

# Экология популяций (демэкология)



«**популяция**» от латинского *populus* – народ, население.

Термин введен В. Иоганнсенем в 1903 г. для обозначения естественной смеси особей одного вида, неоднородной в генетическом отношении.



**Вильгельм Людвиг Иоганнсен  
(1857-1927, Дания)**

Множество формулировок:

Л. Джонкерс

А. Гиляров

А. Яблоков

С. Шварц и др.

**Популяция – это совокупность особей одного вида, населяющих определенную территорию, имеющих общий генофонд и возможность свободно скрещиваться между собой**



**Станислав Семёнович  
Шварц  
(1919-1976)**

**Популяция — это элементарная группировка организмов определенного вида, обладающая всеми необходимыми условиями для поддержания своей численности неограниченно длительное время в постоянно изменяющихся условиях среды (С.С. Шварц)**



# Основные показатели популяции

Являясь групповыми объединениями особей, популяции обладают рядом специфических показателей, которые не присущи отдельно взятой особи.



## Статические показатели

характеризуют  
**состояние**  
популяции на  
данный момент  
времени.



## Динамические показатели

характеризуют  
**процессы,**  
**протекающие** в  
**популяции** за  
**какой-то**  
**промежуток**  
**(интервал)**  
**времени.**

Статические показатели характеризуют состояние популяции в определенный момент времени

Статические показатели популяции

```
graph TD; A[Статические показатели популяции] --> B[Численность]; A --> C[Плотность]; A --> D[Структура];
```

Численность

Плотность

Структура

# Основные статические показатели

**Численность популяции** – общее количество особей на выделяемой территории или в данном объеме. Этот показатель популяции никогда не бывает постоянным, зависит от соотношения интенсивности размножения (плодовитости) и смертности.

## Плотность популяции

Определяется количеством особей (либо биомассой) на единице площади или в единице объема, занимаемого популяцией.

Плотность популяции изменчива, зависит от численности. В случае возрастания последней плотность популяции не увеличивается лишь в том случае, если возможно ее расселение, т.е. расширение ареала.



Популяция характеризуется структурной организацией – соотношением групп по полу, возрасту, размеру, генотипу, распределением по территории и т. д. Структура популяции формируется на основе общих биологических свойств вида и под влиянием факторов среды, то есть имеет приспособительный характер.

Статические Показатели  
структуры:

Половая структура.

Размерная структура .

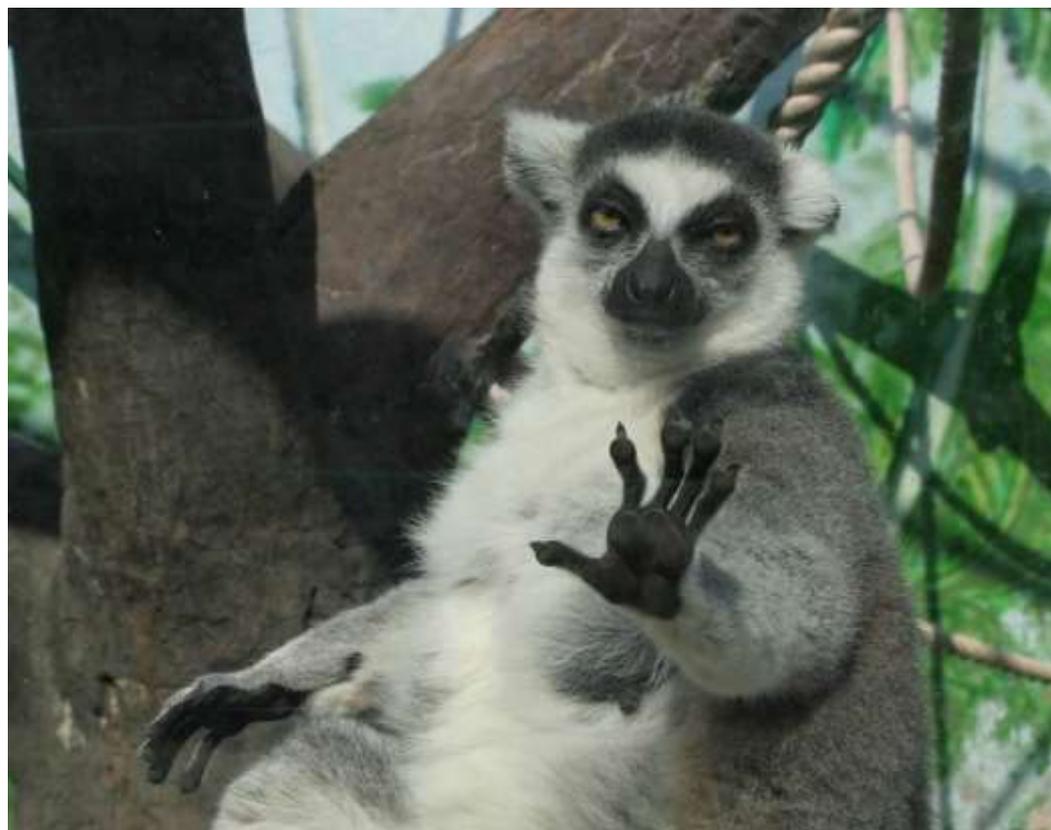
Возрастная структура ..

Генетическая структура.

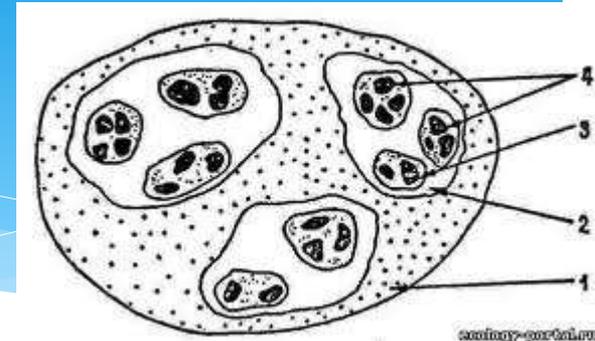
Поведенческая структура

Пространственная структура.

Экологическая структура).



# Ареал – область распространения вида или популяции



Постоянную территорию называют ядром популяции, а временные поселения – периферией. Различают: а) равномерное, б) диффузное (беспорядочное) и в) мозаичное размещения особей в популяции.

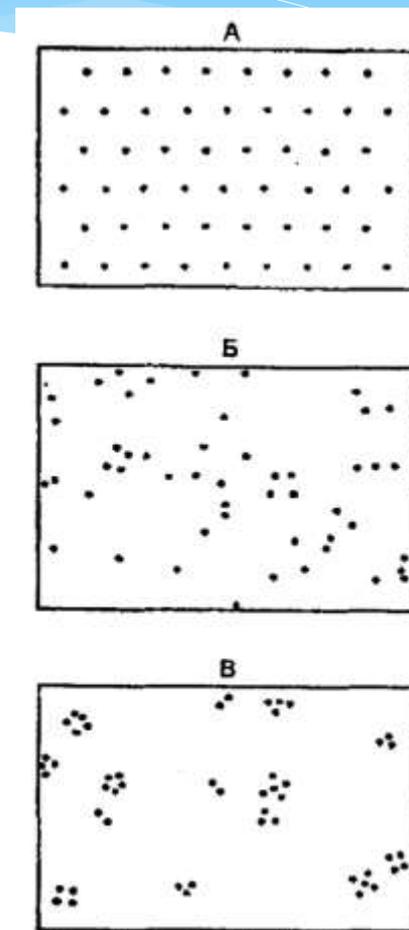
**Ареалы вида (1) и популяций (2-4)**

**Пространственная структура** – это характер размещения и распределения отдельных членов и их группировок на популяционной территории (ареале).

**Равномерное распределение** - особи размещены через более или менее равные промежутки (деревья в зрелом сосновом лесу).

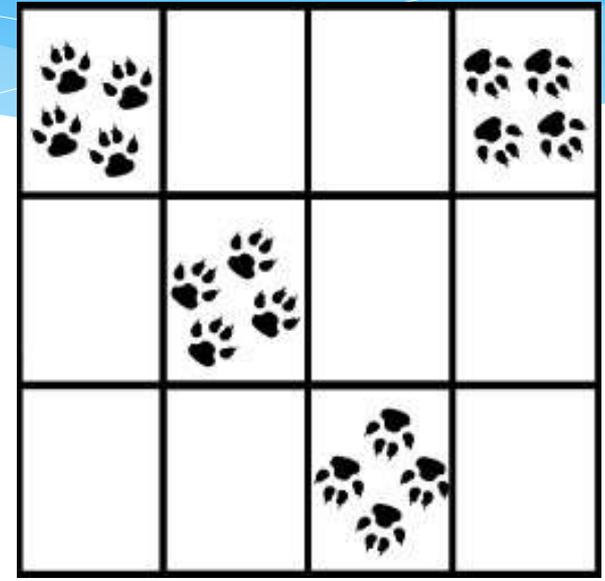
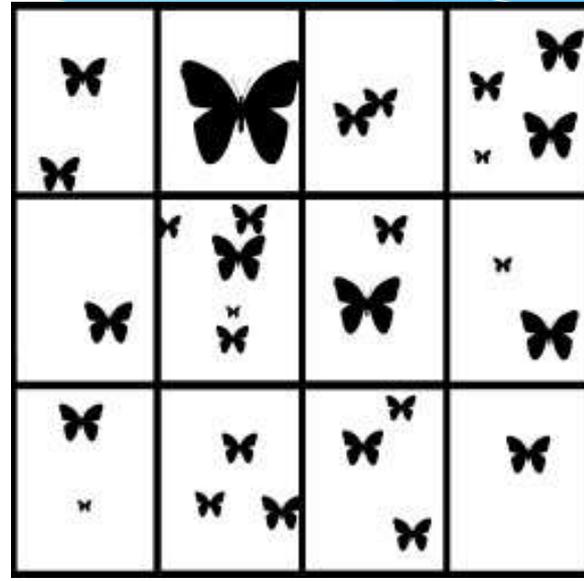
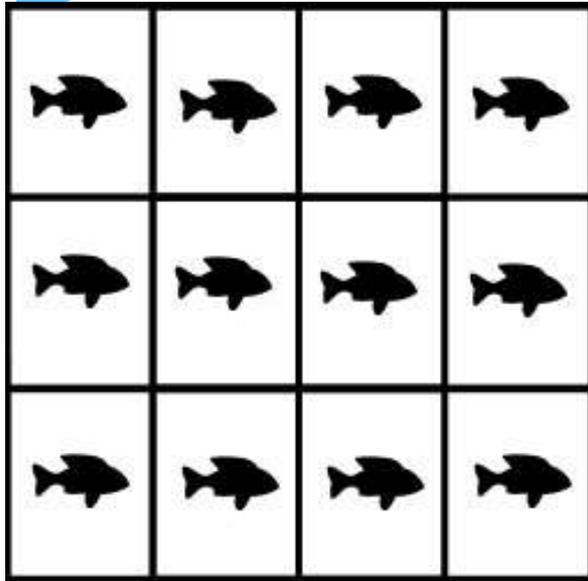
**Случайное распределение** - широко представлено среди растений и многих видов животных.

**Групповое распределение** – стаи, колонии, стада. Групповое размещение обеспечивает популяции более высокую устойчивость по отношению к неблагоприятным условиям.



Типы расселения особей внутри популяции:  
равномерное (А), случайное (Б), групповое (В)

# Распределение особей внутри популяции



1-равномерное  $s^2 = 0$

2-случайное  $s^2 = m$

3-групповое  $s^2 > m$

Половая структура – это соотношение в популяции особей разного пола. Соотношение полов зависит от действия различных факторов среды, генетических и физиологических особенностей вида. Неравномерное отмирание особей одного пола или, наоборот, их появление в большом количестве в репродуктивный период приводит к изменению других характеристик популяции.



# Регуляция численности популяции

- Плотность каждой популяции имеет свой оптимум
- \* При отклонении от оптимума начинают работать различные механизмы внутривидовой регуляции:
  - уменьшение размеров особей;
  - снижение плодовитости;
  - увеличение смертности личинок и куколок;
  - повышение численности особей в диапаузе;
  - возрастает эмиграция (появляются крылатые особи);
  - увеличение внутривидовой конкуренции за пищу и другие ресурсы.

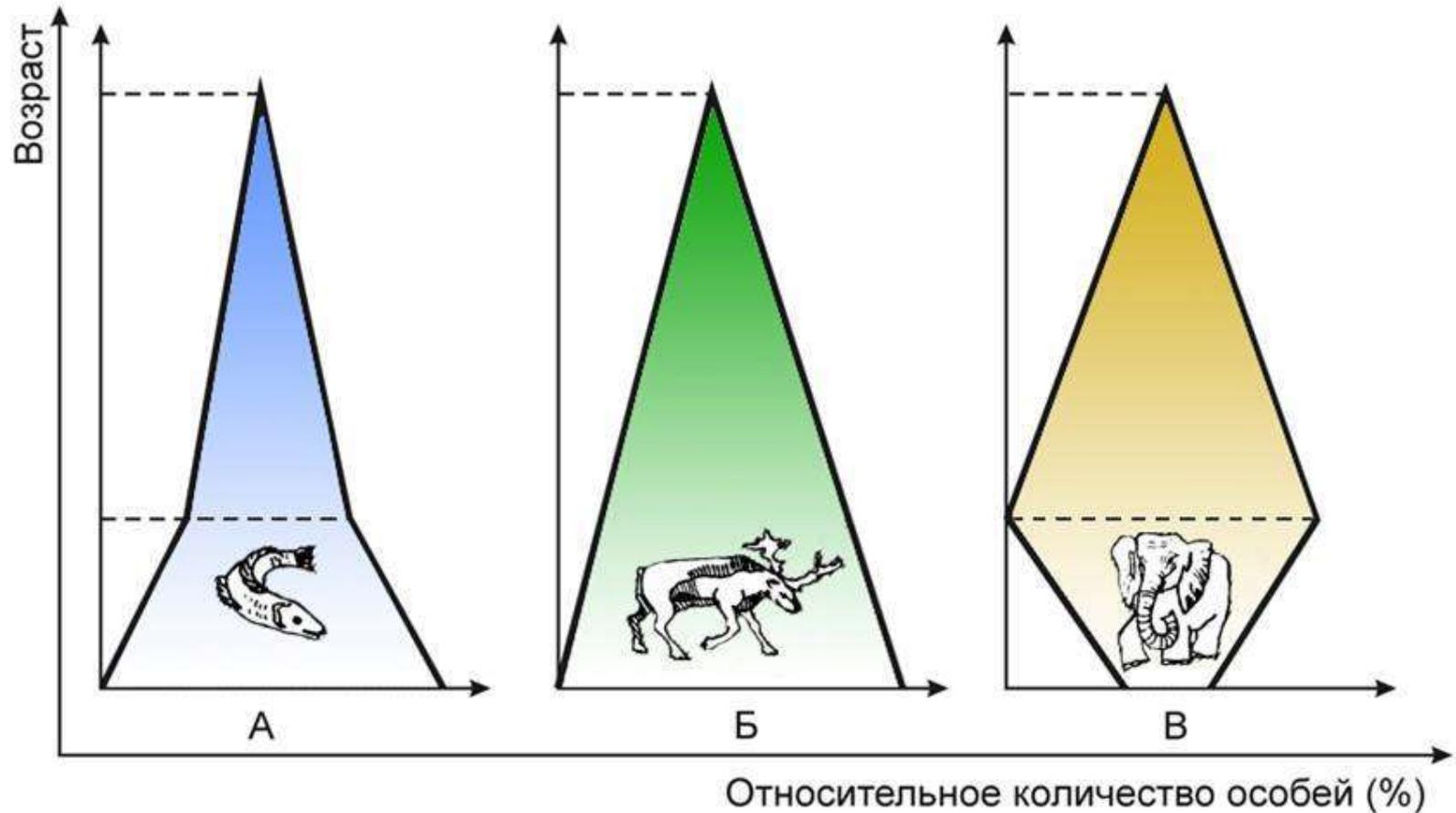


Возрастная структура – соотношение количества особей различного возраста в популяции. Отражает интенсивность размножения, уровень смертности, скорость смены поколений.

- Три основных типа возрастной структуры.
- **Стабильные популяции** - число особей разных возрастов равномерно меняется и носит характер нормального распределения.
- **Сокращающиеся популяции** - преобладают старческие особи.
- **Растущие популяции** - представленные в основном молодыми особями. Жизненность их не вызывает опасений, но велика вероятность вспышек чрезмерно высокой численности особей. Особенно опасно, если такие популяции представлены видами, которые на данной территории ранее отсутствовали.



# ОСНОВНЫЕ ТИПЫ ВОЗРАСТНЫХ ПИРАМИД



- A — большая численность молодых особей
- Б — умеренная численность молодых особей
- В — малая численность молодых особей

## Поведенческая структура —

система взаимоотношений между членами одной популяции. Особи могут вести одиночный образ жизни и групповой. Полностью одиночного существования организмов в природе нет, так как в этом случае было бы невозможно размножение.

При групповом образе жизни животные образуют семьи, колонии, стаи и стада, которые организованы иерархически



Экологическая структура – это подразделение популяции на группы особей, по разному взаимодействующих с факторами среды (группировки по питанию, поведению, двигательной активности).



**Основные динамические показатели популяции** отражают процессы, протекающие в популяции за определенный промежуток времени. Основные из них: рождаемость, смертность и скорость роста популяции.



**Динамика популяции-** процессы изменения ее основных биологических показателей во времени.

Любая популяция способна (теоретически) к неограниченному росту численности, если ее не лимитируют факторы внешней среды абиотического и биотического происхождения.

Скорость роста популяции будет определяться величиной биотического или репродуктивного потенциала.



# Основные динамические показатели

**Рождаемость** - число новых особей, появившихся в единицу времени в результате размножения.

В живых организмах заложена огромная возможность к размножению. Она характеризуется **биотическим потенциалом**, представляющим собой скорость, с которой при непрерывном размножении (возможном при идеальных экологических условиях существования) особи определенного вида могут покрыть земной шар равномерным слоем.

Различают максимальную и фактическую рождаемость.

**Максимальная рождаемость** – максимальная реализация возможности рождения при отсутствии лимитирующих факторов среды.

**Фактическая рождаемость** – реальная реализация возможности рождения.

В действительности высокая плодовитость организмов никогда не реализуется.

# Основные динамические показатели

**Смертность** - количество особей, погибших за определенный период.

Три типа смертности.

**Первый тип** – смертность одинакова во всех возрастах;

**Второй тип** - повышенная гибель особей на ранних стадиях развития;

**Третий тип** - повышенная гибель взрослых (старых) особей.

**Смертность (скорость смертности)** – число особей, погибших в популяции за единицу времени (от хищников, болезней, старости и других причин).

**Минимальная смертность** –

минимально возможная  
величина смертности.

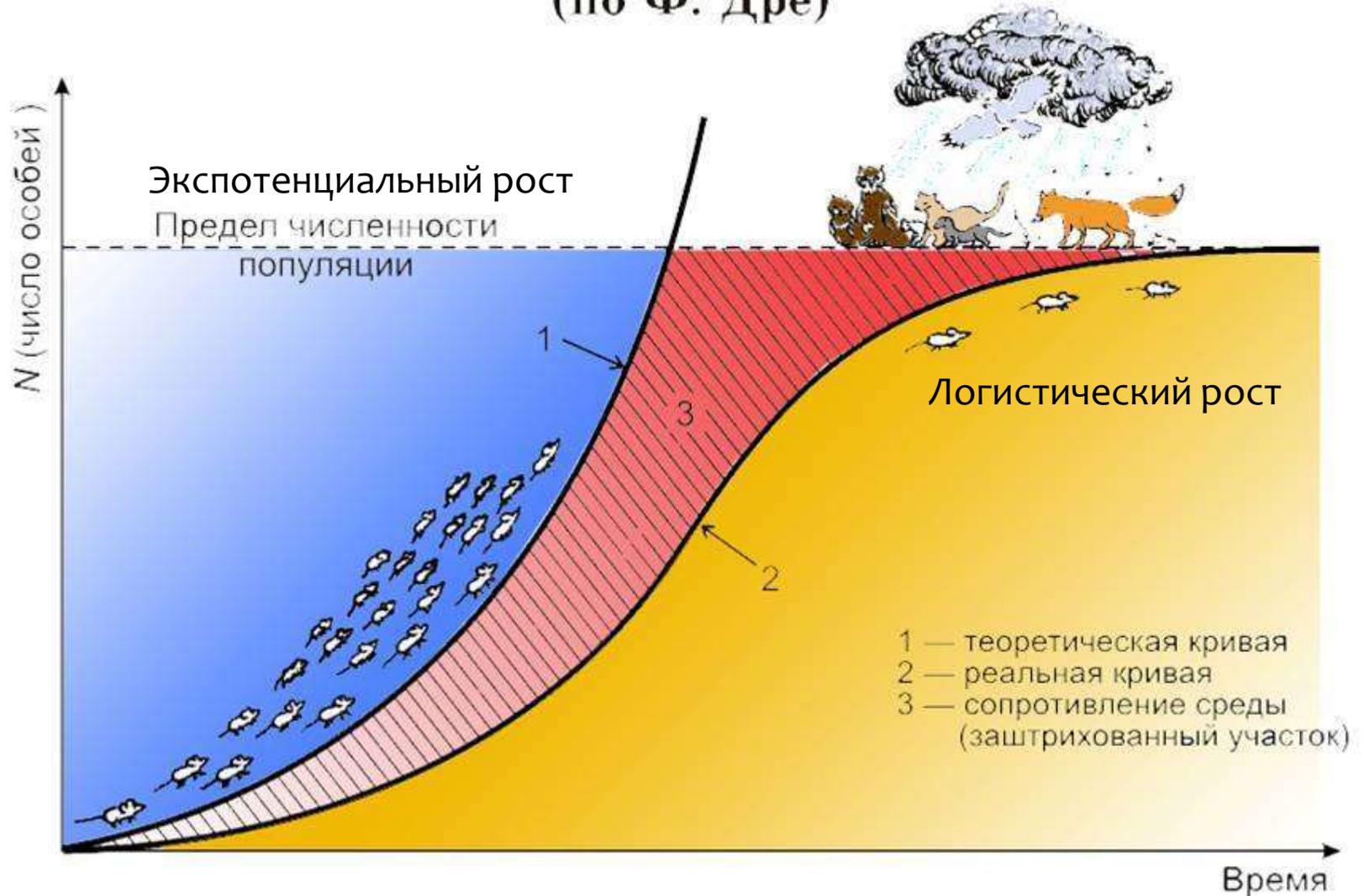
**Фактическая смертность** –

реальная величина  
смертности.



# КРИВЫЕ РОСТА ПОПУЛЯЦИЙ

(по Ф. Дрё)



## ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ ВИДА

**Физиологическая продолжительность жизни** - это такая продолжительность жизни, которая определяется только физиологическими возможностями организма. Теоретически она возможна, если допустить, что в период всей жизни организма на него не оказывают влияние лимитирующие факторы.

**Максимальная продолжительность жизни** - это такая продолжительность жизни, до которой может дожить лишь малая доля особей в реальных условиях среды.



**Таблицы выживания**, «демографические таблицы», содержат сведения о характере распределения смертности по возрастам.

Демография изучает размещение, численность, состав и динамику народонаселения, а эти таблицы она использует для определения *ожидаемой продолжительности жизни человека*. Таблицы выживания бывают динамические и статические.

**Динамические таблицы** выживания строятся по данным прямых наблюдений за жизнью когорты, т. е. большой группы особей, огражденных в популяции за короткий промежуток времени относительно общей продолжительности жизни изучаемых организмов, и регистрации возраста наступления смерти всех членов данной когорты. Такие таблицы требуют длительного наблюдения, измеряемого (для разных животных) месяцами или годами. Но практически невозможно такую таблицу сделать для долго живущих животных, для человека для этого может потребоваться более 100 лет.

**Статические таблицы** выживания составляются по данным наблюдений за относительно короткий промежуток времени за смертностью в отдельных возрастных группах. Зная численность этих групп (сосуществующих когорт), можно рассчитать смертность, специфическую для каждого возраста.

# Таблицы выживания



Усоногие раки  
Balanus glandula

$x$  – время

$n_x$  – число особей живых в момент времени  $x$

$l_x$  – доля особей, доживших до времени  $x$

$d_x = n_x - n_{x+1}$  - число погибших особей

$q_x = \frac{d_x}{n_x}$  - смертность

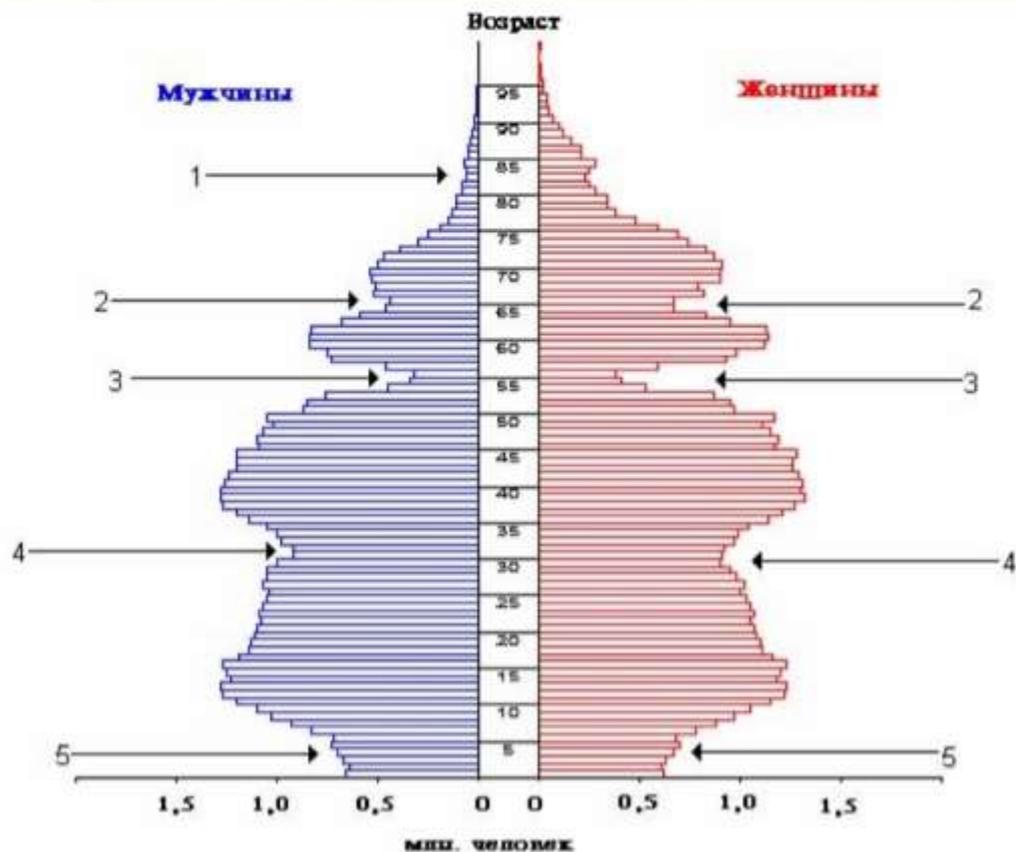
$L_x = \frac{n_x + n_{x+1}}{2}$  - среднее число живых

$T_x = \sum_x^{\infty} L_x$

$e_x = \frac{T_x}{n_x}$  – средняя ожидаемая продолжительность жизни

$x$	$n_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$L_x$	$T_x$	$e_x$
1	80	1.00	40	0.50	60	110	1.38
2	40	0.50	20	0.50	30	50	1.25
3	20	0.25	10	0.50	15	20	1.00
4	10	0.13	10	1.00	5	5	0.50
5	0	0.00	0		0	0	

## Демографическая статистика России Возрастно-половая пирамида населения 1999 г.



Цифрами на пирамиде отмечены следующие существенные особенности возрастной структуры:

1. Значительное превышение численности женщин над численностью мужчин в этих возрастах - результат людских потерь в годы Отечественной войны.
2. Провал в результате роста детской смертности и снижения рождаемости в годы голода 1933 г.
3. Провал в результате снижения рождаемости в годы Отечественной войны.
4. Первое "эхо" Отечественной войны: дети поколений рождения 1941-1945 гг.
5. Падение рождаемости начала 90-х годов и второе "эхо" Отечественной войны.



# Причины колебания численности популяции

- При наличии доступной пищи численность популяции растет, но при ее максимальной величине **пища** становится лимитирующим фактором, и недостаток его приводит к снижению численности.
- Взлеты и падения численности популяции могут происходить в процессе **конкуренции нескольких популяций из-за одной экологической ниши**.
- Сложные взаимоотношения популяций **хищника и жертвы, паразита и хозяина** также могут выступать одной из причин колебания численности.
- **Абиотические факторы** (температурный режим, влажность, химический состав среды и др.) оказывают сильное влияние на численность популяции и нередко вызывают ее значительные колебания.

# Регуляция численности популяции

Чрезмерное возрастание плотности популяции нередко стимулирует **каннибализм** (от фр. *cannibale* – людоед). Каннибализм наблюдается у некоторых видов рыб, у земноводных и других животных. Каннибализм известен более чем у 1300 видов животных.

Одним из важных механизмов внутривидовой регуляции численности выступает **эмиграция** – выселение, переселение части популяции в менее предпочитаемые места обитания того же ареала. У некоторых видов тлей повышение плотности популяции сопровождается появлением крылатых особей, способных расселяться. При переуплотнении популяции эмиграции происходят у ряда млекопитающих (особенно у мышевидных грызунов) и птиц.



# Стабильные, растущие и сокращающиеся популяции

Популяция регулирует свою численность и приспосабливается к изменяющимся условиям среды путем обновления и замещения особей. Особи появляются в популяции благодаря рождению и иммиграции, а исчезают в результате смерти и эмиграции. При сбалансированной интенсивности рождаемости и смертности формируется **стабильная** популяция. В такой популяции смертность компенсируется приростом и численность ее, а также ареал удерживаются на одном уровне. Однако любая популяция наделена как статическими, так и динамическими свойствами и ее плотность постоянно изменяется. Но при более или менее стабильных внешних условиях и состоянии самой популяции колебания эти происходят около какой-то средней величины. В результате популяции не сокращают и не увеличивают численности, не расширяют и не сужают своего ареала.

Чаще отмечается превышение рождаемости над смертностью, и численность популяции растет вплоть до такой степени, что может наступить вспышка массового размножения. Это особенно характерно для мелких животных.

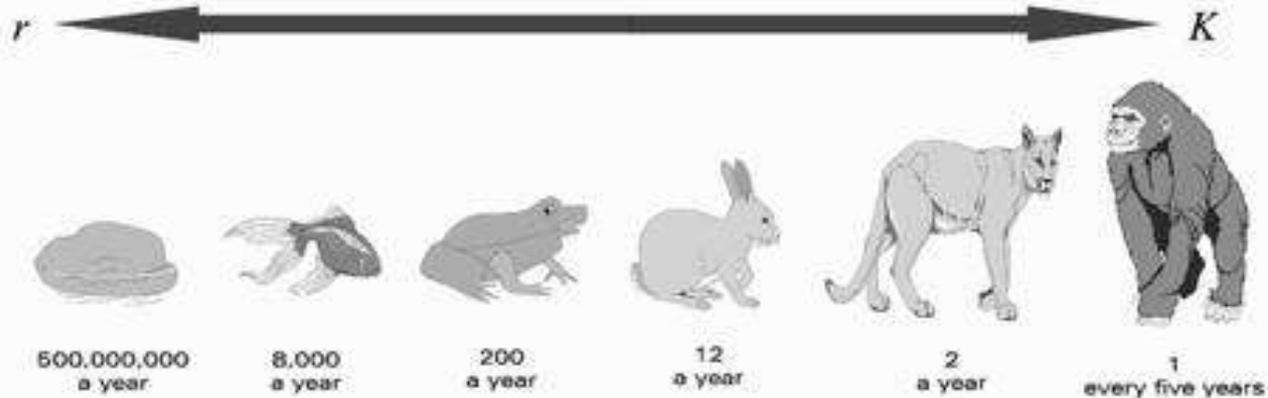
Однако при чрезмерном развитии популяции ухудшаются условия существования, что вызывается ее переуплотнением. Это приводит к резкому возрастанию смертности, и в результате численность популяции начинает сокращаться.

Если смертность превышает рождаемость, популяция становится **сокращающейся**.

При определенном уровне численности интенсивность смертности начинает падать, а плодовитости - повышаться. В итоге сокращающаяся популяция, достигнув какой-то минимальной численности, превращается в свою противоположность - в растущую популяцию. Рождаемость в такой популяции постепенно растет и в определенный момент выравнивается со смертностью, т. е. популяция на короткий промежуток времени становится стабильной, а затем растущей.

Периодические и непериодические колебания численности популяций под влиянием абиотических и биотических факторов среды, свойственные всем видовым популяциям, называются **популяционными волнами**

## The *r*-*K* Scale of Reproductive Strategy: Balancing Egg Output versus Parental Care



Oysters are an example of a very *r*-strategy. They produce 500 million fertilized eggs a year and provide no parental care. The great apes are an example of a very *K*-strategy. They produce one infant every five or six years and provide extensive parental care.

***r*-стратегии преобладают в резко нестабильных условиях (или эфемерных). Численность особей резко колеблется. Отбор благоприятствует высокой скорости размножения. Однако период для размножения очень короткий, и особи быстро становятся половозрелыми.**

***K*-стратегии обычны для стабильной или закономерно изменяющейся среды. Для них характерна забота о потомстве, рождение небольшого количества крупных потомков, получение крупных семян и т.п.**

# Периодические и непериодические колебания численности. Регуляция численности популяций.

При благоприятных условиях в популяциях наблюдается рост численности и может быть столь стремительным, что приводит к популяционному взрыву. Совокупность всех факторов способствующих росту численности называется биотическим потенциалом.

Совокупность факторов, лимитирующих рост численности популяции, называют сопротивлением среды.

Состояние равновесия между биотическим потенциалом вида и сопротивлением среды поддерживающее постоянство численности популяции получило название гомеостаза или динамического равновесия.

Периодические и непериодические колебания численности популяций под влиянием биотических и абиотических факторов среды, свойственные всем популяциям, именуется популяционными волнами.



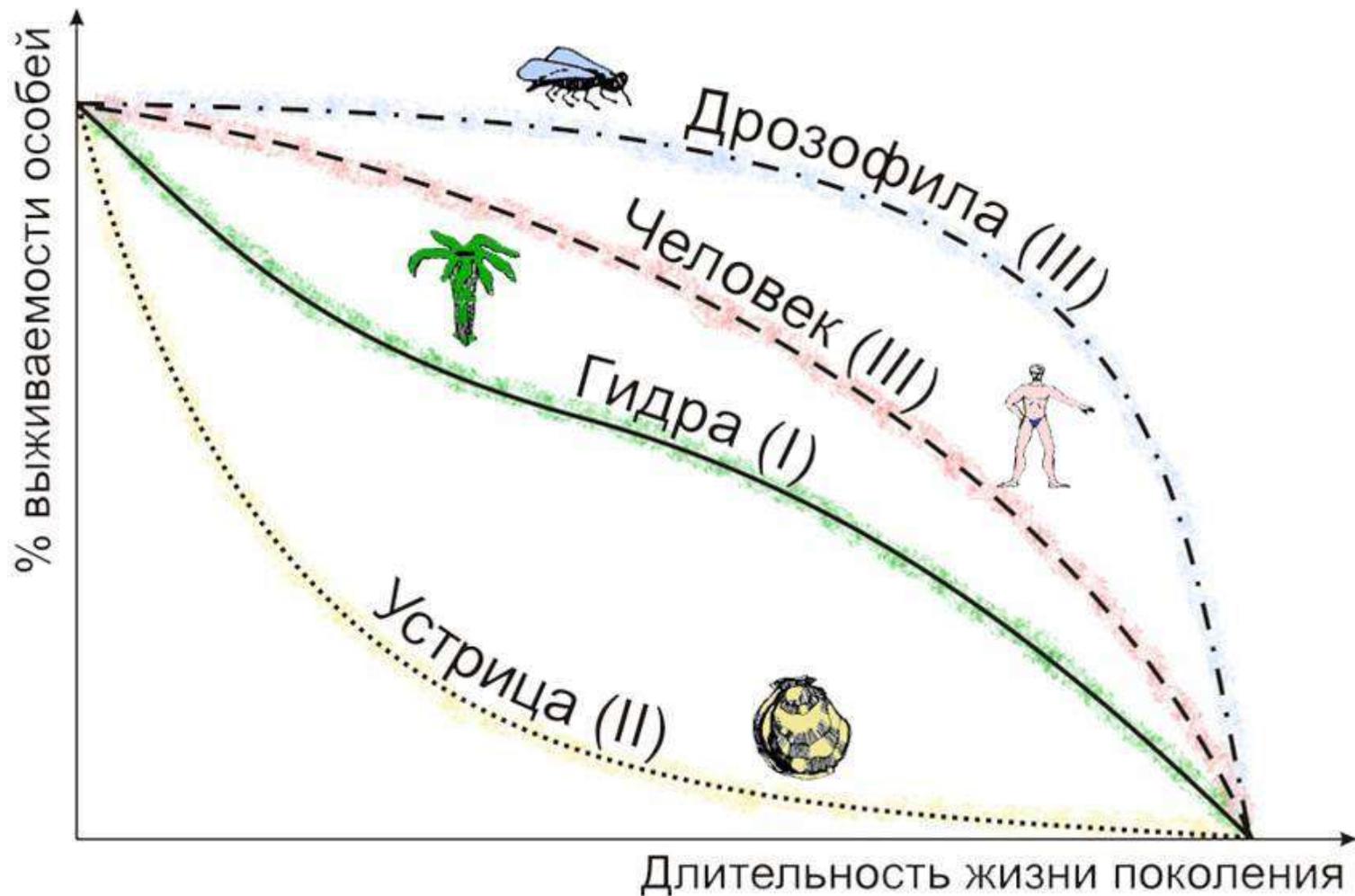
Гомеостаз популяции – способность популяции поддерживать определенную численность своих особей. Каждый вид характеризуется своей индивидуальной продолжительностью жизни, уровнем рождаемости и смертности, что отражают кривые выживания.

Кривая 1-го типа получается, когда смертность резко увеличивается лишь к концу жизни, а до этого времени остается низкой (насекомые, погибающие после кладки яиц, человек, некоторые крупные млекопитающие).

Кривая 2-го типа (приближающаяся к прямой) характерна для видов, у которых смертность остается примерно постоянной в течение всей жизни (пресмыкающиеся, птицы, многолетние растения).

Кривая 3-го типа характерна для видов, у которых наблюдается массовая гибель особей в начальный период жизни (организмы, выживающие за счет большого числа семян, личинок, икринок и т. д.).

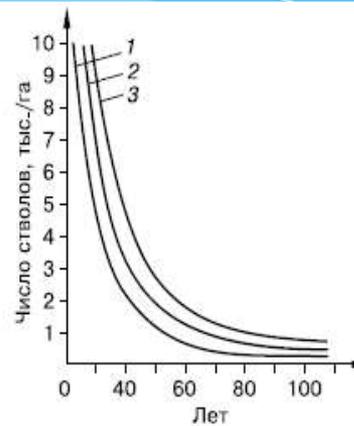
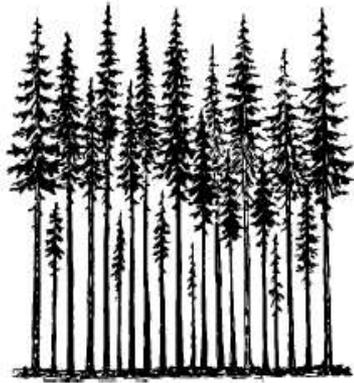
# ТРИ ТИПА КРИВЫХ ВЫЖИВАНИЯ



## Гомеостаз популяций

Поддержание определенной плотности - *гомеостаза популяций*. В основе способностей популяций к гомеостазу лежат изменения физиологических особенностей, роста, поведения каждой особи в ответ на увеличение или уменьшение числа членов популяции, к которой она принадлежит.

Механизмы популяционного гомеостаза зависят от экологической специфики вида, его подвижности, степени воздействия хищников и паразитов и др. У одних видов они могут проявляться в жесткой форме, приводя к гибели избытка особей, у других – в смягченной, например в понижении плодovitости на основе условных рефлексов.



Самоизреживание деревьев (по Г. Ф. Морозову, 1928): ход изреживания с возрастом у сосны (1), березы (2) и ели (3)

Регуляция плотности популяции у растений ввиду особенностей их роста происходит не только путем изменения численности особей на единице площади, но и путем изменения вегетативной мощности каждого.

У животных жесткие формы регуляции плотности популяций проявляются в тех случаях, когда запасы ресурсов ограничены, а животные либо не способны в данный период к поискам ресурсов на другой территории, либо эти поиски неэффективны.

*Территориальное поведение* животных, выработавшееся в ходе эволюции как система инстинктов, – наиболее эффективный механизм сдерживания роста численности популяции на данной площади. *Выселения* как ответная реакция на растущую плотность популяции свойственны многим видам птиц и млекопитающих. Кроме обычной расселительной дисперсии молодняка, для ряда видов с резкими колебаниями численности характерны массовые перемещения – *нашествия*.

# Принцип конкурентного исключения

Суть принципа заключается в том, что **два вида с одинаковыми потребностями не могут существовать вместе; один из них через какое-то время обязательно вытеснит другой.**

Это положение названо принципом конкурентного исключения (вытеснения), или принципом Гаузе – в честь русского ученого Г.Ф. Гаузе, впервые продемонстрировавшего это явление в экспериментах с инфузориями.



# Экологическая ниша

По образному выражению американского зоолога Одум, местообитание – это адрес вида, тогда как экологическая ниша – это род его занятий.

**Экологическая ниша** (от фр. niche – углубление) – это совокупность всех требований организма к условиям существования, включая занимаемое им пространство, функциональную роль в сообществе и его устойчивость по отношению к факторам среды (температуре, влажности, кислотности и др.).

Принцип Гаузе: **два вида не могут занимать одну и ту же экологическую нишу.**



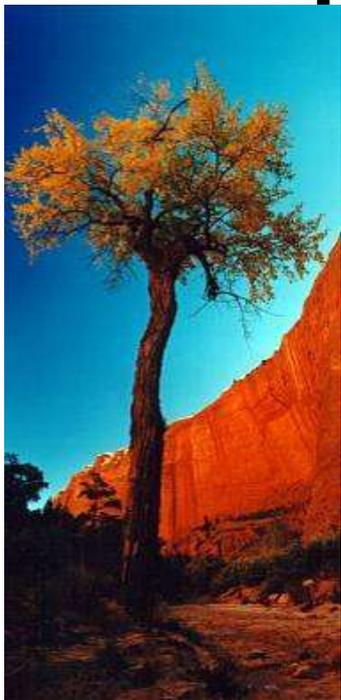
# Разделение экологических ниш

Разделение экологических ниш в результате межвидовой конкуренции между обитающими совместно видами осуществляется в основном по трем направлениям:

- **Пространственное размещение.** Большой пестрый дятел ищет пропитание в основном на стволах деревьев, средний пестрый – на больших ветвях, а малый пестрый дятел – на ветках кроны.

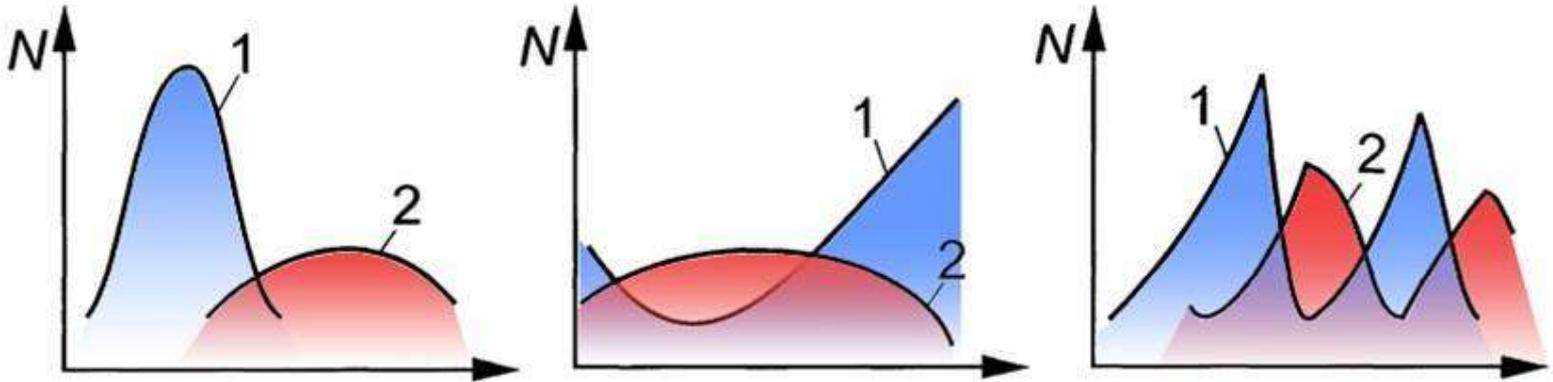
**Пищевой рацион.** Близкородственные виды животных характеризуются иногда различными пищевыми потребностями. Пищевые рационы пустынных ящериц состоят у одних видов преимущественно из муравьев, у других - из термитов, у третьих - из ящериц других видов.

**Распределение активности во времени.** Разные типы суточной (у ласточек, летучих мышей) или сезонной (у некоторых видов ящериц, насекомых) активности.



# ОПЫТЫ Г. Ф. ГАУЗЕ

(по К. Вилли)



а) нет убежища

б) имеет убежища

в) со стороны

1 — популяция жертвы, 2 — популяция хищника



## ПРИНЦИП ГАУЗЕ (1934 г.)

Два вида со сходными экологическими требованиями не могут длительное время занимать одну и ту же экологическую нишу

# Биотические факторы

Формы взаимодействия между особями и популяциями.

Две группы взаимодействий :

- **внутривидовые** (гомотипические от греч. homoios – одинаковый),
- **межвидовые** (гетеротипические от греч. heteros – разный).



# Гомотипические реакции

- Эффект группы – оптимизация физиологических процессов, ведущая к повышению жизнеспособности при совместном существовании (проявляется как психофизическая реакция особи на присутствие других особей вида)
- Эффект массы вызывается изменениями в среде обитания, происходящими при чрезмерном увеличении численности особей и плотности популяции (отрицательно сказывается на плодовитости, скорости роста, длительности жизни животных)
- Для каждого вида животных существует оптимальный размер группы и оптимальная плотность популяции (принцип Олли)
- Внутривидовая конкуренция

**Эффект группы** - это влияние группы как таковой и числа индивидуумов в группе на поведение, физиологию, развитие и размножение особей, вызванное восприятием присутствия особей своего вида через органы чувств.



**Баклан** - главный производитель гуано в Перу, может существовать лишь при условии, если в его колониях насчитывается не менее 10 000 особей и на 1 м<sup>2</sup> приходится 3 гнезда.



Для успешного выживания стадо слонов должно состоять, по крайней мере, из 25 особей.

## Эффект массы

-вызывается изменениями в среде обитания, происходящими при чрезмерном увеличении численности особей и плотности популяции. Как правило, эффект массы отрицательно сказывается на плодовитости, скорости роста, длительности жизни животных.

В природе эффекты группы и массы чаще всего проявляются одновременно и играют роль в динамике численности популяций, выступая в ряду зависящих от плотности экологических факторов, которые регулируют численность популяции по принципу обратной связи.

# ЗНАЧЕНИЕ «ЭФФЕКТА ГРУППЫ»

УСКОРЯЮТСЯ ТЕМПЫ  
РОСТА ЖИВОТНЫХ

ОБЛЕГЧАЕТСЯ И  
УСКОРЯЕТСЯ  
ДОБЫЧА ПИЩИ

БЫСТРО ОБРАЗУЮТСЯ  
УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ

ПОВЫШАЕТСЯ СРЕДНЯЯ  
ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ  
ЖИЗНИ ОСОБЕЙ

ПОВЫШАЕТСЯ  
ПЛОДОВИТОСТЬ

УСПЕШНАЯ ЗАЩИТА  
ОТ ВРАГОВ

УСПЕШНОЕ ОБОРОНЕНИЕ  
ОТ ХИЩНИКОВ

*ПОВЫШАЕТСЯ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ОСОБЕЙ*



**Волки, объединяясь в стаю нападают на крупных животных, тогда как одиночные животные сделать это не в состоянии.**

**Пеликаны интенсивнее добывают рыбу сообща, загоня её на мелководье.**



**ПРЕЗЕНТАЦИЯ ОКОНЧЕНА**



**СПАСИБО ЗА ВНИМАНИЕ**