

# Лекция 4: Популяция и взаимодействие популяций.



доцент, к.б.н. Беляева Алина Васильевна

# Популяционная экология

Молодая ветвь экологической науки.

Направленное развитие популяционных исследований началось в первой четверти XX века, но фактически данные о составе, структуре и динамике популяций можно найти и ранее.

Развитие популяционного направления характеризовалось не столько накоплением полевого и экспериментального материала, сколько формированием нового подхода при его анализе (популяция характеризуется появлением специфических свойств, которыми не обладают отдельные организмы данного вида).

Только на популяционном уровне выявляются такие свойства как:

- √численность,
- ✓ плотность,
- ✓ половой состав,
- ✓ возрастной состав,
- ✓ уровень размножения,
- ✓ уровень смертности

и другие....

# Определение популяции

Термин «популяция» был заимствован из демографии, где он обозначал народ, население (*om лат. populus*).

Под популяцией понимается любая совокупность особей одного вида, проживающая длительное время на определенной территории, свободно скрещивающаяся друг с другом и дающая плодовитое потомство.

Популяция - это группировка особей одного вида, населяющих определенную территорию и характеризующихся общностью морфобиологического типа, специфичностью генофонда и системой устойчивых функциональных взаимосвязей (*Шилов И.А.*).

# Популяция как биологическая система

Любая популяция занимает определенное место в пространстве и пространственно структурирована.

При этом характер этой структуры видоспецифичен и определяет возможность более эффективного использования ресурсов среды и устойчивого осуществления внутрипопуляционных взаимоотношений особей и их групп.

Эти взаимоотношения составляют сущность функционирования популяции как целого.

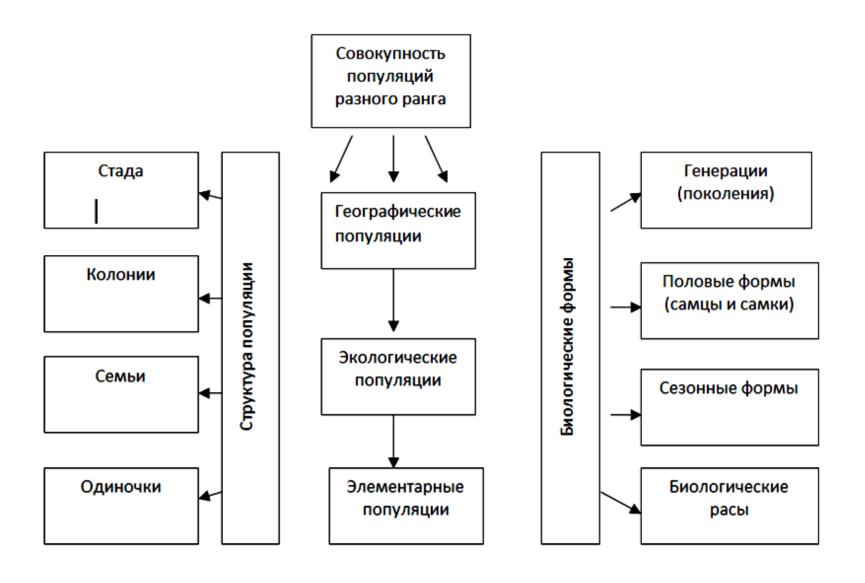
Особи, составляющие популяцию, неравноценны по своей функции, генетическому вкладу в нее, они непрерывно обмениваются информацией, при этом все они связаны индивидуальными и групповыми отношениями, которые определяют устойчивость популяции как системы на фоне колеблющихся условий среды.

# Популяционная структура вида

Структурированность свойственна не только отдельным популяциям, но и виду в целом.

Занимая широкий ареал, вид естественным образом распадается на ряд территориальных групп различного масштаба.

Эти группы неравноценны, на базе чего формируется разнокачественность видового населения.



Структура популяций по Н.П. Наумову (1963)

# Популяционная структура вида

Подвид — таксономическая категория, но одновременно это крупная территориальная группировка общего видового населения, освоившая географическое пространство ареала и адаптированная к фундаментальным свойствам климата, рельефа, типа ландшафта, биотического состава экосистем.

С экологических позиций это совокупность особей, населяющих географически однородную часть видового ареала и отличающихся устойчивыми морфологическими признаками от особей других подвидов.

Обычно подвиды пространственно изолированы друг от друга какими-либо значительными преградами (реками, горами, степями и т.п.). Это означает, что они достаточно давно репродуктивно отграничены от других подобных совокупностей.

# Географические популяции

это совокупность особей *одного вида* (или подвида), населяющих территорию с *однородными условиями* существования и обладающих *общим морфологическим типом* и единым ритмом жизненных явлений и динамики (Наумов Н.П., 1963).

Эти группировки возникают при однонаправленном приспособлении вида к конкретным условиям.

Четких морфологических отличий между географическими популяциями, как правило, нет. Это отражает их более *низкий* 

уровень их репродуктивной изоляции.

**Пример:** рыжие полевки, обитающие в холодном Подмосковье (чем в г. Серпухове) обладают более высокими энергозатратами на терморегуляцию, при сохранении сходного характера терморегуляционных кривых.

#### Экологические популяции

Это население одного типа местообитания (биотопа), характеризующиеся общим ритмом биологических циклов и характером образа жизни.

Это более мелкие территориальные группировки. Они возникают вследствие отличий в особенностях мезо- и микроклимата, рельефа, гидрологического режима и др. У особей формируется единый тип физиологических реакций, биоритмов и общего образа жизни.

**Пример:** муравейники, расположенные на более солнечных местах весной «оживают» раньше.

Бобры в крупных реках строят норы в крутых берегах (пищевой ресурс не ограничен), в мелких реках и ручьях — строят плотины (возникший выше плотины пруд расширяет доступ к кормовым участкам)

# Плотина



#### Место популяции в иерархии биологических систем

В этом структурно-эволюционном ряду популяция выступает как форма существования вида и ее основная функция заключается в обеспечении устойчивого выживания и воспроизведения вида в данных конкретных условиях.

Любая популяция занимает определённое положение в пространстве и пространственно структуры видоспецифичен и определяет возможность наиболее эффективного использования ресурсов среды и устойчивого осуществления внутрипопуляционных взаимоотношений особей и их групп.

Составляющие популяцию *особи* при всём сходстве неравноценны по своим индивидуальным свойствам, и соответственно по их функции в составе популяции, генетическому вкладу в неё и т. д., т. е. популяция структурирована не только пространственно, но и функционально.

Под структурой популяции в широком смысле понимают любые подразделения популяции как единого целого на связанные в определённом порядке части.

#### Различают

- √половую,
- ✓ возрастную,
- ✓ пространственно-этологическую,
- √генетическую,
- ✓ фенетическую структуры популяций.

Пространственная структура популяций выражается характером размещения особей и их группировок по отношению к определённым элементам ландшафта и друг к другу и отражает свойственный виду тип использования территории.

Пространственная структурированность определяет наиболее эффективное использование ресурсов среды, снижая уровень конкурентных отношений особей внутри популяции.

На этой основе открывается *возможность поддержания* высокого уровня биомассы и *биологической активности* вида.

Таким образом, пространственная структурированность популяций представляет собой «морфологическую» основу популяционного гомеостаза, определяя снижение уровня конкуренции и поддержание устойчивых внутрипопуляционных контактов как функциональных, так и информационных.

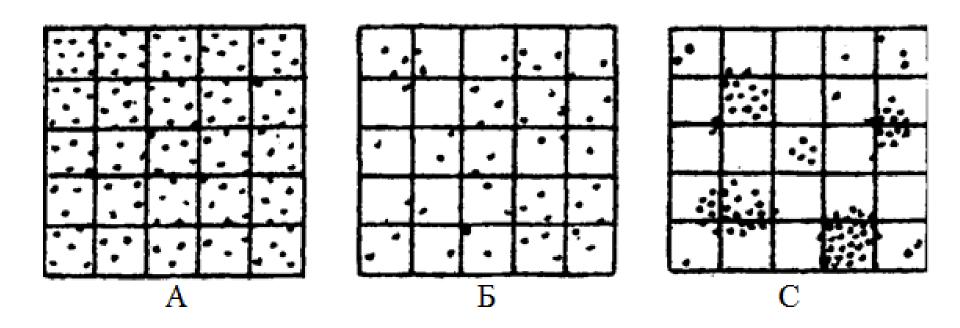
#### Регулярный (равномерный) тип пространственного распределения:

расстояние между особями, составляющими популяцию почти одинаковое. Примеры: размещение деревьев во фруктовом саду; популяциях многих видов птиц, имеющих в сезон размножения территориальную структуру.

Равномерный тип в идеале характеризуется *равным удалением каждой особи* от всех соседних; величина расстояния между особями соответствует порогу, за которым начинается *взаимное угнетение*.

Таким образом, теоретически этот тип распределения в наибольшей степени соответствует задаче *полного использования ресурсов* при минимальной степени конкуренции. <u>В действительности в природе оно встречается достаточно редко.</u>

Практическая невозможность реализации этого «идеального» типа распределения определяется, прежде всего, неоднородностью среды обитания; нарушают равномерность распределения и свойственные многим видам формы взаимосвязей.



# Типы пространственного распределения особей в популяциях:

А – равномерное; Б – диффузное; В – мозаичное

<u>Диффузный (случайный) тип :</u> характеризуется тем, что местонахождение одной особи не зависит от другой.

Случайно распределены особи большинства популяций, если местообитания однородны и достаточно благоприятны, а плотность популяции не очень высока.

Диффузный тип встречается в природе значительно чаще, при нём особи распределены неравномерно, случайно.

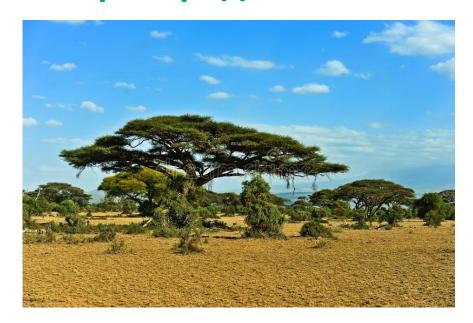
Такой тип распределения широко представлен среди растений и многих таксонов животных. Диффузное распределение характерно для животных, у которых социальные связи выражены относительно слабо.

Агрегированный (групповой, мозаичный, контагиозный): тип выражается в образовании группировок особей, между которыми остаются достаточно большие незаселённые территории.

Этот тип распределения характерен для популяций в мозаичных экосистемах, например, в саваннах 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, шимпанзе) и формирующих колонии (суслики, сурки), а также у клональных растений, разрастающихся пятнами (коротконожка перистая (Brachypodium pinnatum).

Групповое размещение особей жертв *осложняет хищникам их поиск.* 





Разные типы пространственного распределения особей могут варьировать в популяциях одного вида или даже в одной популяции в разные сезоны года, или разные годы в зависимости от динамики условий существования.

**Пример:** для пашенной (тёмной) полёвки (*Microtus agrestis*) зимой, весной и в начале лета характерен мозаичный тип поселений, а в июле — октябре — диффузный, равномерный





### Половая структура популяции

это численное соотношение мужских и женских особей в разных возрастных группах.

Определённой половой структурой обладают популяции большинства животных, двудомных растений и в несколько завуалированной форме однодомные растения с раздельнополыми цветками.

Половая структура популяций является важной и универсальной характеристикой для большинства видов. В наиболее чётком виде половая структура выражена у *членистоногих и позвоночных животных*, при этом она представлена не только численным соотношением полов, но и различиями в биологии, в том числе, связанными с формированием пространственной и функциональной структуры популяций.

Половая структура популяций динамична и в своей динамике тесно связана с возрастной структурой. Это проявляется в том, что численное соотношение самцов и самок заметно изменяется в разных возрастных группах.

В связи с возрастом различают первичное (на момент полового созревания), вторичное (на момент оплодотворения) и третичное (к моменту наступления половой зрелости) соотношение полов.

#### Первичное соотношение полов

определяется сочетанием половых хромосом в процессе мейоза и обычно близко 1:1.

#### У животных известно 10 основных путей хромосомного определения пола.

В пяти из них при сочетании половых хромосом ХҮ, ХО, Х1Х2...ХҮ, ХҮ1Ү2...Ү и Х1Х2...ХО гетерогаметным полом оказывается мужской, а в пяти аналогичных случаях — женский.

Действительно, в определении типа пола большое значение может иметь не только сочетание половых хромосом, но и набором аутосом.

Уже давно в экспериментах с дрозофилой было выявлено <u>существование 11 типов</u> <u>«половых» особей</u>: трёх типов фертильных самок, двух типов фертильных самцов, двух хромосомных типов стерильных самок с гипертрофированными признаками женского пола — «метасамок», одного такого же самца — «метасамца», двух типов интерсексов и одного типа стерильных (гаплоидных) самок (Яблоков, 1987).

Из приведённых данных видно, что в популяциях животных могут встречаться не только «обыкновенные» самки и самцы, но и особи других половых типов, часть которых оказывается фертильными, т. е. способными размножаться.

#### Первичное соотношение полов

По-видимому, существование разных хромосомных типов, как самок, так и самцов, для многих видов может скорее считаться *правилом*, чем исключением.

**Пример:** у лесного лемминга кроме самок XX обнаружены самки с X-хромосомой, содержащей фактор (\*), который подавляет действие Y-хромосомы. В результате в популяции реально присутствуют самки XX, X\*Y, X\*X.

Доля самцов при равной фертильности всех трёх типов самок теоретически должна составлять 25 %, что подтверждено эмпирическими данными: из 1576 новорожденных самцы составили 24,8 %. Однако в разных популяциях фертильность разных типов самок, и соответственно соотношение полов неодинаковы. В популяциях данного вида в Карелии и Магаданской области доля самцов варьирует от 20 до 23 %, а на Южном Урале – до 70 %.



#### Вторичное соотношение полов

может варьировать в не менее широких пределах, чем первичное. Обычно вторичное соотношение полов на уровне 1:1 устанавливается в раннем возрасте, например, у осетровых рыб уже на 5–6 месяц развития. Однако на него могут влиять различные экологические (в широком смысле) факторы.

Уже в процессе оплодотворения *первичное соотношение полов может нарушаться* теоретически вероятной *избирательностью яйцеклеток к сперматозоидам*, несущим разные половые хромосомы, или *неодинаковой способностью таких сперматозоидов к оплодотворению*.

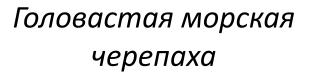
Сразу же после оплодотворения включаются другие влияния, например - средовое, которое направляет развитие в сторону преобладания того или иного пола.

Для многих видов рептилий показано ведущее *влияние температуры* развития на формирование пола. Температура окружающей среды достоверно определяет формирование самцов и самок в определённых интервалах температур.

Пример: у головастой морской черепахи при средней температуре инкубации 26–28 °C вылупляются самцы, при 30–32°C - самки. При промежуточных температурах (например, 29,3°C) выводится одинаковое количество особей каждого пола. При температурах ниже 26 и выше 32°C возможна смерть зародыша черепахи или генетические отклонения.

Доказана возможность гормональной регуляции вторичного соотношения полов практически у всех крупных групп позвоночных. При размножении крупного рогатого скота давно известны факты появления бесплодных тёлочек-интерсексов (фримартинов). Они возникают при развитии разнополых близнецов в результате подавления мужскими гормонами одного из плодов механизма развития женских половых органов у женского (по первичному определению пола) плода.







#### Вторичное соотношение полов

Таким образом, разная жизнеспособность мужских и женских особей на ранних этапах онтогенеза и экологический механизм определения пола в зависимости от условий развития на ранних стадиях делает вторичное определение пола достаточно лабильным показателем.

По нему могут различаться не только разные популяции внутри одного вида, но и одна и та же популяция в разные периоды существования.

#### Третичное соотношение полов.

Разнообразие первичного и вторичного соотношения полов предопределяют изменчивость и третичного соотношения полов — соотношения мужских и женских особей среди половозрелых размножающихся особей.

Получить надёжные данные по третичному соотношению полов в природных популяциях не всегда просто, потому что неожиданно неопределённым оказывается само понятие половозрелости.

При <u>неотении</u> могут размножаться физически незрелые особи, как у мексиканской амбистомы (*Ambystoma mexicanum S.&N., 1798*).



В природе распространено явление цикломорфоза, при котором отдельные поколения обоеполых особей сменяются партеногенетическими. Оно характерно для тлей, ветвистоусых рачков дафний, коловраток.

У ряда видов рыб (оризия японская) и амфибий (Ambystoma mexicanum) возможно гормональное переопределение пола в течение постнатального онтогенеза. Известно и многократное переопределение пола в онтогенезе.



#### Типы динамики половой структуры

( по В.Н. Большакову, Б.С. Кубанцеву

**Первый** - характерен *неустойчивый половой состав* популяции; соотношение полов меняется даже в разных местообитаниях, а также в относительно короткие промежутки времени. Происходит это на уровне, как вторичной, так и третичной половой структуры. В результате соотношение полов, рассчитанное статистически за большой промежуток времени, близко к единице. Такой характер динамики свойственен животным с коротким жизненным циклом, высокими показателями плодовитости и смертности и достаточно обширным ареалом (например, среди млекопитающих *землеройкам-бурозубкам*).

**Второй** - характеризуется *преобладанием самцов* на фоне колеблющегося полового состава и отмечается у животных, не образующих крупных скоплений, популяции которых не достигают высокой плотности. Видам, демонстрирующим такой тип динамики, свойственны выраженные формы заботы о потомстве, связанные с большими затратами энергии (например, хищным млекопитающим).

**Третий** - характеризуется на фоне примерно равного соотношения полов во вторичной структуре *преобладанием самок* в третичной структуре. Такой тип свойственен видам, у которых самцы отличаются меньшей продолжительностью жизни и при неблагоприятных условиях отмирают в большом количестве, например, полигамным млекопитающим (копытные, ластоногие), отличающимся большой продолжительностью жизни и относительно низким уровнем воспроизводства.

**Четвёртый** - характеризуется относительным *постоянством полового состава* при относительно равном соотношении самцов и самок. Такой тип свойственен узкоспециализированным стенобионтным видам с высокой плодовитостью (среди млекопитающих — **выхухоль**, крот, бобр).





## Половая структура популяции

Таким образом, половая структура популяции может быть лишь <u>условно</u> представлена *средним* численным соотношением самцов и самок.

Реально она характеризуется соотношением полов в разных возрастных группах и отражает не только интенсивность размножения, но и общий биологический потенциал популяции: ход численности, уровень популяционных энергозатрат и др.

темпы воспроизводства, численность популяции и их изменения во времени определяются возрастной структурой, которая представляет собой соотношение особей разных возрастных групп, или разных поколений и приплодов.

Поколение (генерация) — всё непосредственное потомство особей, появившихся на свет на протяжении одного цикла размножения (у однократно размножающихся видов) или всего репродуктивного периода (у видов с неоднократным размножением на протяжении жизни). При этом продолжительность поколения (генерации) соответствует среднему репродуктивному возрасту, характерному для данной популяции.

Приплод (посев) - одновременно родившиеся особи от определённой совокупности родителей. Одна группа родителей может иметь несколько приплодов на протяжении одного или нескольких сезонов размножения. Приплод определённой пары родителей у живородящих животных называется помётом.

Возрастная группа — группа особей одинакового (астрономического или физиологического) возраста. В разных группах организмов определяется с разной точностью («молодые», «старые», «личинки», «имаго» и т. д.)

Возрастную структуру можно выразить также соотношением длительности предрепродуктивного, репродуктивного и пострепродуктивного периодов.

Возрастная структура зависит от генетических особенностей вида, которые реализуются в конкретных условиях существования. Разные возрастные группы могут существенно различаться типом питания и пространственно-биотопическим распределением.

Например, как гусеницы и имаго у чешуекрылых насекомых, головастики и взрослые особи у бесхвостых амфибий.

Таким образом, возрастная структурированность популяции существенно усиливает её экологическую неоднородность, повышая вероятность того, что при значимых изменениях условий существования в популяции сохранится хотя бы часть жизнеспособных особей, и она сможет продолжить свое существование.

Возрастной состав популяций графически изображается в виде возрастных пирамид.

В нормальной устойчиво существующей популяции число молодых всегда больше, чем количество особей старшего возраста. Возрастные пирамиды, отражая дифференцированную по возрастам смертность особей в популяции, отличаются подвижными характеристиками, изменяющимися даже в одной популяции на протяжении сравнительно коротких периодов времени.

Для некоторых видов животных возрастные пирамиды построить невозможно. Например, под возрастным составом популяций у насекомых понимают соотношение разных стадий развития (яйцо, личинка, куколка, имаго), или имаго разных возрастов в каждый данный момент времени. Если неблагоприятный сезон могут пережить только насекомые на одной какой-либо стадии, то именно они и будут представлены в течение всего этого сезона.

Присутствие в это время только половозрелых особей не будет означать, что популяция вымирает, точно так же, как наличие только яиц не свидетельствует о бурном процветании популяции. В последующем популяция в каждый момент времени может быть представлена только одной или двумя стадиями развития. У видов, размножающихся не один раз в году, одновременно присутствует большее количество возрастных групп.

На возрастную структуру популяций влияет и экологическая обстановка.

Например, в популяции **озёрной лягушки** на загрязнённой территории могут полностью отсутствовать сеголетки и годовики, тогда как возрастной состав популяции в условно чистой среде имеет типичную для данного вида структуру.

Это свидетельствует о неспособности лягушек загрязнённой зоны к нормальной репродукции, и популяция в таких условиях поддерживается благодаря миграции особей из других мест.



#### Генетическая структура популяций

Под генетической структурой популяции понимают соотношение индивидуумов – носителей различных аллелей, генов и генотипов.

Особенности организации генетического кода и его передачи по наследству, а также характер реализации генетической информации в онтогенезе определяют генетическую уникальность каждой особи.

Это, в свою очередь, обусловливает генетическую гетерогенность любой природной группировки особей, в том числе популяции.

Генетическая гетерогенность популяции первично возникает за счёт непрерывно текущего *мутационного процесса*.

#### Генетическая гетерогенность –

это любое, пусть даже самое минимальное генетическое разнообразие в популяции, формируемое в результате взаимодействия элементарных эволюционных факторов – мутационного процесса, естественного отбора, изоляции и волн жизни.

Одно из проявлений генетической гетерогенности – внутрипопуляционный *генетический полиморфизм*.

Полное описание генетической структуры какой-либо популяции врядли осуществимо — для этого потребовалось бы описание частот всех аллелей для десятков тысяч генов в их всевозможных сочетаниях.

#### Гомеостаз популяций

-способность популяции поддерживать свои параметры.

В природных условиях численность, структура и другие параметры популяций испытывают постоянные колебания, их амплитуда и период зависят от особенностей вида и условий среды обитания.

Устойчивость и относительная самостоятельность популяции, зависят от того, насколько её структура и внутренние свойства сохраняют свои приспособительные черты на фоне изменчивых условий существования.

Всё многообразие механизмов популяционного гомеостаза можно сгруппировать в три группы:

- > поддержание адаптивного характера пространственной структуры;
- > поддержание генетической структуры;
- регуляция численности и плотности населения.

Все эти механизмы определяются биологической и экологической спецификой вида, его взаимосвязями с биотической и абиотической средой.

У одних видов они могут проявляться в жёсткой форме, что приводит к гибели избытка особей, у других в смягчённой форме, например понижение плодовитости на основе условных рефлексов.

#### Гомеостаз популяций

Формирование адаптивной реакции на популяционном уровне определяется разнокачественностью особей по основным экологофизиологическим свойствам, благодаря которой особи и их группировки служат источником неодинаковой информации, по-разному реагируют на одни и те же условия. Что дает возможность популяции сохранятся.

#### Динамика популяций

Сложность условий, в которых функционируют природные популяции, приводит к тому, что их состав, структура и взаимоотношения с популяциями других видов претерпевают количественные и качественные изменения.

Наиболее примитивные из них проявляются в виде *изменений численности популяций*, которые могут быть относительно <u>незакономерными</u>, вызванными критическими воздействиями каких-либо *факторов*, но могут и иметь характер <u>закономерных</u> сезонных и многолетних циклов.

Свойственные популяции процессы постоянного воспроизведения сопровождаются столь же постоянным отмиранием особей.

В силу многих причин в сезонном и многолетнем масштабе изменяется возможность заселения отдельных территорий, что определяет динамику плотности населения даже при постоянном уровне репродукции.

В конкретных популяциях, локализованных в определённых границах пространства, постоянно происходят процессы притока особей извне и выселения определённой части населения за пределы популяции.

Все эти процессы определяют динамический характер популяции как системы.

## Основные динамические характеристики популяции

Рождаемость — число особей, родившихся за определённый промежуток времени, который устанавливается в соответствующем масштабе биологического времени: для бактерий он может быть равен одному часу, для планктонных водорослей — суткам, для насекомых — неделе или месяцу, для крупных млекопитающих, включая человека — году.

**Смертность** — число особей, умерших за ту же единицу времени (неважно, своей смертью или погибших, например съеденных).

Скорость иммиграции особей — число особей, появившихся в данной популяции, из других популяций (за ту же единицу времени).

**Скорость эмиграции особей** — число особей, покинувших данную популяцию за единицу времени.

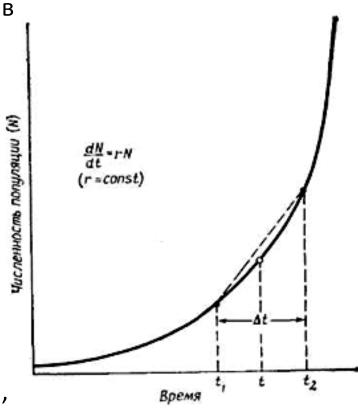
#### Биотический потенциал

Демографические показатели определяют численность популяции и основные тенденции в её изменении.

Если рождаемость превышает смертность (b-d > 0), то популяция будет расти. Теоретически любая популяция способна к неограниченному росту численности, если её не лимитируют факторы внешней среды.

В такой гипотетической популяции r = b – d (репродуктивный, или биотический потенциал) является постоянной положительной величиной, и популяция растёт по экспоненциальному закону (рис.).

Скорость увеличения тем больше, чем выше численность (N).



#### Биотический потенциал

• Естественный рост популяции никогда не реализуется в форме экспоненты. Объясняется это тем, что не только в природных, но и в оптимальных экспериментальных условиях *рост* численности ограничен комплексом факторов внешней среды и реально складывается как результат соотношения меняющихся значений рождаемости и смертности.

#### Ёмкость и сопротивление среды

Численность популяций регулируется равновесием между двумя противоположными тенденциями: внутренне присущим данной популяции потенциалом роста и ограничениями, накладываемыми на рост средой.

Ресурсы на любой территории имеют пределы, которые называют ёмкостью среды.

**Ёмкость среды** — это число особей или сообществ, потребности которых могут быть удовлетворены ресурсами данного местообитания.

Например, еловый лес более ёмкая среда для белок, чем смешанный, поскольку их основная пища — семена шишек.

Теоретически организмы любого вида способны увеличивать численность популяции за счёт размножения. Однако в природе верхний предел численности практически никогда не достигается по ряду причин.

Одна из них кроется в генетической структуре популяции и заключается в том, что при благоприятных условиях среди прочих дают потомство и генетически неполноценные особи — это внутреннее сопротивление. В результате этого уменьшается жизнеспособность популяции в целом и ограничивается её рост.

Возможно, такие изменения в генетической структуре популяции играют немаловажную роль в периодических колебаниях численности.

Ещё одной причиной ограничения роста популяции являются факторы внешней абиотической и биотической среды, сокращающие численность организмов — это собственно сопротивление среды.

#### Ёмкость и сопротивление среды

Наиболее сильно сопротивление среды действует на *молодых особей*, больше других страдающих от хищников и болезней и т. д., оно *снижает темпы пополнения популяции*, хотя скорость размножения может остаться прежней.

В более суровых условиях гибнет и часть взрослых особей.

Таким образом, рост, снижение или постоянство численности популяции зависит от *соотношения между биотическим потенциалом* (прибавлением особей) и *ёмкостью среды* (гибелью особей).

Численность популяции

Типы динамики населения по С.А. Северцову:

1- стабильный,

2 – лабильный,

3 – эфемерный

Стабильный тип динамики численности характеризуется малой амплитудой (численность изменяется в разы) и длительным периодом колебаний численности (10–20 лет); внешне она воспринимается как практически стабильная. Такой тип динамики свойственен крупным животным (например, копытным, человекообразным обезьянам) с большой продолжительностью, поздним наступлением половозрелости и низкой плодовитостью.

Это соответствует низкой норме естественной смертности, в т.ч. в результате эффективных механизмов адаптации к действию неблагоприятных факторов.

**Лабильный тип динамики** отличается закономерными колебаниями численности с периодами порядка 5—11 лет и более значительной амплитудой (численность меняется в десятки раз).

Характерны сезонные изменения обилия, связанные с периодичностью размножения.

Такой тип динамики свойственен животным разного, но, как правило, не крупного размера с более коротким сроком жизни (до 10–15 лет), и соответственно более ранним половым созреванием и более высокой плодовитостью, чем у представителей первого типа (например, зайцеобразным, крупным грызунам).



**Эфемерный тип динамики** отличается резко неустойчивой численностью с глубокими депрессиями, сменяющимися вспышками «массового размножения».

Продолжительность периода составляет до 4–5 лет. Амплитуда может достигать и сотен раз.

Такой тип динамики характерен для короткоживущих (не более 3-х лет) видов с несовершенными механизмами индивидуальной адаптации и соответственно высокой нормой гибели. Это некрупные животные, отличающиеся большой плодовитостью (например, мелкие грызуны и насекомоядные).



Разные типы динамики фактически отражают разные жизненные стратегии.

Согласно концепции экологических стратегий, разработанной р. Мак-Артуром и Э.Уилсоном, успешное выживание и воспроизводство вида возможно либо путём совершенствования адаптированности организмов и их конкурентоспособности, либо путём интенсификации размножения, что компенсирует повышенную гибель особей и в критических ситуациях позволяет быстро восстановить численность.

Первый путь назван **«К-стратегией»** и характерен для крупных животных с большой продолжительностью жизни, численность которых лимитируется преимущественно внешними факторами. К-стратегия означает *«отбор на качество»* – повышение адаптивности и устойчивости.

Второй путь - **«r-стратегия»** – *«отбор на количество»* – поддержание устойчивости популяции через компенсацию неизбежно больших потерь высоким репродуктивным потенциалом.

r-стратегия свойственна мелким животным с большой нормой гибели и высокой плодовитостью (r-коэффициент, отражающий скорость роста популяции).

#### Этологическая структура популяции.

систему взаимоотношений между членами одной популяции называют этологической, или поведенческой структурой популяции.



#### Одиночный образ жизни

характерен для многих видов (например, ежи, сомы, щуки и т.д.), но лишь на определенных стадиях жизненного цикла.

Поэтому абсолютно одиночного существования организмов в природе не встречается, иначе погибли бы соответствующие популяции.

У видов с преимущественно одиночным образом жизни часто возникают *временные скопления* — в местах зимовок, а также в период перед размножением.

Пример: Божьи коровки осенью образуют целые гроздья в сухой подстилке возле пней и комлей деревьев.



# Проживание в группе себе подобных отражается на протекании многих физиологических процессов в организме животного.

У искусственно изолированных особей заметно меняется уровень метаболизма, быстрее тратятся резервные вещества, не проявляется целый ряд инстинктов и ухудшается общая жизнеспособность.

Под эффектом группы понимают *оптимизацию* физиологических процессов, ведущую к повышению жизнеспособности особей при их совместном существовании.

## Эффект группы проявляется как реакция отдельной особи на присутствие других особей своего вида.

Так, у *овец* вне стада резко учащаются пульс и дыхание, а при виде приближающегося стада эти процессы нормализуются, и овца успокаивается.

Известно также, что для выживания *африканских слонов* стадо должно состоять по крайней мере из 25 особей.

Эффект группы состоит также в ускорении темпов роста животных, повышении плодовитости, более быстром образовании условных рефлексов, повышении средней продолжительности жизни индивидуума.

В группах животные часто способны поддерживать оптимальную температуру (при скучивании, в гнездах, ульях). У многих животных вне группы не реализуется плодовитость.

Так, голуби некоторых пород не откладывают яйца, если не видят других птиц. Достаточно поставить перед самкой зеркало, чтобы она приступила к яйцекладке.

Эффект группы не проявляется у видов, ведущих одиночный образ жизни.

Если таких животных искусственно заставить жить вместе, у них повышается *раздражительность*, учащаются столкновения, повышаются энергозатраты на поддержание жизнедеятельности.

Так, **ушастые ежи** в группе повышают потребление кислорода до 134% по сравнению с содержащимися в одиночестве.

Биологи считают, что самое сильное проявление эффекта группы свойственно *общественным насекомым* (пчелам, муравьям, термитам).

Не обладая способностью длительно существовать в одиночку (что заложено у них в генетической программе), эти насекомые выработали *сложную систему* сигнализации, которая способствует сохранению их особей во времени и пространстве.





Семейный образ жизни резко усиливает связи между родителями и их потомством.

Известное проявление этого — забота одного из родителей об отложенных яйцах или кормление самцом самки. При этом заботы о птенцах продолжаются до поднятия их на крыло, а у ряда крупных млекопитающих (медведей, тигров) детеныши воспитываются в семейных группах в течение нескольких лет, до наступления их половой зрелости.

В зависимости от того, кто из родителей берет на себя уход за потомством, различают семьи отцовского, материнского и смешанного типа.

В семьях с устойчивым образованием пар обычно оба родителя принимают участие в охране и выкармливании молодняка.

При семейном образе жизни территориальное поведение животных выражено наиболее ярко. Присущие ему различные сигналы, маркировка, ритуальные формы угрозы и даже прямая угроза (часто со стороны и самца и самки) обеспечивают владение участком, размеры и пищевая емкость которого достаточна для выкармливания потомства.



#### Колония

групповое поселение оседлых животных, которое может существовать как длительно, так и возникать лишь на период размножения (грачи, чайки, гагары и т.п.).

Значительно более сложная форма колонии — поселения животных, в которых отдельные их жизненные функции выполняются сообща; что повышает вероятность выживания отдельных особей.

Так, тревога, поднятая любой заметившей хищника птицей, мобилизует остальных и им сообща удается его отогнать.

Некоторые общественные насекомые — пчелы, муравьи, термиты *организуют весьма сложные колонии* — *семьи*.

Здесь насекомые выполняют сообща много основных функций: защиты, размножения, обеспечения кормом себя и потомства, строительства и т.п., для чего осуществляют обязательное разделение труда и специализацию отдельных особей, в том числе разных возрастных групп. При этом члены колонии постоянно обмениваются информацией друг с другом.

#### Стая

это временное объединение животных одного вида (насекомых, птиц, рыб, реже млекопитающих и др.), связанное с общностью места обитания или размножения.

Стайность облегчает выполнение каких-либо функций в жизни вида, например, защиты от врагов, добычи пищи, миграции.

Исходя из способа координации действий, стаи подразделяются на два вида:

- без выраженного лидера (обычно у рыб);
- с лидерами, на которых ориентируются остальные особи (стаи крупных птиц и млекопитающих, например волков).

*Волчьи стаи образуются зимой* для групповой охоты. В этом случае зверям удается справиться с крупными копытными (например взрослым лосем), охота на которых в одиночку часто заканчивается гибелью самого хищника.

В процессе групповой охоты вожак стаи «организует» засады, захват жертвы в кольцо и другие действия, что требует согласованности и координации действий всех членов стаи.

#### Стадо

это группа диких или домашних животных одного вида, обитающая на какой-либо территории (например, стадо оленей) или акватории.

В стаде осуществляются все основные функции жизни: добывание корма, защита от хищников, миграции, размножение, воспитание молодняка и т.п.

При этом *основу* группового поведения животных в стадах составляют *взаимоотношения доминирования* (главенства) — подчинения, которые обусловлены индивидуальными различиями между особями.

*Иерархически организованному стаду* свойствен закономерный порядок перемещения, определенная организация при защите, расположении на местах отдыха и т.п.

Так, при передвижении стада павианов в центре, в наибольшей безопасности, находятся самки с детенышами или беременные, по краям вожаки, молодые самцы и неразмножающиеся самки. Впереди и позади стада располагаются крупные самцы, готовые отразить нападение хищника.

В биологическом аспекте смысл иерархической системы «доминирования-подчинения» заключается в создании согласованного поведения группы, которое выгодно для всех ее членов.

Осуществив своеобразную «расстановку сил», животные уже *не тратят лишней энергии* на конфликты между отдельными особями, а группа в целом получает преимущества, подчиняясь наиболее сильным и опытным индивидуумам.

Конечно, в экстремальных условиях (например, при отсутствии кормов), гибнут в первую очередь более слабые, подчиненные особи, но тем не менее под защитой группы они все же имеют больше шансов выжить, нежели в одиночку.

