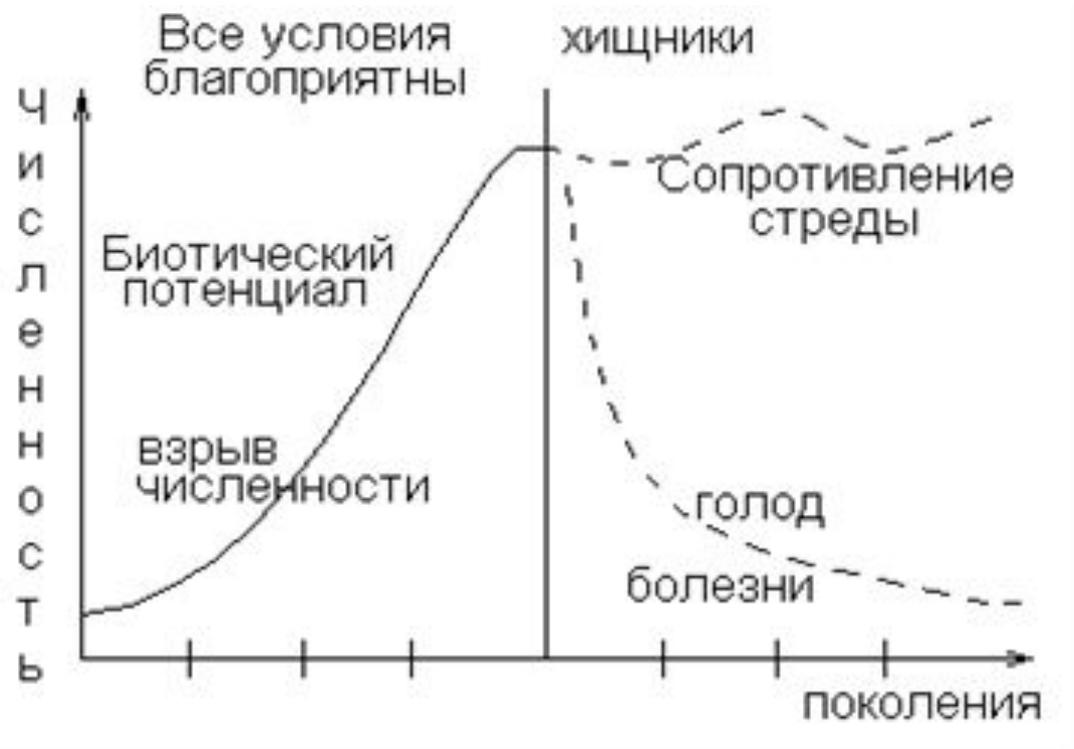




Если рождаемость превышает смертность — популяция растущая, если наоборот — популяция становится сокращающейся. Численность популяции непостоянна, происходят *колебания численности* около какого-то среднего значения. Но возможно и резкое увеличение численности, например, численность мышевидных грызунов иногда увеличивается в 300-500 раз.

## **Рост популяций и кривые роста.**

**Биотический потенциал** - репродуктивный потенциал, важнейший условный показатель, отражающий способность популяции к размножению, выживанию и развитию при оптимальных условиях, т. е. к увеличению численности при отсутствии лимитирующих факторов. Идентичен показателю потенциального роста популяции. Биотический потенциал определяется либо средней величиной приплода, либо скоростью, с которой при гипотетически беспрепятственном размножении особи данного вида покроют земной шар равномерным слоем. **Термин введен Р. Чепменом в 1928 году.**

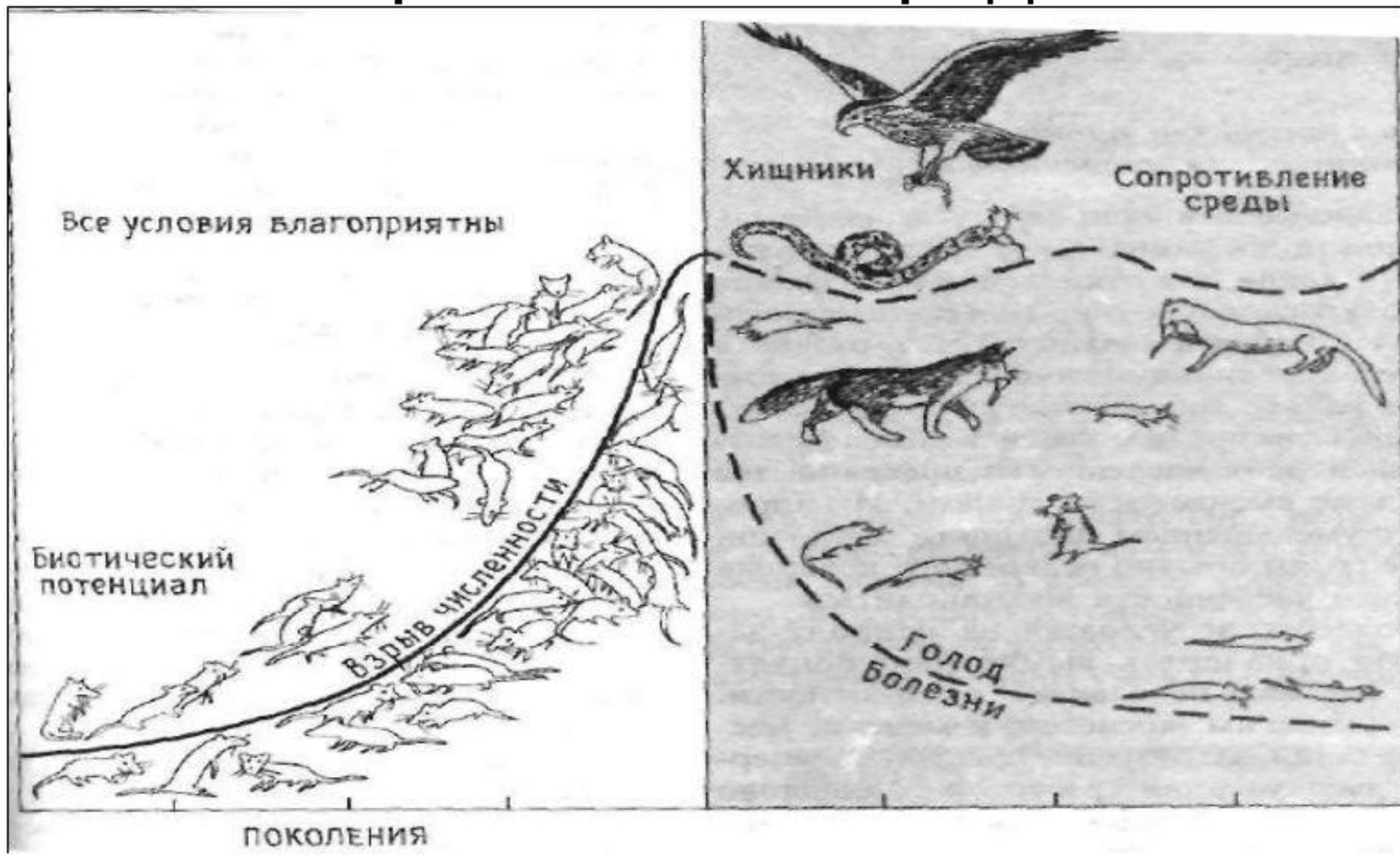


Разница между биотическим потенциалом и реализованной численностью особей популяции отражает сопротивление среды.

Хотя в природных условиях биотический потенциал никогда не реализуется (лимитируют факторы окружающей среды), его определение необходимо при разработке методов борьбы с экономически вредными видами для увеличения численности полезных видов, а также охраны и рационального использования животного мира, при экологических экспертизах технических проектов, организации животноводческих комплексов, рыбных хозяйств и т. п.



# Биотический потенциал и сопротивление среды



**Согласно закону давления жизни** - в природе существуют ограничения, препятствующие такому размножению – это различные лимитирующие факторы (биотические и абиотические), такие как недостаток ресурсов, неблагоприятные условия среды, хищники, болезни и т.д.



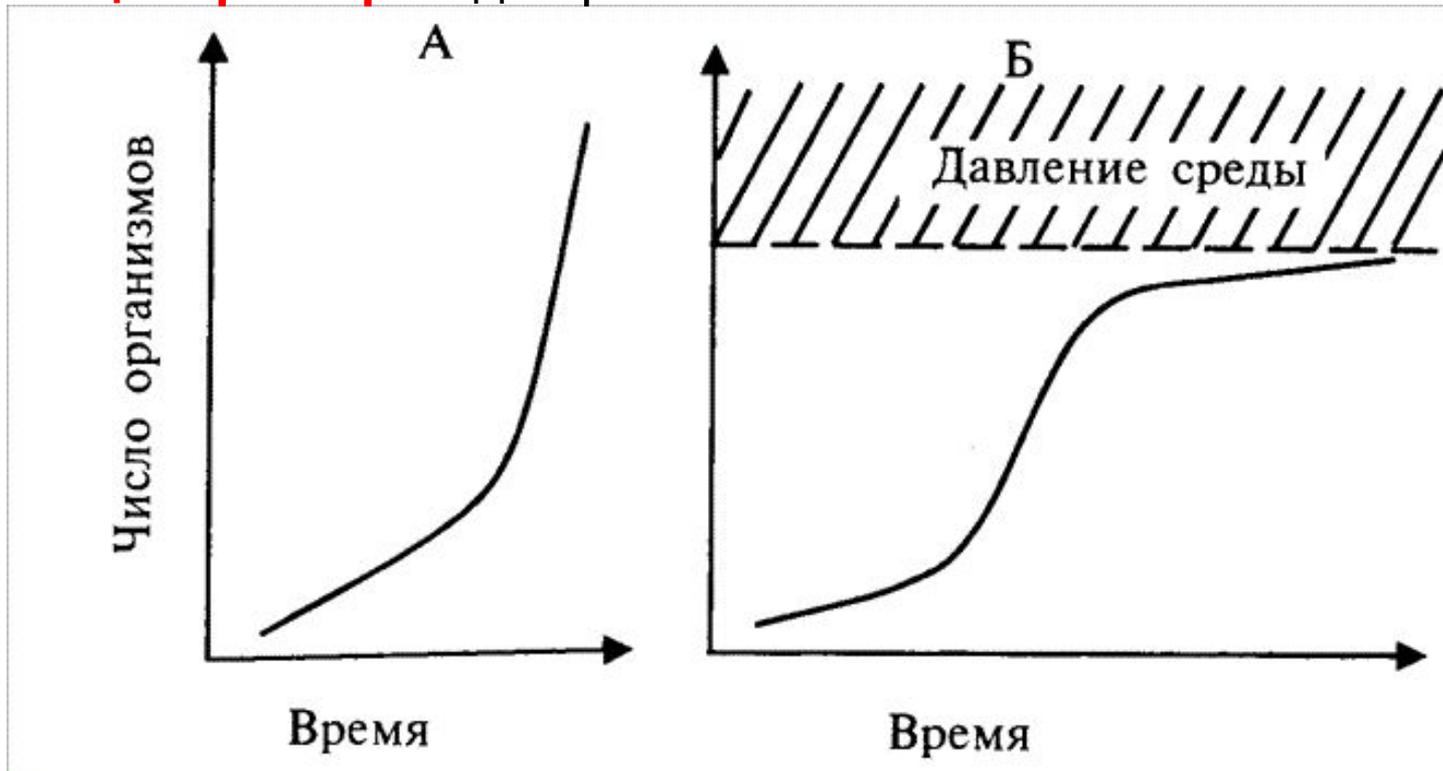
## Численность любого вида поддерживается и лимитируется, за счет:

- 1) Условий обитания (включая климат),
- 2) Количества ресурсов (или организмов, стоящих ниже по пищевой цепи);
- 3) Влиянием хищников (или организмов, стоящие выше по пищевой цепи),
- 4) Влиянием конкурентов (включая внутри и межвидовую конкуренцию);
- 5) Влиянием болезней и паразитов.



## Кривые роста популяций.

**Экспоненциальная кривая роста. Эту кривую называют "J-образной" или кривой типа "бум и крах".** Одна из наиболее ранних моделей роста численности особей популяции была предложена **Т. Мальтусом** 1798 году, в широко известной работе "О принципах народонаселения". Данная модель получила название **экспоненциальной зависимости** роста численности (экспоненциальной кривой роста). В данной модели предполагается **неограниченное количество природных ресурсов**, доступных особям популяции, **и отсутствие каких-либо сдерживающих факторов** для роста численности.



При таких допущениях численность особей в популяции возрастает по степенной зависимости, т.е. **очень быстро и неограниченно**. Кривая данного типа получается, когда рост продолжается вплоть до внезапного падения плотности популяции в результате исчерпания ресурсов среды. Такой рост не зависит от плотности, так как его регуляция не связана с плотностью популяции до самого момента катастрофы.

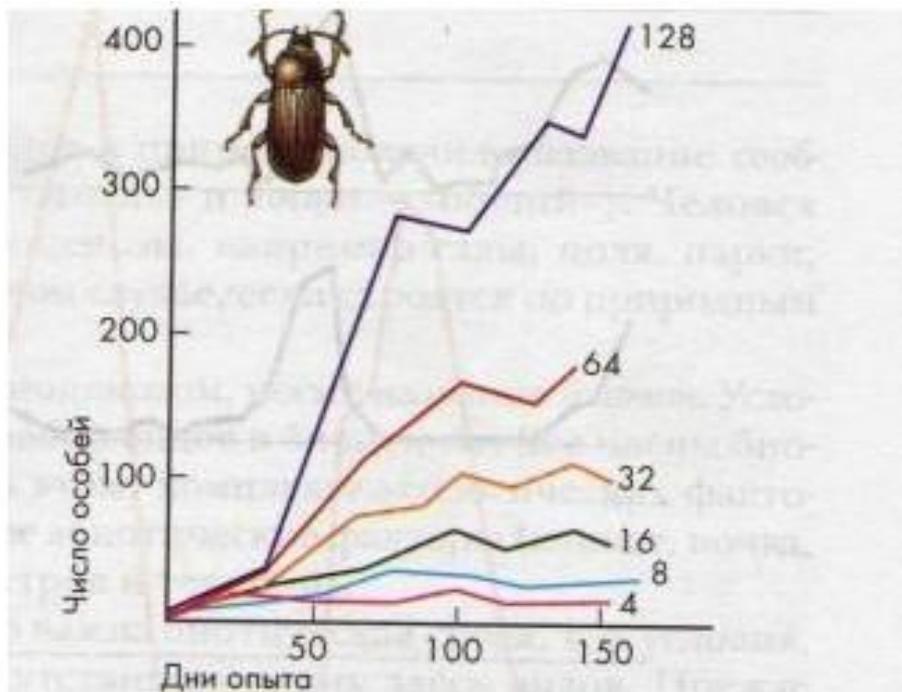
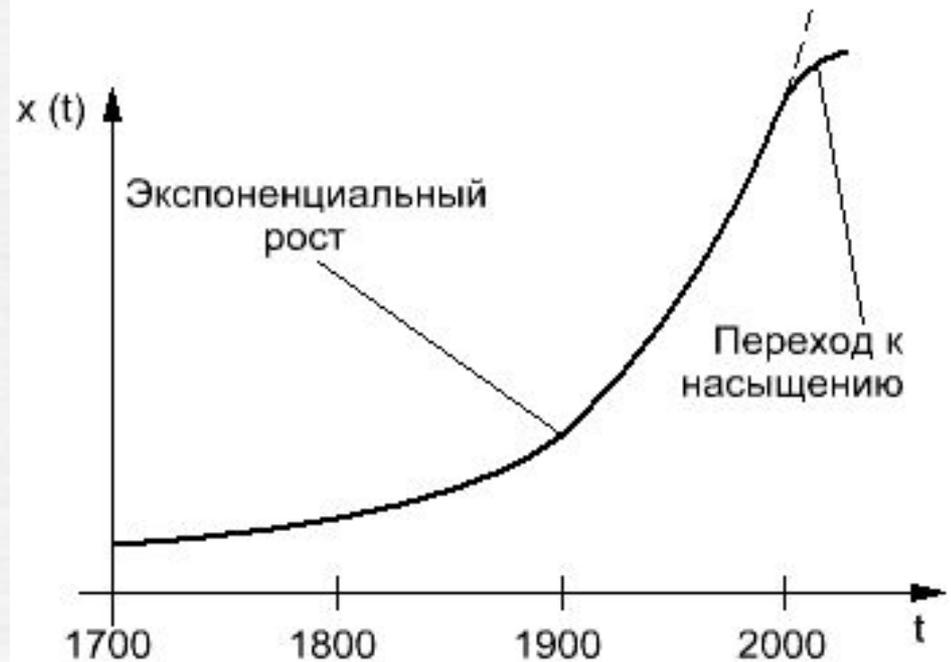


Рис. 79. Рост численности мучного хрущака в различных количествах муки. Цифрами у кривых обозначено количество муки в граммах при температуре 27 °С



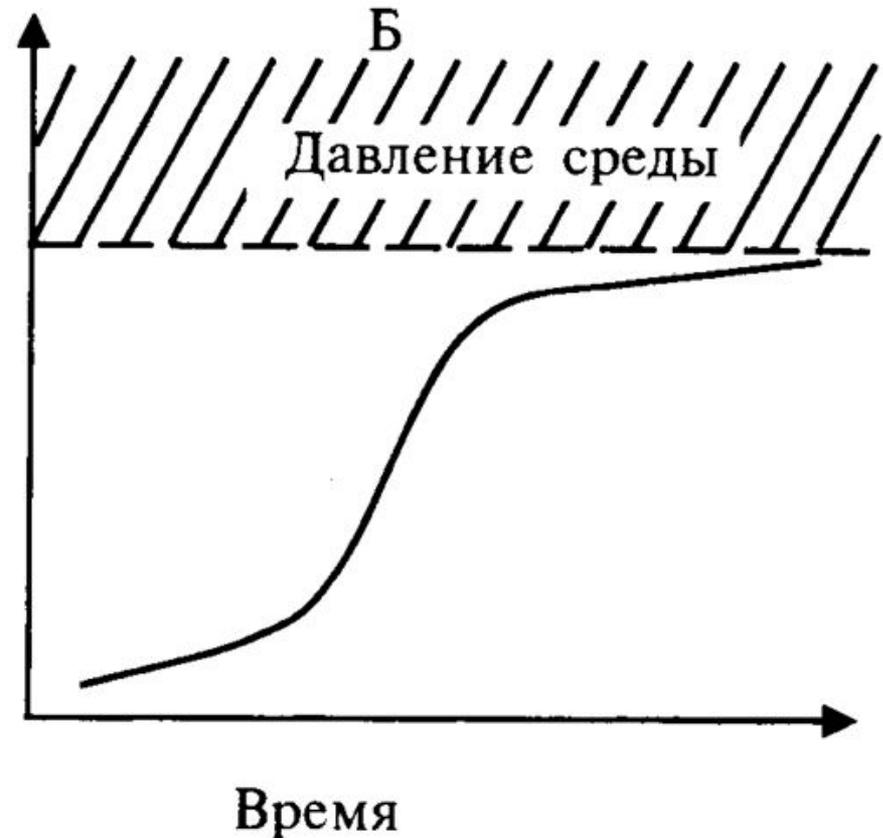
а

## **Логистическая кривая роста (S-образная модель роста популяции).**

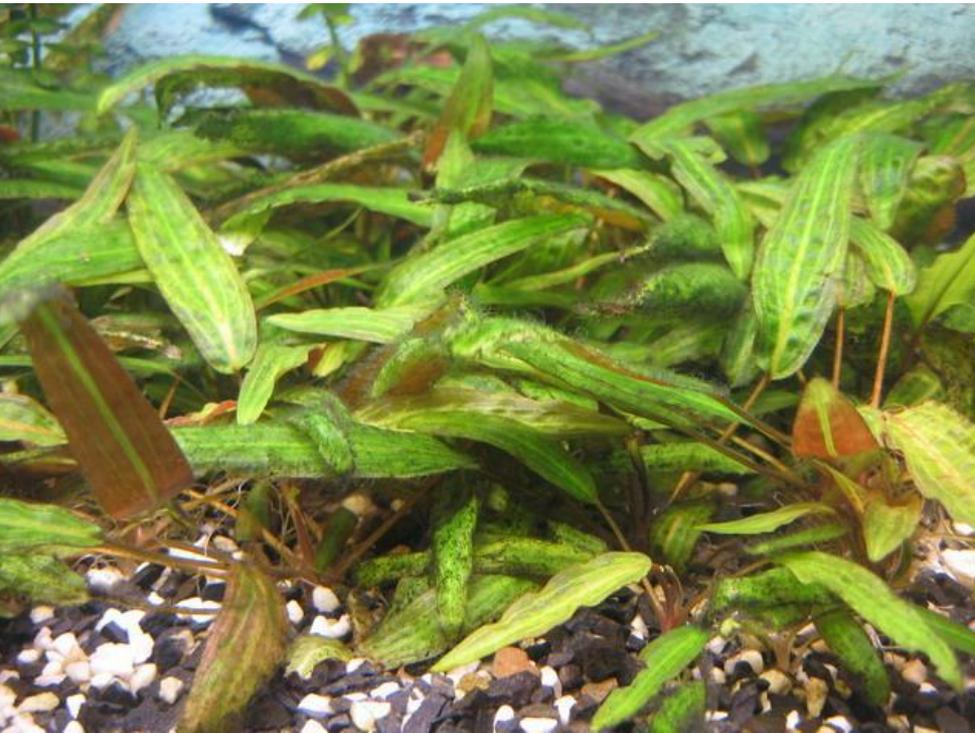
Иное развитие получает ситуация при ограниченности пищевых ресурсов либо при скоплении токсичных продуктов (отходов) метаболизма. Первоначальный экспоненциальный рост в исходных благоприятных условиях со временем продолжаться не может и постепенно замедляется. **Плотность популяции регулирует истощение пищевых ресурсов, накопление токсикантов и поэтому влияет на рост численности.**

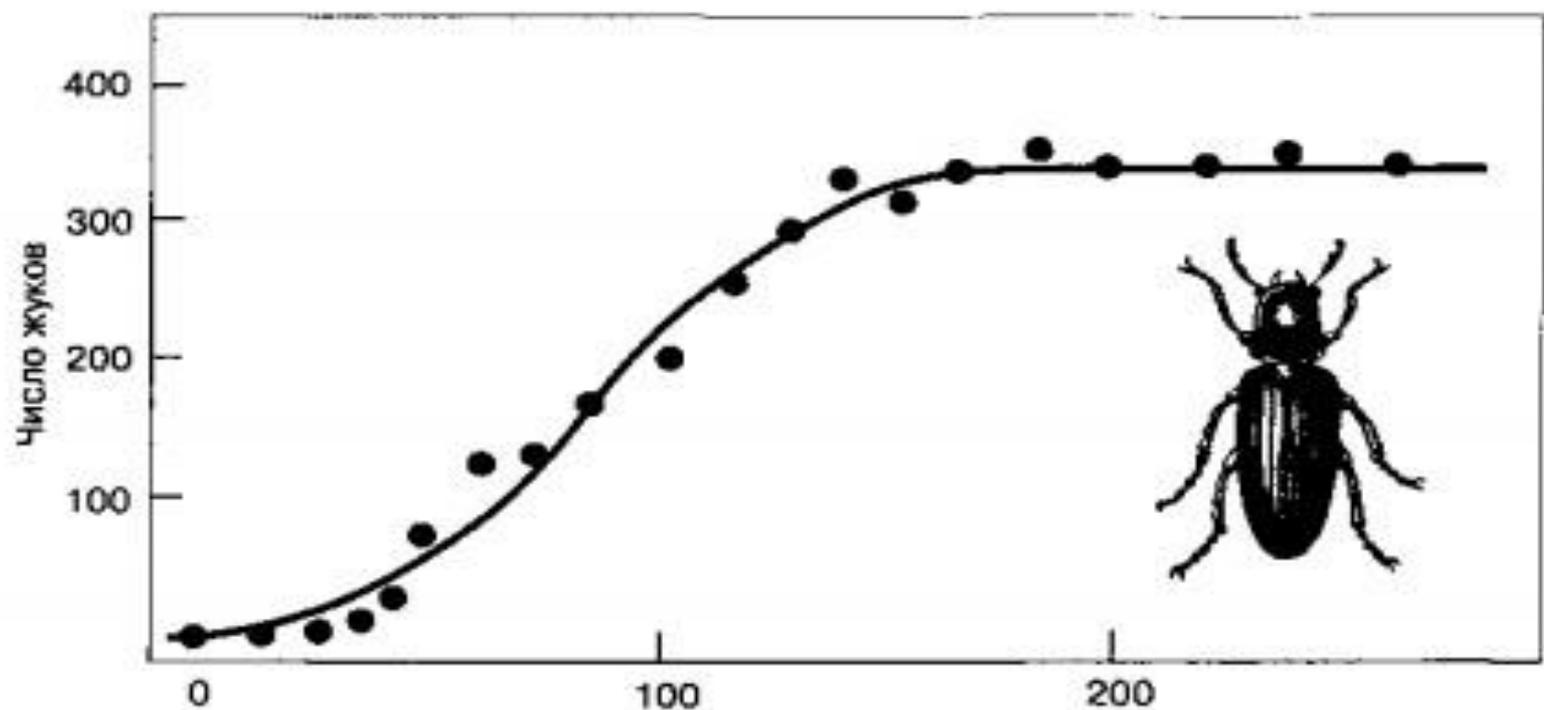
С увеличением плотности скорость роста популяции постепенно снижается до нуля, и кривая выходит на некоторый стабильный уровень (график образует плато). Кривая такого роста имеет S-образную форму, и поэтому соответствующая модель развития событий называется S-образной.

**Стабильные популяции имеют виды, у которых численность находится на уровне поддерживающей ёмкости среды.**

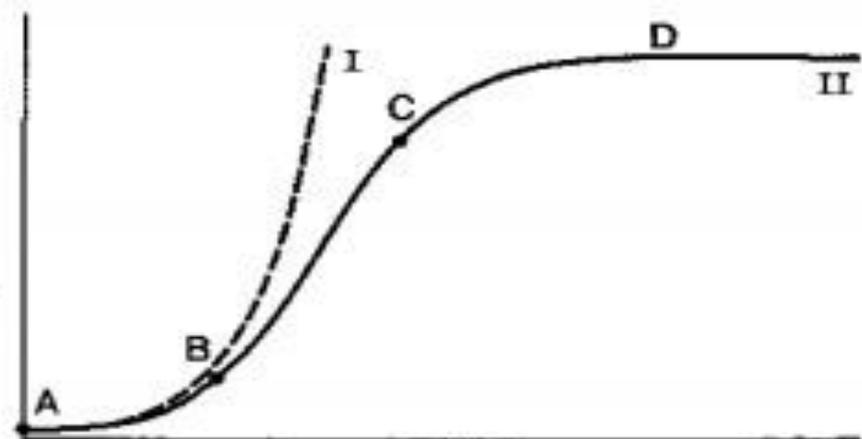


Она характерна, например, для дрожжей, фактором, ограничивающим их рост, является накопление спирта, а также для водорослей, самозатеняющих друг друга. В обоих случаях численность популяции не достигает уровня, на котором начинает сказываться нехватка элементов питания (биогенов).





**Рис. 54.**  
Рост численности одного из видов амбарных жуков в пшенице



**Рис. 55.**  
Теоретически возможная и реальная кривая роста популяции при освоении нового местообитания

**На рост численности, в которой значительную (возможно, даже главную) роль играет пространство, также влияет перенаселенность.** Лабораторные опыты с крысами показали, что по достижении определенной плотности популяции плодовитость животных резко снижается даже при избытке пищи. Возникают гормональные сдвиги, влияющие на половое поведение; чаще встречается бесплодие, поедание детенышей родителями и т. п. Резко ослабевает родительская забота о потомстве, детеныши раньше покидают гнездо, в результате чего снижается вероятность их выживания. Усиливается агрессивность животных. Подобные явления встречаются также в популяциях ряда млекопитающих, причем не только в лабораторных, но и природных условиях.



# Типы роста популяций



В начале роста кривая роста популяции – это экспонента.

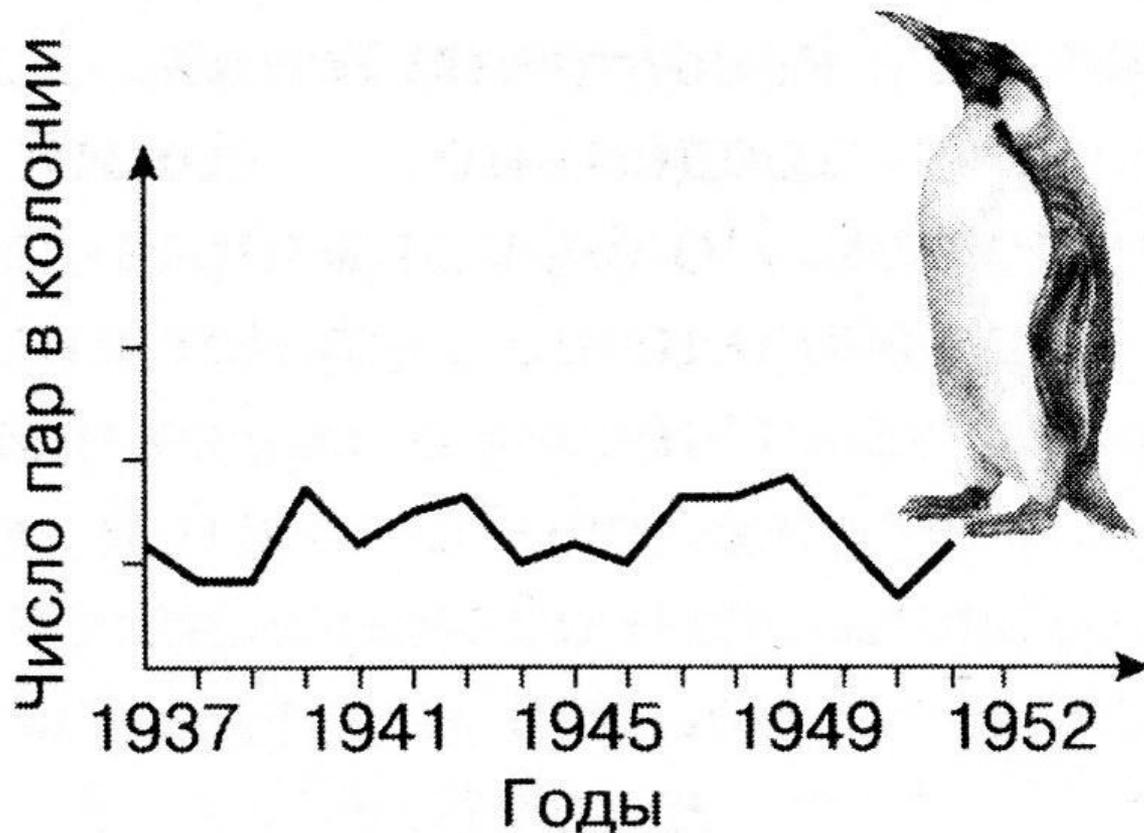
Затем питательные запасы в окружающей среде **A** исчерпываются, и кривая роста приобретает S-образную форму (логистическая кривая).



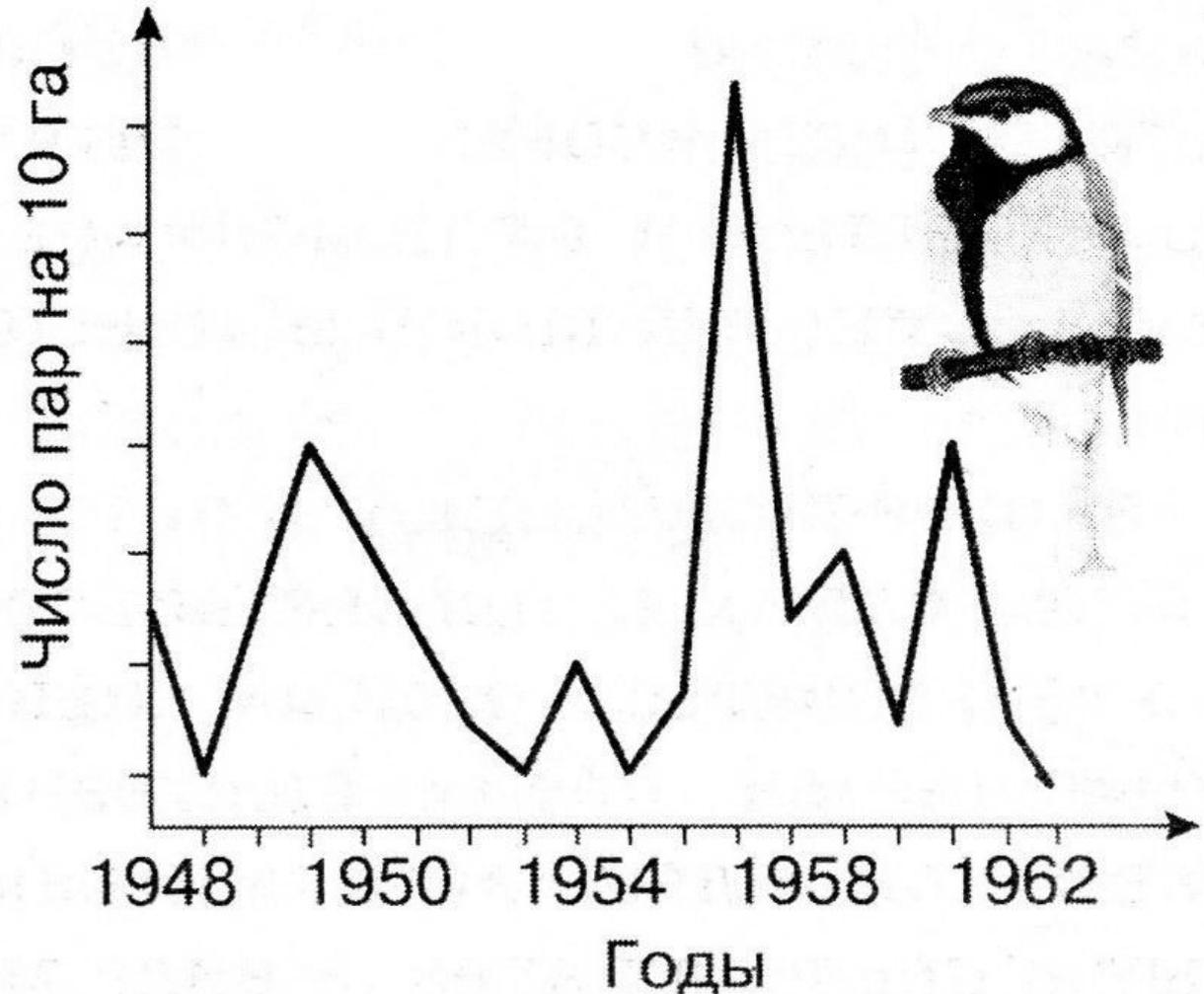
В популяциях бесконтрольный рост численности заходит слишком далеко по экспоненте, после чего происходит катастрофический «обвал» численности, связанный с истощением ресурсов (J-образная форма). **B**

В 40-х годах С.А. Северцовым проанализирован многолетний ход численности у большого числа млекопитающих и птиц. Оказалось, что существуют различные типы динамики численности популяций.

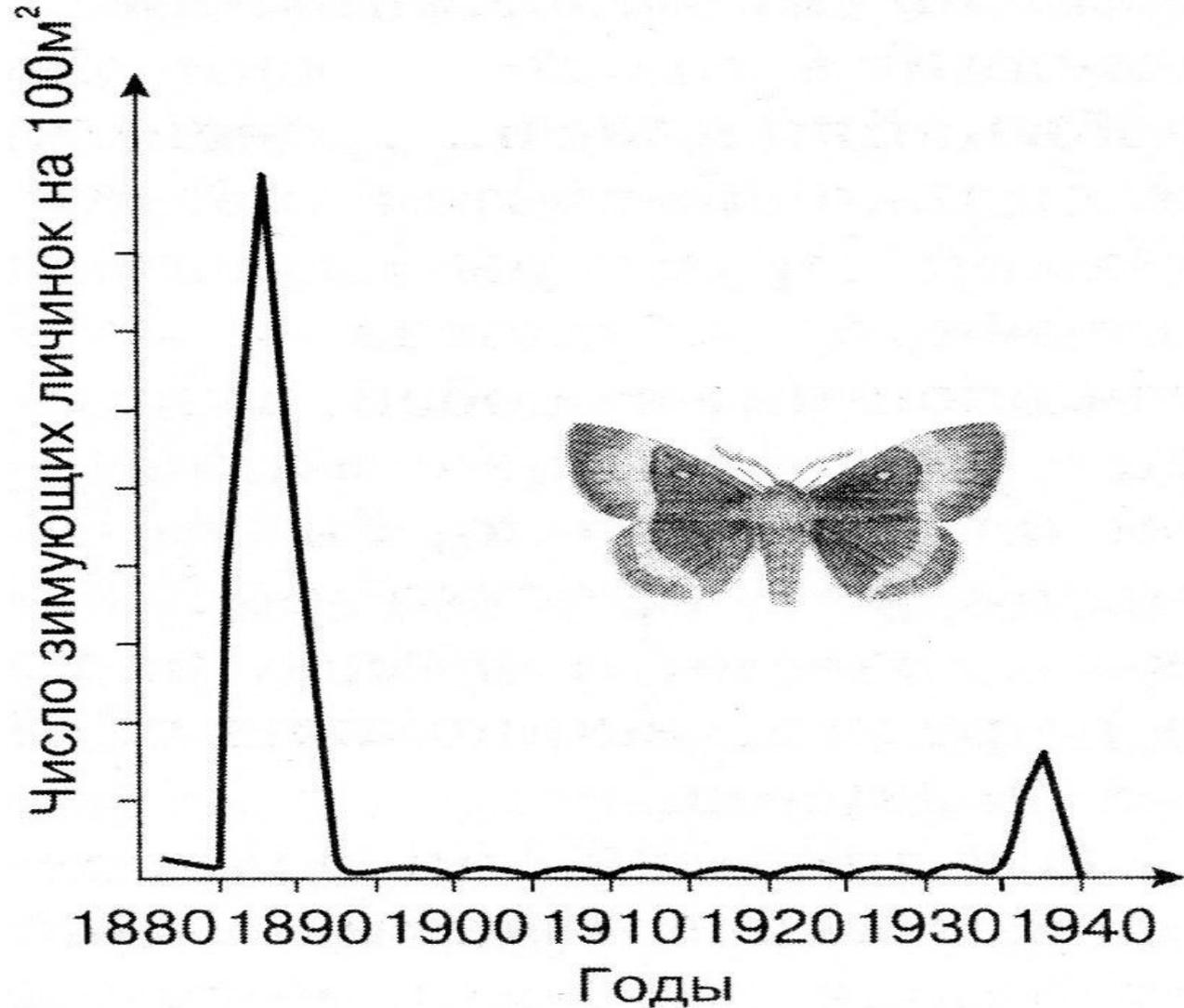
**1. Стабильный тип:** характерна малая амплитуда и длительный период колебаний численности (10-20 лет). Характерно для крупных животных с большой продолжительностью жизни и высоким уровнем адаптации (китообразные, копытные, крупные рептилии)



**2. Лабильный тип:** более высокая амплитуда периода (5-11 лет). Характерен для животных с меньшими размерами, меньшей продолжительностью жизни. Норма смертности таких животных выше, обилие повышается в периоды размножения. Пример: крупные грызуны, зайцеобразные, некоторые хищники, птицы, рыбы, насекомые с длительным циклом развития.



**3. Эфемерный тип:** вспышки рождаемости сменяются периодами депрессии, амплитуда колебаний очень высокая. Длина цикла до 4-5 лет. Характерно для короткоживущих видов с несовершенной адаптацией, очень плодовитых, но и с высокой смертностью (мелкие грызуны, насекомые).



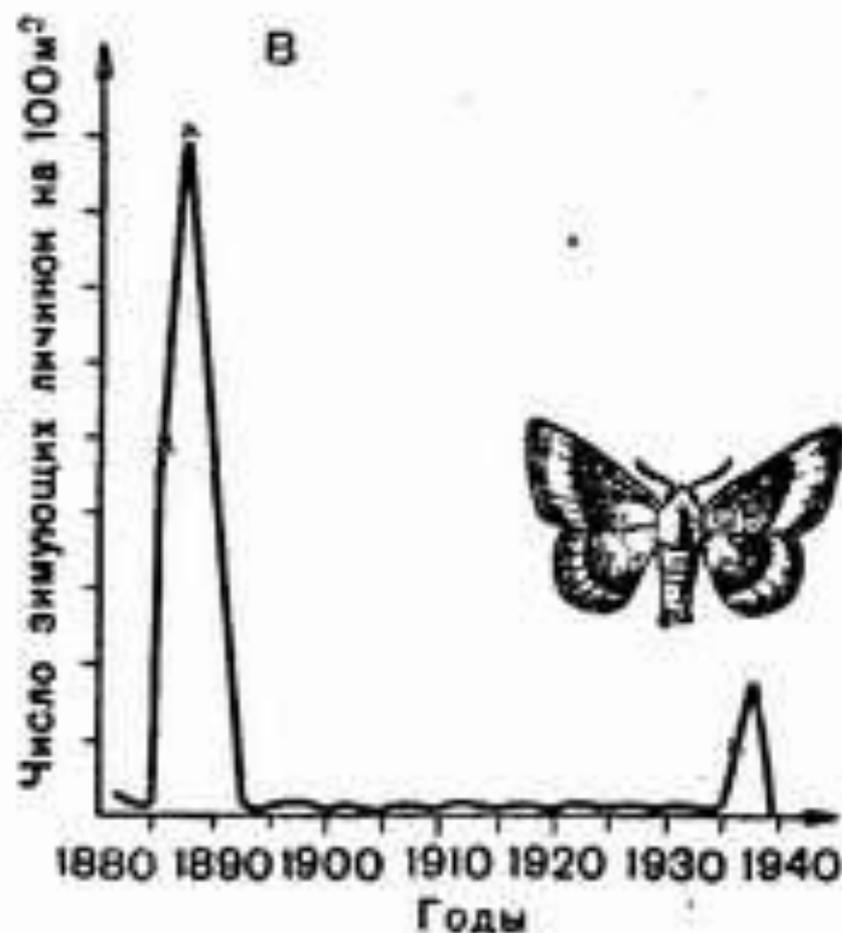
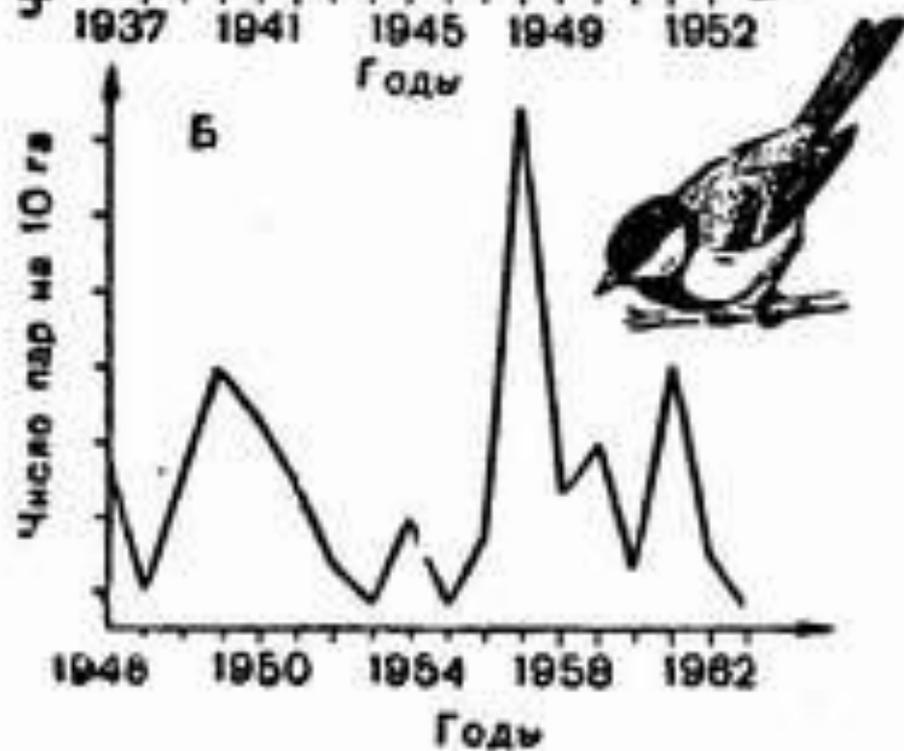
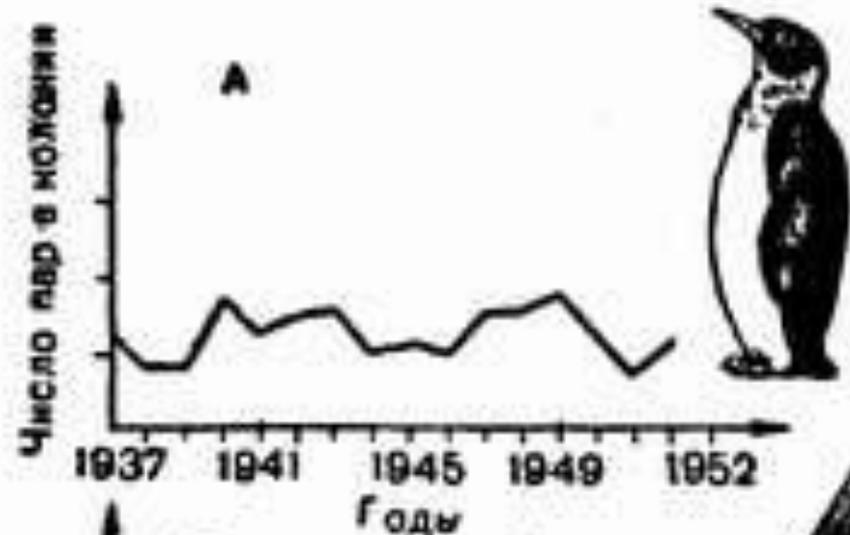


Рис. 76. Основные типы динамики популяций (по М. Уильямсону, 1975).

Колебания численности отдельных популяций:

А — пингвина великочепного; Б — большой сныти; В — зимующих гусениц соснового шелкопряда.



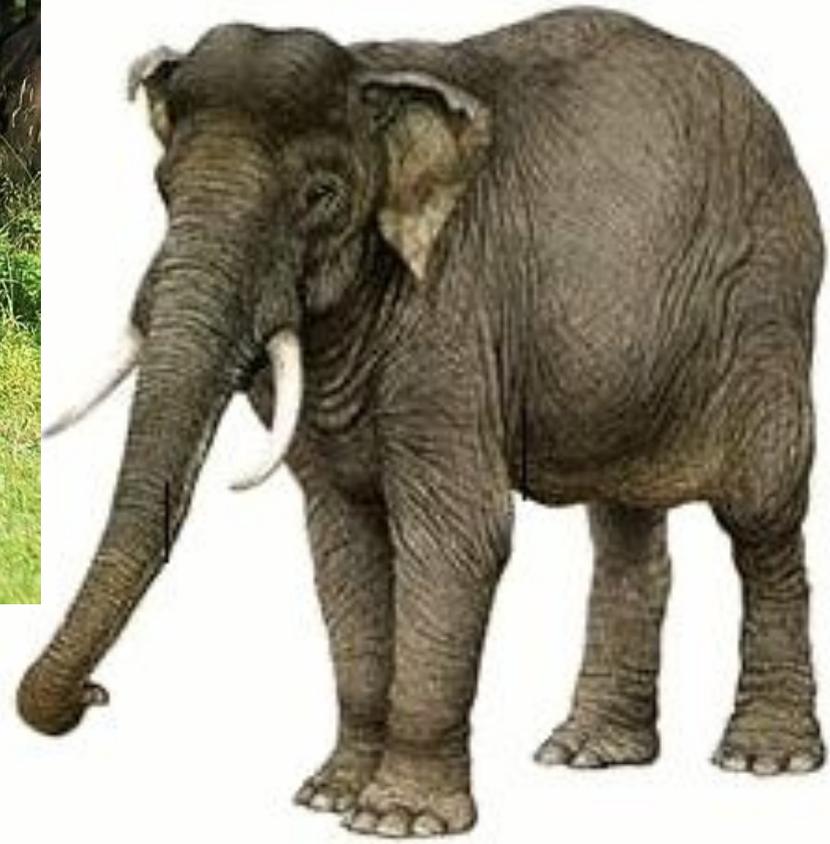
Foto: A. Nem.

© vitawater.ru



**Экологическая стратегия выживания** — комплекс свойств популяции, направленных на повышение вероятности выживания и оставление потомства. Среди приспособлений для выживания выделяется комплекс признаков, называемых экологической стратегией – общая характеристика роста и размножения данного вида. **У животных выделяют r- и K-стратегию.**

**r-стратеги** быстро достигают половой зрелости, приносят большое количество мелких потомков, имеют небольшие размеры и малую продолжительность жизни.



*K-стратеги* медленно развиваются, имеют более крупные размеры и большую продолжительность жизни, образуют небольшое число более крупных, хорошо защищенных потомков. Обитают они в средах со стабильными или закономерно изменяющимися условиями.

**Теория r-K отбора** — в экологии теория, определяющая две различные природные стратегии размножения живых организмов, при определённых обстоятельствах обеспечивающие оптимальную численность для данного вида. Теория была разработана в 1967 году двумя американскими экологами — Робертом Мак Артуром и Эдвардом Уилсоном.



**Edward O. Wilson**  
(b. 1929)



**Robert MacArthur**  
(1930-1972)

**В нестабильной или непредсказуемой окружающей среде преобладает r-стратегия**, так как в этом случае ключевую роль играет способность быстрого размножения, а адаптационные механизмы, позволяющие конкурировать с другими организмами, ввиду быстро изменяющихся условий не столь важны. Характерными чертами r-стратегии являются высокая плодовитость, небольшие размеры, относительно короткое время жизни поколения и способность быстрого и широкого распространения. Среди организмов, выбравших r-стратегию, встречаются бактерии и диатомовые водоросли, насекомые и сорные растения, а также головоногие и некоторые млекопитающие (особенно небольшие грызуны).



Если окружающая среда более-менее постоянная, то в ней преобладают организмы с **K-стратегией**, так как в этом случае на первое место выходит способность успешно конкурировать с другими организмами в условиях ограниченных ресурсов. Популяция K-стратегов, как правило, постоянна и близка к максимально возможной в данных условиях. Характерными чертами K-стратегии являются большие размеры, относительно долгий промежуток жизни и малое потомство, на воспитание которого отводится значительная часть времени. **Типичными K-стратегами являются крупные животные — слоны, бегемоты, киты, а также человекообразные обезьяны и человек.**



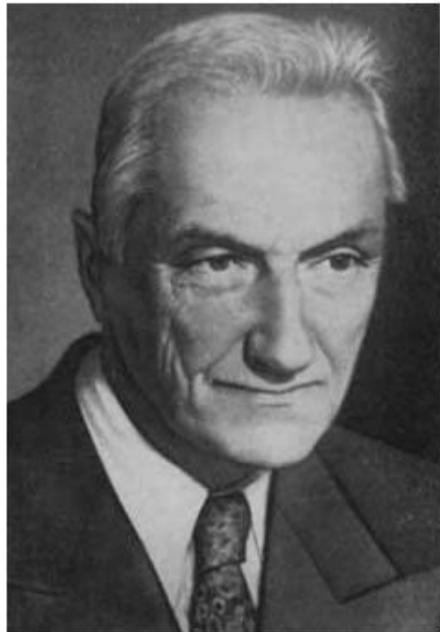
<b>Характеристика</b>	<b>r-стратегия</b>	<b>K-стратегия</b>
<b>Численность популяции</b>	Очень изменчива, может быть больше K	Обычно близка к K
<b>Оптимальный тип местообитания или климата</b>	Изменчивый и(или) непредсказуемый	Более-менее постоянный, предсказуемый
<b>Смертность</b>	Обычно катастрофическая	Небольшая
<b>Размер популяции</b>	Изменчивый во времени, неравновесный	Относительно постоянный, равновесный
<b>Конкуренция</b>	Часто слабая	Обычно острая
<b>Онтогенетические особенности</b>	Быстрое развитие, раннее размножение Небольшие размеры Единственное размножение Много потомков Короткая жизнь (менее 1 года)	Относительно медленное развитие Позднее размножение Крупные размеры Многokратное размножение Мало потомков Долгая жизнь (больше 1 года)
<b>Способность к расселению</b>	Быстрое и широкое расселение	Медленное расселение

## **Концепция стратегий у растений Раменского-Грайма**

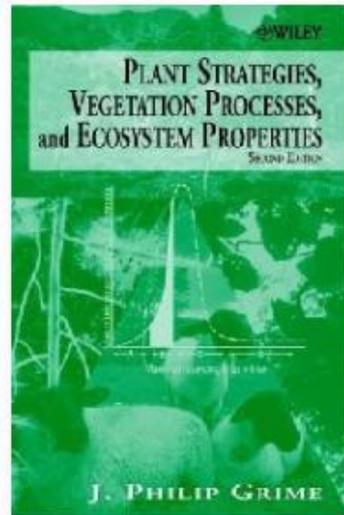
Выделили три группы растений в зависимости от типа стратегий.

1. **Виоленты.**
2. **Пациенты**
3. **Эксплеренты**

## Система Раменского - Грайма



**Леонтий Григорьевич  
Раменский**



**J Philip Grime**



**Виоленты** - (от лат. *violent* — **неустовый**), **силовики** виды, наиболее мощные по способности образовывать сообщества или внедряться в них, энергично развиваться, захватывать территорию, удерживать ее за собой, подавлять соперников превосходящей энергией жизнедеятельности и полнотой использования ресурсов среды. **Аналоги К стратегов**. Это, как правило, мезофильные доминанты, например, дуб. Понятие ввел Л. Г. Раменский (1936), использовавший также термин **“львы растительного мира**.



**Виоленты степей - злаки ковыль и типчак. Основные эдификаторы (средообразователи).** Образуют мощную корневую систему, быстро впитывающую влагу. Узкие листья складывающиеся вдоль испаряют минимум воды. Семянки с длинным пером переносятся ветром и способна вкручиваться через слой степного войлока в землю.

**Пациенты** (от лат. *patiens* - терпеливый), **выносливцы** - растения, побеждающие в борьбе за существование благодаря своей выносливости. В борьбе за выживание они берут не энергией жизнедеятельности и роста, а своей выносливостью к крайним условиям. Л. Г. Раменский (1938), которому принадлежит термин, образно называл их **«верблюдами растительного мира»**. К ним относятся многие доминанты-ксерофиты, особенно обитающие в экстремальных условиях (напр., *Halocnemum strobilaceum*).



**Ксерофиты** (от др.-греч. ξερός — сухой и φυτόν — растение) — растения сухих мест обитания, способные переносить продолжительную засуху и воздействие высоких температур («засухоустойчивые»). Среди них различают сухие и сочные. Сочные ксерофиты называют суккулентами. Они имеют или мясистые листья (алоэ, толстянки) или мясистые стебли (опунция, маммилярия, цереус).



**Сухие ксерофиты называют склерофитами.** Они приспособлены к жёсткой экономии воды и уменьшению испарения.

***Верблюжья колючка***



***Саксаул***

**Эксплеренты** (от лат. *expleo* — наполняю, заполняю), растения низкой конкурентной мощности, но способные быстро захватывать свободные пространства (например, сорные однолетние растения). Выполняют роль видов пионерных. **Эксплерентов образно называют “шакалами растительного мира”.**

Различают **эксплеренты ложные** (например, однолетники пустынь, дающие вспышки в период дождей, эфемеры степей, эфемероиды лесов) и **эксплеренты настоящие** (рудеральные растения, приспособленные к жизни в нарушенных местообитаниях).



**Эфемеры** (др.-греч. ἔφημερίς — на день, ежедневный ← ἐπί — на + ἡμέρα — день) — экологическая группа травянистых однолетних растений с очень коротким вегетационным периодом (некоторые заканчивают полный цикл своего развития всего за несколько недель). Это, как правило, очень маленькие растения пустынь и полупустынь или степей. Они интенсивно развиваются, цветут и дают плоды во влажный период (весной или осенью) и полностью отмирают в период летней засухи.

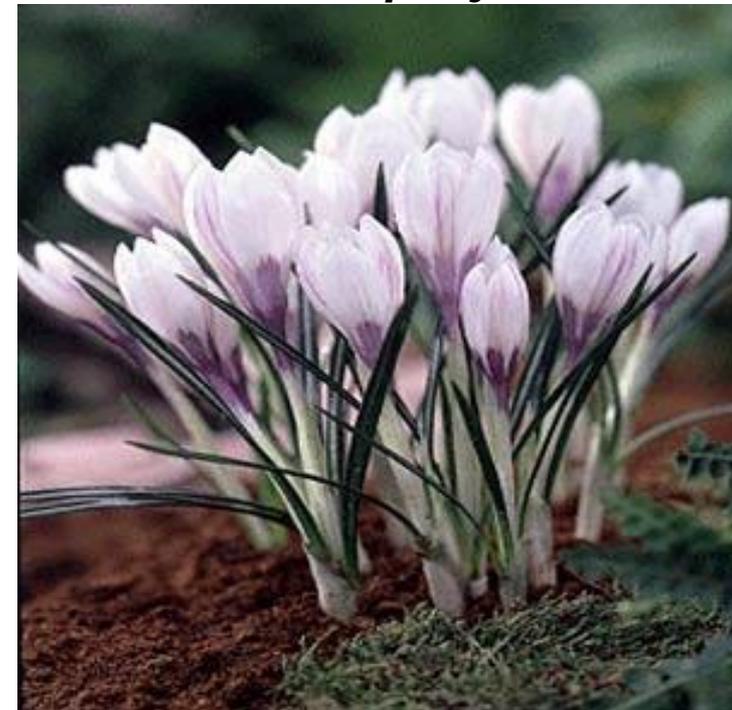
*Проломник северный*



*Бурячок пустынный*

**Эфемероиды** — экологическая группа многолетних травянистых растений с очень коротким вегетационным периодом, приходящимся на наиболее благоприятное время года. **Период вегетации эфемероидов может приходиться на раннюю весну (различные виды тюльпана, крокусы, пролеска, ветреница, хохлатка, вероника весенняя, гусиный лук жёлтый и др.), или на осень (безвременник).** После образования плодов жизненные процессы приостанавливаются, а надземная часть растения полностью отмирает. Однако оно не погибает, так как остаются подземные органы (луковицы, клубни или корневища) в которых за период вегетации был накоплен запас питательных веществ. В более благоприятный для растения период вегетация возобновляется.

**Крокус**



**Безвременник**

**Рудеральные растения (рудералы)** (от лат. *rudus*, родительный падеж *runderis* — щебень, строительный мусор) — сорные растения, растущие на мусорных свалках, вдоль дорог. Как правило, имеют защитные приспособления — шипы, жгучие волоски, ядовитые вещества. **Рудеральные растения относят к синантропным организмам т.е. живущим рядом с человеком.** К рудеральным растениям относятся: дурман, белена, крапива, лопух, дурнишник, сурепка обыкновенная, конопля.



## Оптимумы вида и популяции.

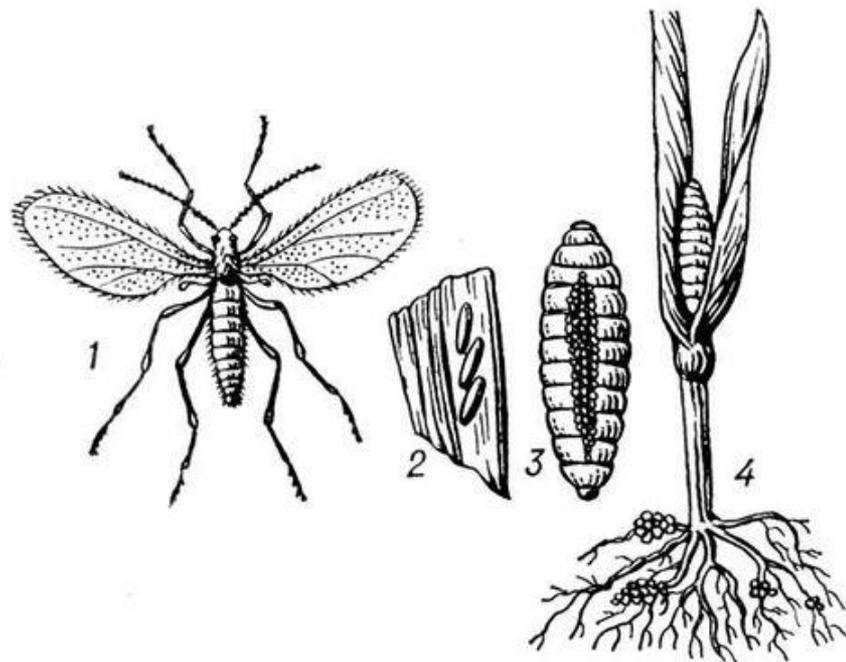
Для каждого вида существуют два оптимума. Основными факторам здоровья на популяционном уровне является качество генофонда популяции и степень толерантности ее к воздействию факторов среды обитания.

**1) Физиологический оптимум:** благоприятное для вида сочетание абиотических факторов, при котором возможны наиболее быстрые темпы роста и размножения.

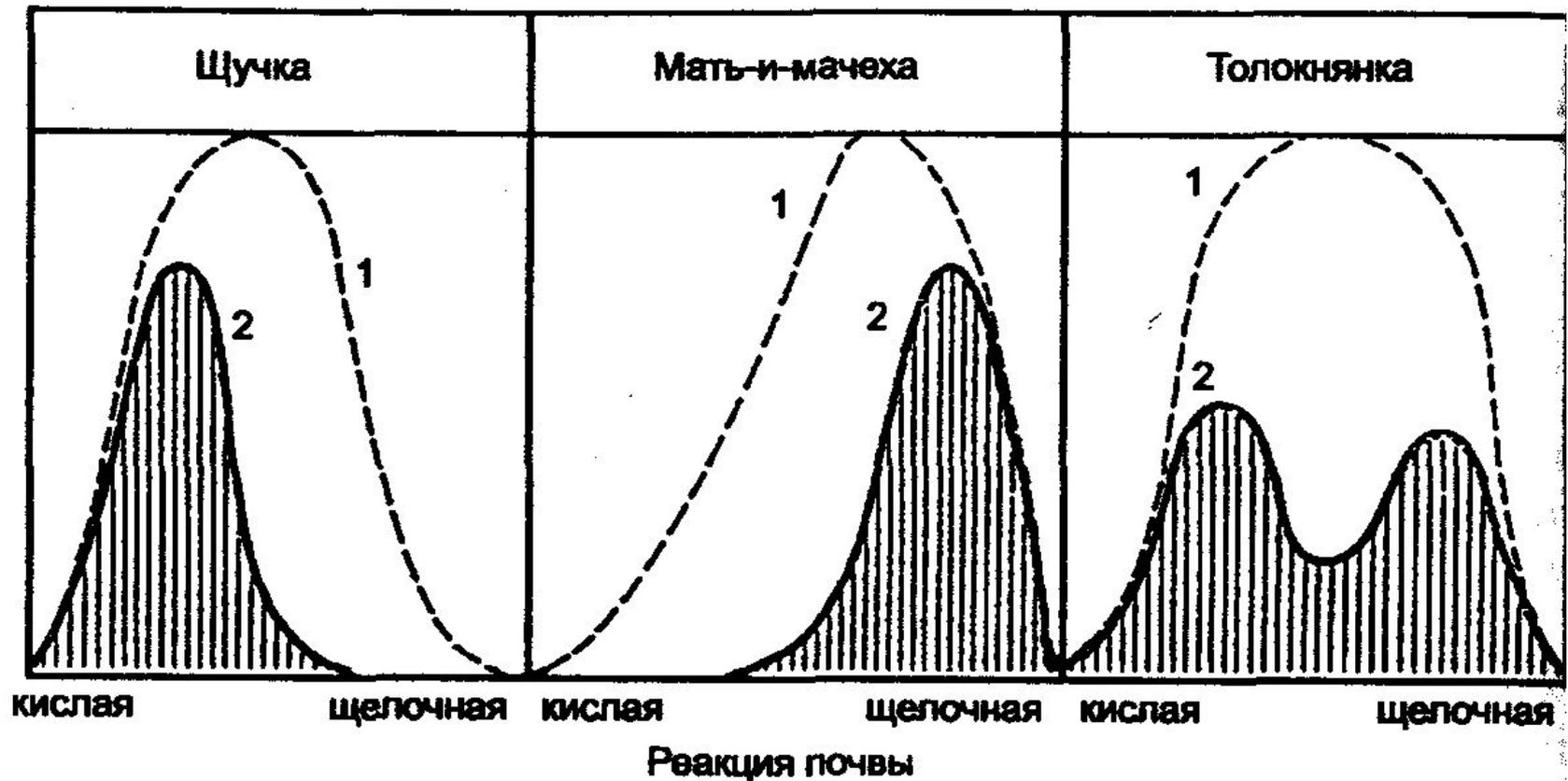
**2) Синэкологический оптимум:** такое биотическое окружение, при котором вид испытывает наименьшее давление со стороны врагов и конкурентов, что позволяет ему успешно размножаться.

*Физиологический и синэкологический оптимумы часто могут не совпадать.*

**Пример:** гнессенский комарик-суровая зима «-» физиологический оптимум, но отсутствие врагов «+» синэкологический оптимум.



Большинство листовыебелых растений — амфитолерантные формы с широким оптимумом от слабокислых до слабощелочных значений рН и с диапазоном толерантности от 3,5 до 8,5 рН при выращивании в одновидовых посевах. В естественном же распространении некоторые из них ограничены относительно низкими пределами рН. В таком случае их синэкологический оптимум не совпадает с физиологическим оптимумом



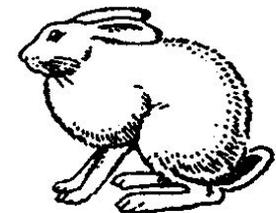
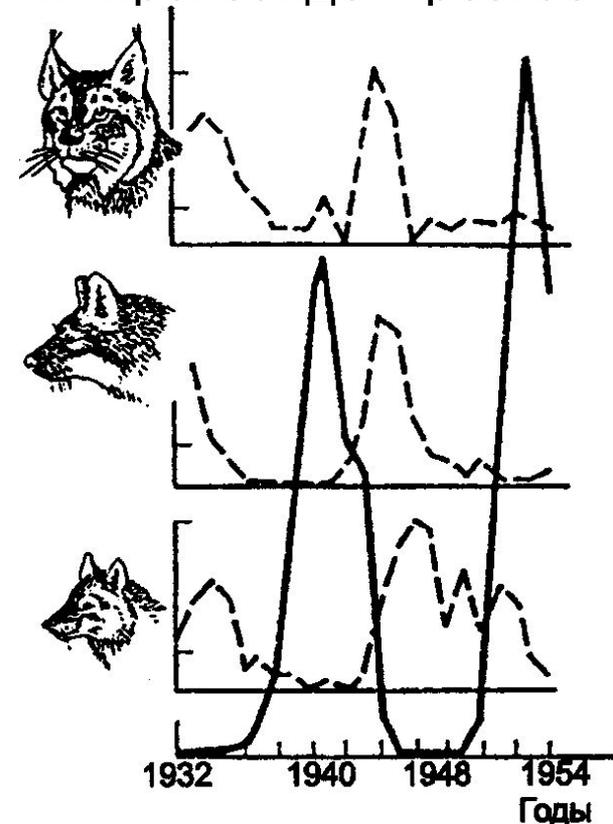
*Влияние рН на рост различных растений при выращивании в одновидовых посевах и в условиях конкуренции (по В. Лархеру, 1978) Примечание: кривые физиологического (1) и синэкологического (2) оптимумов.*

## Гомеостаз популяций.

Популяция — система саморегулирующаяся (способная к гомеостазу), существуют верхние и нижние пределы плотности, за которые она выходить не может. Дальнейшее понижение численности грозит вымиранием, при повышении численности выше верхнего предела иссякнет кормовая база, увеличится смертность и произойдет резкое уменьшение численности.

**Популяционные волны или волны жизни** — периодические либо непериодические колебания численности особей организмов в природных популяциях. Данный **термин впервые был введён русским биологом Сергеем Сергеевичем Четвериковым в 1905 году.**

Колебания численности могут быть сезонными либо несезонными, повторяющимися через различные временные промежутки. Причины колебаний обычно могут иметь экологическую природу. Например, размеры популяций «жертвы» (зайца) увеличиваются при снижении популяции «хищника» (лисицы, рыси, волка). При этом, увеличение кормовых ресурсов способствует росту численности хищников, что, в свою же очередь, интенсифицирует истребление жертв.







Факторы, регулирующие численность популяции принято делить на две большие группы: **не зависящие от плотности популяции-нереактивные;** **зависящие от плотности популяции-реактивные.**  
**Абиотические факторы** не зависят от плотности популяции, а **биотические** — конкуренция, хищничество, паразитизм обычно зависят от плотности.

# Динамика численности популяции

## Внешние причины

### Абиотические

Температура  
Осадки  
Освещенность

### Биотические

Хищник  
Вид-конкурент  
Болезнетворный организм

не регулируют плотность популяции

регулируют плотность популяции



Плотность популяции

Возрастной состав популяции

Биологические особенности вида

## Внутренние причины



## Механизмы поддержания гомеостаза популяции.

Работают по принципу обратной «-» связи, т.е. чем значительнее отклонения численности, тем сильнее ответная реакция.

### I. Внутривидовые.

1) Самоизреживание у растений (имеет значения время появления всходов, влияние вредителей и т.д.)

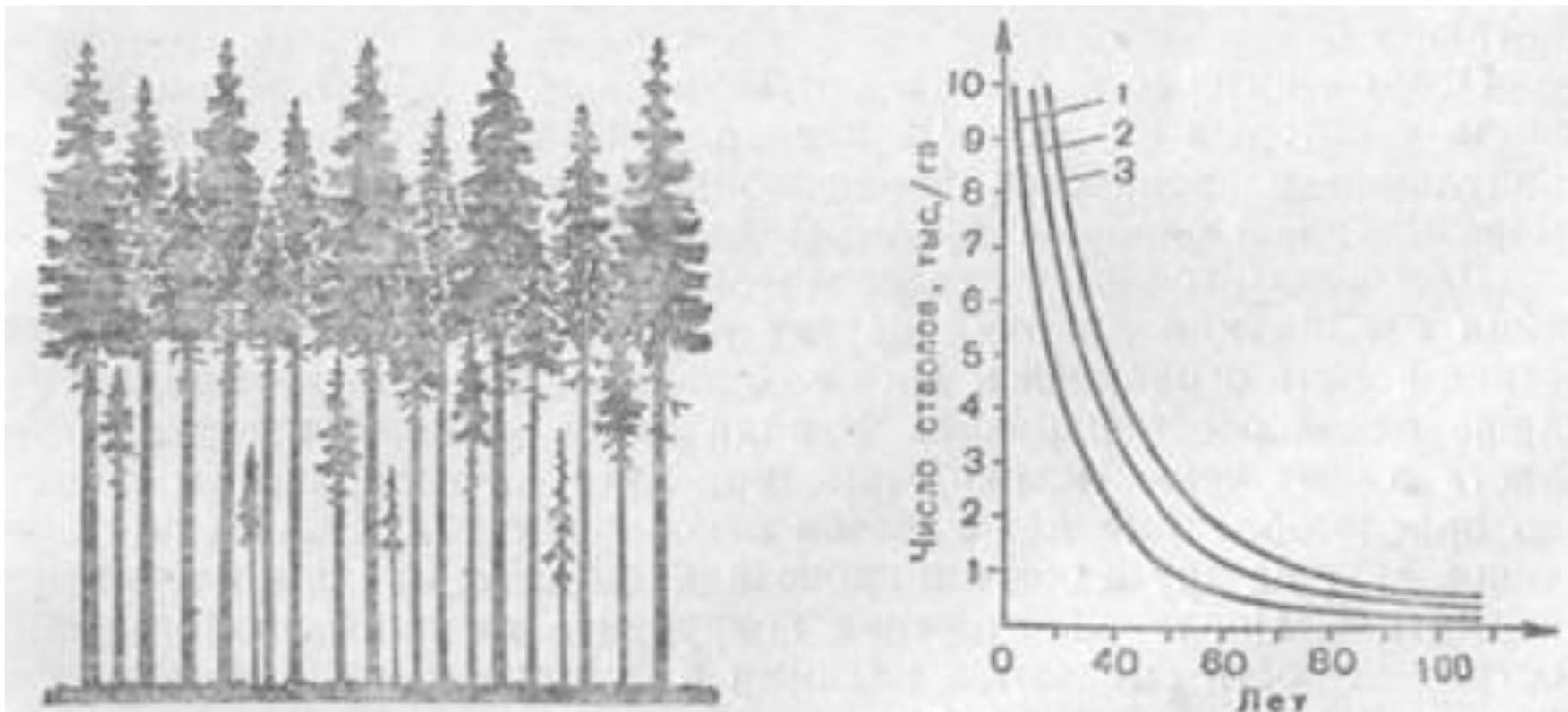
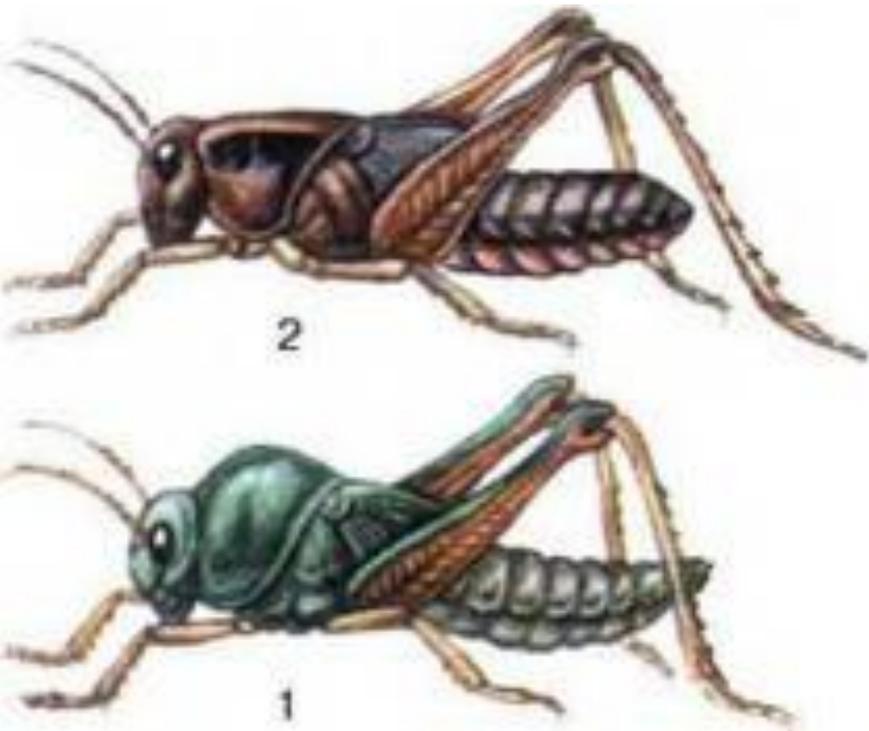


Рис. 58. Самоизреживание в древесных насаждениях (по Г. Ф. Морозову, 1928): слева — господствующие и угнетенные деревья в ельнике; справа — ход изреживания стволов с возрастом у сосны (1), березы (2) и ели (3).

- 2) Изменения характера фотосинтезирующей поверхности (размеры листьев, число стволов и т.д.).
- 3) Каннибализм у животных (окуни поедают молодь).
- 4) Химические взаимодействия полов (партеногенез дафнии, головастики лягушек тормозят развитие других головастиков).
- 5) Миграция части особей (у саранчи есть стадная и одиночная формы).
- 6) Торможение обменных процессов (гуморальной регуляции, размножения).



**1-одиночная форма саранчи**  
**2-стадная форма саранчи**

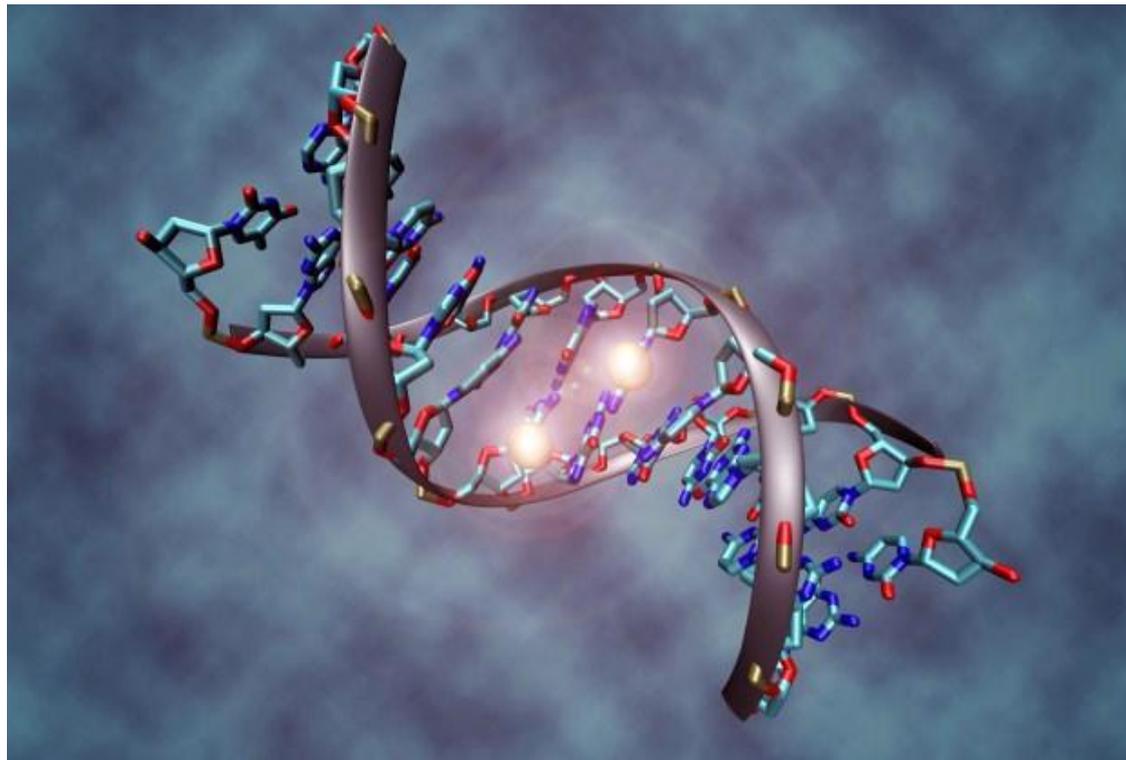


## II. Межвидовые.

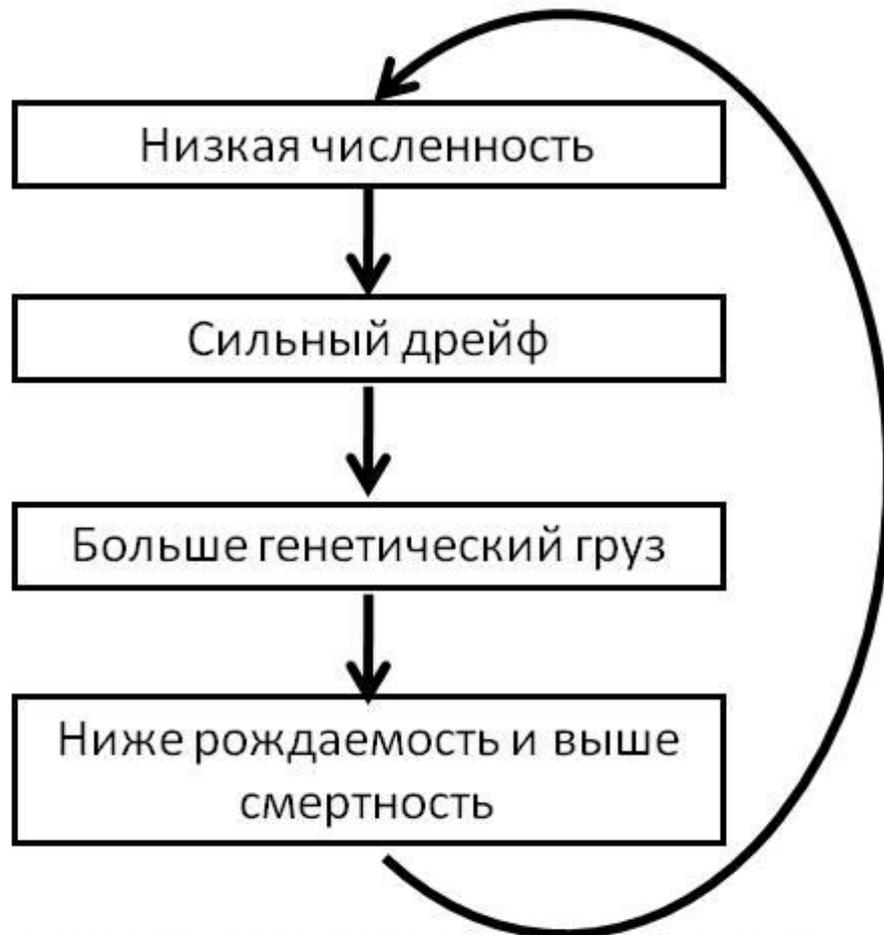
- 1) Влияние хищников.
- 2) Влияние паразитов
- 3) Конкуренция со стороны других видов



**Генетический груз** – часть наследственной изменчивости популяции, определяющая появление менее приспособленных особей, подвергающихся избирательной гибели в результате естественного отбора. Генетический груз - неизбежное следствие генетического полиморфизма. В более строгом смысле **генетический груз в популяционной генетике** — это выражение уменьшения селективной ценности для популяции по сравнению с той, которую имела бы популяция, если бы все индивидуальные организмы соответствовали бы наиболее благоприятному генотипу. Обычно выражается в средней приспособленности по сравнению с максимальной приспособленностью.



# Мутационное «таяние» популяции (mutational meltdown)



Положительная обратная связь между низкой численностью, сильным дрейфом и накоплением мутаций



## **Гомеостаз на популяционно-видовом уровне.**

**Критические воздействия:** изменения в среде обитания, прямое уничтожение, болезни.

**Воздействуемые компоненты (индикаторы):** численность, половозрастная структура, воспроизводство, сезонные фазы развития.

**Механизмы (реакции) гомеостаза:** изменение поведения, габитуса, особенностей размножения, миграции.

**Критерии успешности гомеостаза:** стабильность пространственной структуры, плотности и генетического разнообразия. Стабильность и целостность генотипической структуры. Время существования популяции (вида).



# Популяционный уровень жизни

