

## Раздел 3. Структура и динамика популяций

### План

1. Понятие о популяции.
2. Пространственные подразделения популяций.
3. Структура и свойства популяций (постоянные и непостоянные).
4. Внутривидовые и межвидовые взаимоотношения в популяциях.
5. Экологические стратегии популяций.

#### 1. Понятие о популяции.

В природе каждый существующий вид представляет сложный комплекс или даже систему внутривидовых групп, которые охватывают в своем составе особей со специфическими чертами строения, физиологии и поведения. Таким внутривидовым объединением особей и является популяция. Термин «популяция» был впервые введен в 1903 г. датским учёным Иогансенем для обозначения «естественной смеси особей одного и того же вида, неоднородной в генетическом отношении». В дальнейшем этот термин приобрел экологическое значение, и им стали обозначать население вида, занимающего определенную территорию. По определению С. С. Шварца, *популяция — это элементарная группировка организмов определённого вида, обладающая всеми необходимыми условиями для поддержания своей численности необозримо длительное время в постоянно изменяющихся условиях среды.*

Популяция является генетической единицей вида, изменения которой осуществляет эволюция вида. Как группа совместно обитающих особей одного вида, *популяция выступает первой над-организменной биологической макросистемой.* У популяции приспособительные возможности значительно выше, чем у слагающих ее индивидов. Популяция как биологическая единица обладает определенной структурой и функцией. Структура популяции характеризуется составляющими ее особями и их распределением в пространстве. Функции популяции аналогичны функциям других биологических систем. Им свойствен рост, развитие, способность поддерживать существование в постоянно меняющихся условиях, т. е. популяции обладают конкретными генетическими и экологическими характеристиками.

#### 2. Пространственные подразделения популяций.

Пространство, занимаемое *населением живых организмов*, может быть различным как для разных видов, так и в пределах одного вида. Величина занимаемого пространства определяется в значительной мере подвижностью особей (радиус индивидуальной активности). Если подвижность особей невелика, то величина пространства, которое он занимает также невелика.

У растений радиус индивидуальной активности определяется расстоянием, на которое могут распространяться пыльца, семена или

вегетативные части, способные дать начало новому растению. Во многих других случаях *трофический ареал* не совпадает с *репродукционным*. Так, несмотря на огромный трофический ареал белого аиста (*Ciconia alba*), обитающего в Европе, а зимой — в Африке, каждая пара птиц возвращается обычно в район своего старого гнезда, и популяции аистов, хотя и смешиваются на местах зимовок, но во время размножения занимают относительно небольшую территорию.

Поскольку пространство занимаемое *популяцией* представляет собой участок суши или акватории, заселённый организмами определенного вида, то наиболее полное и точное его описание мы получаем путем отображения его на географической карте. Приняты два способа изображения – *точечный* и *контурный*.

Область обитания вида (!) ограничивается 4 группами факторами: *физико-географические факторы* (береговые линии, горные системы, глубина водоёмов, границы между океаническими водными массами и т.п.); *климатические факторы* (температуры января, общегодовая сумма положительных температур, или число дней в году со средними положительными температурами, количество осадков, коэффициент влажности воздуха, - представляющий отношение осадков к показателю испарения, и т.д.); почвенные факторы (механические и физические свойства почвы); *факторы взаимоотношений организмов друг с другом и средой* (обуславливают чёткую приуроченность НЖО конкретного вида к какому-либо единственному биогеоценозу).

*Биогеоценоз* – совокупность НЖО разных видов обитающих на определённой территории, со свойственными ей неживыми факторами среды обитания.

В зависимости от размеров занимаемой территории известный отечественный эколог профессор МГУ Николай Павлович Наумов в 1955 году выделил три типа НЖО: элементарный, экологический, географический.

*Элементарный тип* – совокупность особей вида, занимающих какой-то небольшой участок однородной площади (пример, куртины деревьев одного вида (дуба монгольского, лиственницы, и др.), разобщенные лугами, куртинами других деревьев или кустарников, или болотцами). *Описание:* в состав входят генетически однородные особи, каждая э.п. имеет свои особенности в поведении, структуре и функциях.

*Экологический тип* – совокупность НЖО элементарного типа (пример, белки заселяют различные типы леса – сосновый, еловый, пихтовый, и др.). *Описание:* в основном это внутривидовые группировки, слабо изолированные от других экологических НЖО вида.

*Географический тип* – охватывает группу особей, населяющих территорию с географически однородными условиями существования (пример, географические расы лиственницы даурской (*Larix dahurica*): западная (к западу от Лены (*L. dahurica* ssp. *dahurica*) и восточная (к востоку от Лены). *Описание:* занимают сравнительно большую территорию, разграничены и относительно изолированы. Различия в плодовитости, размерах особи, физиологических и экологических особенностях. Характерен генетически обмен, редкий.

Границы и размеры популяций в природе определяются особенностями не только заселяемой территории, но в первую очередь свойствами самой популяции. Здесь всегда лежит степень ее генетического и экологического единства. Раздробление вида на множество мелких территориальных группировок носит приспособительный характер к большому разнообразию местных условий, что увеличивает генетическое многообразие вида и обогащает его генофонд. Таким образом, наиболее общим правилом является то, что индивиды любого живого вида всегда представлены не изолированными отдельностями, а их определенным образом организованными совокупностями. Это правило было сформулировано в 1903 г. С. С. Четвериковым (1880—1959) и получило название *правила объединения в популяции*.

### **3. Структура и свойства популяций (постоянные и непостоянные).**

*Постоянные показатели популяции:* численность, плотность, половая структура, возрастная структура, генетическая структура, пространственная структура, поведенческая структура.

*Численность* – общее количество особей на данной территории (область обитания), зависит от соотношения интенсивности размножения и смертности. Зависит от соотношения интенсивности размножения (плодовитости) и смертности. В период размножения происходит рост популяции. Смертность же, наоборот, приводит к сокращению ее численности.

*Плотность* – число особей или биомассы на единицу площади или объема. Например, 500 деревьев на 1 га. Нередко важно различать *среднюю плотность*, т. е. численность или биомассу на единицу всего пространства, *кудельную или экологическую плотность* — численность или биомассу на единицу обитаемого пространства, доступной площади объема, которые фактически могут быть заняты популяцией.

Плотность популяции отличается изменчивостью и зависит от ее численности. При возрастании численности не наблюдается увеличение плотности лишь в том случае, когда возможно распределение популяции, расширение ее ареала. Особи, составляющие популяции, имеют различные типы пространственного распределения, выражающие их реакции на различные влияния, например, добычу и благоприятные физические условия или конкурентные реакции. Различают три типа распределения или расселения особей внутри популяции: равномерное, случайное и групповое.

*Равномерное распределение* в природе чаще связано с острой конкуренцией между разными особями. Такой тип распределения отмечают у хищных рыб и у колюшек с их территориальным инстинктом и сугубо индивидуальным характером.

*Случайное распределение* имеет место только в однородной среде. Так на первых порах распределяется тля на поле. По мере ее размножения распределение приобретает групповой или пятнистый (конгрегационный) характер.

*Групповое распределение* встречается наиболее часто. Так, в сосновом лесу деревья вначале расселяются группами, а в дальнейшем их размещение становится равномерным. Популяции групповое распределение обеспечивает

(по Ю. Одуму, 1986) более высокую устойчивость по отношению к неблагоприятным условиям по сравнению с отдельной особью. Животные, ведущие подвижный образ жизни, как правило, распределяются активно, что приводит к интенсивному перемешиванию популяций и стиранию границ между ними. Например, очень подвижные и активно перемещающиеся песцы, другие животные, птицы имеют огромные ареалы без резких границ между популяциями.

У пассивно передвигающихся и малоподвижных организмов, наоборот, популяции четко разграничены даже на относительно небольшой территории. Таковы популяции наземных моллюсков, многих земноводных. Размеры ареала популяции зависят от величины особей, составляющей ее. Мелкие особи занимают сравнительно небольшие ареалы, тогда как у видов с крупными особями они обширны. Вместе с тем это правило имеет много исключений. Так, территория, занимаемая популяцией прыткой ящерицы *Lacerta agilis*, может колебаться от 0,1 до нескольких гектаров.

*Половая структура* - это соотношение половых групп у видов с преобладающим половым размножением.

*Возрастная структура* - соотношение в популяции разных возрастных групп. Соотношение в популяции разных возрастных групп определяет способность к размножению, и показывает, что можно ожидать в будущем. В каждой популяции можно выделить три возрастные экологические группы (фазы):

- 1) *предвоспроизводительную*;
- 2) *воспроизводительную*;
- 3) *поствоспроизводительную*.

*Генетическая структура* - соотношение в популяции различных генотипов и аллелей.

*Пространственная структура* - особенности распределения особей в пределах области обитания.

*Непостоянные показатели популяции*: рождаемость, смертность, скорость роста популяции, выживаемость.

*Рождаемость* - число вновь появившихся особей на единицу времени.

*Смертность* - числом особей погибших за данный период (число смертей в единицу времени).

*Скорость роста популяции* (число особей, прибавляемых к популяции или отнимаемых от нее) равна рождаемости минус смертность.

Если рождаемость в популяции превышает смертность, то популяция, как правило, будет расти. С увеличением плотности скорость роста популяции постепенно снижается до нуля. При нулевом росте популяция стабильна, т. е. размеры ее не меняются. Отдельные организмы при этом могут расти и размножаться. Нулевая скорость роста означает лишь то, что скорость размножения, если оно происходит, уравновешена смертностью. Данная картина характерна для ряда одноклеточных и многоклеточных организмов, например для клеток водорослей в культуральной жидкости, для фитопланктона озер и океанов весной, для насекомых (мучные хрущачи, а

также клещи, интродуцированные в новое местообитание с обильными запасами пищи, где нет хищников).

Миграция, или расселение, так же как и внезапное снижение скорости размножения, может способствовать уменьшению численности популяции. Расселение может быть связано с определенной стадией жизненного цикла, например с образованием семян. Рассматривая вопрос об оптимальных размерах популяции в данной среде, следует учитывать *поддерживающую емкость* или кормовую продуктивность среды. Чем выше поддерживающая емкость, тем больше максимальный размер популяции, который может существовать неопределенно долгое время в данном местообитании. Дальнейшему росту популяции будут препятствовать один или несколько лимитирующих факторов. Это зависит от доступности ресурсов для данного вида.

Таким образом, скорость роста популяции в естественных местообитаниях будет зависеть от климатических изменений, от снабжения пищей и от того, ограничено ли размножение определенным временем года и др., что должно учитываться при составлении моделей или их усовершенствовании.

*Выживаемость* - это оставшееся количество особей в популяции после естественно или случайно погибших особей за единицу времени.

#### **4. Внутривидовые и межвидовые взаимоотношения в популяциях.**

Многообразное население популяции постоянно взаимодействует между собой. Удовлетворение потребностей в питании, распределении кормовых угодий, выбор места для постройки гнезда, спаривание, выращивание потомства, охрана занимаемой территории, расселение осуществляются при постоянном взаимодействии особей, входящих в каждую популяцию, которая и обеспечивает её существование. Эти связи складывались по мере образования и развития вида как целостной системы. Поэтому все особи, входящие в популяцию, обладают и общностью происхождения, и многочисленными специфическими приспособлениями к совместной жизни. Сюда можно отнести: особенности строения, обеспечивающие встречи разнополых особей встречи разнополых особей, размножение, выращивание молодняка, приспособления, обеспечивающие расселение или объединения в стаи, разнообразные «сигналы» - запахи, цвет, голос, поведение – всё, что привлекает или отвлекает особей, предупреждает их о занятой территории.

Данные приспособления могут носить характер индивидуальных или групповых контактов. Они по-разному осуществляются на разных стадиях развития организмов и могут меняться в течении жизни особи, в разные сезоны года, а также в связи с изменениями условий жизни.

Взаимоотношения между членами популяции зависят, прежде всего от того, одиночный или групповой образ жизни свойственен виду. Формы же существования особей в популяции чрезвычайно различны.

##### *Поведенческая структура*

**Одинокое проживание** – характерно для крупных млекопитающих (например, медведь самец большую часть жизни ведет одиночный образ жизни,

и лишь в сезон размножения на непродолжительное время встречается с самкой).

**Семья** – репродуктивная группа особей одного вида, проживающая совместно в целях облегчения своего существования и воспитания потомства. Примеры: лебедь, страус, лиса, енот, бобр, лев.

**Стая** – временное объединение животных, которые проявляют биологически полезную организованность действий. Стаи встречаются среди рыб, птиц и некоторых млекопитающих (собачьих). В стае выполняются такие важные для жизни вида функции, как защита от врагов, добыча пищи, миграции. У животных в стае нередко развито подражательное поведение. Иногда в стае может быть вождь. Примеры: волк, сельдь, гиены.

**Стадо** – более постоянное, чем стая объединение животных, в котором проявляется иерархия между особями, и отношения строятся по типу «доминирование – подчинение». В стаде осуществляются все функции вида: добывание кормов, защита от врагов, размножение, воспитание молодняка, миграции. В стаде имеется лидер, во многом определяющий поведение стада. Примеры: слон, копытные, приматы.

**Колония** – постоянное, или на период размножения временное, скопление животных на сравнительно ограниченной территории. Колониальный образ жизни свойственен птицам (чайкам, ласточкам, гусям, пеликанам, бакланам, фламинго, пингвинам) и мелким млекопитающим (суркам, сусликам, пищухам).

*Межвидовые отношения.* Воздействие одного вида на другой может быть положительным, отрицательным и нейтральным. При этом возможны разные комбинации типов воздействия.

*Нейтрализм* – сожительство двух видов на одной территории, не имеющее для них ни положительных, ни отрицательных последствий. Например, белки и лоси не оказывают друг на друга значительных воздействий.

*Взаимовыгодное, но не обязательное сосуществование организмов,* пользу из которого извлекают все участники. Например, раки-отшельники и актинии. На раковине рака может поселиться коралловый полип актиния, который имеет стрекательные клетки, выделяющие яд. Актиния защищает рака от хищных рыб, а рак-отшельник, перемещаясь, способствует распространению актиний и увеличению их кормового пространства.

*Взаимовыгодное сожительство,* когда либо один из партнёров, либо оба не могут существовать без сожителя. Например, травоядные копытные и целлюлозоразрушающие бактерии, обитающие в желудке и кишечнике травоядных копытных. Они продуцируют ферменты, расщепляющие целлюлозу, поэтому обязательно нужны травоядным, у которых таких ферментов нет. Травоядные копытные со своей стороны предоставляют бактериям питательные вещества и среду обитания с наилучшей температурой, влажностью и т.д.

*Взаимоотношения,* при которых один из партнёров получает пользу от сожительства, а другому присутствие первого безразлично. Бывает квартиранство (взаимоотношения тропических рыбок и актиний) и нахлебничество (падальщики и крупные хищники).

*Хищничество* – взаимоотношения, при которых один их участников (хищник) умерщвляет другого (жертва) и использует его в качестве пищи.

*Паразитизм* – взаимоотношения, при которых паразит не убивает своего хозяина, а длительное время использует его как среду обитания и источник пищи. К паразитам относятся: вирусы, патогенные бактерии, грибы, простейшие, паразитические черви.

*Конкуренция* – взаимоотношения, при которых организмы соперничают друг с другом за одни и те же ресурсы внешней среды при недостатке последних. Организмы могут конкурировать за пищевые ресурсы, полового партнёра, убежище, свет и т.д. Конкуренция бывает внутривидовая и межвидовая. Межвидовая конкуренция приводит к взаимному приспособлению двух видов, либо замещение популяцией одного вида популяции другого вида, который переселяется на другое место, переключается на другую пищу или вымирает. Конкуренция приводит к естественному отбору в направлении увеличения экологических различий между конкурирующими видами и образованию ими разных экологических ниш.

*Взаимоотношения*, при которых один организм воздействует на другой и подавляет его жизнедеятельность, а сам не испытывает никаких отрицательных влияний со стороны подавляемого. Например, ель и растения нижнего яруса. Плотная крона ели препятствует проникновению солнечных лучей под полог леса и подавляет развитие растений нижнего яруса.

## **5. Экологические стратегии популяций.**

Приспособления особей в популяции в конечном счете направлены на повышение вероятности выживания и оставление потомства. Среди приспособлений выделяется комплекс, называемый экологической стратегией. *Экологическая стратегия популяции* — это ее общая характеристика роста и размножения. Сюда входят темпы роста ее особей, время достижения половозрелости, плодовитость, периодичность размножения и т. д.

Экологические стратегии популяций отличаются большим разнообразием. Так, при изложении материала роста популяций и кривых роста были использованы символы  $r$  и  $K$ . Быстроразмножающиеся виды имеют высокое значение  $r$  и называются  $r$ -видами. Это, как правило, пионерные (нередко их называют «оппортунистическими») виды нарушенных местообитаний. Данные местообитания называют  $r$ -отбирающими, так как они благоприятствуют росту численности  $r$ -видов.

Виды с относительно низким значением  $r$  называют  $K$ -видами. Скорость их размножения чувствительна к плотности популяции и остается близкой к уровню равновесия, определяемому величиной  $K$ . Об этих двух типах видов говорят, что они используют соответственно  $r$ -стратегию и  $K$ -стратегию.

Эти две стратегии, по существу, представляют два различных решения одной задачи — длительного выживания вида. Виды с  $r$ -стратегией быстрее заселяют нарушенные местообитания (обнаженная горная порода, лесные вырубки, выгоревшие участки и т. д.), чем виды с  $K$ -стратегией, т. к. они легче распространяются и быстрее размножаются. Виды с  $K$ -стратегией более конкурентоспособны, и обычно они вытесняют  $r$ -виды, которые тем временем

перемещаются в другие нарушенные местообитания. Высокий репродуктивный потенциал г-видов свидетельствует, что, оставшись в каком-либо местообитании, они быстро использовали бы доступные ресурсы и превысили поддерживающую емкость среды, а затем популяция погибла бы. Виды с г-стратегией занимают данное местообитание в течение жизни одного или, самое большее, нескольких поколений. В дальнейшем они переселяются на новое место. Отдельные популяции могут регулярно вымирать, но вид при этом перемещается и выживает. В целом эту стратегию можно охарактеризовать как стратегию «борьбы и бегства».

Следует отметить, что одну и ту же среду обитания разные популяции могут использовать по-разному, поэтому в одном и том же местообитании могут сосуществовать виды с г- и К-стратегией. Между этими крайними стратегиями существуют переходы. Ни один из видов не подвержен только г- или только К-отбору. В целом же г- и К-стратегии объясняют связь между разнокачественными характеристиками популяции и условиями среды.

#### **Лекция подготовлена на основе следующих материалов:**

1. Степановских А.С. Экология. Учебник для вузов. — М.: юнити-дана, 2001. - 703 с.

2. Степановских А.С. Общая экология [Электронный ресурс]: учебник для вузов/ Степановских А.С.— Электрон. текстовые данные.— Москва: ЮНИТИ-ДАНА, 2012.— 687 с. — Режим доступа: <http://www.iprbookshop.ru/8105.html>. — ЭБС «IPRbooks».

3. Большаков В.Н. Экология [Электронный ресурс]: учебник/ Большаков В.Н., Качак В.В., Коберниченко В.Г.— Электрон. текстовые данные.— Москва: Логос, 2013.— 504 с.— Режим доступа: <http://www.iprbookshop.ru/14327.html>. — ЭБС «IPRbooks».