

УЧРЕЖДЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ  
«ВИТЕБСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
ИМЕНИ П.М. МАШЕРОВА»

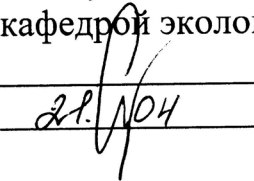
Факультет биологический

Кафедра экологии и охраны природы

СОГЛАСОВАНО

Заведующий

кафедры экологии и охраны природы

 доц. Г.Г. Сушко

21.04 2020 г.

СОГЛАСОВАНО

Декан

биологического факультета

 доц. Т.А. Толкачёва

28.04 2020 г.

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС  
ПО УЧЕБНОЙ ДИСЦИПЛИНЕ

# ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ

для специальности

1-02 04 01 Биология и химия

Составители: В.Я. Кузьменко, В.В. Кузьменко, О.Н. Минаева

Рассмотрено и утверждено

на заседании научно-методического совета 21.05.2020, протокол № 5

УДК 574.3(075.8)  
ББК 28.681я73  
П58

Печатается по решению научно-методического совета учреждения образования «Витебский государственный университет имени П.М. Машерова». Протокол № 4 от 26.02.2020.

Составители: доцент кафедры экологии и охраны природы ВГУ имени П.М. Машерова, кандидат биологических наук **В.Я. Кузьменко**; старший преподаватель кафедры зоологии ВГУ имени П.М. Машерова **В.В. Кузьменко**; ведущий лаборант кафедры экологии и охраны природы ВГУ имени П.М. Машерова **О.Н. Минаева**

Рецензенты:

заведующий кафедрой клинической микробиологии УО «ВГМУ»,  
доктор медицинских наук, профессор *И.И. Генералов*;  
проректор по научной работе ВГУ имени П.М. Машерова,  
доктор биологических наук, профессор *И.М. Прищеп*

**П58** **Популяционная биология для специальности 1-02 04 01 Биология и химия** : учебно-методический комплекс по учебной дисциплине / сост.: В.Я. Кузьменко, В.В. Кузьменко, О.Н. Минаева. – Витебск : ВГУ имени П.М. Машерова, 2020. – 121 с.

В предлагаемый учебно-методический комплекс входят материалы к курсу лекций и лабораторным занятиям, тестовые задания для контроля самостоятельной работы, задания для самоконтроля, вопросы к зачету, позволяющие не только проверить себя, но и применить теоретические знания для решения практических задач. Содержание структурировано по модульному принципу, включая блок контроля знаний в объемах, предусмотренных учебными программами по курсу «Популяционная биология».

Данное издание предназначено для студентов дневной и заочной форм обучения биологических специальностей университета, учреждений образования сельскохозяйственного и медицинского профиля, учителей профильных биологических классов.

УДК 574.3(075.8)  
ББК 28.681я73

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Пояснительная записка</b> .....	4
<b>Учебная программа по дисциплине «Популяционная биология»</b> .....	6
<b>Информационно-методическая часть. Самостоятельная работа</b> .....	10
Примерный перечень заданий различного уровня управляемой самостоятельной работы .....	10
<b>Теоретический блок</b> .....	11
Лекция 1. Предмет, задачи и методы популяционной биологии .....	11
Лекция 2. Общие свойства популяции как биологической системы .....	15
Лекция 3. Структура популяции .....	20
Лекция 4. Величина популяции .....	34
Лекция 5. Изоляция и связь между популяциями .....	41
Лекции 6–7. Экологические свойства и динамика популяции .....	47
Лекции 8–9. Взаимодействия между популяциями .....	60
Лекция 10. Популяция как единица эволюции и управления .....	71
Лекция 11. Основные направления изучения природных популяций .....	81
<b>Практический блок</b> .....	94
Лабораторные работы .....	94
Лабораторная работа № 1. Популяция как биологическая система. Статические показатели популяции .....	94
Лабораторная работа № 2. Структура популяции .....	96
Лабораторная работа № 3. Величина популяции .....	100
Лабораторная работа № 4. Динамика популяции .....	101
Лабораторная работа № 5. Изоляция и связь между популяциями .....	103
Лабораторная работа № 6. Взаимодействие между популяциями. Конкуренция .....	105
Лабораторная работа № 7. Взаимодействие между популяциями. Хищничество и паразитизм .....	106
Лабораторная работа № 8. Взаимодействие между популяциями. Симбиоз .....	107
Лабораторная работа № 9. Коллоквиум. Популяция как единица эволюции .....	108
Лабораторная работа № 10. Коллоквиум. Популяция как единица управления .....	109
Практические (семинарские) занятия .....	110
<b>Блок контроля результатов образовательной деятельности</b> .....	111
Задания для самоконтроля и примеры выполнения задач .....	111
Темы рефератов. Вопросы к зачету .....	115
Тест для зачета .....	115
<b>Основная и дополнительная литература</b> .....	120

## ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА

Системный подход в изучении биологии, основанный на выделении основных уровней организации жизни (молекулярно-генетического, онтогенетического, популяционно-видового и экосистемного) требует углубленного изучения элементарных единиц и явлений этих уровней. Возникновение учения о микроэволюции показало фундаментальную роль популяционно-видового уровня организации жизни и популяции как элементарной эволюционной единицы, подробное изучение которой в основных курсах учебного плана лимитируется ограниченным количеством часов. В то же время эволюционно-генетическое представление о популяции является объединяющим для разнообразных дисциплин и подходов, в совокупности составляющих популяционную биологию. Это диктует необходимость введения на завершающем этапе обучения по биологическим специальностям специального курса, отражающего изучение структуры популяций, процессов, происходящих в природных популяциях, связь этих процессов с явлениями и процессами на других уровнях организации живой материи.

Цель спецкурса «Популяционная биология» – на основе изучения природных популяций сформировать представление о структуре и функционировании окружающей нас природы, ее целостности, расширить и углубить представления о популяции, полученные при изучении курса «Эволюционное учение».

Основными задачами преподавания спецкурса «Популяционная биология» являются:

- показать специфику и значение популяционно-видового уровня организации жизни;
- сформировать представления об естественно-историческом природном образовании – популяции;
- показать сложность природной популяции, ее структурированность, динамичность, уникальность и целостность;
- на основе изучения величины и связи между популяциями сформировать представление о популяции как единице эволюции и единице управления процессами в природе;

В результате изучения курса «популяционная биология» студент должен:

**знать:** величины и связи между популяциями сформировать представление о популяции как единице эволюции и единице управления процессами в природе;

**уметь:** анализировать данные специальных биологических дисциплин; интегрировать и использовать экспериментальные данные естественных наук для общих теоретических выводов, подтверждающих основные закономерности популяционной биологии; использовать знания по предмету в профессиональной, педагогической, методической и научно-исследовательской деятельности.

**владеть:** системным и сравнительным анализом.

- владеть исследовательскими навыками
- владеть междисциплинарным подходом при решении проблем
- иметь навыки, связанные с использованием технических устройств, управлением информацией и работой с компьютером.

Изучение учебной дисциплины должно обеспечивать формирование у студентов академических, социально-личностных и профессиональных компетенций.

### **Требования к академическим компетенциям специалиста**

Студент должен:

- АК-3. Владеть исследовательскими навыками.
- АК-4. Уметь работать самостоятельно.
- АК-6. Владеть междисциплинарным подходом при решении проблем.
- АК-7. Иметь навыки, связанные с использованием технических устройств, управлением информацией и работой с компьютером.

**Требования к социально-личностным компетенциям специалиста.** Студент должен:

– СЛК-7. Быть способным к осуществлению самообразования и самосовершенствования профессиональной деятельности.

**Требования к профессиональным компетенциям специалиста**

Студент должен быть способен:

**Обучающая деятельность**

ПК-1. – Эффективно реализовывать обучающую деятельность.

ПК-3. – Использовать оптимальные методы, формы, средства обучения.

ПК-5. – Организовывать и проводить учебные занятия различных видов.

ПК-6. – Организовывать самостоятельную работу обучающихся.

**Воспитательная деятельность**

ПК-7. – Эффективно реализовывать воспитательную деятельность.

ПК-8. – Использовать оптимальные методы, формы, средства воспитания.

**Развивающая деятельность**

ПК-14. – Развивать навыки самостоятельной работы обучающихся с учебной, справочной, научной литературой и др. источниками информации.

ПК-17. – Предупреждать и преодолевать школьную неуспеваемость.

**Ценностно-ориентационная деятельность**

ПК-20. – Формулировать диагностично образовательные и воспитательные цели.

ПК-21. – Оценивать учебные достижения учащихся, а также уровни их воспитанности и развития.

ПК-22. – Осуществлять самообразование и самосовершенствование профессиональной деятельности.

информационно-коммуникационные компетенции: владеть методологией поиска нового (информации, идей и др.), методикой анализа и адаптации знаний к своим профессиональным потребностям; уметь преобразовывать информацию в специальные знания;

проектные компетенции: осознанно и самостоятельно планировать профессиональную деятельность, осмысленно строить профессиональную карьеру, находить оптимальные решения инновационного характера, быть способными воплотить свои замыслы в инновационный проект и реализовать его, системно совершенствовать образовательный процесс.

Предлагаемый учебно-методический комплекс по учебной дисциплине «Популяционная биология» предназначен для специальности 1-02 04 01 Биология и химия. По целям и задачам, содержанию учебного материала, требованиям к освоению учебной дисциплины, академическим, социально-личностным, профессиональным компетенциям он мало отличается от подобных дисциплин для специальностей биологического факультета 1-31 01 01 Биология (научно-педагогическая деятельность) и 1-33 01 01 Биоэкология. Поэтому данный учебно-методический комплекс может при необходимости быть использован в учебном процессе других специальностей биологического факультета.

## УЧЕБНАЯ ПРОГРАММА ПО ДИСЦИПЛИНЕ «ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ»

Учебная программа составлена на основе:

1. Образовательный стандарт Республики Беларусь. Высшее образование. Первая ступень. Специальность 1-02 04 04-01 Биология. Химия: ОСРБ 1-33 01 01-2008. – Введ. 01.09.08. – Минск: М-во образования Респ. Беларусь: РИВШ, 2008. – 51 с.
2. Учебного плана ВГУ.

### Перечень дисциплин с указанием разделов (тем), усвоение которых студентами необходимо для изучения данной дисциплины

1	Биология (курс средней школы)	Растения, животные, человек, общая биология (генетика, основы молекулярной биологии, экология популяций, основы экологии, учение о биосфере и ноосфере, эволюционное учение, вид, популяция)
2	Генетика	Популяционная генетика
3	Биоэкология	Экология популяций
4	Эволюционная теория	Микроэволюция. Элементарная единица, материал и факторы эволюции

### Содержание учебного материала

№ п/п	Наименование тем	Содержание
1.	Популяционная биология – наука о структуре и функционировании популяции и связи этих процессов с процессами на других уровнях организации живой материи.	Уровни организации живого. Популяционная биология – наука о процессах, происходящих на популяционно-видовом уровне организации живого. Основные пути формирования, предмет, методы популяционной биологии. Схема популяционной биологии.
2.	Общие свойства популяции как биологической системы.	Определение понятия «популяция», разные подходы к определению популяции, его особенности и применение. Общие свойства популяции: преемственность, целостность, структурированность, динамичность, уникальность.
3.	Структура популяции.	Понятие структуры популяции. Половая структура популяции: первичное, вторичное и третичное соотношение полов. Возрастная структура: возрастные пирамиды; соотношение разных поколений, приплодов и возрастных групп. Пространственная структура: радиус репродуктивной активности, внутрипопуляционные группировки. Генетическая структура: понятие генетической структуры; особенности генетической структуры популяций некоторых групп организмов; общие свойства популяции как генетической системы. Экологическая структура: группировки по питанию, возрастно-половым особенностям, двигательной активности, фенологии.

4.	Величина популяции	Величина популяции и факторы, ее определяющие. Величина некоторых природных популяций. Примеры выделения и величина некоторых природных популяций. Факторы, влияющие на величину популяций. Общие выводы по величине популяций.
5.	Изоляция и связь между популяциями.	Пространственная и биологическая изоляция. Оценка сходства популяций.
6.	Экологические свойства и динамика популяции.	Характеристики популяций. Статические характеристики популяций – пространственное распределение демографическая структура. Динамические характеристики популяций.
7.	Экологические свойства и динамика популяции.	Динамические характеристики популяций. Модели динамики численности. Типы динамики численности популяции. Регуляция численности популяций в биоценозах Экологические стратегии. Гомеостаз природных популяций.
8.	Взаимодействия между популяциями.	Модели взаимодействий между популяциями. Классификация взаимодействий между популяциями. Гомотипические реакции. Гетеротипические реакции. Экологическая ниша
9.	Взаимодействия между популяциями.	Разнообразие форм эксплуатации. Хищничество как форма взаимодействия. Паразитизм как форма взаимодействий. Мутуализм и протокооперация. Комменсализм как форма взаимодействия популяций. Амменсализм и нейтрализм
10.	Популяция как единица эволюции и управления	Популяция – элементарная единица эволюции. Влияние основных характеристик популяции на формирование эволюционных явлений. Популяция как единица эксплуатации. Алгоритм стратегии управления популяциями. Популяция как единица регулирования численности. Популяция как единица охраны и биомониторинга.
11.	Основные направления изучения природных популяций	Основные подходы к изучению природных популяций: генетический, экологический, биохимический, онтогенетический, физиологический, экологический и комплексный фенетический.

Распределение аудиторного времени.

Форма обучения	Курс, семестр	Всего часов	Аудиторные часы	Лекции	Лабораторные занятия	Практические занятия	КУСР
Дневная форма получения образования	4 курс, 8 семестр, зачет	90 2 (з.е.)	72	22	20	4	14

### Учебно-методическая карта учебной дисциплины

№ модуля	Название раздела, темы	Количество аудиторных часов					Количество часов УСР	Форма контроля знаний (текущий/ промежуточный)
		Лекции	Практические занятия	Семинарские занятия	Лабораторные занятия	Иное		
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Модуль 1								
1	Популяционная биология – наука о структуре и функционировании популяции и связи этих процессов с процессами на других уровнях организации живой материи. Уровни организации живого. Популяционная биология – наука о процессах, происходящих на популяционно-видовом уровне организации живого. Основные пути формирования, предмет, методы популяционной биологии. Схема популяционной биологии.	2					1	Тестовый контроль, сообщение, реферат
2	Определение понятия «популяция», разные подходы к определению популяции, его особенности и применение. Общие свойства популяции: преемственность, целостность, структурированность, динамичность, уникальность.	2					1	Тестовый контроль, сообщение, реферат
3	Структура популяции. Понятие структуры популяции. Половая структура популяции: первичное, вторичное и третичное соотношение полов. Возрастная структура: возрастные пирамиды; соотношение разных поколений, приплодов и возрастных групп. Пространственная структура: радиус репродуктивной активности, внутривидовые группировки. Генетическая структура: понятие генетической структуры; особенности генетической структуры популяций некоторых групп организмов; общие свойства популяции как генетической системы. Экологическая структура: группировки по питанию, возрастно-половым особенностям, двигательной активности, фенологии.	2			2		1	Тестовый контроль, выполнение лабораторной работы



4	Величина популяции и факторы, ее определяющие. Величина некоторых природных популяций. Примеры выделения и величина некоторых природных популяций. Факторы, влияющие на величину популяций. Общие выводы по величине популяций.	2			2		1	Тестовый контроль, выполнение лабораторной работы
Модуль 2								
5	Изоляция и связь между популяциями. Пространственная и биологическая изоляция. Оценка сходства популяций.	2			2		1	Тестовый контроль, выполнение лабораторной работы
6	Экологические свойства и динамика популяции. Характеристики популяций. Статические характеристики популяций – пространственное распределение демографическая структура. Динамические характеристики популяций.	2			2		1	Тестовый контроль, выполнение лабораторной работы
7	Экологические свойства и динамика популяции. Динамические характеристики популяций. Модели и типы динамики численности. Регуляция численности популяций в биоценозах Экологические стратегии. Гомеостаз природных популяций	2			4		2	Тестовый контроль, выполнение лабораторной работы
Модуль 3								
8	Модели взаимодействий между популяциями. Классификация взаимодействий между популяциями. Гомотипические и реакции. Гетеротипические реакции. Экологическая ниша.	2			4		2	Тестовый контроль, выполнение лабораторной работы
9	Разнообразие форм эксплуатации. Хищничество, паразитизм, мутуализм, протокооперация, комменсализм как форма взаимодействия популяций. Аменсализм и нейтрализм.	2			4		2	Тестовый контроль, выполнение лабораторной работы
10	Популяция как единица эволюции и управления. Популяция – элементарная единица эволюции. Влияние основных характеристик популяции на формирование эволюционных явлений. Популяция как единица эксплуатации. Алгоритм стратегии управления популяциями. Популяция как единица регулирования численности. Популяция как единица охраны и биомониторинга.	2	2				1	Тестовый контроль, сообщения на практических (коллоквиумах) занятиях, реферат
11	Основные направления изучения природных популяций. Основные подходы к изучению природных популяций: генетический, экологический, биохимический, онтогенетический, физиологический, экологический и комплексный фенетический	2	2				1	Тестовый контроль, сообщения на практических занятиях (коллоквиумах), реферат

## ИНФОРМАЦИОННО-МЕТОДИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ. САМОСТОЯТЕЛЬНАЯ РАБОТА

### ПРИМЕРНЫЙ ПЕРЕЧЕНЬ ЗАДАНИЙ РАЗЛИЧНОГО УРОВНЯ УПРАВЛЯЕМОЙ САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ

1. Уровни организации жизни\*.
2. Популяционная биология как наука и предмет. Задачи популяционной биологии\*\*\*.
3. Структура популяционной биологии\*\*.
4. Методы популяционной биологии\*.
5. Основные подходы к определению понятия «популяция»\*\*\*.
6. Популяция как биологическая макросистема. Важнейшие характеристики популяции\*\*.
7. Общие свойства популяции\*.
8. Популяционная структура вида. Формы популяционного ранга\*\*.
9. Половая структура популяции\*\*\*.
10. Возрастная структура популяции\*.
11. Возрастные пирамиды и возрастные спектры популяций\*\*.
12. Пространственная структура популяции\*.
13. Пространственная дифференциация особей и факторы, ее определяющие\*\*.
14. Функциональная интеграция особей в популяции\*\*.
15. Разнокачественность внутривидовых группировок\*\*\*.
16. Генетическая структура популяции\*\*\*.
17. Особенности популяции как генетической системы\*\*.
18. Экологическая структура популяции\*\*\*.
19. Полиморфизм природных популяций, его экологическая и эволюционная роль\*.
20. Общие принципы популяционного гомеостаза.
21. Величина природных популяций\*\*.
22. Биологическая роль популяционных волн\*.
23. Факторы, определяющие величину популяций\*\*.
24. Понятие об эффективной величине популяции\*\*\*.
25. Радиус репродуктивной активности\*\*.
26. Изоляция между популяциями. Формы изоляции\*\*.
27. Пространственная изоляция\*\*.
28. Биологическая изоляция и ее формы\*.
29. Связь популяций. Оценка сходства популяций\*\*\*.
30. Популяция – элементарная единица эволюции\*.

(\* задания I уровня, \*\* задания II уровня, \*\*\* задание III уровня)

# ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ БЛОК

## ЛЕКЦИЯ 1. Предмет, задачи и методы популяционной биологии

### **План:**

1. Уровни организации живого.
2. Популяционная биология – наука о процессах, происходящих в популяции на популяционно-видовом уровне организации жизни.
3. Основные пути формирования и методы популяционной биологии.
4. Схема популяционной биологии.

Точная дата появления словосочетания «популяционная биология» не известна, но в середине 70-десятых годов XX столетия оно стало весьма распространенным, наряду с термином «молекулярная биология».

Оба эти понятия отражали новый системный подход к изучению биологических явлений, основанный не на объектах, а на уровнях исследования.

**Уровни организации жизни.** Есть несколько подходов к выделению уровней организации живой материи. Методологически наиболее обоснованным представляется подход, в котором выделение уровней организации основано на вычленении реально существующих специфических элементарных, дискретных структур и элементарных явлений, имеющих значение не для изучающего жизнь, а для самой жизни.

При таком подходе оказывается возможным и достаточным выделить **молекулярно-генетический, онтогенетический, популяционно-видовой и экосистемный уровни.**

**Молекулярно-генетический уровень.** Основными структурами этого уровня организации жизни являются макромолекулы нуклеиновых кислот, которые осуществляют авторепродукцию клеток и организмов и передают наследственную информацию от поколения к поколению через элементарные единицы – *гены*.

На этом же уровне через изменение структурных элементов (мутации) определяется элементарная наследственная изменчивость, лежащая в основе эволюционного процесса. Так в наиболее общих чертах возможно представить себе возникновение *молекулярно-генетического уровня жизни*, элементарной структурой которого является *ген*, а элементарным явлением – *конвариантная редупликация*.

**Онтогенетический уровень.** Генетическая изменчивость, которая закладывается на молекулярно-генетическом уровне, реализуется в конкретные признаки и свойства в ходе индивидуального развития последовательно в клетках, тканях, органах и системах, но окончательно в организмах, где генотип реализуется фенотипе. Логично поэтому следующим уровнем организации жизни считать онтогенетический.

Если на молекулярно-генетическом уровне элементарными структурными единицами служат биологически активные макромолекулы (гены), то на онтогенетическом уровне такими единицами служат *особи* или *клетки* (во всяком случае так считают многие серьезные исследователи). Элементарными же явлениями оказываются процессы *онтогенетической дифференцировки* – постепенного становления органов и систем от момента их возникновения до прекращения существования, то есть онтогенез.

На онтогенетическом уровне организации в результате опять-таки действия естественного отбора происходит не только реализация и апробация генетической информации, поступающей с молекулярно-генетического уровня, но и в материальной форме образуется большая часть эволюционных новообразований, в том числе и таких, которые определяют возникновение следующего уровня организации жизни – популяционно-видового.

**Популяционно-видовой уровень.** Этот уровень – особенная дискретная надорганизменная форма организации живого, которая характеризуется объединением индивидуумов

(особей), населяющих определенное пространство и сходных по своей морфофизиологической организации. При этом популяции представляют собой свободно скрещивающиеся (панмиктические) единства особей, а виды являются генетически закрытыми системами, состоящими из таких свободно скрещивающихся популяций.

В настоящее время выявлены элементарные структуры, материал, явления и факторы этого уровня организации жизни с эволюционных позиций. Элементарной структурой является *популяция*, элементарным материалом – *мутации* разных типов, элементарным явлением – *изменение генотипического состава* популяции, а элементарными факторами – *мутационный процесс, популяционные волны (волны жизни), изоляция и естественный отбор*.

На этом уровне происходит оценка того, что закладывается на молекулярно-генетическом и реализуется в фенотипе на онтогенетическом уровнях. Это арена действия естественного отбора и осуществления *микроэволюции*.

**Экосистемный уровень.** Каждая популяция хотя и является самостоятельной эволюционной единицей, способной к длительному существованию и эволюционным преобразованиям, всегда существует в определенной среде, включающей как биотические, так и абиотические компоненты. Популяция поэтому является составляющей частью биогеоценоза.

Биогеоценозы представляют собой совокупность живых существ (биоценоз) и косных компонентов, которые соответствуют определенной части поверхности Земли. Эти части поверхности выделяются заметными границами от других подобных объединений в биосфере Земли.

Виды внутри биогеоценоза связаны друг с другом трофическими, химическими, эдафическими связями. В то же время они связаны с климатом, гидрологическими условиями, почвой, химизмом среды и другими абиотическими факторами. Вся эта незамкнутая система характеризуется стабильностью и является экосистемой.

**Экосистема – это взаимообусловленный комплекс живых и косных компонентов, связанных между собой обменом веществ и энергией** (А. Тэнсли, 1935).

Экосистема – «безразмерное» понятие. Но есть один класс экосистем, который характеризуется определенными размерами и имеет принципиальное значение как «кирпичик» организации все биосферы – это биогеоценозы. Биогеоценоз – это такая экосистема, внутри которой нет биоценологических, микроклиматических, почвенных и гидрологических границ. Биогеоценозы являются средой для эволюции популяций, входящих в этот биогеоценоз. Совокупность биогеоценозов на Земле образует биосферу. Поэтому этот уровень часто называют биогеоценозно-биосферным. Но поскольку и биогеоценоз и биосфера являются экосистемами, то вполне правомочно этот уровень организации жизни называть экосистемным.

Элементарной единицей этого уровня на Земле является биогеоценоз, а элементарным явлением, то есть изменением элементарной структуры, будет постоянное изменение вещественно-энергетических отношений в биогеоценозе, приводящее к *закономерной смене одного биогеоценоза другим – сукцессии*.

Выделение этих уровней позволяет более предметно рассмотреть структуру биологии (рис. 1.1). Комплекс наук, изучающих молекулярно-генетический уровень организации жизни, образуют такой раздел биологии, как **молекулярная биология**, онтогенетический уровень – **биология развития**. Экосистемный уровень изучают ряд биологических дисциплин, составляющих такой раздел биологии, как **биология экосистем**.

**Популяционная биология – наука о процессах, происходящих в популяции на популяционно-видовом уровне организации жизни.**

**Популяционная биология** посвящена рассмотрению явлений жизни на популяционно-видовом уровне. Это довольно широкая область знаний, охватывающая в первую очередь изучение элементарной структуры структуры популяционно-видового уровня организации жизни – популяции, ее структуры, происходящих в природных популяциях процессов, связи этих процессов с явлениями и процессами на других уровнях организации живой материи. Изучение популяций важно и для теоретических, и для прикладной биологии. Без понимания процессов на популяционно-видовом уровне, без выделения популяций и их групп немис-

лимо грамотное описание внутривидового разнообразия и различий между близкими видами. Это крайне важно для организации сохранения генофондов. Без популяционного подхода невозможна длительная эксплуатация любых природных богатств, не возможно дальнейшее развитие учения о микроэволюции, а, следовательно, управление живыми природными ресурсами.

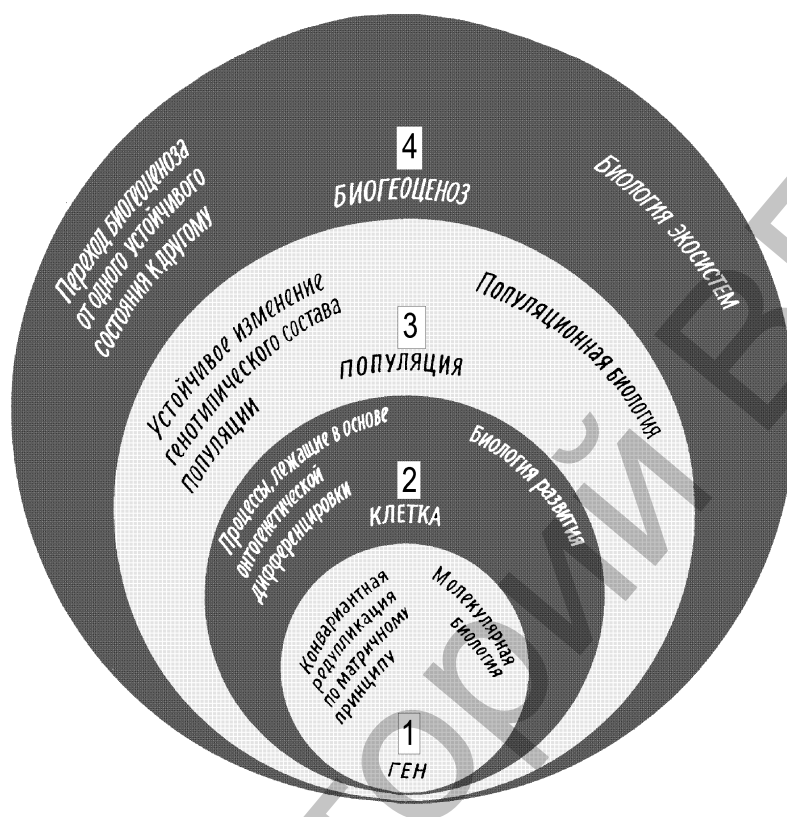


Рис. 1.1. Структурная схема биологии  
Уровни организации жизни: 1 – молекулярно-генетический; 2 – онтогенетический; 3 – популяционно-видовой; 4 – экосистемный

Для того, чтобы понять, каким образом протекает эволюция, необходимо понимать процессы, происходящие в пределах популяции. Изучение этих процессов в популяции, общих принципов ее организации и составляет предмет популяционной биологии.

В силу дальнейшей конкретизации предмета исследований по пути редуционизма популяционная биология дифференцируется на *популяционную генетику*, изучающую процессы наследования в пределах популяции, *популяционную экологию*, изучающую взаимодействие членов данной популяции друг с другом, а также с окружающей их физической и биологической средой.

В отличие от популяционно-экологического и популяционно-генетического подходов популяционная биология рассматривает популяцию в целом, как сложную генетическую и экологическую систему, естественно-историческую целостность, некое многомерное образование с общими принципами организации и закономерностями функционирования.

Как особого рода биологическая система популяция характеризуется целостностью и независимостью, структурированностью и динамичностью всех параметров, полиморфностью и уникальностью. Популяция – естественно-историческая структура, элементарная единица эволюционного процесса и, что особенно важно практически, основная единица любой формы управления живыми природными ресурсами: эксплуатации, регулирования численности и охраны.

Предметом популяционной биологии является, поэтому, популяция, ее структура и функции, ее становление и преобразования в ходе эволюции.

**Основные пути формирования и методы популяционной биологии.** Существуют 2 основных пути формирования популяционной биологии:

– **казуальный** – заключается в выяснении механизма разных явлений в популяциях. При таком подходе анализируются возможные многочисленные механизмы, объясняющие одно единственное популяционное событие. Этот путь преобладает в развитии экспериментальной *популяционной генетики и экологии*, а также в *популяционной математике*;

– **феноменологический** – основан на выяснении разнообразия популяционных структур и явлений в самых разных группах живых организмов, поиске проявления одной и той же принципиальной черты (механизма) в популяциях разных групп организмов. Этот путь характерен для современного этапа развития *популяционной морфологии и биохимии, фенетики популяций и популяционной биогеографии*.

Оба эти подхода используются популяционной биологией в полной мере, хотя в настоящее время более важным является феноменологический подход.

Интенсивное развитие популяционной биологии за последние десятилетия позволили установить невозможность глубокого изучения популяции без учета условий ее существования. В то же время у популяционной биологии сегодня нет еще ответов на многие, возникающие при изучении природных популяций вопросы. Остро ощущается недостаток данных в целом ряде областей природных популяций. Для таких крупных групп, как простейшие, грибы, низшие растения, прокариоты, популяционные данные практически отсутствуют. Нет достаточных данных по количественной оценке работы естественного отбора, диффузии аллелей внутри и между популяциями, онтогенетическому контролю генетических вариаций, выяснению роли и места отдельных популяций в системе вида, месте популяций в потоке вещества и энергии в экосистемах, определению границ между популяциями и многим другим вопросам.

В популяционной биологии происходит быстрое расширение методов исследования. При этом появление нового метода зачастую создает определенную моду. Так, в конце пятидесятых годов прошлого столетия очень популярным был *метод изучения хромосомного полиморфизма*, позволяющий устанавливать тонкие особенности микродифференцировки природных популяций, но одновременно привело к поспешному выделению мелких таксономических групп лишь на основании хромосомных, главным образом количественных, особенностей.

В конце 60-х годов в популяционные исследования *вошел метод изучения биохимического полиморфизма*. Однако, ни изучение хромосомного, ни изучение биохимического полиморфизма, не стало панацеей в решении многих популяционных проблем, так как ни один частный метод не в состоянии решить общие проблемы популяционной биологии.

Наметившийся в последнее время несомненное преобладание *генетического подхода* в изучении популяций не должен приводить к забвению того факта, что гены являются лишь «медиаторами» фенотипа, и именно фенотипы (а не гены и их аллели) составляют природную популяцию.

В этой связи перспективным кажется развитие *фенетического подхода* к изучению популяций – использование любых признаков-маркеров генетического состава популяции (морфологических, биохимических, физиологических и т.д.).

Важность изучения природных популяций, поэтому, часто недооценивается. Если нормальный ход популяционного исследования должен состоять из 4 последовательных этапов: **наблюдение-описание; лабораторный и ли полевой эксперимент, анализ; моделирование, синтез; предсказание**, то сейчас исследователи нередко сразу приступают к третьему этапу, что делает предсказание малонадежным.



Рис. 1.2. Схема популяционной биологии

В целом же комплекс методов исследования популяции включает *генетический, экологический, морфологический, биохимический, физиологический, географический, энергетический, палеонтологический, этологический и другие методы.*

**Схема популяционной биологии.** На основе всего сказанного популяционную биологию и структуру ее изучения можно представить в виде дерева (рис. 1.2), корни которого представляют собой основные черты структуры популяции (половая, экологическая, генетическая, пространственная, возрастная), ствол состоит из главных подходов к изучению популяции (генетический, экологический, морфологический, биохимический, физиологический, географический, энергетический, экологический, палеонтологический), а крона – собрание ветвей, обозначающих основные концепции популяционной биологии, как результат изучения популяции: популяция как единица эволюции, биомониторинга и основная единица управления (эксплуатации, подавления, охраны).

## ЛЕКЦИЯ 2. Общие свойства популяции как биологической системы

### План:

1. Определение понятия «популяция».
2. Общие свойства популяции.

**Определение понятия «популяция».** Чем шире значение какого-нибудь понятия, тем с большими трудностями встречается его точное определение. Поэтому существуют сотни формулировок определения «популяция». Существует не менее 3 подходов к определению понятия «популяция».



До 40–50-х годов слову «популяция» (лат. *populus* – население) не придавалось строго терминологического значения, и оно использовалось в значении «любая группа особей».

С развитием популяционных исследований такое общее значение оказалось недостаточным, что привело к рассмотрению популяции с разных точек зрения.

1. С экологической точки зрения под популяцией стали иметь в виду, как правило, *естественную, пространственно единую группу особей одного вида, как целое реагирующую на действие различных внешних факторов*, форму существования вида в конкретных условиях.

Для различий по величине такие группы особей обозначают как:

- экологическая популяция;
- ландшафтная;
- географическая;
- биотопическая;
- псевдопопуляция;
- микропопуляция.

2. Вторым направлением развития представлений о популяции было генетическое.

В генетике под популяцией понимается, прежде всего, определенная генетическая система, которую в самой общей форме можно определить как *находящуюся в динамическом равновесии систему генотипов* (Johannson, 1939; Darlington, 1939), то есть как группу особей, не просто связанных посредством скрещивания, а связанных особым образом так, что они составляют части единого целого.

Для генетических расчетов, а затем и для математического моделирования необходима была формализация определения популяции как генетической системы. Поэтому под *менделевской*, или идеальной популяцией стали иметь в виду *неограниченно большую группу особей, все члены которой имеют равную способность скрещивания с особями противоположного пола и внутри которой не действуют какие либо эволюционные силы, сдвигающие соотношение частот генотипов*. Ясно, что таких групп особей в природе не существует.

Для определения понятия «популяция», отражающего реальное положение в природе, понятию менделевской популяции было придано значение *пространственно-временной группы особей, внутри которой реально осуществляется скрещивание, то есть любой группы размножающихся особей, имеющих общий генофонд* (Добжанский, 1950). Самой большой из менделевских популяций оказывается вид, самой мелкой – группа, состоящая из самца и самки.

Но при таком широком определении термин «популяция» оказывается настолько неопределенным, что его употребление явно теряет терминологическое значение.

3. Третье, ближайшее к нам по времени направление развития представлений о популяции можно считать синтетическим: оно включает как генетическое, так и экологические аспекты. При этом основой такого синтеза оказывается учение о микроэволюции, где стала особенно ясна роль популяции, как элементарной единицы эволюции (Майр, 1968; Тимофеев-Ресовский, 1969; Шапошников, 1978; Мина, 1980, 1986; Lewontin, 1968).

*Популяция – это минимальная самовоспроизводящаяся группа особей одного вида на протяжении эволюционно длительного времени населяющая определенное пространство, образующая самостоятельную генетическую систему и формирующая собственное экологическое пространство.*

Популяция – это всегда достаточно многочисленная группа особей, на протяжении большого числа поколений, в высокой степени изолированная от других аналогичных групп особей.

Некоторые особенности предлагаемого определения. В предлагаемом определении популяция характеризуется *размером, длительностью существования, занимаемым пространством, генетической и экологической самостоятельностью*. Популяция – самая мелкая, элементарная группа особей из тех, которым присуща эволюция. Ни существующие немногие поколения семья, соседство, панмиктическая единица или подобные мелкие группировки особей, ни тем более отдельные особи – собственной эволюционной судьбой как таковой не обладают, так как в масштабе эволюции их существование эфемерно. Они погибают,



не успев эволюционно измениться. Если же на их основе в будущем разовьются более крупные группы особей, то они будут обладать иными признаками и свойствами.

Надо иметь в виду, что минимальный размер для самопроизводства на протяжении большого числа поколений обозначает численность, достаточную для выживания популяции при резких изменениях давления факторов среды и, в первую очередь, волн численности. Конечно, мгновенная, вернее разовая, численность популяции у позвоночных в период депрессии может составлять, в редких случаях, всего несколько размножающихся особей. Но в среднем ее численность всегда ближе к тысячам, чем к десяткам особей.

Каждая популяция обладает определенным *ареалом*. Это один из необходимых критериев популяции. Особи вне этого ареала выходят из состава популяции. Конечно, ареал популяции может расширяться, но для этого популяция должна освоить новое пространство.

Указание на формирование популяцией *генетической системы* позволяет избежать использования неоднократно вызывавшего критику критерия «той или иной степени панмиксии». Эта критика оправдана по двум причинам. Во-первых, само понятие «панмиксия» уже обозначает 100%-ную вероятность всеобщего случайного скрещивания и выражение «та или иная степень панмиксии» похоже на высказывание «слегка беременная». Во-вторых, критерий скрещивания в определении популяции сразу же исключает из сферы применения всю группу агамных и партеногенетических форм.

Определение же популяции как генетической системы делает предлагаемое определение применимым и к агамным, и к партеногенетическим формам, поскольку особи и таких организмов образуют в чреде поколений определенные генетические системы.

Еще одна особенность данного определения – указание на формирование популяцией собственного экологического гиперпространства. До настоящего времени концепция *экологической ниши* как многомерного пространства в биологическом и физическом пространстве и времени применялась обычно лишь для вида. Однако, поскольку внутри вида не может быть двух одинаковых по всем характеристикам популяций, неизбежно признание того факта, что каждая популяция обладает собственной, свойственной только ей экологической характеристикой, то есть формировать специфическое экологическое гиперпространство как часть видовой экологической ниши.

Трудности применения термина «популяция». Придание понятию «популяция» терминологического значения неизбежно приводит к тому, что определенные группы особей не могут быть названы популяциями. Мы уже ставили вопрос, нельзя ли признать популяцией пару размножающихся особей или даже успешно размножающуюся единственную самку? Ведь через определенное число поколений потомство исходно не многих особей может достигнуть значительной численности и при благоприятных условиях от них может возникнуть новая популяция. Значит ли это, что определение ранга группировки всегда может быть лишь ретроспективным? По-видимому, значит. Ретроспективный характер присущ многим определениям в биологии. Порой нельзя определить что-то, что еще не возникло.

Для выхода из аналогичного положения в отношении вида К.М. Завадским было предложено считать такие формы, которые потенциально могут стать видами, формами видового ранга. Такие формы еще не прошли апробацию в природе, не завоевали «место под солнцем», у них не сформировалась специфическая генетическая система, они еще не сформировали экологической ниши.

Все это полностью применимо и к кандидатам в популяции. Пара размножающихся мышей, даже одна оплодотворенная самка дрозофилы или хомячка и т.д. могут заслуживать названия «форма популяционного ранга». Использование категории «форма популяционного ранга», возможно, позволит избежать ненужных споров по поводу точного определения статуса той или иной группировки в природе, когда эволюционное будущее ее очевидно, но ни предыстория, ни тем более будущая самостоятельность в эволюции не могут быть доказаны. Введение такого понятия отразит объективно существующую расплывчатость между «хорошими» популяциями и явными «не популяциями».

Существует еще один аспект определения статуса популяций. Каков, например, популяционный статус домашних мышей, завезенных на антарктический остров Маккуори и успешно там акклиматизировавшихся, достигших значительной численности и создавших может быть даже несколько генетических систем популяционного ранга (Berry, 1978)? Как быть в случаях вторжения человека в создание тех или иных популяционных систем, что случается в результате акклиматизации?

Возможный выход – введение понятия «полуприродные популяции» (например, для обозначения первых этапов существования кроликов в Австралии, полевого воробья в Северной Америке, колорадского жука в Евразии). По мере «встройки» в местные экосистемы, формирования там собственного экологического гиперпространства полуприродные популяции будут становиться настоящими природными.

По-видимому, предложенное определение популяции может охватывать все группы организмов, кроме вирусов. Но для вирусов пока не удастся сформулировать даже рабочего определения популяции. После формулировки такого определения станет ясным, существует ли у этих своеобразных форм жизни популяционная организация.

Рассмотренное определение популяции не может рассматриваться, как окончательное. Подобного рода определения шлифуются десятилетиями и являются всегда продуктом творчества многих исследователей. Сейчас было бы крайне целесообразно попытаться на основе этого (или любого другого) определения популяции сформулировать более частные определения понятия популяции для разных групп организмов.

Для каждой крупной группы видов возможна и, по-видимому, целесообразна выработка более узких конкретных определений. Важно лишь, чтобы эти определения, развивая отдельные общие положения, более применимые для данной группы, не противоречили бы общему теоретическому определению популяции, как естественно-исторического (эволюционно-генетического) единства. Любая популяция обязательно должна быть генетической системой – организацией взаимодействующих единиц, хранящей и передающей генетическую информацию, полученную от предыдущих поколений, как целое реагирующей на внешние воздействия. Популяция является не только генетической системой. Это система биологическая в широком смысле слова.

**Общие свойства популяции.** Основными свойствами популяции как минимальной естественно-исторической структуры является *преемственность, целостность, структурированность, динамичность и уникальность*.

*Преемственность* популяции выражается, прежде всего, в представлении о том, что популяция – это непрерывный во времени поток онтогенезов, связанных родством. Это родство может проявляться в разных формах:

- сетчатое родство у размножающихся половым путем;
- дихотомическое родство у облигатноагамных форм;
- попеременно то и другое – у форм с чередующимся половым и бесполом размножением.

*Непрерывность* популяции во времени определяет возможность самовоспроизведения популяции в чреде поколений. Отдельные группы самцов, скопления особей различных возрастных групп и другие, не самовоспроизводящиеся группы, порой даже достигающие большой численности и держащиеся определенное время изолированно от других группировок вида, не могут быть названы популяциями в естественно-историческом смысле этого понятия. Не могут считаться популяциями и кратковременные (существующие на протяжении немногих поколений) иногда многочисленные и даже временно размножающиеся группы, например саранча вне очагов ее постоянного обитания при миграциях, или центрально-азиатская птица саджа, которая некоторое время может обитать в западной Европе, а потом бесследно исчезать. Такие поселения можно считать формами популяционного ранга.

Важно при характеристике популяций как непрерывной чреды онтогенезов учитывать, какое *время* имеется в виду. Кроме астрономического времени выделяются и некоторые

другие формы времени (Вернадский, 1932). Из них нас интересует время биологическое, которое может измеряться:

- числом клеточных делений;
- периодами половой активности;
- гормональные циклы и т.п. параметрами.

С эволюционной точки зрения важно то время, в масштабах которого могут осуществляться эволюционно значимые изменения – *элементарное эволюционное явление* – стойкое изменение генотипического состава популяции, а затем и *элементарное адаптационное явление*. Такие явления не могут произойти среди единственной пары особей, жизнь которой происходит в онтогенетическом временном измерении. Жизнь популяции как элементарной единицы эволюции осуществляется в популяционном измерении и измеряется, прежде всего, *числом поколений*.

Определяя эволюционное время числом поколений, мы можем более обоснованно сравнивать скорость эволюционных преобразований. Например, за одно и тоже астрономическое время (30 лет) у слона сменяется одно поколение, а у бактерии – 500000. Поэтому пара размножающихся особей не может быть популяцией, прежде всего потому, что она существует в совершенно ином масштабе времени.

Из этого следует то, что правильнее определять для популяции не «мгновенную» (в масштабах жизни одного поколения) численность, а численность на протяжении жизни ряда поколений. По-видимому, лишь в какое-то эволюционное мгновение популяция может быть представлена единичными особями (например, в периоды катастрофического сокращения численности, или в самом начале или в конце своего существования). С другой стороны, вероятно, правильнее считать таких единичных особей либо уже не популяциями, либо еще не популяциями, потому что настоящей генетической системы они не образуют, а это для популяции обязательно.

*Целостность* популяции определяется реальной связью подавляющей части ее членов между собой в чреде поколений как более или менее дальних родственников и возможностью обмена генетической информацией при скрещивании. Генетические связи являются главным цементирующим популяцию фактором. Целостность популяции определяется во многом ее независимостью.

*Независимость* популяции внутри вида определяется ее постоянной *изоляция* от других популяций. В среднем поток мигрантов в любую популяцию не превышает в природе немногих процентов на поколение, обычно же много меньше – порядка долей процента. Это ограничение обмена аллелями между популяциями вместе с неизбежным различным давлением естественного отбора в каждой популяции являются важными факторами, определяющими независимость всякой популяции. Независимость популяции проявляется и в том, что любая популяция вида обладает всеми генами данного вида. Она является носителем и хранителем генофонда вида. Несхожесть между популяциями касается с генетической точки зрения лишь различий в частотах встречаемости различных аллелей, но не самих генов. Генофонд во всех популяциях одного вида одинаков, но аллелофонд - различный. Независимость популяции определяется и многочисленностью составляющих ее особей. Только достаточно большая численность определяет возможность образования и устойчивого существования популяции как целостной системы, возможность выживания этой системы после резких, порой многократных сокращений численности, характерных для всех живых существ. Колебание по численности в 10–1000 раз – довольно частое явление. Поэтому достаточная численность особей, составляющих популяцию, оказывается одной из важнейших черт популяции, определяющей возможность ее длительного существования в условиях таких колебаний.

Например, исследования пашенной полевки (*Microtus agrestis*) на островах Финского залива (J. Rokki, 1981) показали следующее. Полевки были найдены на 69 островах из 71, но только на трех – в течение 3 лет подряд. На остальных островах вымирание и иммиграция отмечены 165 раз. При этом вымирание было характерно не только для малых группировок, но и для населения в несколько сотен полевков на островах площадью от 5 до 26 га. Те же ис-

следования показали удивительную возможность для распространения полевки. Водное пространство в 2 км не является преградой для полевки.

Таким образом, как популяцию можно рассматривать только население полевков всего архипелага. На каждом же острове существуют, как правило, мелкие семейные группы, группы случайных мигрантов, или *демы*, состоящие из нескольких десятков семей и существующие на протяжении не более 2–3 поколений. Это все как бы «кандидаты» на создание в будущем популяции. Такие группы особей можно назвать формами популяционного ранга.

*Структурированность популяции* заключается в том, что популяция не гомогенное образование, а сложная структурированная система. Эта многоплановая структурированность определяет одну общую для всех популяций и очень важную особенность – *полиморфность*.

В популяции всегда присутствуют разные по возрасту, полу, морфологии, физиологии, экологии и этологии группы особей. Не менее 10–20% всех локусов у каждого индивидуума оказываются гетерозиготными.

Генетическая полиморфность популяции вместе с возможностью быстрого размножения в чреде поколений особей – носителей удачных генетических вариантов обеспечивают подстройку популяционной системы даже при резких воздействиях необычных условий.

В целом же и структурированность популяции, и вытекающий отсюда постоянный полиморфизм оказываются важными *компонентами устойчивости и целостности* популяции как биологической системы.

*Динамичность* популяции проявляется в том, что все структуры и границы популяции подвижны, динамичны. Непрерывно меняется возрастной состав. Исчезновение одних генотипов и появление других уже определяют неизбежность постоянного изменения популяционного аллелофонда. Множество экологических факторов, постоянно действуя в природе, ежеминутно меняют морфологические, физиологические, этологические, любые другие характеристики популяции. Обычно изменения популяции носят характер колебательных процессов. Все популяционные параметры, постоянно меняясь, колеблются около каких-то средних величин.

*Уникальность популяции*. Практически каждая особь популяции генетически уникальна. Это положение справедливо не только для особей, возникающих в процессе полового размножения. Это есть у партеногенетических форм, где уровень гетерозиготности особей не ниже. На генетической основе развивается и экологическая разнокачественность особей. Люди, например, различны не только по аллелям, но и по привычкам, вкусам, поведению

Из этой уникальности особей вытекает и *уникальность* любой популяции. Двух одинаковых популяций нет и быть не может как по причине генетической уникальности особей, так и по причине невозможности точного повторения биотического и абиотического окружения двух пространственно разделенных участков биосферы. В то же время все популяции вида содержат один и тот же (видовой) набор генов и поэтому обладают одинаковым генофондом.

Из перечисленных основных свойств популяции, как биологической системы следует, что любая природная популяция многочисленна, полиморфна, изолирована от остальных популяций, приспособительно и как целое реагирует на различные влияния, отличается от всех других популяций.

### ЛЕКЦИЯ 3. Структура популяции

#### *План:*

1. Понятие структуры популяции.
2. Половая структура популяции.
3. Возрастная структура.
4. Пространственная структура популяции.
5. Генетическая структура.
6. Экологическая структура.

Естественно-исторические природные группировки особей – те генетико-экологические системы, которые являются элементарными формами существования вида» (С.С. Шварц), элементарными единицами эволюционного процесса (И.И. Шмальгаузен), которые и заслуживают названия «популяции», – крайне многообразны. Они всегда имеют разные характеристики, главными из которых являются структура и величина популяции.

**Понятие структуры популяции.** Под структурой популяции в широком смысле слова понимают любые подразделения популяции как единичного целого на связанные в определенном порядке части. При этом возникает возможность говорить о половой, возрастной, пространственной, генетической и экологической структурах. Конечно, все эти структуры не равнозначны и в определенном смысле могут рассматриваться как варианты генетической структуры. В равной степени можно было бы говорить о вариантах только одной экологической структуры, поскольку любые подразделения популяции всегда имеют определенный экологический смысл. Однако целесообразней рассмотреть их врозь.

**Половая структура популяции.** Общепринято, что половая структура популяции – это численное соотношение самцов и самок в разных возрастных группах. Естественно, что вопрос о соотношении полов в популяции возникает лишь в случае наличия разнополых особей (животные, двудомные растения, однодомные растения с раздельнополыми цветками). Однако и у агамных форм обнаруживаются варианты полового процесса, также как и у гермафродитных и партеногенетических форм. Поэтому половая структура является достаточно универсальной и важной характеристикой популяции для большинства видов.

Половая структура определяется *первичным* (при возникновении зигот), *вторичным* (у новорожденных независимо от способа «рождения») и *третичным* (к моменту наступления половой зрелости) соотношением полов.

*Первичное соотношение полов* определяется сочетанием половых хромосом в процессе мейоза и обычно бывает близкое к 1:1. Известно 10 основных путей хромосомного определения пола у животных. В 5 из них при сочетании половых хромосом типа XY, XO,  $X_1X_2...XY$ ,  $XY_1Y_2...Y$  и  $X_1X_2...XO$  гетерогаметным полом оказывается мужской, а в пяти аналогичных случаях – женский.

Это позволяет предполагать неизбежность существования и внутри видов различий в первичном определении пола. Доказано, что в определении типа пола большое значение может иметь не только сочетание половых хромосом, но и набор остальных хромосом (аутосом). Поэтому в популяциях животных могут встречаться не только «обыкновенные» самцы и самки, но и особи нескольких других половых типов, причем часть из них оказываются фертильными, то есть способными к размножению. При этом в разных популяциях способность к размножению разных типов самок (а соответственно и соотношение полов) может быть неодинаковым, что и определяет колебание первичного соотношения самцов и самок.

Надо иметь в виду, что в природных популяциях некоторых видов встречается определенная доля полиплоидных и партеногенетических. Крайним случаем первичного определения пола, при котором возникает единственный пол в популяции – женский, являются популяции (чаще среди беспозвоночных) партеногенетических форм. Большой интерес представляют популяции видов, представленные как партеногенетическими, так и двуполыми формами (некоторые виды жуков-долгоносиков, бабачки-мешочницы, пилильщик, тонкий кивсяк). Даже у серебряного карася, у которого обычный набор хромосом  $2n = 100$  и самцы составляют 50% в ряде китайских, японских да и наших популяций встречаются триплоидные самки с набором хромосом  $3n = 156, 160 – 166$ , которые размножаются только гиногенезом, то есть лишены самцов.

При вегетативном размножении возможна и противоположная ситуация, когда популяции состоят исключительно из мужских особей. Например, белокопытник (подбел) встречается практически по всей Англии, но лишь в центральной и южной частях его популяции состоят из мужских и женских особей. На остальной территории популяции состоят из 100% мужских растений, размножающихся вегетативно.

Есть также определенное число видов – облигатных гермафродитов, например, у растений самоопылителей, для которых трудно применять понятие соотношения полов, хотя этот вопрос не так прост.

**Вторичное соотношение полов.** Вторичное (при рождении) соотношение полов может варьировать в широких пределах в зависимости от влияния различных экологических факторов. Например, у корнеплода *Arisaema japonica* решающим фактором при вторичном распределении пола оказывается масса клубней. Только самые крупные из них дают растения с женскими цветками.

Личинка кольчатого червя *Boniella viridis* развивается в самку, если после периода свободной жизни она опускается на дно моря. Если же ей в это время удастся прикрепиться к другой уже взрослой самке, то из нее образуется самец. Число так называемых цариц (размножающихся самок) у муравьев, пчел и др. регулируется рабочими особями посредством специфического питания. Почти вдвое по сравнению с потомством матерей одиночек увеличивается доля самок среди потомства в семейных парах кабарги (Приходько, 1986). Доказана возможность гормональной регуляции вторичного соотношения полов практически у всех групп крупных позвоночных – рыб, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих, включая людей.

Все очевиднее, что разная жизнеспособность мужских и женских особей на ранних этапах онтогенеза и широко распространенный в природе механизм определения и переопределения пола в зависимости от условий развития на ранних стадиях онтогенеза, делает вторичное распределение полов весьма изменчивым показателем, по которому могут различаться не только разные популяции внутри одного и того же вида, но и одна и та же популяция в разные периоды своего существования.

**Третичное соотношение полов.** Разнообразие первичного и вторичного соотношения полов неизбежно ведет к разнообразию третичного соотношения числа самок и самцов среди половозрелых особей. Надо отметить, что, несмотря на кажущуюся простоту установления этого соотношения в природных популяциях, получено не много надежных данных. Во-первых, неожиданно неопределенным оказывается само понятие половозрелости. Ведь при неотении могут размножаться физически незрелые особи, например, в части популяций альпийского тритона *Triturus alpestris*. Экзотическим представляется участие в спаривании в некоторых популяциях горностая *Mustela erminea* уще слепых 10-дневных самок. На рисунке 3.1 представлены разнообразные соотношения полов у разных групп организмов.

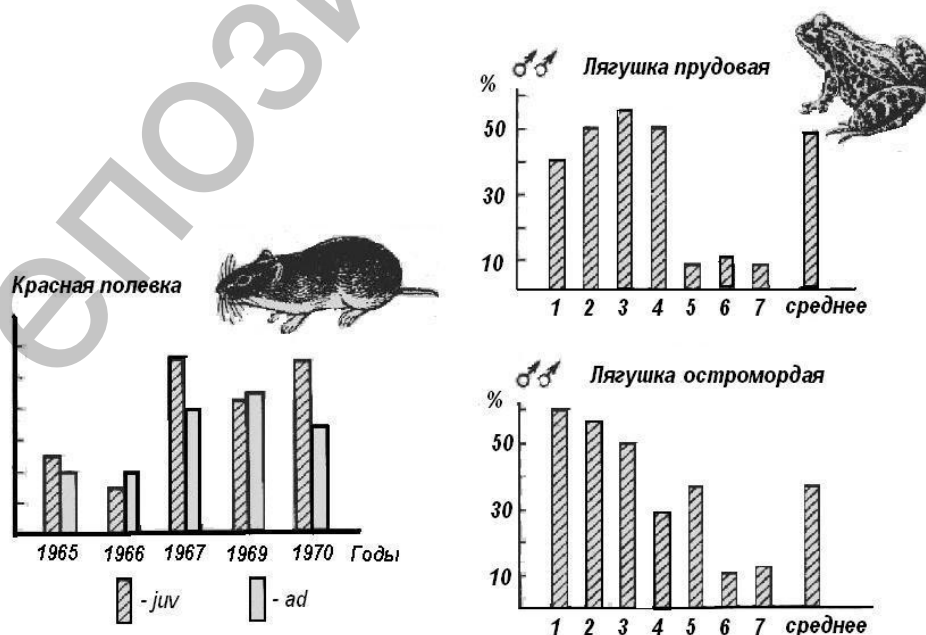


Рис. 3.1. Соотношение полов в популяциях разных видов

Иллюстрации показывают, что соотношение полов достоверно различается между разными популяциями. При изучении динамики третичного полового состава для многих организмов характерно уменьшение доли самцов в старших возрастных группах (млекопитающие, в том числе человек). Есть популяции полностью партеногенетические в одном регионе, и содержащие самцов и самок в другом. В природе распространено явление *цикломорфоза*, при котором отдельные поколения обоеполюх особей сменяются партеногенетическими (тли, веслоногие рачки и. Еще сложнее ситуация у видов, которые в начале взрослой жизни (при небольших размерах тела являются самцами, а по мере увеличения размеров начинают продуцировать яйцеклетки, то есть превращаются в самок (некоторые полихеты, брюхоногие моллюски).

В целом под половой структурой популяции надо понимать не простое численное соотношение полов, а долю разного типа самцов и самок в разных возрастных группах, долю стерильных интерсексов, а также особей с различными наборами хромосом. Половая структура популяций оказывается очень сложным и весьма лабильным параметром, весьма специфичным для каждой популяции и чутко отражающим как генетические, так и онтогенетические, биогеоценотические влияния на популяцию.

**Возрастная структура популяции.** Возрастная структура популяции отражает такие важные процессы, как интенсивность воспроизведения, уровень смертности, скорость смены поколений. Она зависит от генетических особенностей вида, которые в зависимости от конкретных условий существования отдельных популяций и даже внутри популяции могут по-разному реализовываться по-разному. Каждая особь популяции всегда оказывается членом временной группировки – *поколения, приплода, возрастной группы*.

*Поколение (генерация)* – 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). Продолжительность поколения соответствует среднему репродуктивному возрасту, характерному для данной популяции.

*Приплод (для растений посев)* – одновременно родившиеся особи от определенной совокупности родителей. Одна группа родителей может иметь несколько приплодов. Приплод определенной пары родителей у живородящих животных – помет.

*Возрастная группа* – группа особей одинакового астрономического или физиологического возраста. Определяется у разных организмов с разной точностью («молодые», «старые», «взрослые», «сеголетки» и «годовики», личинки, имаго и т.п.

*Цикл размножения* – период размножения и формирования потомства. Выделяются короткоциклические (цикл размножения значительно короче длительности поколения) и длиннотциклические, моно – (размножающиеся один раз) и полициклические формы.

Возрастная структура выражается следующими способами:

- соотношением групп особей разного абсолютного возраста («возрастные пирамиды»);
- соотношением разных поколений, приплодов и возрастных групп;
- соотношением длительности предрепродуктивного, репродуктивного и пострепродуктивного периодов;
- характером роста особей.

*Возрастные пирамиды.* В нормальной устойчиво существующей популяции число молодых всегда больше, чем число особей более старшего возраста, но в силу разных причин это соотношение бывает очень подвижным. При этом может наблюдаться даже разница в возрастных пирамидах самцов и самок (рис. 3.2, 3.3). У некоторых видов в связи с циклическим характером появления и флуктуациями численности отдельных поколений возрастные пирамиды могут принимать довольно необычную форму.

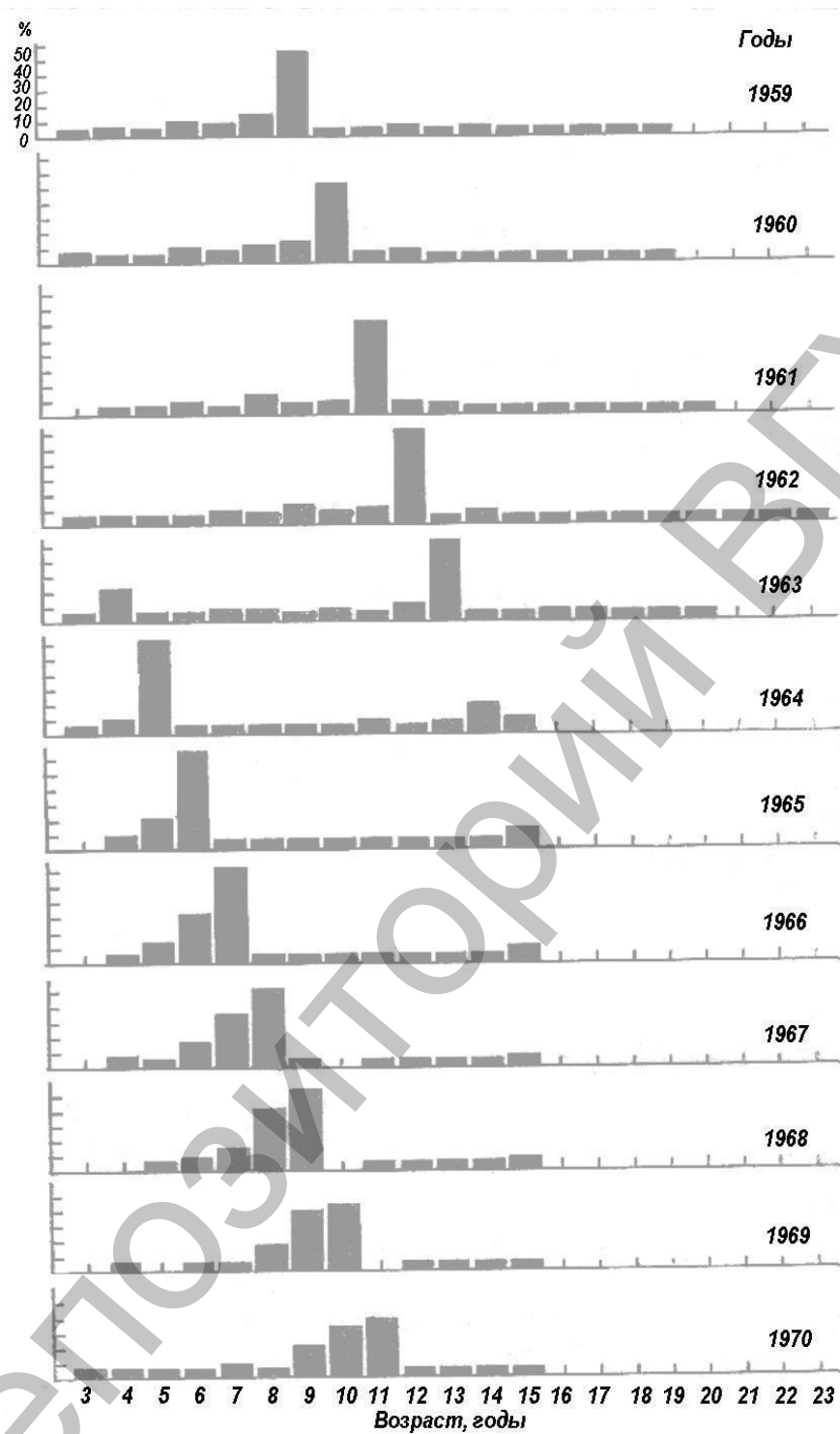


Рис. 3.2. Возрастные пирамиды популяций атлантической сельди в разные годы (из А.В. Яблокова, 1987).



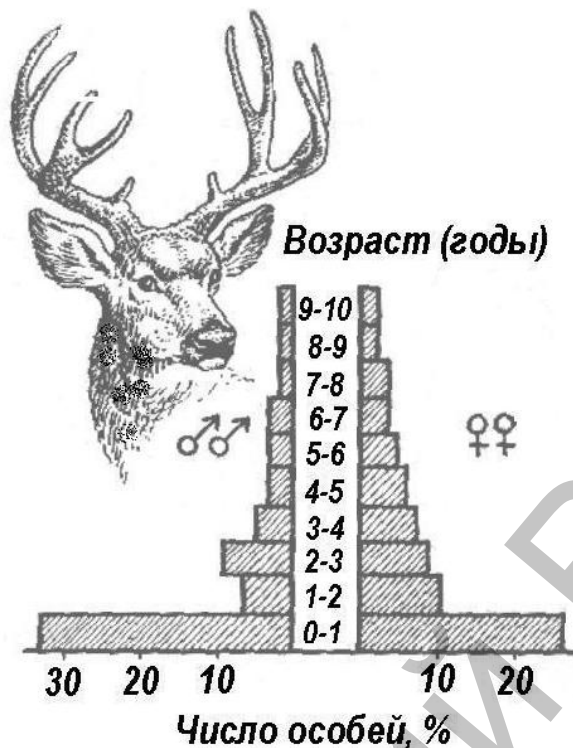


Рис. 3.3. Возрастные пирамиды самцов и самок популяции чернохвостого оленя в Калифорнии (по Р. Дажо, 1975 из А.В. Яблокова, 1987).

Соотношение разных поколений, приплодов и возрастных групп. Возможны следующие варианты:

1) Поколение состоит из особей одного приплода. Это характерно для большинства однократно размножающихся и одновременно созревающих однолетних растений и насекомых. Этот же вариант типичен и для долгоживущих видов, у которых в данный период размножаются особи только одного поколения, например, майского жука, бычков рода *Aphia*, многих бамбуков. В этих случаях понятия «поколение» и «приплод» совпадают;

2) Поколение состоит из особей разных приплодов. Это характерно, например, для большинства землероек рода *Sorex*. Перезимовавшие особи весной дают 2–3 приплода. Взрослые особи вскоре полностью вымирают, и осенью популяции полностью состоят лишь из неполовозрелых особей этих приплодов. К весне перезимовавшие особи достигают половой зрелости, и цикл повторяется;

3) Приплод состоит из особей разных поколений. Это типично для тех мелких и быстро созревающих млекопитающих, которые несколько раз в год могут приносить потомство (крысы).

4) Возрастная группа состоит из особей нескольких поколений. Это характерно для всех долгоживущих млекопитающих со сложной возрастной структурой. Например, у полевки экономки в популяциях на северной границе ареала осенний приплод содержит особей двух поколений. У многих оленей популяции включают около десятка возрастных групп. Упавший с 1000-летнего дуба желудь может прорасти, а через 20 лет пыльца этого молодого дубка может опылять цветы родительского дуба, который на 50 поколений старше его.

5) Максимально возможное число поколений, особи которых могут обмениваться генами в процессе полового размножения, определяется по формуле.

$$I = A_t / A_m,$$

где  $A_m$  – возраст наступления половой зрелости, а  $A_t$  – предельный возраст особей участвующих в размножении (М.В. Мина, 1971).

Здесь были приведены в основном видовые характеристики возрастной структуры. Однако накопление данных показывает, что и между популяциями одного вида существуют

различия по составу особей разных поколений, приплодов, возрастных групп. Особенно это характерно для популяций, обитающих в экологическом оптимуме и на экологической периферии видového ареала. Например, для популяций рыб, обитающих в более низких широтах в пределах видového ареала, характерно более раннее созревание, меньшие размеры тела, средний и предельный возраст.

*Репродукционный возраст.* Определенные черты возрастной структуры отражаются в соотношении средней длительности предрепродукционного, репродукционного и пострепродукционного периодов, характерных для данной популяции (рис. 3.4). Эта характеристика имеет весьма широкий спектр. Репродукционный возраст у некоторых видов оказывается динамичной характеристикой, меняющейся от популяции к популяции. Но и внутри популяции находятся особи, резко различающиеся по этому показателю. Прежде всего, речь идет о неотении – достижении половой зрелости в личиночном возрасте (хвостатые амфибии). Сложен вопрос о точном определении репродукционного возраста у спаривающихся еще слепыми самок горностая.

В отношении ряда видов получены данные о популяционных различиях этого показателя: игуана – 9–10 – 20 месяцев, лось – 1–5 лет. У некоторых видов возрастная структура популяции усложняется неравномерным созреванием самцов и самок. В одних случаях раньше созревают самцы (рукокрылые), в других – самки.

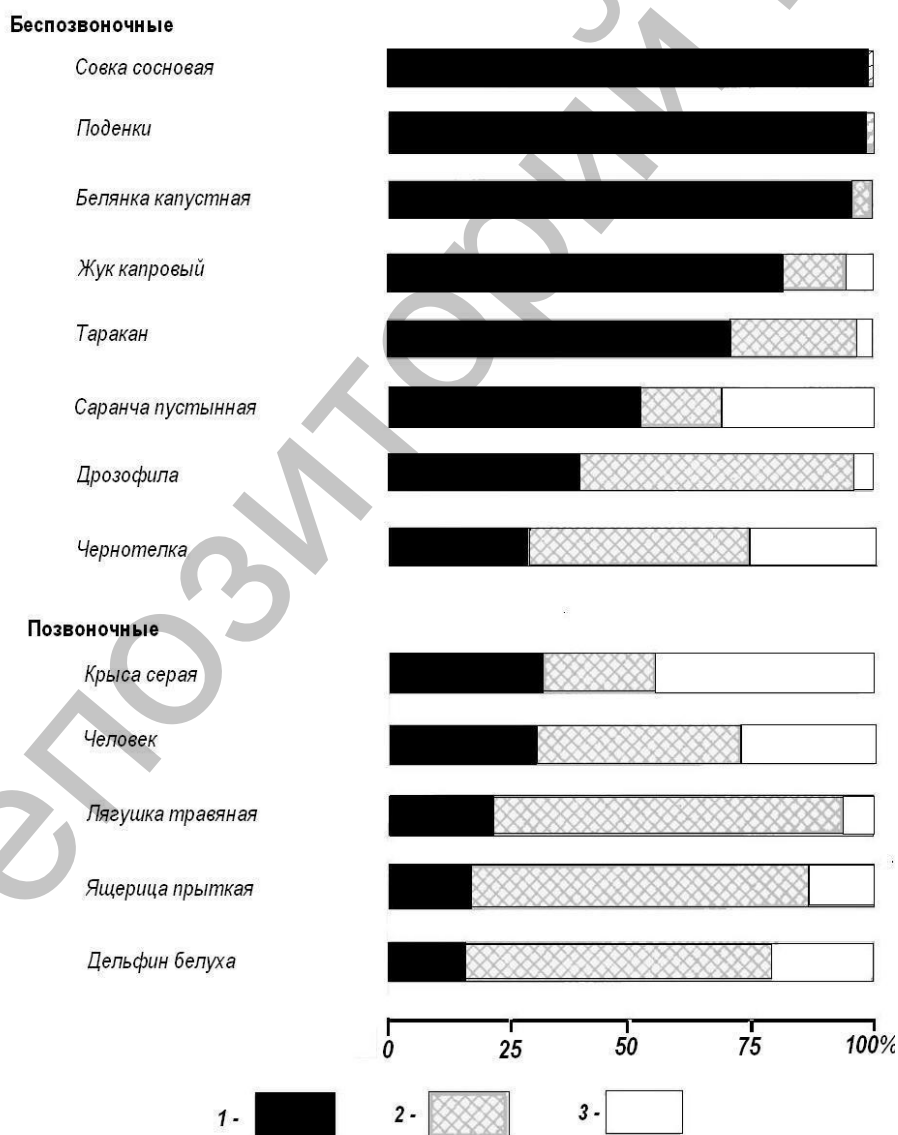


Рис. 3.4. Соотношение длительности предрепродукционной (1), репродукционной (2) и пострепродукционной (3) стадий онтогенеза у некоторых видов

Для растений, грибов, большинства простейших характерно образование длительно сохраняющихся зачатков (семян, спор, цист). Сохраняясь на протяжении жизни десятков, а то и сотен поколений, они могут обеспечить поток аллелей, как бы скачками.

Даже в хорошо изученных группах возможно открытие новых необычных явлений, сказывающихся на возрастной структуре популяции. Например, у зайца русака самка способна к *суперфетации* – способности к вынашиванию разновозрастных эмбрионов, фактически особей, принадлежащих к разным приплодам. Самка паука оплодотворяется один раз на всю жизнь.

Итак, возрастной состав популяции зависит от времени достижения половой зрелости, общей продолжительности жизни, длительности периода размножения, продолжительности поколения, частоты приплодов, характера смертности в разных возрастных и половых группах, типа динамики численности. В силу того, что перечисленные факторы могут различаться для разных популяций внутри вида, то возрастная структура оказывается неустойчивой характеристикой популяции.

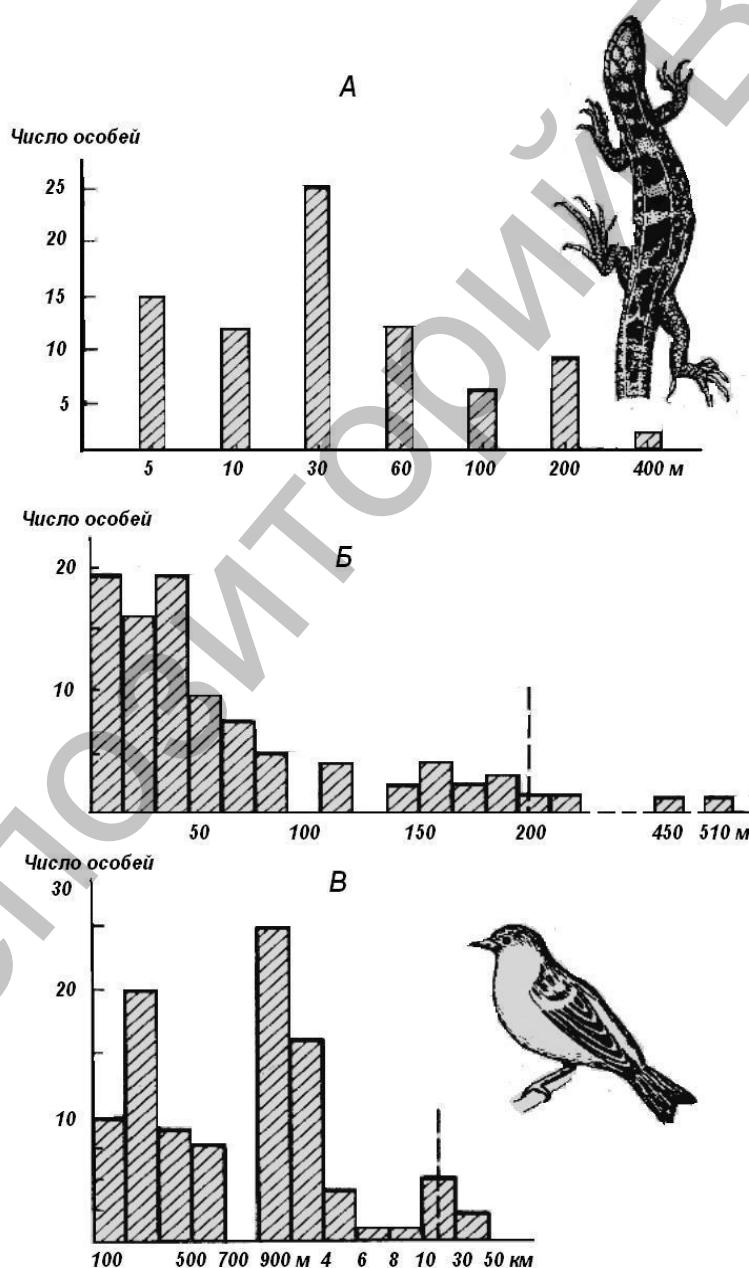


Рис. 3.5. Распределение особей по частоте встречаемости от места встречи в половозрелом состоянии: А – у прыткой ящерицы; Б – у самцов ящерицы; В – у самцов мухоловки

**Пространственная структура популяции.** Пространственная структура популяции – это характер распределения в популяционном ареале отдельных особей и их групп. С одной стороны, это распределение зависит от бесконечного разнообразия внешних по отношению к членам популяции условий. С другой – от биологических особенностей организмов, составляющих популяцию, в первую очередь от их подвижности и степени агрегированности. И то, и другое является весьма важным для определения общей величины ареала.

*Радиус репродуктивной активности.* В любой популяции всегда существует определенный спектр индивидуальных перемещений особей от остающихся практически на месте рождения всю жизнь, до перемещающихся на значительные расстояния от места рождения. Максимальное расстояние, на которое могут быть переданы аллели за одно поколение, было названо радиусом индивидуальной активности (Тимофеев-Ресовский, 1939). Большой опыт, накопленный исследователями, показал, что на максимальное расстояние расселяются лишь немногие особи. Поэтому В. Грант (1985) ввел понятие *среднее расстояние распространения* для обозначения среднего расстояния, на которое могут быть переданы гаметы за одно поколения. Однако вычисление среднего расстояния распространения как среднего арифметического от всех индивидуальных расстояний между местом рождения и местами размножения (чаще местами встречи) не вполне оправдано. Важно не абстрактное «среднее» расстояние, а то расстояние, которое обеспечивает действительную изоляцию природных группировок. Расчеты показывают, что практически всегда средние расстояния распространения оказываются заметно меньше радиусов распространения примерно 95% особей изучаемой совокупности (рис. 3.5). Это свидетельствует о необходимости введения нового, более четкого понятия.

Таким является *радиус репродуктивной активности* – расстояние между местом образования (рождения) и местом размножения для 95% особей данного поколения. Сравнение радиусов репродуктивной активности и широко используемого среднего расстояния распространения, показывает, что радиусы репродуктивной активности обычно заметно больше по абсолютным значениям. Таких данных не очень много, но они ярко показывают важность этого показателя:

Вид	Радиус репродуктивной активности, м	Среднее расстояние распространения, м	n
Дрозофила	480	182	881
Лягушка травяная	95	41,2	28
Ящерица прыткая	200	41	80
Мухоловка американская	500	172	130
Глухарь	23000	8200	28
Рябчик	1500	2600	184

Есть еще понятие *величины индивидуального участка*, определяемую через *радиус индивидуального участка*:  $S = 3,14r^2$ , но это довольно условно. Радиус репродуктивной активности оказывается хорошим показателем возможной величины ареала популяции. Обобщенно радиус репродуктивной у разных групп находится в следующих пределах:

Величина радиусов репродуктивной активности	Группы организмов
Десятки метров	Некоторые травянистые растения, наземные моллюски
Сотни метров	Некоторые древесные растения, бабочки и двукрылые, многие рептилии, некоторые мелкие воробьиные, землеройки, кроты
От нескольких км до десятков км	Крупные чешуекрылые, некоторые двукрылые, многие воробьиные птицы, зайцы, некоторые олени, мелкие и средние хищные
Сотни км	Утки, скопа, белые аисты, летучие мыши

Внутрипопуляционные группировки. Практически у всех позвоночных известны мелкие биохорологические репродуктивные группировки, простые или сложные, постоянные или временные. Они обычно состоят либо из брачующихся пар, либо из пары взрослых особей с детенышами, либо из устойчивых семейных ячеек с молодым. *Прайды* у львов, *гаремы* у ушастых тюленей, *стаи* у волков и шакалов, *поды* у дельфинов, *паки* у гиеновых собак и куньих, *трупны* у макак, *стада* копытных – лишь некоторые из мелких пространственно-репродуктивных группировок разного уровня у млекопитающих. В зоологической литературе в последнее время все подобные группировки называются *демами*.

У растений мелкие однородные пространственные группировки аналогичные демам у животных часто называют *ценопопуляциями*, хотя полной аналогии нет.

*Иерархия пространственных группировок.* Так у прыткой ящерицы она такая:

Число особей	Площадь занимаемой территории, га	Длительность существования, поколений	Уровень интеграции
До 10	Около 0,1	1–2	I семья
Несколько десятков	Несколько	Несколько	II дем
Несколько сотен	Несколько десятков	Десятки	III группа демов
Несколько тысяч	То же	Сотни	IV популяции
Десятки и сотни тысяч	Сотни и тысячи	Тысячи	V группа популяций

Лабильность внутрипопуляционных группировок. Данные многолетних исследований свидетельствуют о лабильности пространственной структуры популяций. В пределах популяции от поколения к поколению может совершаться перераспределение размножающихся особей.

Наблюдения за рядом лесных видов насекомых, связанных в природе с естественными сукцессиями лесных экосистем, а при условии антропогенного влияния – со сплошными рубками показывают, что в обоих случаях после исчезновения деревьев первого яруса начинается восстановление лесной растительности. Так создаются исключительно благоприятные условия для развития, например, майского хруща. В этот период его популяционные группировки максимальны по размеру и охватывают площади в тысячи и десятки тысяч гектаров. По мере развития леса благоприятные места для жизни вида сохраняются по опушкам, редколесьям и прогалинам. Прежде единая группировка разбивается на множество мелких, все более изолированных друг от друга. При следующей вспышке численности устоявшаяся на протяжении нескольких поколений пространственная структура популяций резко нарушается (рис. 3.6). При кратковременных исследованиях это заметить трудно, что ведет к поспешным заключениям.

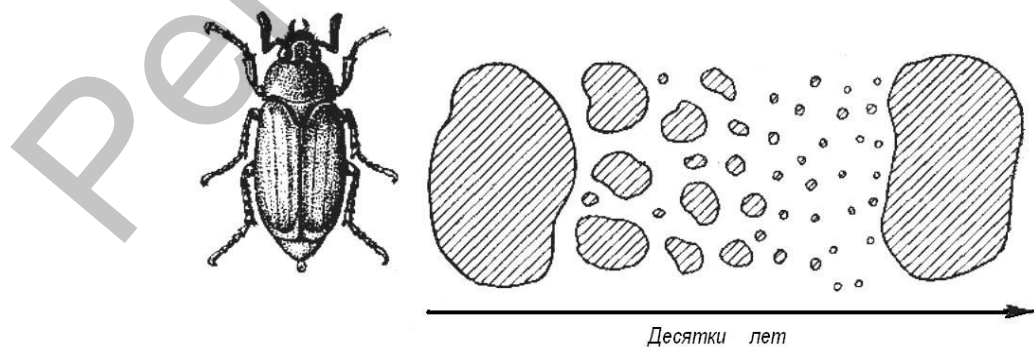


Рис. 3.6. Схема динамики пространственной структуры популяции майского хруща во времени

Топография пространственных группировок. Внутри группировок достаточно высокого уровня иерархии особи (или их объединения могут быть распределены несколькими способами. В самом первом приближении из всего многообразия пространственных распределений, встречающихся в природе, можно выделить три основных: случайное, регулярное и пятнистое.

При **случайном распределении** нахождение каждой особи никак не зависит от расположения других особей. В популяциях диффузного типа животные в пространстве распределены дисперсно, не образуя обособленных поселений. Статистически это выражается в том, что величина дисперсии примерно равна среднему расстоянию между особями:  $\frac{\sigma}{m} \approx 1$ . Такой тип распределения широко представлен среди растений животных, у которых социальная связность в пространстве выражена относительно слабо.

**Регулярное распределение** наблюдается в том случае, когда между особями действуют силы отталкивания (например, для них характерна защита индивидуальной территории). В практике принято считать равномерным пространственное распределение, при котором величина дисперсии меньше среднего расстояния между особями:  $\frac{\sigma}{m} < 1$ . Близкий к этому тип распределения свойствен, например, одновидовым зарослям некоторых растений, в уплотненных популяциях некоторых беспозвоночных животных.

При **групповом распределении** (пятнистом, агрегированном) вероятность нахождения пустых участков и участков с несколькими особями намного выше, чем при случайном распределении. Мозаичный тип размещения возникает тогда, когда пригодные для заселения места распределены в пространстве резко неравномерно. Дисперсия в этом случае превышает величину среднего расстояния между особями:  $\frac{\sigma}{m} > 1$ . Ярким его примером является расположение травянистых растений на болоте, когда они занимают возвышенные участки, образуя «пятнистые» скопления.

В каждом конкретном случае тип распределения в занимаемом пространстве оказывается приспособительным, т.е. позволяющим оптимально использовать имеющиеся ресурсы.

У оседлых видов пространственная структура популяции может быть **пульсирующей или циклической**.

**Пульсирующий тип** характерен для популяций с резким колебанием численности. В годы депрессий популяция состоит из обособленных поселений, в годы подъема – занимает всю пригодную территорию.

**Циклический тип** пространственной структуры характерен для оседлых животных, попеременно использующих разные участки в течение года (например, лемминги зимуют на сухих прибрежных возвышенностях, а летом переселяются на разнотравно-злаково-лишайниковые участки). Циклический тип освоения территории оседлыми животными сходен с использованием ресурсов кочевыми популяциями. Наиболее заметно кочевничество у тех млекопитающих, образ жизни которых требует обширных пространств, - слонов, медведей, копытных и т.д.

Как видно, пространственная структура популяций очень динамична. Она подвержена сезонным и другим адаптивным перестройкам. Однако масштабы возможных изменений и тип использования территории определяются биологическими особенностями вида.

Более точным, привязанным к местности является поход, при котором выделяется три основных типа распределения особей – диффузный, островной, и ленточный, а также две комбинации (кружевной тип как комбинация ленточного и диффузного и четковидный, как комбинация островного и ленточного) (рис.3.7). Для разных популяций одного и того же вида в зависимости от природных условий может быть характерен разный тип топографии группировок. Топография распределения у многих видов существенно меняется также и на протяжении жизни одного поколения, например, в момент появления в популяции молодых особей кружевной или островной тип распределения может превращаться в диффузный.

Иногда диффузное на низшем уровне иерархии группировок распределение превращается в островное или линейное, ленточное на более высоких уровнях иерархии популяционных группировок.

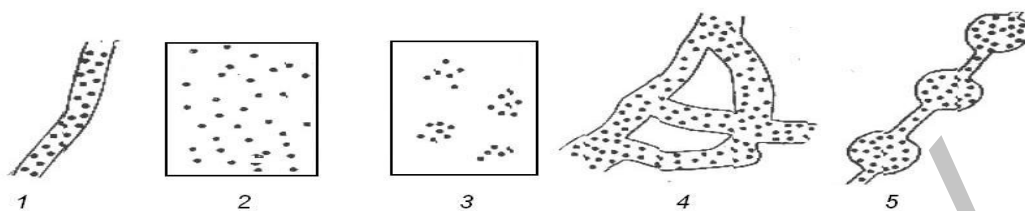


Рис. 3.7. Схема распределения особей в природных популяциях:  
1 – ленточное; 2 – диффузное; 3 – островное; 4 – сетчатое; 5 – четковидное.

Можно с уверенностью предположить, что пространственная структура каждой популяции данного вида будет отличной в деталях от структуры других популяций того же вида.

**Генетическая структура популяции.** Генетическая структура популяции обычно характеризуется частотами аллелей (сочетанием количественных отношений аллелей одного локуса) и частотами генотипов (количественные соотношения генотипов, контролируемые аллелями одного гена).

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

Генетическая уникальность особей определяет в свою очередь генетическую гетерогенность и уникальность любой природной группировки, в том числе и популяции. Генетическая гетерогенность популяции первично возникает за счет непрерывно текущего мутационного процесса и поддерживается и усиливается за счет процессов комбинации уже существующего в каждой популяции генетического материала. Генетическая гетерогенность любой популяции при отсутствии давления внешних факторов должна быть неизменной, находиться в определенном равновесии, то есть *при постоянстве и невысоко интенсивности давления различных факторов на популяцию ее генотипический состав может оставаться в среднем статистически довольно неизменным в течение более или менее длительного времени*. Это является сущностью закона Харди – Вайнберга, этого треугольного камня современной популяционной генетики, четко отражающего суть явления генетической изменчивости популяций и позволяет дать ее количественную оценку. Закон Харди – Вайнберга указывает на постоянно существующие в популяции потенциальные возможности для ее стабилизации.

Одним из проявлений генетической гетерогенности является *внутрипопуляционный полиморфизм – длительное существование в популяции двух и более генетически различных форм в таких соотношениях, что частоту даже наиболее редкой из них нельзя объяснить только возникновением новых мутаций*.

Все многообразные случаи полиморфизма по механизму возникновения разделяются на две большие группы: гетерозиготный полиморфизм и адаптационный полиморфизм.

Гетерозиготный полиморфизм устанавливается в результате давления на популяцию положительного отбора гетерозигот. При адаптационном полиморфизме две или несколько генетически различных форм внутри популяции подвергаются отбору в разных экологических условиях. Гетерозиготный полиморфизм и адаптационный полиморфизм составляют так называемый *мобилизационный резерв наследственной изменчивости* в популяции.

**Генетическое единство.** Не смотря на гетерогенность, любая популяция – сложная генетическая система, находящаяся в динамическом равновесии. Популяция – минимальная по численности генетическая система, которая может продолжить свое существование на протяжении неограниченного числа поколений.

Особенности генетической структуры популяций некоторых групп.

Полное описание генетической структуры какой-либо популяции практически неосуществимо из-за того, что аллелей и генов десятки тысяч, а комбинаций не счесть. Фенотип не жестко соответствует генотипу. Из-за этого возникает одна из главных методологических дилемм популяционной биологии: знание генетической структуры очень важно, а его невозможно получить при обычном изучении фенотипов (единственно доступный способ). Решение этой дилеммы в 70–80 гг. найдено на путях изучения маркеров генотипического состава популяции (либо особенностей белковых молекул, выявляемых посредством электрофореза, либо морфо-физиологических дискретных признаков (фенов), моно- или олигогенная природа которых доказана в экспериментах на данном виде или таксономически близких видах.

Моллюски. Один из хорошо изученных видов – наземная улитка *Cepaea nemoralis*. Известно, что три типа окраски раковины (желтая, коричневая, розовая) и 7 вариантов полосатости (от отсутствия полос до 6 отчетливых полос) генетически детерминированы немногими генами, и поэтому эти признаки оказываются удобными маркерами генотипического состава популяций. Исследования последних десятилетий тысяч поселений и сотен тысяч особей этой улитки в разных странах Европы обнаружили популяции с практически всеми возможными сочетаниями отмеченных признаков. При этом, как правило, резкие перепады частот признаков наблюдались у соседних группировок улитки.

Сейчас ясно, что нет какого-то единственного экологического фактора, ответственного за распределение частот аллелей в пространстве ареала. Всегда действует по меньшей мере несколько разнонаправленных комбинаций селективных сил в разных местообитаниях. В то же время, по-видимому, в некоторых случаях (как, например, на насыпи вдоль дороги, вновь заселенной улитками после сильного наводнения) частота морф может определяться немногими выжившими, то есть может проявиться эффект основателя.

Общим выводом из огромного материала по этому виду может быть такой: на короткое время на небольших участках частоты аллелей в природных группировках могут определяться случайными причинами (эффектом основателя, дрейфом генов), но длительное подержание определенной частоты аллеля всегда связано с действием отбора.

Насекомые. Кроме классических исследований на дрозофиле, генетическая структура популяции хорошо изучена у двуточечной божьей коровки, колорадского жука, березовой пяденицы, домовая муха.

У березовой пяденицы изучение «индустриального меланизма» показало ведущее значение естественного отбора в изменении генетической структуры. Общими выводами о генетической структуре популяций насекомых могут быть следующие:

- существование прямой связи между генетическим разнообразием популяций и степенью разнообразия внешних условий;
- общее явление – гетерозиготный полиморфизм;
- наличие дрейфа генов или генетико-автоматических процессов;
- популяция – не конгломерат случайно связанных особей, а целостная система, сложная и динамичная структура в виде специфичного соотношения определенных генотипов и аллелей;
- единицей отбора в природной популяции всегда оказывается генотип в целом, а не отдельно взятый ген, аллель или признак.

Сходные закономерности выявлены при изучении популяций амфибий, млекопитающих.

Растения. Виду сравнительного разнообразия способов размножения у растений генетическая структура популяций у этих организмов, казалось бы, должна быть более разнообразной, чем у животных. Не исключено, впрочем, что неподвижный образ жизни растений и отсутствие этологической изоляции могут нивелировать эти различия. Для многих растений характерна клональная структура популяций – ситуация, когда популяция состоит из вегетативных потомков немногих родительских особей.

В целом, несмотря на определенное своеобразие генетической структуры популяций растений (определяемой в основном их неподвижным образом жизни и многообразием спо-



совов размножения), большинство принципиальных черт этой структуры сходно с таковыми популяций животных.

Некоторые общие особенности популяции как генетической системы:

1. Любая популяция подразделена на небольшие, устойчивые лишь на протяжении коротких периодов времени (не более одного – двух поколений), обычно пространственно различные группировки, состоящие из генетически тесно связанных между собой особей;
2. Генетическая структура таких группировок всегда уникальна;
3. Даже близкородственные внутрипопуляционные группировки могут значительно отличаться друг от друга по частотам определенных аллелей, и, напротив, сходные частоты аллелей могут быть обнаружены для очень далеких группировок;
4. Все внутрипопуляционные группы в каждом поколении связаны между собой потоками аллелей, что является важной частью общей генетической структуры популяции;
5. Генетический состав внутрипопуляционных группировок оказывается лабильным, причем степень лабильности связана с масштабом группировок. Кратковременные различия могут определяться случайными факторами, устойчивые – всегда естественным отбором;
6. Единство внутрипопуляционных группировок основано на генетическом родстве входящих в них особей;
7. Более редкие аллели в популяции – более лабильны по частоте;
8. На динамике генетического состава популяции во времени сказывается прежде всего действие всех элементарных факторов эволюции;
9. Генетическая структура популяции оказывается очень разнообразной;
10. Генетическая структура популяции всегда оказывается адаптированной к тому многомерному пространству, которое формирует данная популяция.

Таким образом, генетическая структура популяции – это не только количественное соотношение частот аллелей и частот генотипов, но и характер подразделённости населения популяции на группы генетически близких организмов, и характер связи между этими группами (поток аллелей) в пространстве и времени.

**Экологическая структура популяции.** Экологическая структура популяции – не только подразделенность по полу и возрасту, как чаще всего считают, но, прежде всего, подразделенность популяции на группы особей, находящихся в специфических связях с биотическими и абиотическими факторами среды. Можно несколько условно выделить 4 аспекта экологической структурированности популяций: по формированию отдельных групп особей, связанных с различиями в питании, размножении, перемещениях в пространстве, по фенологии.

**Группировки по питанию.** Нет ни одного вида животных, у которых возрастные группы не обладали бы разными спектрами питания. Очень часто существенно различаются в питании половые группы. С популяционно-биологической точки зрения интересны те случаи, когда устанавливаются различия между отдельными популяциями по характеру питания групп животных. Ясно, что в трофическом аспекте структура популяции лягушки, у которой головастики являются водными фитофагами, а старшие возрастные группы – наземными хищниками, должна быть сложнее, чем структура популяции обыкновенной лисы, особи которой остаются в основном наземными хищниками на протяжении всей жизни.

Включение нового, необычного источника питания усложняет экологическую структуру популяции, как, например, это происходит у камчатских и аляскинских бурых медведей во время хода лососевых рыб.

Надо сказать, что «трофический полиморфизм» не обязательно ведет к возрастанию сложности пространственно-генетической структуры популяций. Виды – полифаги вряд ли имеют более сложную в целом популяционную структуру.

**Группировки по возрастно-половым особенностям.** В этом аспекте экологической структуры популяции интересным оказывается существование между популяциями одного вида (и внутри групп особей в одной популяции) различий по характеристикам размножения.

У многих видов насекомых существуют популяции, для которых характерно размножение половым путем, и популяции с бесполом размножением.

Для видов с широтным распределением известно много примеров различий популяций по числу генераций за один сезон размножения (у мелких млекопитающих и многих насекомых обычно число генераций оказывается большим в более мягком климате, то есть в более низких широтах).

По характеру размножения могут различаться также и мелкие внутривидовые группировки. У остромордой лягушки, например, найдены различия во времени спаривания как в плодовитости самок, так и в длительности личиночного развития в отдельных водоемах, входящих в ареал единой популяции. С позиций экологической структуры популяции часто выделяются однополые или одновозрастные группы. Так, кратковременные группировки ряда мелких грызунов состоят из молодых, не вступающих в размножение животных. У некоторых дельфинов (белуха) известно длительное объединение самцов в отдельные крупные группы, держащиеся вне семейных поселений.

Резко усложняется экологическая структура популяции в случае появления карликовых размножающихся форм наряду с особями нормального размера. Карликовые формы известны для многих видов рыб (окунь). У некоторых видов роль карликовых самцов очень важна. Например, у кунджи карликовые самцы не совершают обычной для других особей миграции в море и размножаются в юном возрасте. После размножения они не гибнут, а развиваются дальше как обычная молодежь. Во всех этих случаях, несомненно, происходит более интенсивное и дифференцированное использование природных ресурсов популяции с такой усложненной экологической структурой.

Группировки по особенностям двигательной активности. Давно была высказана гипотеза (позднее подтвержденная), что у обычно оседлых видов мигрирующими оказываются особи, генетически отличные от остающихся на месте. Известно много десятков, даже сотен видов насекомых с наличием в популяциях крылатых и бескрылых форм.

Внутривидовые группировки, объединяющие только мигрирующих и/или только немигрирующих особей, найдены у птиц (гага).

Группировки по фенологии. По-видимому, для всех без исключения популяций характерны группировки особей внутри популяции по срокам наступления и длительности физиологических процессов: часть особей более рано или более поздно выходит из спячки (диапаузы), раньше или позже вступает в периоды размножения, линьки, беременности, плодоношения и т.п. Этот аспект структуры можно назвать фенологическим. Крайние варианты таких фенологических группировок – сезонные расы у растений (цветут в разное время) и у лососевых рыб (нерестятся в одном месте, но в разное время).

Итак, структурированность – неперенная черта всякой популяции. Это надо учитывать в любом популяционном анализе в природе.

## ЛЕКЦИЯ 4. Величина популяции

### *План:*

1. Величина популяции и факторы ее определяющие.
2. Величина некоторых природных популяций.
3. Сложность в определении внутривидовых группировок и популяций.
4. Факторы, влияющие на величину популяции.
5. Общие выводы по величине популяции.

Определение величины популяции как по числу особей, составляющих популяцию, так и по пространству, ею занимаемому, важный момент любого популяционного биологического исследования. Без этого трудно определить общие популяционные параметры и характеристики популяции как целостной системы.

Величина и структура ареала популяции в значительной степени связана со степенью подвижности особей. Возможно, что для видов, особи которых всю жизнь проводят на тер-

ритории в несколько десятков квадратных метров (наземные моллюски), величина ареала популяции не будет превышать нескольких гектаров. Для таких же видов, как чирок-свистунок, особи которого, меченые птенцами в Англии, найдены на гнездовании в северо-восточной Европе, территория, занимаемая отдельными популяциями, охватывает тысячи квадратных километров. Правда, для определения величины популяции значение имеют не любые перемещения, а только репродуктивные. Поэтому очень важно понятие репродуктивного ареала.

И, наконец, третье замечание относится к важности определения истинной величины популяции. Так как популяция – естественно-историческая система, то есть обязательно протяженная во времени, то традиционно определяемая разовая численность популяции оказывается не более чем мгновенным срезом, дающим иногда очень неполное представление об истинной – в историческом масштабе – величине популяции.

**Величина некоторых природных популяций.** Достаточно обоснованно и с твердой уверенностью, что это популяция, можно говорить об «островных» в широком смысле слова группах особей.

Несомненно, единую популяцию образует песец *Alopex lagopus* острова Медного (Командорские острова). Здесь обитает обычно до нескольких тысяч особей. По частоте такого генетического признака-маркера, как голубая окраска меха, население этого острова значительно отличается от ближайших популяций на острове Беринга и на материке. Единство популяции подтверждается тем, что в период депрессии численность на острове остается не более нескольких десятков пар взрослых песцов. Попасть на остров Медный и другие северо-тихоокеанские острова, удаленные от материков на сотни километров песец мог, по видимому, по льду. Вероятность такого события не более одной особи за 50–100 лет.

В связи с этим заметим, что песцы, обитающие на всех крупных островах Северного Ледовитого океана, соединяющиеся зимой с материком прочным ледовым покровом, не образуют самостоятельных популяций. Их население генетически тесно связано с главными местами размножения песцов в материковой тундре. При радиусе репродуктивной активности этих животных в сотни километров достижение любого из арктических островов не составляет проблемы.

В том же арктическом регионе на острове Новая Земля обитает стадо диких северных оленей *Rangifer tarandus*. По ряду признаков и особенности поведения эти олени существенно отличаются от северных оленей, обитающих как в материковой тундре, так и на близ расположенном острове Колгуева. Численность этой популяции – несколько тысяч.

Существенного обмена генетической информацией с материком через остров Колгуева нет потому, что олени зимой избегают передвижения по морскому льду, а летом у них нет для этого стимула, так как основные летние пастбища находятся на севере островов, а не на юге.

Меньшего масштаба изоляция в пространстве и времени определяет существование небольшой популяции пятнистого оленя *Cervus nippon* на острове Аскольд в Японском море. Остров отделен небольшим проливом от материка, где тоже есть олени. Однако уровень миграции не более 1–2 особей в год. С 1937 года средняя годовая численность сохраняется на уровне 300–350 особей.

Благодаря массовому кольцеванию (получены возвраты колец не менее, чем от 2500 особей) выяснена популяционная структура шилохвосты – *Anas acuta* в Северной Евразии. Здесь можно выделить 6 популяций: европейская, европейско-сибирская, западносибирская, восточно-сибирская, дальневосточная и чукотская (рис. 5.1). Видно, что гнездовые области некоторых популяций перекрываются и поэтому вроде бы речь о резких границах популяции идти не должна. Например, из низовьев Оби птицы улетают зимовать и на Северное море, и на Средиземное море, и в Среднюю Азию. Они здесь зимуют, не смешиваясь с птицами, прилетевшими из других регионов. Весной пути миграций трех популяций перекрещиваются на Южном Урале, но перемешивания и здесь не происходит, так как птицы разных популяций с зимовок летят всегда своими стаями. Анализ мечения показал, что у шилохвосты из одной популяции в другую переселяется ежегодно не более 1–2 особей на 1000 (0,1–0,2%).

Это не может нарушить генетическую самостоятельность популяций, численность которых исчисляется сотнями тысяч.

Многолетние исследования прыткой ящерицы *Lacerta agilis* позволило в ряде случаев обнаружить на границе ареала вида изолированные популяции, численность и ареал которых легко установить.

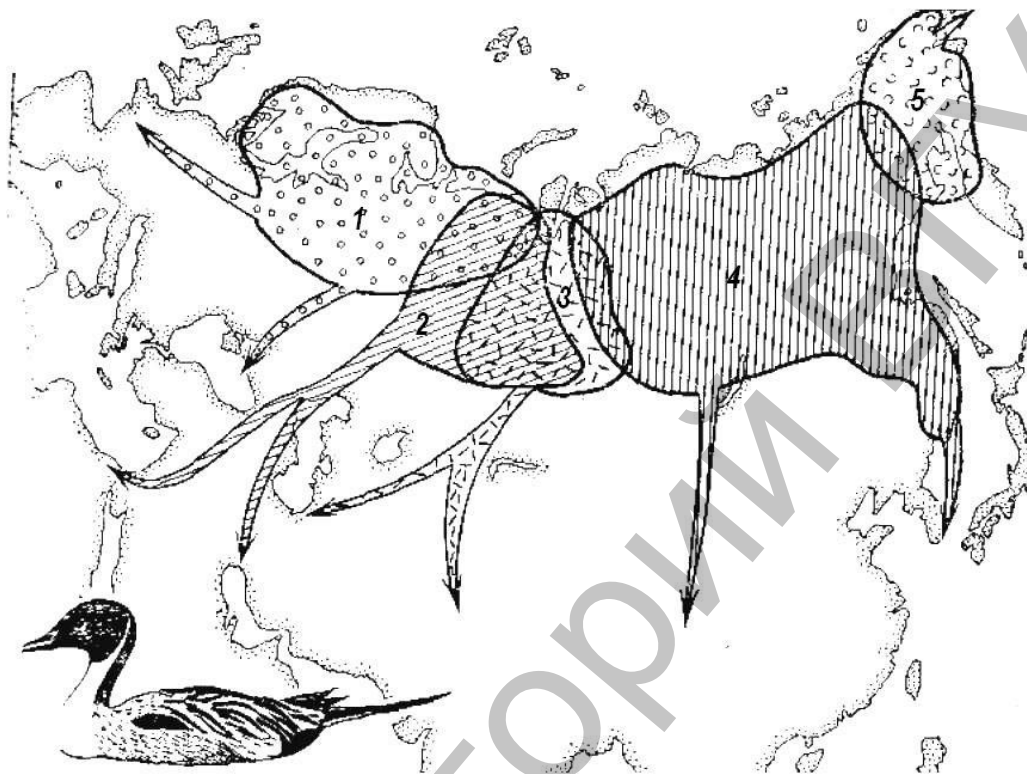


Рис. 4.1. Гнездовые ареалы, пролетные пути и места зимовок пяти популяций шилохвосты:  
1 – европейская; 2 – европейско-сибирская; 3 – западно-сибирская;  
4 – восточно-сибирская; 5 – чукотская

Общим выводом наблюдений, охватывающих большую часть ареала вида от Байкала до Карпат и Прибалтики, является то, что у прыткой ящерицы отдельные популяции могут включать от нескольких сотен до нескольких десятков тысяч взрослых особей.

Удобным объектом для выяснения величины популяции могут служить изолированные совокупности пещерных слепых рыб, а также рыб, обитающих в постоянных пустынных источниках. Оценки величины таких совокупностей однородны – не более нескольких сотен особей.

В некоторых случаях удается выделить популяцию по определенным генетическим маркерам. Так, среди населения алой тигровой моли *Panaxia dovinula* Англии только в одном месте ареала (в окрестностях Оксфорда) обнаружена генетическая вариация окраски, связанная с почернением участка крыла. На протяжении 44 лет наблюдений численность имаго в этой популяции колебалась от нескольких сотен до 15 тысяч особей.

Вопрос о величине популяций у растений, несмотря на неподвижность, не менее сложный. Дело в том, что неподвижность растений «компенсируется», во-первых, более разнообразными механизмами размножения, во-вторых, рассеиванием диаспор и, в-третьих, длительностью существования этих диаспор в состоянии покоя. По данным Грантов (V. Grant, K. Grant, 1980) популяции одного из видов опунции занимали территорию в 3,6 и 5 га и включали соответственно 800 и 150 особей.

Распространение одного из многочисленных видов ломоноса тесно связано с выходами известняковых пород на Среднем Западе США. Отдельные изолированные на протяжении многих столетий группы особей включали от нескольких сотен до нескольких тысяч взрослых растений.

Один из немногих видов растений, популяционная структура которого известна – мамонтово дерево *Sequoiadendron giganteum*, образует 33 группы особей, располагавшихся на протяжении 400 км по западным склонам гор Сьерра-Невада в Калифорнии. До периода рубок в начале XX в. В этих группах насчитывалось 71786 взрослых деревьев (2175 деревьев в среднем). При этом 8 северных групп меньше – по 451 особи при изоляции отдельных групп пространством в 15–80 км.

К сожалению, данных по точной величине популяций очень немного. Но в заведомо самостоятельных, эволюционно независимых целостных группировках особей – популяциях может быть и несколько сотен и сотни тысяч особей. Они могут занимать территорию в несколько га, и в многие миллионы га. Размер популяционной территории прямо связан с радиусом репродуктивной активности особей, составляющих данную популяцию.

**Сложность в определении внутривидовых группировок и популяций.** Достаточно большая численность группировок в то же время не всегда является гарантом того, что данная группировка является популяцией. Практическими критериями, различающими популяции от внутривидовых группировок, являются значительная длительность самостоятельного существования, генетическое единство, изоляция от соседних подобных группировок.

С точки зрения определения самостоятельности внутривидовых группировок заслуживают внимания данные В.Г. Ищенко, полученные при изучении остромордой лягушки на Урале. Под наблюдением несколько лет подряд находились 96 группировок размножающихся особей, пространственно изолированных друг от друга (в некоторых из них число пар размножающихся лягушек достигало нескольких сотен). В ряде случаев отличался и состав этих размножающихся группировок по такому генетическому признаку – маркеру, как полосатость спины. Были обнаружены и различия по ряду физиологических особенностей (продолжительность стадий онтогенеза).

Популяции ли это? В.Г. Ищенко доказывает, что эти группировки нельзя признать настоящими популяциями, так как они не были надежно изолированными, активно перераспределяясь ежегодно по временным водоемам, во-вторых, сама продолжительность существования места размножения была непродолжительной – это были временные водоемы, которые исчезали через несколько лет. Популяцией оказалось население всех этих водоемов вместе с рядом соседних водоемов (несколько км<sup>2</sup>). Общая численность размножающихся здесь самок колебалась от 6700 до 21700 (то есть общее число взрослых – 20 – 40 тысяч).

Одна из самых интересных серий популяционных работ последних лет относится к изучению слабо летающих луговых насекомых пенниц *Philaenus spumarius* (В.Е. Береговой, 1972; О. Halkka, 1975). Активный полет их не превышает нескольких метров, но они могут быть подхвачены сильным ветром и перенесены на большие расстояния. В эксперименте 1510 экз. были опущены в воду в ветреный день у берега одного из островов. Через 95 минут 10 из них были найдены живыми на берегу острова, расположенного в 1100 м от точки выпуска. По этим же расчетам на близко расположенные к материке острова могут попадать до 10 пенниц в год, на далеко расположенные – не более 1 особи за 10 лет.

Из 135 просмотренных островов, пригодных для жизни пенниц, насекомые были обнаружены лишь на 91. Обнаруженные поселения пенниц были разной величины, в основном в зависимости от величины пригодного для жизни биотопа:

Размер лужайки м <sup>2</sup>	Численность, особей	
	От..... до	В среднем
1–10	0–50	11,8
11–100	0–400	88,4

101–1000	0–3000	496
1001–10000	300–5000	2352,9
Более 10000	Около 10000	

Только группировки с численностью более 10000 особей устойчиво сохраняли свою генетическую структуру. В.Е. Береговой показал, что материковые изолированные группировки пенниц занимали 1–1,5 га и составляли от 3000 до 320000 взрослых особей. Группировки, численностью 500–1000 экз. (до 0,1 га по площади) обычно исчезали за время наблюдений в несколько лет.

Итак, популяция только тогда, когда есть генетическое единство, длительное существование и изоляция от соседних групп.

При исследовании живородящей ящерицы *Lacerta vivipara* в Новгородской области (Глазов, 1972) были обнаружены 2 группы особей: одна – численностью 80–100 экз. на территории 0,7 га и другая – численностью 900–1200 экз. на территории 4,7 га. Эти участки были разделены непригодным для обитания этого вида ельником шириной 100 м. Радиус репродуктивной активности для этих ящериц – 140 м. За трехлетний период наблюдений не было обнаружено перемещений особей из одной группы в другую, хотя было помечено 508 экз. Популяции ли это?

Исходя из очень низкой численности первой группы и сравнительно небольшого и принципиально преодолемого пространства между ними, их надо считать единой генетической группировкой. Доказать обратное возможно только серией экспериментов.

В Кабардино-Балкарии (Северный Кавказ) выделяют 6 изолированных группировок кавказского тура: 500 экз. ( $S = 260 \text{ км}^2$ ), 550 экз. ( $290 \text{ км}^2$ ), 900 экз. ( $280 \text{ км}^2$ ), 1550 экз. ( $270 \text{ км}^2$ ), 1850 экз. ( $230 \text{ км}^2$ ) и 2650 экз. ( $550 \text{ км}^2$ ). Точный радиус репродуктивной активности неизвестен, но вряд ли превышает несколько километров. Перечисленные группировки ныне полностью изолированы местообитаниями с сильным антропогенным влиянием или непреодолимыми физико-географическими преградами. В недалеком прошлом ареалы некоторых современных группировок сливались. В настоящее время каждая из группировок обладает достаточной численностью для длительного существования и самоподдержания. Но пока можно сказать, что все эти группировки – формы популяционного ранга.

В практике исследователя могут быть нередки случаи, когда невозможно решить вопрос, является ли данная группа популяцией. В этих случаях анализ информации о реальной глубине и длительности изоляции от соседних группировок способен помочь решению вопроса. Правда, иногда это решение может быть промежуточным на основании признания исследуемой группировки формой популяционного ранга – потенциальной популяцией.

Иногда популяционному анализу оказываются доступными картографические данные. Например, общая численность глухарей *Tetrao urogallus* в лесах Восточных Карпат составляет около 2500 особей. На протяжении не менее двухсот лет эти леса изолированы от соседних с большими группами глухарей. Здесь глухари оседлы, круглый год держатся в одних и тех же местах, не перелетая с хребта на хребет даже над узкими речными долинами. Все это говорит о том, что радиус репродуктивной активности карпатских птиц меньше, чем известный для Кировской области – 5 км для самцов и 12 км для самок.

Анализ отдельных мест обитания глухарей показывает, что число птиц, обитающих в 8 наименьших участках, не может превышать 30–50 птиц. В 4 более крупных участках число птиц – около 100–150 и лишь в остающихся 5 самых крупных участках – по 300–500 особей.

Имеющиеся данные позволяют предположить два возможных решения. Во-первых, возможно, что все отмеченные мелкие участки не сильно изолированы и существует достаточно ощутимый обмен особями между ними и соседними более крупными. Тогда все население глухарей Восточных Карпат образует единую популяцию. Во-вторых, если изоляция действительно полная, тогда все население распадается на 2 популяционные группы: несколько более многочисленную северо-западную и меньшую по численности юго-восточную.

**Факторы, влияющие на величину популяции.** С величиной популяции непосредственно связаны 3 основные факторы:

- диапазон колебаний численности;
- эффективная величина популяции;
- радиус репродуктивной активности.

Диапазон колебаний численности. Благодаря работам С.С. Четверикова (1905) стало ясно огромное эволюционное значение волн численности и их всеобщность в живой природе. Нет видов организмов, численность которых оставалась бы постоянной на протяжении сколько-нибудь заметного периода. В общей форме ясно, что численность зависит, во-первых, от колебаний внешних по отношению к популяции биотических и абиотических факторов. Во-вторых, для колебаний численности огромно значение и факторов, связанных с характеристиками самой популяции, например плотностью особей. Возможно, колебания численности являются не только «вынужденными», но и необходимым элементом поддержания эволюционной структуры популяции.

Размах колебаний численности отдельной популяции может быть значительным:

- некоторые жесткокрылые – в 10000000 раз;
- многие чешуекрылые, двукрылые – в 1000 раз;
- некоторые мышевидные грызуны – в 500 раз;
- дикий кролик – в 100 раз;
- сельдевые, тресковые рыбы, заяц-беляк, белка – в 50 раз;
- копытные, приматы, многие хищники – в 10 раз.

При этом речь идет о колебаниях взрослых.

Ясно, что величина популяции у тех мышевидных грызунов, численность которых, скажем, колеблется в 500 раз, не может быть меньше тысячи особей – иначе в период очередного спада вся популяция полностью вымрет. Учитывая необходимость успешной встречи особей разного пола для оставления потомства, численность популяции должна быть, по крайней мере вдвое выше диапазона колебаний численности. Это ограничение, естественно, не касается облигатно партеногенетических или агамных форм.

Из факта непостоянства численности любой популяции следует необходимость при детальном популяционном анализе группы указывать, к какой фазе волны колебаний численности относится данное определение: одна и та же абсолютная величина численности может иметь принципиально разное значение. Например, если группа лягушек имеет максимальную численность в 500 особей, то вряд ли можно рассматривать ее как популяцию, но если 500 особей составляют минимальную численность, для этого есть основания.

4 экологических фактора, определяющие в первую очередь реальную численность популяции в каждый момент ее существования - смертность, рождаемость, эмиграция и иммиграция, подвержены очень значительным генетическими вариациям и по ним есть большие различия между популяциями.

Эффективная величина популяции. Говоря о числе взрослых особей в популяции, предполагалось, что каждая взрослая, достигшая половой зрелости особь, участвует в размножении. На самом деле это, конечно, не так. Например, у тетеревов «хозяева» токовища, численность которых составляет всего несколько процентов от общего числа половозрелых самцов, в популяции осуществляют 77–85% спариваний. Эти результаты типичны. Успешно размножается лишь часть (иногда сравнительно небольшая) от общего числа особей. Эти факты отражены в теоретической биологии понятием эффективная величина популяции (Райт, 1938) –  $N_e$ .

$N_e$  зависит от таких факторов, как система скрещивания, возрастная и половая структура популяции и всегда оказывается ниже, чем общее число взрослых особей в популяции. Эффективный размер популяции при колебании численности есть так называемая гармоническая средняя:

$$N_e = \frac{t}{\sum \left( \frac{1}{N_i} \right)}$$

где  $N_e$  – эффективная численность популяции,  $t$  – число поколений,  $N_i$  – эффективная численность  $t$ -того поколения. Например, если в популяции со средней эффективной численностью в 1000 экземпляров в одном из поколений произойдет уменьшение до 50 экз., тогда в интервале 10 поколений

$$N_e = 10 / (1/50 + 9/1000) = 345.$$

Существенно на эффективной величине популяции система скрещивания. Если, например, число самцов, дающих гаметы для следующего поколения обозначить как  $N_m$ , а число самок как  $N_f$ , то

$$1/N_e = 1/4N_m + 1/4N_f.$$

Поэтому в группе особей, в которой имеется 90 размножающихся самок при 10 самцах, то  $N_e$  не 100 особей, а только 36 особей.

Эффективная величина популяции зависит от возрастной структуры. Перекрытие поколений ведет к резкому уменьшению эффективной величины популяции

Точные расчеты эффективной величины популяций из-за сложности учета всех биологических особенностей группы пока невозможны ни для одного из видов. Данных мало: дрозофила – 48–71%, человек – 69–95%, улитка – 75%, растения – ниже.

Общий же вывод – о существенно меньшем значении этой величины сравнительно с общей численностью взрослых – совершенно ясен и его необходимо иметь в виду при любых популяционных исследованиях.

Значение радиуса репродуктивной активности. Несомненно, величина радиуса репродуктивной активности – один из важнейших факторов, определяющих размер всей популяции. К настоящему времени еще нет достаточно большого числа данных для точного анализа этой связи. При знании величины радиуса репродуктивной активности ( $PPA$ ) можно в первом приближении рассчитать минимальную возможную величину ареала популяции –  $S_{min} = 3,14 \times PPA^2$ . По мере накопления материала станет возможным и определение колебаний величины радиусов репродуктивной активности у особей разных поколений и в разные периоды существования популяций.

Приведенный материал показывает значительное разнообразие размеров природных популяций не только разных групп организмов, но даже внутри одного и того же вида. При этом выясняется, что простая на первый взгляд проблема численности популяции резко усложняется при попытке определять не разовую (мгновенную), а некую более обобщенную численность, отражающую величину популяции с учетом ее исторической протяженности.

Определение эффективной величины популяции является лишь первым приближением к такой оценке. При определении величины популяции всегда возникают сложности, связанные с кратковременностью исследования, а также трудностями пространственного исследования, при котором можно было бы выявить устойчивые популяционные границы. Видимо, современная наука не располагает пока достаточными подходами и методами для определения истинной (а не разовой) величины природных популяций. Пока недостаточно данных для того, чтобы делать окончательные обобщения относительно специфики популяционной величины у разных групп организмов. Однако на основании изученных популяций можно ориентировочно назвать параметры средних разовых величин популяции:

Группа	Диапазон численности, особей	Величина ареала, га
Насекомые	Десятки тысяч – миллионы	Несколько тысяч
Амфибии	Несколько тысяч – десятки тысяч	Несколько – сотни
Рептилии	Несколько сотен – несколько тысяч	Несколько – сотни
Птицы	Несколько сотен – несколько миллионов	Несколько – миллионы



Мелкие млекопитающие	Несколько тысяч – десятки тысяч	Несколько – сотни
Крупные млекопитающие	Несколько сотен – несколько тысяч	Тысячи – сотни тысяч
Высшие растения	Несколько сотен – десятки (сотни) тысяч	Несколько тысяч

По мере разработки подходов и накопления данных по величинам популяций указанные параметры будут уточнены и поэтому приведенные данные можно рассматривать, лишь как предварительные.

## ЛЕКЦИЯ 5. Изоляция и связь между популяциями

### План:

1. Пространственная изоляция.
2. Биологическая изоляция:
  - предотвращающая скрещивание и оплодотворение;
  - послекопуляционная (действующая после оплодотворения).
3. Связь популяций:
  - уровень связей между популяциями;
  - оценка сходства популяций.

Существование популяции как генетической системы предполагает ее изоляцию от других подобных групп. Действительно, любая популяция отделена от других популяций данного вида той или иной степенью тех или иных форм изоляции. Изоляция и связь между популяциями – две стороны одного и того же процесса обмена генетической и эпигенетической (например, этологической) информации между группами особей.

Формы изоляции и связей разнообразны. Можно обнаружить практически бесчисленное множество различных случаев и форм изоляции. Однако все они поддаются классификации (Э. Майр, 1963; Н.В. Тимофеев-Ресовский и др., 1969; В. Грант, 1981). Прежде всего, их можно разделить на пространственные (физико-географические, или территориально-механические), при которых изолирующие барьеры находятся как бы вне популяции, и на биологические, при которых изолирующие барьеры основаны на возникновении различий между особями.

**Пространственная изоляция.** Форм такой изоляции может быть великое множество: водные преграды для сухопутных видов, барьеры суши для гидробионтов, возвышенности, изолирующие равнинные популяции, а равнины – горные популяции и т.д. Конечно, всякая пространственная, территориально-механическая изоляция, причины которой лежат «вне популяции», в конечном счете, связана, как и всякое проявление жизнедеятельности, с основными биологическими свойствами данных организмов.

При внешней простоте выделения такой изоляции в природе есть мало точных исследований препятствий распространению особей из-за каких-то физико-географических факторов. Сложность обнаружения такого типа изоляции заключается в том, что необходимы длительные (на протяжении не одного поколения) наблюдения по эффективности предполагаемой преграды распространения.

Классическими примерами такой изоляции является разорванный ареал голубой сороки, вьюна, осоки в Палеарктике (Рис. 5.1), разорванный ареал серн, мозаичный ареал соболя, сетчатый ареал, связанный с речными поймами пластинчатозубой крысы в Средней Азии и др.

Территориально-механическая изоляция возможна в любых пространственных масштабах, в том числе и заметно меньших, чем те, которые мы сейчас показали. Например, точные наблюдения обнаруживают существенное значение в ограничении передвижения особей и таких совсем небольших пространственных барьеров, как дороги, просеки для высоковольтных ЛЭП и др. Показательны в этом отношении наблюдения на небольшом (2,25 га) заброшенном поле,

разрезанном пополам гравийной дорогой шириной 3–3,6 м с интенсивностью движения всего около 10 машин в день. На этом участке 9 лет велись наблюдения в общей сложности за 823 хлопковыми крысами и 1865 рыжебрюхими полевками. Из них только 47 крыс (10,2%) и 23 полевки (0,9%) пересекли дорогу. При увеличении численности каждого вида достоверно возрастало число переходов через дорогу только крысы, но не полевки.

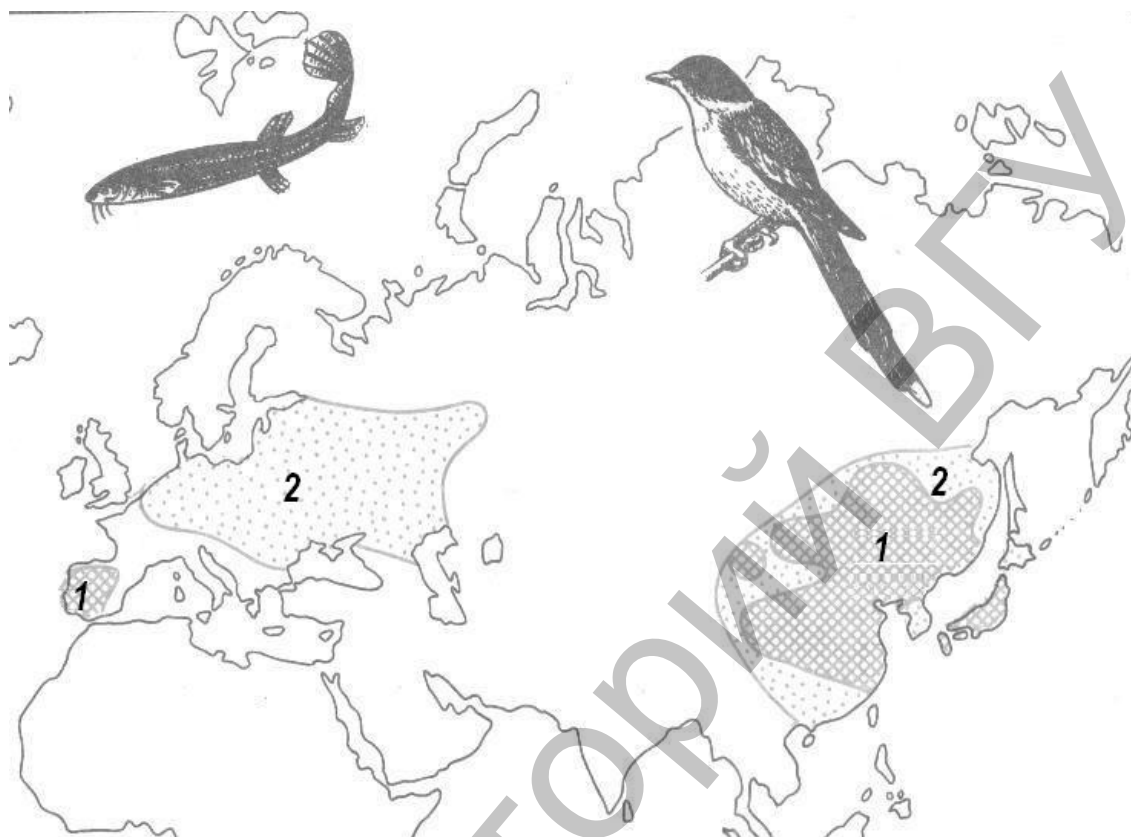


Рис. 5.1. Разорванные (дизъюнктные) ареалы голубой сороки (1), обыкновенного вьюна (2)

Косвенным подтверждением изолирующей роли оживленной автодороги Москва – Внуково служат существенные различия групп рыжих полевков, обитающих по ее сторонам. Описан случай, когда домовые мыши на протяжении нескольких поколений не пересекали пространство всего в 1 м внутри зернохранилища. Для другой популяции этого же вида была показана полная изоляция на протяжении нескольких лет между группами мышей, живущими на первом и втором этажах здания (Р. Anderson, 1970). Отдельные группы диких голубей, обитающих в центре Москвы, эффективно разделялись на протяжении нескольких лет аркой дома – пространством в 30–40 м.

Пространственная изоляция может и не быть связанной с резкими очевидными барьерами. Так, на огромном пространстве Северной Евразии почти повсюду встречается береза бородавчатая. Для распространения ее семян и пыльцы, по-видимому, нет непреодолимых барьеров. Однако ясно, что практически невозможно скрещивание и обмен аллелями между березами, обитающими, например, на Урале и в Карелии. Такой обмен возможен лишь в чреде поколений, когда какое-то удачное генетическое изменение, подхваченное естественным отбором, как волна от брошенного в воду камня, будет распространяться по ареалу вида. Но для распространения этой «волны» на расстояние в тысячи радиусов репродуктивной активности нужно сотни и тысячи поколений, а за такое время исходная популяция существенно изменится. Так возникает проблема изоляции расстоянием.

Пространственная изоляция зависит от радиуса репродуктивной изменчивости. Если радиус репродуктивной изменчивости невелик по сравнению с размерами популяции и расстоянием между соседними популяциями, то степень давления изоляции будет относительно

велика, и наоборот. К сказанному следует добавить, что усиливающееся в XX столетии антропогенное давление определяет все большее значение пространственной изоляции для все большего числа видов животных и растений вследствие фрагментации и инсультации местообитаний. В то же время для одомашненных видов это приводит к ликвидации территориально-механической изоляции (крысы, мыши, домовые воробьи).

Пространственная изоляция чаще должна быть в большей степени и более ярко выражена в периоды минимальной численности популяции, и именно в это время легче находить популяционные границы. Поскольку в природе гибнет, не доживая до половой зрелости, не менее 50–99% всех родившихся (за редким исключением), ясно, что природные популяции «наполнены» в основном особями, которые не будут принимать участия в передаче генов следующему поколению. Их пространственное распространение может быть непосредственно не связанным с изоляцией популяций. Не размножающиеся группы особей разных популяций могут сколь угодно полно смешиваться, что никак не скажется на изоляции исходных популяций. Возможно именно так происходит у некоторых воробьиных птиц, неполовозрелые особи которых проводят 1–2 года вне мест гнездования, а затем возвращаются в места рождения.

Чтобы избежать трудностей разграничения подобных ситуаций в природе, целесообразно исследовать изоляцию популяций в природе, во-первых, в периоды половой активности, во-вторых, на низких фазах численности популяционного цикла.

**Биологическая изоляция.** Все формы биологической изоляции делятся на 2 формы – докопуляционная и посткопуляционная.

Докопуляционная изоляция включает *эколого – этологическую и морфофизиологическую*. Сущность *эколого – этологической изоляции* заключается в том, что у каких-то особей возникают генетически закрепленные различия в сроках репродуктивного периода или предпочитаемой территории для размножения.

Примеры:

1) Экологические группы белки *Sciurus vulgaris* в хвойных и широколиственных лесах Карпат несколько изолированы между собой в результате различий в сроках размножения;

2) Разница в микроклимате северных и южных склонов крупных оврагов – балок в степной зоне Евразии ведет к значительному расхождению в сроках спаривания насекомых с малым радиусом репродуктивной активности (одуванчиковый долгоносик, некоторые кузнечики);

3) Яровые и озимые расы у речных миног и некоторых лососевых рыб;

4) Различия в характере питания у жуков – листоедов;

5) Случаи генетически обусловленного сдвига цветения в природе (большой погромок);

6) Фенологическая изоляция между двумя группами сосны обыкновенной, произрастающей одна на верховом болоте, другая – на суходоле. На суходоле цветение мужских и женских побегов на 4 дня раньше, чем на болоте. Перекрытие фенофаз составляет не более 2,2%, что в принципе определяет возможность перекрестного опыления

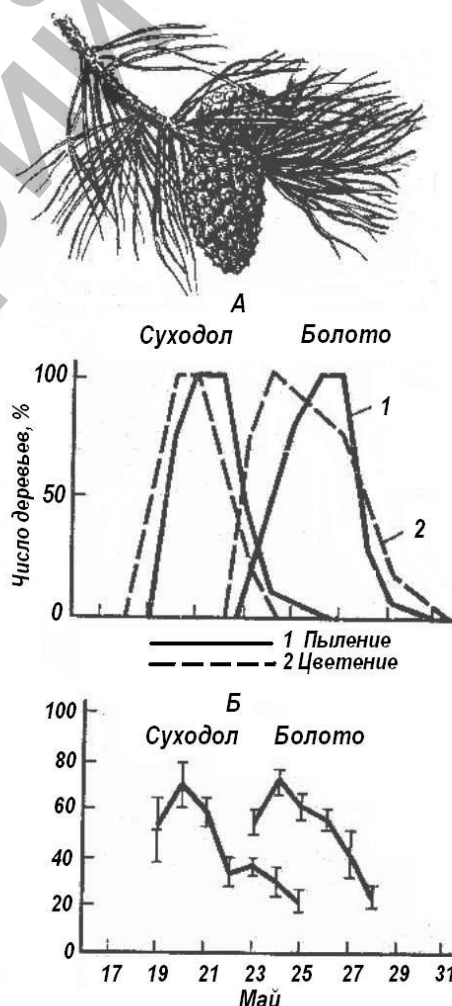


Рис. 5.2. Динамика фенофаз пыления (1) и цветения (2) деревьев (А) и прорастания пыльцы (Б) в суходольной и болотной группах растений сосны обыкновенной (из А.В. Яблокова, 1987).

(рис. 5.2). Однако способность к прорастанию пыльцы из суходола за 3 дня в 1,5 – 3 раза меньше, чем собственной пыльцы с болота.

7) Это уменьшает вероятность успешного перекрестного оплодотворения до 0,7 – 1,5% и свидетельствует о реальной биологической изоляции;

8) Этологические расы у кукушки, у которой репродуктивная изоляция популяций поддерживается за счет этологической изоляции по видам воспитателей и за счет уничтожения некоторыми видами воробьиных птиц недостаточно замаскированных яиц кукушек. В одних и тех же районах существует несколько «биологических рас» кукушек, различающихся по предпочтению к определенным видам воробьиных птиц и по генетически закрепленной окраске откладываемых яиц (рис. 5.3);

9) Трудно улавливаемые детали ритуала ухаживания имеют огромное значение в успешности завершения акта спаривания.

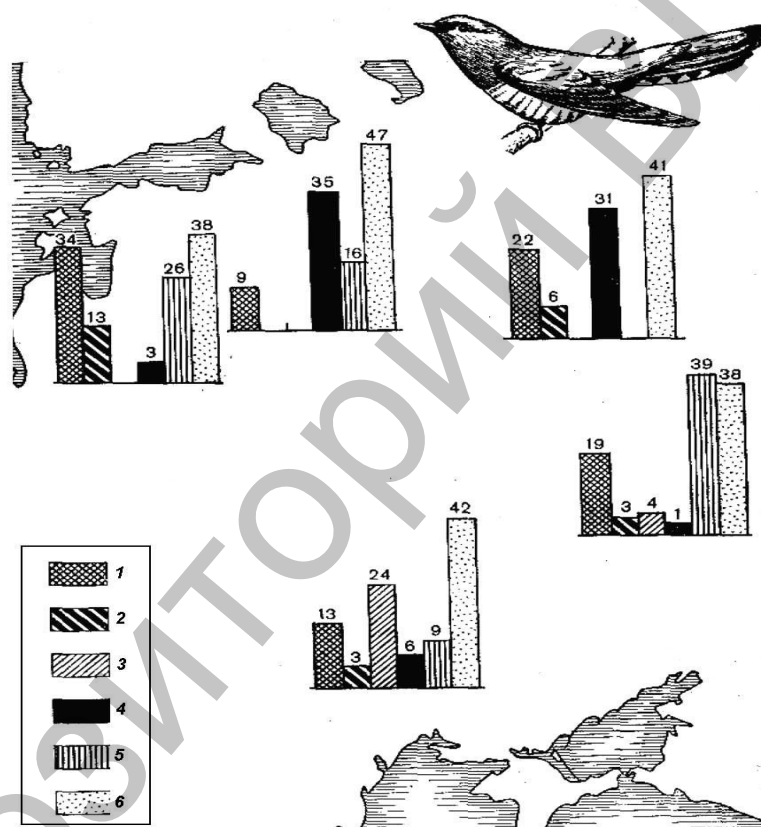


Рис. 5.3. Частота встреч (%) яиц отдельных «биологических рас» кукушки в гнездах основных видов – воспитателей в Восточной Европе: 1 – белая трясогузка; 2 – серая мухоловка; 3 – дроздовидная камышевка; 4 – зарянка; 5 – горихвостка; 6 – другие виды (по А.С. Мальчевскому, 1958)

Во всех случаях эколого-этологической изоляции снижается вероятность встречи половых продуктов во время репродуктивного периода. В случае же такой встречи оплодотворение происходит нормально.

При морфофизиологической изоляции изменяется не вероятность встречи полов (или половых продуктов), а вероятность оплодотворения. У растений широко распространенным способом такой изоляции является гетеростилия – развитие у цветка разных по длине пестиков и тычинок, препятствующее самооплодотворению. К этому же типу изоляции у растений относятся генетические различия в скорости прорастания пыльцы, а также особенности строения генеративных органов, связанных со взаимоотношением растений с насекомыми – опылителями. У животных морфологическая изоляция связана в основном со строением мужских копулятивных органов. Морфологические различия в их строении наблюдаются у целого ряда насекомых.

Наконец, самой важной формой биологической изоляции является собственно генетическая изоляция. К ней относятся все те случаи, когда результаты эффективного скрещивания в той или иной степени оказываются ненормальными в результате снижения жизнеспособности, плодовитости, полной стерильности, отмирания на ранних стадиях развития.

Наиболее очевидными примерами собственно генетической изоляции являются различные случаи возникновения отличий в хромосомных наборах:

– у растений довольно часто возникают тетраплоидные формы (особенно при гибридизации);

– у животных также встречаются полиплоидные формы, генетически изолированные от предковых популяций, но это явление редкое (чаще у групп, где есть партеногенетическое развитие).

Во многих случаях наблюдается полная собственно генетическая изоляция между весьма близкими формами, хотя в то же время не удается найти какие-либо установленные кариотипические различия между ними. В качестве примера можно привести 2 очень близких вида божьих коровок – *Epilachna chrysomelina* и *E. Capensis*, имеющих микроскопически неотличимые наборы хромосом, но гибриды между ними отмирают на ранних эмбриональных стадиях.

Значение разных форм биологической изоляции для любой популяции огромно. Эта изоляция определяет одну из главных черт существования популяций в природе. Популяция не нуждается в географической (пространственной) изоляции, чтобы оказаться изолированными друг от друга. Они (популяции) могут жить как бы на «биологических островах». Любая форма и степень изоляции автоматически ведет к развитию более высокой степени изоляции в чреде поколений. Изоляция создает эволюционную независимость каждой популяции.

**Связь популяций.** Изоляция между популяциями может быть очень глубокой, но никогда, как правило, не бывает 100%-ной. Это неизбежно следует из того факта, что хотя каждая популяция и представляет собой относительно независимую от таких же популяций генетическую систему, она всегда входит в более крупную генетическую систему – вид в целом. В сущности, изоляция между популяциями – это огромная сторона связей между ними, и одни и те же величины, которые характеризуют глубину изоляции, одновременно указывают и на уровень связей между популяциями.

По-видимому, теоретически универсальным показателем связи между популяциями является поток аллелей между ними в расчете на одно поколение. Это определить весьма трудно. Поэтому пока пользуются другим, менее точным показателем потоком мигрантов между популяциями. Итак, мера связи между популяциями – поток мигрантов между популяциями.

Уровень связи между популяциями. В любой популяции всегда существуют особи, которые размножаются далеко от мест рождения (так называемые «бродяги»). В ряде исследований показано, что способность к дальнейшим перемещениям у небольшого числа особей в популяции может быть детерминирована наследственно. Именно они и осуществляют связи между аллелофондами разных популяций.

Другая часть таких связей существует за счет время от времени происходящего сверхдальнего заноса особей, случайно оказавшихся в сфере влияния сильных водных или воздушных потоков, прикрепившихся к особям других видов, способных перемещаться на большие расстояния и т.д.

Это касается и малоподвижных, сидячих организмов. Однако и по отношению к широко мигрирующим особям это тоже сохраняет силу. Как правило, во время миграции группы особей из разных популяций сохраняют свою самостоятельность. В случае перемешивания на зимовках уровень обмена особями оказывается невысоким, то есть не более нескольких процентов на поколение, обычно даже меньше.

Хорошо изучена связь между популяциями у морского котика. Три популяции этого вида размножаются, соответственно, на Алеутских островах, на острове Беринга (Командорские острова), на острове Тюлений (Сахалин).

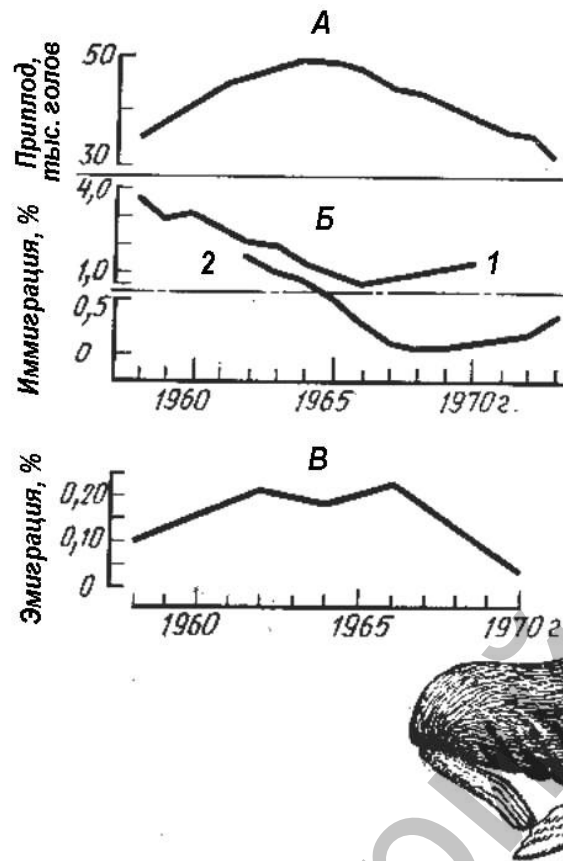


Рис. 5.4. Динамика численности приплода морских котиков на о. Тюленьем (А), уровень ежегодной иммиграции туда котиков – холостяков (Б) из популяций островов Прибылова (1) и Командорских (2), интенсивность эмиграции котиков – холостяков с острова Тюлений (В).

В зимние месяцы особи всех трех популяций мигрируют на юг, вплоть до Японии. В результате многолетнего интенсивного мечения стало возможным определить порядок величин, характеризующих уровень обмена особями (Владимиров, 1978). Оказалось, что 99,1% всех самцов, помеченных на острове Тюленьем, вернулись сюда же, 0,82% встречены на Командорах, 0,07 – Алеутах (рис. 5.4). Таким же уровнем характеризуется и миграция животных на острове Тюлений.

Значительно меньшего масштаба мечение гренландского тюленя, образующего три популяции в Северной Атлантике, дало примерно такой же уровень обмена особями – 0,5%.

Было проведено немало интересных экспериментов по определению влияния разных уровней изоляции на развитие исходно единых популяций на дрозофилах и обыкновенной мухе. При абсолютной изоляции и интенсивном искусственном отборе необратимые генетические изменения наступали уже через несколько поколений.

В случае изоляции и отсутствия искусственного отбора генетические изменения наблюдались через десятки поколений. При неполной изоляции дифференциация популяций зависела от уровня отбора. При достаточно интенсивном отборе самостоятельные генетические системы (аналоги естественных популяций) возникали даже при уровне обмена особями между группами в 5-30% и даже 40%. То есть, при соответствующем давлении отбора даже поток особей в десятки раз больший, чем обнаружен между природными популяциями не способен разрушить популяционные системы. Это означает, что популяция оказывается не просто генетически изолированной, а устойчивой системой.

В природе вряд ли существует жесткий отбор. Поэтому можно в самом грубом приближении считать, что уровень обмена порядка 5% (от долей до десятка %) особей на поколение не нарушает самостоятельность популяционно-генетической системы. 5%-ный порог изоляции может рассматриваться как некая условная средняя, указывающая лишь на порядок величин.

Оценка сходства популяций. На современном уровне развития популяционной биологии точные и непосредственные данные о связях между популяциями получить трудно. Обычно о таких связях судят на основании либо распространения отдельных признаков-маркёров в группе соседних популяций, либо на вычислении коэффициента сходства (дивергенции).

Сейчас наиболее распространенный подход по первой позиции основан на суммарной оценке генетического (точнее фенетического) сходства между популяциями. При таком подходе возможно использование трех главных групп признаков-маркёров генотипического состава популяции:

- уникальные сочетания особенностей строения хромосом (строение ДНК, инверсионный полиморфизм, особенности исчерченности хромосом);
- биохимические особенности белков, определяемых либо с помощью электрофореза или иными методами;
- использование любых других фенетических признаков-маркёров (обычно не метрических вариаций) – фенотипов.

Однако исследователь может получить и количественные показатели такого сравнения. Одним из широко распространенных в настоящее время показателей такого рода являются коэффициент генетического сходства  $I$  и генетического расстояния  $D$ . Для оценки степени генетической дифференциации популяций необходимо знать частоты аллелей нескольких (чем больше, тем точнее) локусов.

Коэффициент генетического сходства (М. Ney, 1972):

$$I = I_{ab} / \sqrt{I_a I_b}$$

где  $I_{ab} = \sum a_1 b_1 + a_2 b_2 + a_3 b_3 + \dots$  и т.д. Символы  $a_1, a_2, a_3$  и т.д. обозначают частоты соответствующих аллелей в популяции А,  $b_1, b_2, b_3$  – частоты соответствующих аллелей в популяции В. Соответственно,  $I_a = \sum a_1^2 + a_2^2 + a_3^2 + \dots$ ,  $I_b = \sum b_1^2 + b_2^2 + b_3^2 + \dots$

Величину генетического расстояния между популяциями определяют по формуле:  $D = -\ln I$ .

Другим все более распространяющимся показателем можно считать специально разработанный для фенетических сравнений показатель Л.А Животовского (1982), выгодно отличающийся простотой расчетов и хорошей достоверностью. Если обозначить частоты различных вариантов в выборке из одной популяции как  $p_1, p_2, \dots, p_m$ , а в выборке из другой популяции как  $q_1, q_2, \dots, q_m$ , то показатель сходства популяций  $r$  вычисляется по формуле:

$$r = \sqrt{p_1 q_1} + \sqrt{p_2 q_2} + \dots + \sqrt{p_m q_m}$$

Значение показателя сходства равно 1 при идентичности популяций по частотам вариаций и равно 0, когда сравниваемые выборки не имеют ни одной общей вариации.

Определение уровня изоляции (уровня связи) между популяциями – одна из важнейших задач популяционного исследования в любой группе организмов. Все разнообразные формы и типы изоляции в конце концов ведут к ограничению обмена генетическим материалом между соседними популяциями. Точных данных такого рода для природных популяций крайне мало, но уже имеющиеся позволяют предполагать, что уровень обмена особями порядка 5% (от долей до 10%) на поколение, как правило, не способен нарушить своеобразие популяций как генетических систем при обычных давлениях отбора.

## ЛЕКЦИИ 6–7. Экологические свойства и динамика популяции

### План:

1. Характеристики популяций
2. Статические характеристики популяций.
3. Динамические характеристики популяций.
4. Модели и типы динамики численности популяций.
5. Экологические стратегии.
6. Регуляция численности популяций. Гомеостаз популяций.

**Характеристики популяций.** Популяции состоят из множества особей. Особенности их состава изучает *демография* (буквально – «народописание») – наука, методы которой развивались в первую очередь при описании динамики численности и состава поселений человека. Демографические характеристики популяций можно разделить на две группы: статические и динамические.

**Статические характеристики популяций** могут быть определены для конкретного момента времени *t*. Это количество особей в популяции, площадь ареала, половозрастной, плотность, характерное распределение особей в пространстве и некоторые другие параметры.

С другой стороны, эколога всегда интересуют изменения, которые происходят в популяции не только в пространстве, но и во времени. Именно такие наблюдения лежат в основе моделирования характера и степени устойчивости экосистем, зависимости поведения экосистем в условиях экологических кризисов, в том числе и антропогенных. Следовательно, **динамические (временные) характеристики** популяций связаны с понятием скорости.

К динамическим характеристикам относятся рождаемость, смертность, мгновенная скорость роста популяции, продолжительность жизни и кривые выживания. Динамические характеристики всегда строятся по конкретным изменениям, которые произошли в статических структурах. Рассмотрим подробнее описанные характеристики популяций.

**Статические характеристики популяций. Абсолютная численность популяции** может определяться различными способами.

Для определения поголовья крупных, хорошо заметных организмов, образующих скопления на относительно небольших территориях, используют *прямой подсчет*. Так можно подсчитать гнездовые колонии птиц (грачей, уток), стада копытных (северных оленей) и др.

В основе *методов оценки абсолютной численности, основанных на использовании индексов плотности* лежит обязательное соблюдение наличия прямолинейной связи между индексом плотности и абсолютной численностью популяции. *Индексом плотности* может быть и число фекалий животных на единицу маршрута, и количество силуэтов птиц, появляющихся на фоне диска Луны за единицу времени, и любая другая оценка плотности популяции линейно связанная с ее численностью.

*Метод неселективного изъятия* используется для оценки абсолютной численности животных, обитающих на ограниченной территории. Он может быть применен для оценки численности насекомых на определенном участке луга, млекопитающих в локальной популяции и т.п. В основе использования метода лежит явление постепенного снижения вероятности встречаемости животного в серии последовательных отловов, вызванное снижением численности популяции в результате изъятия из нее особей.

*Методы мечения, выпуска и повторного отлова (МВПО).* Методы МВПО используются чаще всего для относительно крупных организмов с продолжительным жизненным циклом, чью численность или плотность невозможно оценить другими способами. В их основе лежит предположение, что меченое животное имеет такую же вероятность быть отловленным, как и немеченое. В общем случае *мечение* представляет собой процедуру присвоения организму определенного признака (*метки*), отличающего его от другого (немеченого) животного.

Более подробно описанные методы и специфика их применения будут рассмотрены в практической части курса.

Еще одной статической характеристикой является **пространственное распределение** особей и их групп. Занимаемое популяцией пространство предоставляет ей средство к жизни. Каждая территория или акватория может прокормить лишь определенное число особей. Однако полнота использования ресурсов зависит не только от общей численности особей популяции, но и от их размещения в пространстве.

Важной характеристикой популяции является ее **демографическая структура**, генетически обусловленная, специфичная для каждого вида. Демографическая структура включает в себя возрастную и половую структуры.



Возрастная структура – статистический параметр популяции, характеризующий соотношение различных возрастных групп организмов, определяющий тип ее размножения.

В каждой популяции можно выделить три экологических возраста:

- 1) *пререпродуктивный* (до половой зрелости),
- 2) *репродуктивный* (половая зрелость),
- 3) *пострепродуктивный* (доминирование старых, не способных к размножению особей).

Возрастная структура у многих видов отличается большой сложностью. Так, в популяциях растений выделяют четыре возрастные фазы:

- 1) *латентный период* – фаза первичного покоя. В эту группу входят семена, плоды и другие зачатки растений;
- 2) *виргинильный* период, охватывающий группу растений в период от прорастания зачатков до образования генеративных органов;
- 3) *генеративный период* – фаза размножения семенами или другими разносимыми зачатками, т.е. время полового размножения;
- 4) *сенильный, или старческий, период*, к которому принадлежат особи, закончившие половое размножение и способные только вегетировать.

На каждом возрастном этапе особи растений характеризуются определенными отношениями со средой. Они выражаются в различиях питания, строения и размерах вегетативного тела, протекании биохимических процессов и т.д.

Среди животных различают следующие возрастные группы:

- 1) *новорожденные*;
- 2) *молодые* – подрастающие особи, не достигшие половой зрелости;
- 3) *полузрелые* – особи, близкие к половой зрелости;
- 4) *взрослые* – половозрелые животные, которые уже размножаются или физиологически способны к этому;
- 5) *старые* – переставшие размножаться особи, они часто играют заметную роль в жизни популяций, охраняя, воспитывая молодежь.

У долгоживущих и размножающихся многократно видов возникает относительно устойчивая структура популяции с длительным существованием различных поколений. У видов с непродолжительным периодом взрослого состояния ежегодно сменяется значительная часть популяции. Численность такой популяции неустойчива и может резко различаться в отдельные годы, а возрастная структура популяции сильно варьирует (например, у полевки-экономки).

А. Лотка показал, что в популяции имеет место тенденция к установлению стабильной возрастной структуры. Если это стабильное состояние из-за временного притока или оттока особей нарушается, то при восстановлении нормальных условий возрастная структура вновь будет стремиться достигнуть прежнего состояния; более устойчивые изменения должны привести к возникновению нового стабильного распределения возрастов. Наибольший успех в природе будет иметь та популяция, которая представлена всеми возрастными группами в наиболее оптимальном соотношении. Обычно в быстро растущих популяциях значительную часть составляют молодые особи (*инвазионные популяции*), в стабильных популяциях распределение возрастных групп более равномерно (*нормальные популяции*), а в популяциях с уменьшающейся численностью больше старых особей (*регрессивные популяции*). Однако возрастная структура популяции может меняться и без изменения ее численности. Для каждой популяции характерна некоторая нормальная, или стабильная, возрастная структура, к достижению которой направлены все ее усилия.

Соотношение возрастных групп (классов) графически обычно представляется в виде возрастных пирамид (рис. 2), отражающих долю (%) особей каждого возраста. Форма пирамиды характеризует возрастную состав популяции и, как правило, перспективы ее существования.

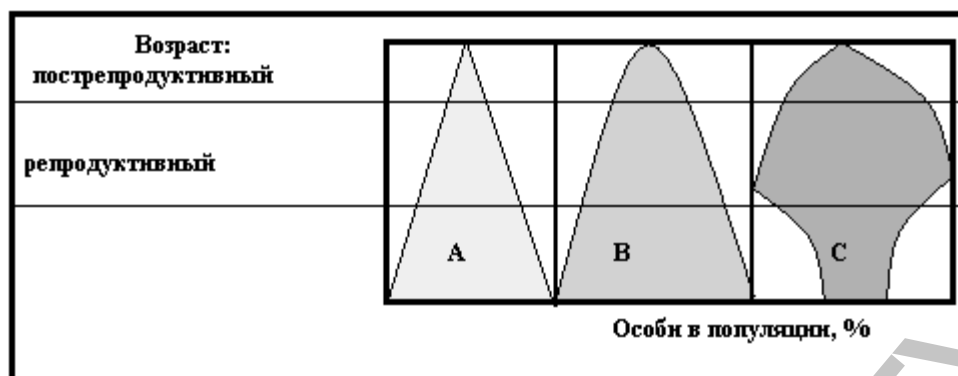


Рис. 6.1. Типы возрастных пирамид в популяции: А – растущая, В – стабильная, В - регрессирующая

Характер возрастного разнообразия популяции, можно охарактеризовать математически с использованием показателя возрастной гетерогенности:  $\nabla = \frac{1}{\sum P_i^2}$ , где  $P_i$  – доля особей  $i$ -той возрастной группы.

Уровень возрастного разнообразия отражает реакцию популяции на пресс отбора. Высокое разнообразие способствует стабильности популяции, поскольку различные стадии жизненного цикла обладают различной устойчивостью к действию экологических факторов. В крайне нестабильных, маргинальных условиях существования (а также при сильном антропогенном стрессе) возрастное распределение может значительно упрощаться.

Возрастной состав популяции определяется несколькими причинами, среди которых можно указать на время достижения половой зрелости, общую продолжительность жизни, длительность периода размножения, продолжительность жизни поколения, частоту приплода, смертность, тип динамики численности.

Численное соотношение полов, т.е. **половая структура**, и особенно доля размножающихся самок в популяции, имеет большое значение для дальнейшего роста ее численности. Соотношение полов зависит, прежде всего, от биологии вида и сильно различается у моногамных и полигамных животных. Для первых нормой является соотношение полов 1:1. Для вторых типично преобладание самок. Среди моногамных животных почти постоянно имеются «резервные» самцы - половозрелые, но еще не размножающиеся животные.

Неравномерность гибели разных полов, неодинаковая их выживаемость распространены среди животных. Как правило, более жизнеспособными являются самки. Экологические и поведенческие различия между особями мужского и женского пола могут быть также сильно выражены: они различаются по таким физиологическим признакам, как темпы роста, сроки полового созревания, устойчивость к климатическим изменениям, голоданию и т.д.

О половой структуре популяции можно говорить, разумеется, только если речь идет о раздельнополом (бисексуальном) виде. Бисексуальность играет огромную роль в поддержании генетической разнокачественности особей популяции, ее устойчивости.

Принято выделять первичное, вторичное и третичное соотношение полов в популяции. *Первичное соотношение полов* определяется генетическими механизмами – равномерностью расхождения половых хромосом.

*Вторичное соотношение полов* – это соотношение полов на момент рождения (среди новорожденных), может существенно отличаться от первичного Оно зависит не только от пропорции гетерогамет, но и от жизнеспособности мужских и женских эмбрионов на разных стадиях эмбрионального развития, факторов внешней среды.

*Третичное соотношение полов* – это соотношение полов среди взрослых животных, зависящее от неодинаковой выживаемости особей разного пола.

Количественно половую структуру характеризуют с помощью разнообразных индексов. Например, один из часто используемых индексов определяется по формуле:  $I = \frac{n_0}{N}$ , где  $n_0$  – число взрослых самок;  $N$  – численность популяции.

Часто половая структура характеризуется количественным показателем, определяемым по соотношению числа самцов на 100 самок в популяции.

Приведенным выше перечнем статические характеристики популяций не исчерпываются. Например, видам, для которых характерна внутривидовая иерархия (порядок подчинения), важна **иерархическая структура** популяций – отражение статуса отдельных особей и их отношений друг с другом.

**Динамические характеристики популяции.** Популяция – это не только пространственная группировка, но и некоторая целостность, существующая во времени. Поскольку длительность существования популяции значительно превышает продолжительность жизни отдельных особей, в ней всегда происходит смена поколений, и если даже численность популяции постоянна, то это результат некоторого динамического равновесия процессов, обеспечивающих прибыль и убыль особей. Очевидно, что «прибыль» может происходить как за счет размножения организмов, так и за счет вселения их (иммиграции) из других областей (других популяций), а «убыль» – за счет гибели (смертности в широком смысле слова) организмов и (или) выселения (эмиграции) их в другие области.

Важнейшие динамические характеристики популяции могут быть объединены в следующую простую формулу:

**Изменение численности = (рождаемость + иммиграция) – (смертность + эмиграция)**

В природных популяциях скорость эмиграции и миграции – трудно учитываемая величина, поэтому при построении динамических моделей часто считают их величины равновесными и пренебрегают ими.

**Рождаемость** (абсолютная, или максимальная рождаемость) определяют как число особей (яиц, семян и т. д.) –  $\Delta N_n$ , родившихся (отложенных, продуцированных) в популяции за некоторый промежуток времени  $\Delta t$ . Абсолютная рождаемость – образование теоретически максимально возможного количества новых особей в идеальных условиях (когда отсутствуют лимитирующие экологические факторы и размножение ограничивается только физиологическими факторами). Понятно, что популяции формируются и существуют в среде со значительными ограничениями, в силу чего реализация максимальной рождаемости крайне затруднена. Поэтому на практике экологи имеют дело с так называемой *экологической рождаемостью* – увеличением популяции при фактических или специфических условиях среды. Эта величина изменяется в зависимости как от размера и состава популяции, так и от сопутствующих факторов.

Для того чтобы удобнее было сравнивать между собой популяции разной численности, величину  $\Delta N_n / \Delta t$  обычно относят к общему числу особей  $N$  в начале промежутка времени  $\Delta t$ . Полученную величину  $\Delta N_n / N \Delta t$  называют *удельной рождаемостью*. Переходя на язык математики, можно записать, что при  $\Delta t \rightarrow 0$  выражение  $\Delta N_n / N \Delta t$  примет вид  $b = \frac{dN_n}{N dt}$ .

Полученную величину  $b$  называют также *мгновенной удельной рождаемостью*. Рождаемость по определению может быть величиной положительной или равной нулю.

**Смертность** может быть определена как число особей  $\Delta N_m$ , погибших за время  $\Delta t$ .

**Мгновенная удельная смертность  $d$**  выражается формулой  $d = \frac{dN_m}{N dt}$ .

*Экологическая или реализуемая, смертность* – гибель особей в данных условиях среды, величина, которая, не остается постоянной, а изменяется в зависимости от условий среды и состояния самой популяции. Существует некоторая теоретическая (*минимальная*) смертность – постоянная величина, характеризующая гибель особей в идеальных условиях, при которых популяция не подвергается лимитирующим воздействиям. По определению смерт-

ность может быть величиной положительной или равной нулю (последнее бывает редко и только в течение очень непродолжительного времени).

Разность рождаемости и смертности – это скорость наблюдаемого изменения численности  $r$ . Соответственно основное уравнение динамики численности можно записать как  $r = b - d$ . Если рождаемость равна смертности ( $b = d$ ), то популяция находится в стационарном состоянии. Как правило, на небольших интервалах  $b \neq d$ . Очевидно, что скорость изменения численности может быть положительной величиной, отрицательной или равной нулю.

Скорость изменения численности можно оценить и непосредственно как изменение численности  $\Delta N$  за промежуток времени  $\Delta t$ . Переходя к мгновенной удельной оценке, можно записать, что  $r = \frac{dN}{Ndt}$ .

Процент особей, погибающих, не достигнув репродуктивного возраста (пререпродуктивная смертность), – один из ключевых факторов, определяющих размеры популяции, и для данного вида варьирует гораздо сильнее, чем рождаемость. Численность многих популяций практически не меняется многие годы.

Если взять за точку отсчета численность появившихся на свет особей, а затем отмечать через определенные интервалы времени, сколько из них осталось в живых, то получим *кривую выживания*. По оси ординат такого графика можно откладывать как абсолютные величины, так и процентные доли.

Кривые выживания разных видов неодинаковы. Некоторые типичные формы графиков приведены на рисунке 3.

*Кривая I* (тип дроздофилы) характерна для популяций, в которых большинство особей имеет продолжительность жизни, близкую к максимально возможной для данного вида, и умирают в течение короткого отрезка времени. Она свойственна насекомым, многим крупным млекопитающим, человеку.

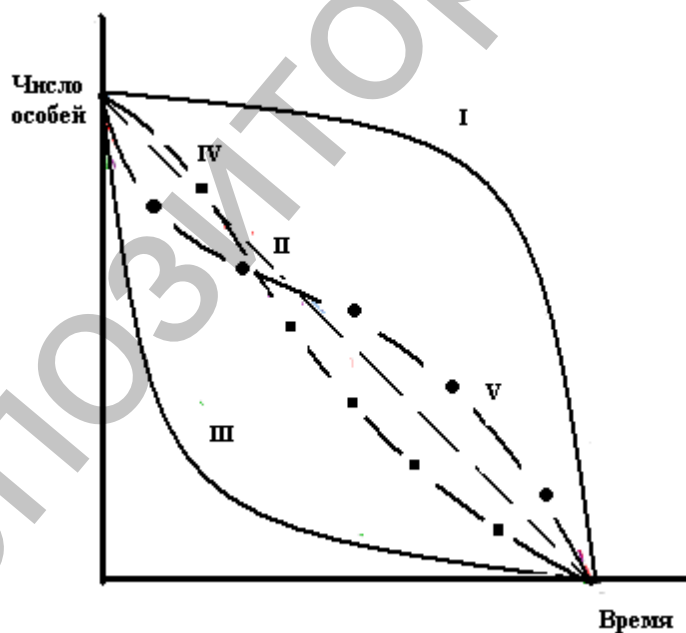


Рис. 6.2. Типы кривых выживания

*Кривая II* (тип гидры), теоретическая, отражает равную вероятность гибели особей в любом возрасте, то есть коэффициент смертности остается постоянным в течение всей жизни особей. Например, у многих природных популяций птиц и насекомых, постоянно находящихся в оптимальных условиях. *Кривая III* (тип устрицы) соответствует очень высокой смертности в раннем возрасте, а для особей, переживших этот период, вероятность смерти низка. К таким популяциям относятся многие растения, беспозвоночные и рыбы. В чистом

виде такие стратегии в природе встречаются не часто, что обусловлено неодинаковой смертностью особей в разных возрастах, а также влиянием средовых факторов (кривые IV и V).

#### Динамические характеристики популяций. Модели динамики численности.

Любая популяция теоретически способна к неограниченному росту численности, если ее не лимитируют факторы внешней среды. В таком гипотетическом случае скорость роста популяции будет зависеть только от величины биотического потенциала, свойственного виду. Понятие биотического потенциала введено в экологию в 1928 г. Р.Чепменом. Этот показатель отражает теоретический максимум потомков от одной пары (или одной особи) за единицу времени, например за год, или за весь жизненный цикл. Если бы все выживало, численность любой популяции через определенные интервалы увеличивалась бы в геометрической прогрессии. Опишем этот рост математически.

Прирост популяции пропорционален численности особей в ней, то есть  $\Delta N \sim N$ , где  $N$  - численность популяции, а  $\Delta N$  - ее изменение за определенный период времени. Если этот период бесконечно мал, можно считать, что изменение численности равно ее производной и уравнение роста выглядит следующим образом:  $\frac{dN}{dt} = rN$ . Решение этого уравнения – функция:  $N_t = N_0 e^{rt}$ .

График этой функции и есть экспонента (рис. 1), отражающая биотический потенциал популяции, а модель роста численности носит название *экспоненциальная*. Модель предложена Мальтусом в 1798 г. в его классическом труде "О законе роста народонаселения".

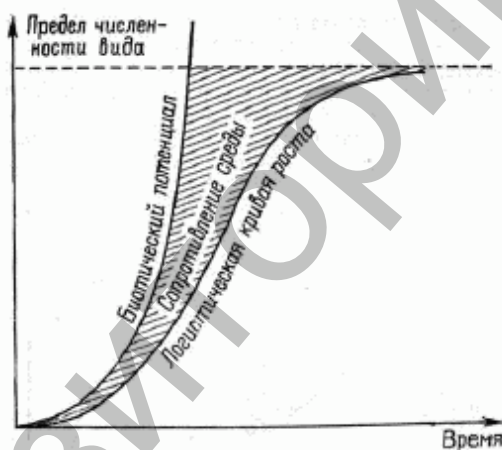


Рис. 6.3. Модели роста численности популяций (по Дажо, 1975)

Экспоненциальный рост возможен только тогда, когда  $r$  имеет постоянное численное значение. Если смертность выше рождаемости, то убывание численности тоже описывается уравнением (1), но с отрицательным  $r$ . Такой процесс называют *экспоненциальным затуханием численности*.

Однако биотический потенциал реализуется организмами со значительной степенью полноты только в отдельных случаях и в течение коротких промежутков времени. Вместе с тем ни одна популяция не размножается до бесконечности, должны существовать факторы, препятствующие такому неограниченному размножению. Среди этих факторов может быть нехватка ресурса, вызывающая конкуренцию внутри популяции за него, хищничество, конкуренция с другими видами. Результатом является замедление скорости роста популяции и выход ее численности на стационарный уровень.

Модель динамики численности популяции при ограниченных ресурсах предложил в 1845 г. бельгийский математик П.Ф. Ферхюльст. В логистической модели вводится переменная  $K$  – *емкость среды* – равновесная численность популяции, при которой она потребляет все имеющиеся ресурсы. Эта величина, определяется ограниченностью пищевых ресурсов, мест для гнездования, многими другими факторами, которые могут быть различными для

разных видов. Таким образом, емкость экологической ниши представляет собой системный фактор, который определяет ограниченность роста популяции в данном ареале обитания.

Прирост в *логистической модели* описывается уравнением  $\frac{dN}{dt} = rN\left(\frac{K-N}{K}\right)$ .

Пока  $N$  невелико по сравнению с  $K$ , то выражение в скобках близко к единице: при этом уравнение переходит в уравнение экспоненциального роста. График роста численности при малых  $N$  будет близок к экспоненте. Когда  $N$  становится достаточно высоким, на численность популяции начинает оказывать основное влияние сомножитель  $(K-N)/K$  и рост популяции начинает замедляться. Когда  $N=K$ ,  $(K-N)/K=0$  и рост численности популяции прекращается, а кривая выходит на, так называемое, *плато логистического роста*. Ордината точки перегиба представляет собой половину максимальной численности, а абсцисса зависит как от емкости популяции  $K$ , так и от константы собственной скорости роста  $r$ .

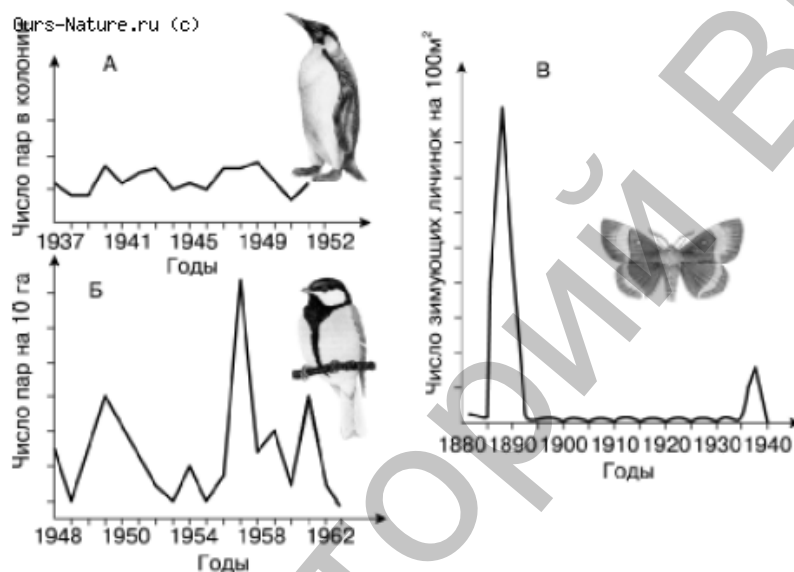


Рис. 6.4. Основные типы динамики численности популяций (по М. Уильямсону, 1975): А – пингвина великопного; Б – большой синицы; В – зимующих гусениц соснового шелкопряда

**Типы динамики численности популяции.** Характер закономерных изменений численности видоспецифичен и, в целом, связан с особенностями биологии вида, его физиологии и места в естественных экосистемах. В наиболее обобщённом виде эта схема может быть представлена тремя фундаментальными типами динамики населения (рис. 6.4):

1. **Стабильный тип** характеризуется малой амплитудой и длительным периодом колебаний численности. Такой тип динамики свойственен крупным животным с большой продолжительностью жизни, низкой нормой естественной смертности, поздним наступлением половозрелости и низкой плодовитостью.

2. **Лабильный тип** динамики отличается закономерными колебаниями численности с периодом порядка 5–11 лет и более значительной амплитудой (численность меняется в десятки раз). Такой тип динамики характерен для животных разного, но, как правило, не крупного размера (крупные грызуны, зайцеобразные, некоторые хищные), более ранним половым созреванием и более высокой плодовитостью, чем у представителей первого типа.

3. **Эфемерный тип** динамики отличается резко неустойчивой численностью с глубокими депрессиями, сменяющимися вспышками «массового размножения», при которых численность возрастает подчас в сотни раз. Общая длина цикла обычно составляет до 4–5 лет, в течение которых «пик» численности занимает чаще всего не более одного года. Такой тип характерен для короткоживущих (не более 3 лет) видов с несовершенными механизмами индивидуальной адаптации и, соответственно, с высокой нормой гибели: некоторые насекомые, многие виды мышевидных грызунов.

**Регуляция численности популяций в биоценозах.** Любой популяции организмов в конкретных условиях свойствен определенный средний уровень численности, вокруг которого происходят колебания.

Какие же природные механизмы отвечают за регуляцию численности популяций, поддерживая их устойчивость? Современная теория рассматривает динамику численности популяций как авторегулируемый процесс.

Выделяют две принципиально разные стороны популяционной динамики: *модификацию* и *регуляцию*. **Модификация** – это случайное отклонение численности, возникающее в результате воздействия самых разнообразных факторов, *не связанных с плотностью популяции*. **Регуляция** – это возврат популяции после отклонения к исходному состоянию, совершающийся под влиянием факторов, сила действия которых *определяется плотностью популяции*.

**Модифицирующие факторы** (или факторы, не зависящие от плотности), вызывая изменение численности популяций, сами не испытывают влияния этих изменений. К ним относятся все абиотические влияния среды на организмы, на качество и количество их корма и т.п. Благоприятная погодная обстановка может послужить причиной массовой вспышки размножения вида и перенаселения занимаемой им территории, как, например, в случае стадных саранчовых. Отрицательное воздействие модифицирующих факторов, наоборот, снижает численность популяции иногда до полного ее исчезновения.

Климатические и погодные изменения оказывают и прямое, и опосредованное влияние на живые организмы. На популяциях это влияние проявляется через усиление или ослабление смертности.

Факторы, действие которых проявляется на уровне организмов и не зависит от плотности популяций, не могут быть регуляторами их численности.

**Регулирующие факторы** (или факторы, зависящие от плотности) не просто изменяют численность популяции, а сглаживают ее колебания, приводя после очередного отклонения от оптимума к прежнему уровню. Это происходит потому, что работают они по принципу «обратной связи», а эффект их воздействия тем сильнее, чем выше плотность популяции. В качестве регулирующих сил выступают межвидовые и внутривидовые отношения организмов. Наиболее эффективные из них – трофические отношения организмов: хищничество, паразитизм, конкуренция и другие, как прямые, так и косвенные.

Прямые связи хищник – жертва – наиболее изученные регуляторные механизмы в сообществах. Увеличение численности жертв и хищников с некоторым запаздыванием по фазе происходит в сообществах циклично, при этом численности обеих популяций поддерживаются на определенном уровне. В природных условиях такие закономерные циклические изменения численности двух видов, связанных пищевыми отношениями, выявить трудно, так как на их размножение и гибель влияют взаимодействия со множеством других видов, а также абиотические изменения среды. Однако в ряде случаев и в природной обстановке удается заметить регулярные периодические изменения обилия хищников и их жертв.

Паразиты – также мощный фактор сдерживания численности хозяев. Они, как правило, редко вызывают массовую гибель пораженных особей. Но поскольку зараженность паразитами ослабляет организм хозяина, она приводит, как правило, к падению плодовитости или даже полной стерилизации, что имеет следствием снижение численности следующих поколений.

Таким образом, регулирующие факторы, выравнивая случайные отклонения, стабилизируют численность на определенном уровне.

Кроме описанных внешних по отношению к популяции регуляторных механизмов существуют *внутренние механизмы* – это все те качественные изменения популяции в ответ на повышение плотности, которые рассматривались как механизмы ее гомеостаза. Многообразие этих механизмов (самоизреживание, каннибализм, территориальное поведение, расселительные инстинкты, фазовость насекомых, стресс-реакция млекопитающих, изменения плодовитости, агрессивности и т. п.) свидетельствует о том, что любой способ снятия угрозы перенаселения поддерживается естественным отбором как важная адаптация в жизни вида.



Таким образом, современное состояние концепции автоматического регулирования численности популяций базируется на сочетании двух принципиально различных явлений: модификаций, или случайных колебаний численности, и регуляций, действующих по принципу кибернетической обратной связи и нивелирующих эти колебания.

Не отрицая значения плотности популяции как важной характеристики ее состояния, следует признать, что изменения других популяционных характеристик не менее существенны. Иными словами, объективное описание популяции невозможно, если влияния экологических факторов учитывают только посредством изменений ее плотности. Представление об учтенных нами факторах динамики численности популяций и взаимодействиях между ними дает схема, приведенная на рисунке 6.5.

Выделение в данной схеме областей, соответствующих сопротивлению среды ( $K$ ) и присущей популяции способности к росту ( $r$ ), выражает взаимодействие основных факторов, противопоставление рождаемости и смертности (соответственно иммиграции и эмиграции) – возможность действия этих факторов через изменения либо рождаемости (иммиграции), либо смертности (эмиграции). Введение в схему нового компонента – структуры популяции – соответствует реальному многообразию связей и процессов в меняющих численность популяциях.

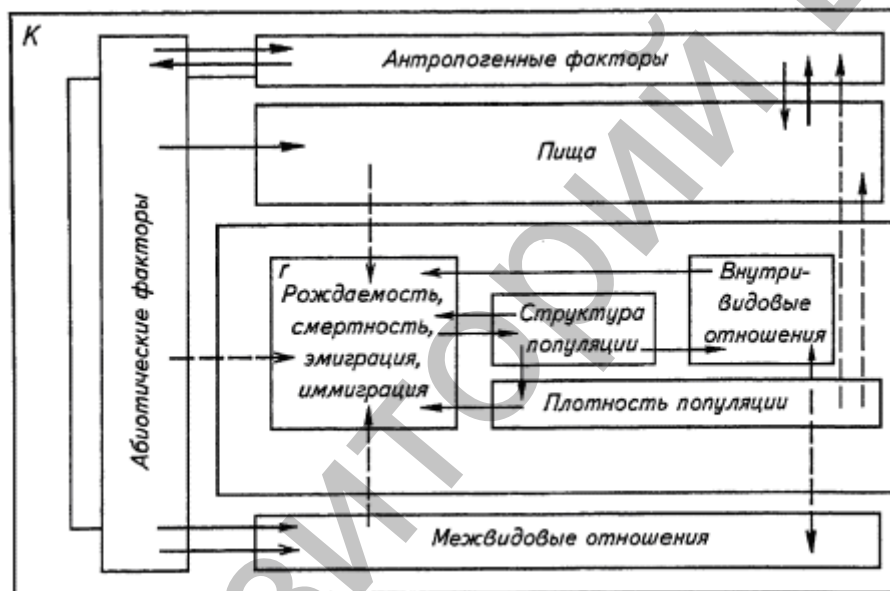


Рис. 6.5. Факторы динамики численности популяции

**Экологические стратегии.** Чтобы поддержать существование популяции, особь должна выжить сама и оставить потомков, которые тоже смогут выжить. Поэтому приспособления особей в популяции, в конечном счете, направлены на повышение вероятности выживания и оставление потомства.

Значит, наилучший вариант – компромисс: наибольшую ценность должна иметь особь, сочетающая затраты на собственное выживание и на производство потомков в оптимальном сочетании. Оценить, насколько это сочетание оптимально, можно. Мера, которая используется для этого в математической популяционной биологии, называется **репродуктивной ценностью**. Репродуктивная ценность – обобщенная мера выживаемости и плодовитости, учитывающая относительный вклад организма в будущие поколения. Для популяции наиболее благоприятен вариант, при котором все потомство в целом будет иметь наиболее высокую суммарную репродуктивную ценность.

Разные виды (и разные популяции) неодинаково перераспределяют энергию между самоподдержанием и размножением. Можно говорить о видовой стратегии, выражающейся в том, как представители вида добывают ресурсы и как они их тратят.



Американские экологи Р. Мак-Артур и Е. Уилсон описали в 1967 году два типа видо-вых стратегий, которые являются результатом двух разных типов отбора: *r-отбора*, и *K-отбора*.

Выбор между r-стратегией (повышение плодовитости) и K-стратегией (повышением конкурентоспособности) представляется достаточно простым, однако он затрагивает множество параметров организмов и их жизненных циклов. Сравним эти стратегии в их типичной форме (табл. 1).

Между этими стратегиями возможны переходы, но они носят промежуточный характер, а не объединяют типичные выражения двух форм.

Таблица 1 – Особенности r- и K- отбора и стратегий

Параметры	r-отбор и r-стратеги	K-отбор и K-стратеги
Смертность	Катастрофическая, независимая от плотности популяции	Вызванная конкуренцией, зависящая от плотности популяции
Кривая смертности	Обычно типа устрицы	Обычно типа гидры, дрозофилы
Размер популяций	Изменчивый, неравновесный	Постоянный, близкий к предельной емкости среды
Свободные ресурсы	Появление свободных ресурсов, заполнение «экологического вакуума»	Свободных ресурсов почти не бывает, они заняты конкурентами
Внутри- и межвидовая конкуренция	Слабая	Острая
Онтогенетические особенности	Относительно мелкий размер, быстрое развитие, раннее наступление половой зрелости, высокая скорость размножения, ранее, часто однократное размножение, много потомков, короткая продолжительность жизни	Относительно крупный размер, медленное развитие, позднее многократное размножение, мало потомков высокая продолжительность жизни (больше 1 года)
Оптимизируется	Продуктивность	Эффективность

Э. Пианка подчеркнул, что «мир не окрашен только в черное и белое» и в природе преобладают организмы с переходными между r- и K-типами стратегий. У таких организмов отмечается некоторый компромисс между полярными составляющими трейдоффа, однако не существует организмов со стратегией, включающей целиком синдромы K-стратегов и r-стратегов («нельзя быть одновременно салатом и кактусом»).

Выдающийся российский эколог Л.Г. Раменский разделил все виды растений на три «цено-типа» (к тому времени термин «стратегия» еще не вошел в обиход экологов) – виолентов, пациентов и эксплерентов и дал им емкие образные эпитеты – «львы», «верблюды», «шакалы». Этой же проблемой занимался Дж. Грайм, также выделивший три адаптивные стратегии у растений. Сегодня эту систему стратегий называют «система Раменского – Грайма».

В отличие от одномерной системы r- и K-стратегов, система Раменского - Грайма двумерна и отражает отношение организмов к двум факторам – к обеспеченности ресурсами и к нарушениям. Эта система типов стратегий изображается в виде «треугольника Грайма» (рис. 5). Буквы в углах треугольника обозначают три первичных типа стратегии, сочетания из двух и трех букв – переходные (вторичные) типы. Несмотря на «растительное» происхождение, систему стратегий Раменского – Грайма успешно используют не только ботаники, но и зоологи, и микробиологи.



Рис. 6.6. «Треугольник Грайма» - классификация видовых стратегий

1. **Tun C** (*competitor*, конкурент), **виолент** по Раменскому; затрачивает большую часть энергии на поддержание жизни взрослых организмов, доминирует в устойчивых сообществах. Среди растений к этому типу чаще всего относятся деревья, кустарники или мощные травы (например, дуб, тростник). Виоленты всегда абсолютно доминируют в сообществах, и примесь других видов растений незначительна.

2. **Tun S** (*stress-tolerant*, стресс-толерант); **пациент** по Раменскому; благодаря специальным адаптациям выносит неблагоприятные условия; использует ресурсы там, где с ним за них почти никто не конкурирует. Обычно это медленно растущие организмы (например, сфагнум, лишайники). Растения-пациенты обитают при дефиците ресурсов или при наличии условий, которые ограничивают их потребление (засуха, засоление, дефицит света или ресурсов минерального питания, холодный климат и т.д.). Пациентами является большинство лишайников. Растения-пациенты не образуют сомкнутых сообществ, обычно их покров разрежен и число видов в этих сообществах небольшое. В некоторых сообществах пациенты обитают с виолентами, занимая ниши под их густым пологом.

3. **Tun R** (лат. *ruderalis*, рудерал), **эксплерент** по Раменскому; использует временно не востребуемые другими видами ресурсы, производят множество семян, образующих банк семян в почве, или способны эффективно распространяться на значительное расстояние (например, одуванчик, иван-чай). К эксплерентам относятся и виды, которые периодически дают вспышки обилия в стабильных сообществах без нарушений: когда временно ослаблено конкурентное влияние постоянно обитающих в сообществах виолентов (весенние эфемероиды в лесах, которые развиваются до распускания листвы на деревьях); при постоянно ослабленном режиме конкуренции и внезапно резко увеличивающемся количестве ресурса.

Стратегия вида может быть пластичной. Так, черешчатый дуб – виолент в зоне широколиственных лесов и пациент в южной степи.

В целом экологические стратегии отражают разные типы динамики популяции и обеспечивают оптимальную численность для данного вида в конкретных условиях среды.

**Гомеостаз природных популяций.** Для живых систем используют термин «гомеостатические механизмы», или «гомеостаз». **Гомеостаз** – это способность популяции или экосистемы поддерживать устойчивое динамическое равновесие в изменяющихся условиях среды. В основе гомеостаза и лежит принцип обратной связи. В отличие от созданных человеком кибернетических устройств, управляющие функции природных систем находятся внутри них, а поддержание гомеостаза происходит за счет саморегуляции. Гомеостатические механизмы функционируют в определенных пределах, обозначенных внешними или внутренними лимитирующими факторами. Для популяции поддержание гомеостаза имеет первостепенное значение.

Устойчивость популяции, ее самостоятельность и индивидуальность зависят от того, насколько структура и внутренние свойства популяции сохраняют свои приспособительные черты на фоне изменчивых условий существования. Именно в поддержании динамического равновесия со средой и заключается принцип гомеостаза популяции как целостной биологической системы.

Механизмы популяционного гомеостаза включают поддержание адаптивного характера пространственной структуры, поддержание генетической структуры и регуляцию плотности населения.

**Поддержание пространственной структуры.** Видовые особенности питания, биологии размножения, отношения к абиотическим факторам формируют свойственный виду общий характер использования территории и тип социальных отношений.

**Механизмы «индивидуализации территории».** Наиболее прямая форма территориальных взаимоотношений представлена генетически детерминированным стереотипом агрессивного поведения, направленного на особей своего вида, проникших на территорию участка. Территориальная агрессия в той или иной форме свойственна всем видам. Следует отметить, что проявление агрессии в форме нападений, схваток, преследований – относительно редкий в природе комплекс территориального поведения. Прямая агрессия чаще проявляется в виде ритуального поведения: позы угрозы, специфические звуковые сигналы, демонстрация нападения без доведения его до физического контакта. Такая условная форма агрессии широко распространена среди рыб, пресмыкающихся, некоторых млекопитающих. Наиболее мягкой формой территориального поведения является маркирование территории. У видов с хорошо развитым зрением нередко наблюдается визуальное мечение (яркая окраска многих коралловых рыб). У птиц используется акустическая маркировка с помощью песен и других звуковых сигналов.

**Механизмы поддержания иерархии.** Формирование и поддержание иерархической структуры взаимоотношений – важный процесс, определяющий пространственную целостность и функциональную стабильность внутривидовых групп и популяции в целом. В основе формирования иерархии лежат сложные комплексы поведения и физиологических реакций. Во всех случаях формирование иерархии связано с индивидуальными различиями отдельных особей по ряду физиологических свойств. Доминирующее положение занимают особи с наиболее сильным типом ЦНС, эти животные в борьбе за лидерство проявляют агрессию, не сопровождающуюся развитием стресса. Животные со слабым типом ЦНС практически не участвуют в активной борьбе, занимают подчиненное положение. Кроме этого важное значение имеет возраст: у большинства изученных видов в борьбу за ранг включаются только половозрелые особи.

**Поддержание генетической структуры.** Специфика и сложность генофонда определяют не только микроэволюционные процессы, но и успешное существование популяции в разнообразных и динамичных условиях среды. Чем генетически более разнородна популяция, тем выше ее экологическая пластичность. Высокая степень панмиксии в природных условиях редко наблюдается, что связано с иерархической структурой и сложностью взаимоотношений между особями в популяциях высших животных. Популяции с высоким уровнем инбридинга могут стабильно существовать лишь в малодинамичных условиях среды. Для большинства естественных популяций поддержание высокого уровня гетерозиготности является залогом устойчивого существования группы. Этот уровень поддерживается комплексом специфических взаимоотношений.

Гетерогенность в популяциях поддерживается также непрерывным расселением. Перемешивание особей в ходе расселения снижает уровень инбридинга и обогащает генофонд популяций.

Мощным фактором, нарушающим случайный характер спариваний, является избирательность по отношению к половым партнерам.

Гомеостатические функции свойственны популяциям всех групп живых организмов, но достаточно хорошо изучены лишь у животных.

## ЛЕКЦИИ 8–9. Взаимодействия между популяциями

### План:

1. Модели взаимодействий между популяциями.
2. Классификация взаимодействий между популяциями.
3. Гомотипические реакции.
4. Гетеротипические реакции.
5. Экологическая ниша.
6. Разнообразие форм эксплуатации.
7. Хищничество как форма взаимодействия.
8. Паразитизм как форма взаимодействий.
9. Мутуализм и протокооперация.
10. Комменсализм как форма взаимодействия популяций.
11. Аменсализм и нейтрализм.

**Модели взаимодействий между популяциями.** Основателем современной математической теории популяций справедливо считается итальянский математик Вито Вольтерра, разработавший математическую теорию биологических сообществ, аппаратом которой служат дифференциальные и интегро-дифференциальные уравнения. В последующие десятилетия популяционная динамика развивалась, в основном, в русле высказанных в этой книге идей.

Системы, изученные Вольтера, состоят из двух или нескольких видов. В отдельных случаях рассматривается запас используемой пищи. По своей сути модели В. Вольтерра оказались близки к модели, которую А. Лотка предложил в 1925 году для описания кинетики цепных химических реакций (где продукт одной реакции служит субстратом для следующей).

В нашем учебнике мы изложим модель Лотки-Вольтерра в той ее форме, в которой она развивает логистическую модель роста численности популяции:  $\frac{dN}{dt} = r \cdot N \frac{(K - N)}{K}$ .

Рассмотрим, например, два вида, 1 и 2, которые являются конкурентами и используют один и тот же ресурс. Опишем динамику этих видов с помощью логистических уравнений, но учтем в них как ограничения емкости среды, связанные с изъятием ресурсов особями своего вида, так и аналогичное воздействие со стороны особей чужого вида.

Сомножитель в правой части логистического уравнения  $(K-N)/K$  показывает, что по мере роста численности ( $N$ ) для популяции остается доступной все меньшая часть емкости среды ( $K$ ), т.е. состояние внутривидовой конкуренции. Но если доступные ресурсы отнимают не только особи одного вида, но и особи вида-конкурента, этот эффект тоже можно учесть в модели, введя в уравнение для вида 1 элементы, описывающие влияние вида 2. Но и вид 2 находится в аналогичном положении - часть его ресурсов забирают особи вида 1. В основе модели лежит замена этого выражения таким, которое отражает еще и межвидовую конкуренцию:

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 \cdot N_1 \frac{(K_1 - N_1 - \alpha N_2)}{K_1} \text{ для вида 1,}$$
$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 \cdot N_2 \frac{(K_2 - N_2 - \beta N_1)}{K_2} \text{ для вида 2.}$$

Из этих двух уравнений состоит модель Лотки-Вольтерры, которая сыграла исключительную роль в развитии математической экологии. Как легко понять, на ее основе можно построить множество иных, более сложных моделей.

**Классификация взаимодействий между популяциями.** Классифицировать отношения между популяциями непросто. Различные авторы используют разные классификации. В биологической литературе обычно классифицируют взаимодействия по участвующим в них механизмам. Разнообразие здесь огромно, поэтому такая классификация кажется необозримой.

Вполне приемлемым классификационным признаком можно считать видовую принадлежность популяций. В самом общем виде выделяют:

1. **Гомотипические реакции** – взаимодействие между особями одного вида. Очень сильно зависят от численности и плотности популяций.

2. **Гетеротипические реакции** – взаимодействия между особями и популяциями разных видов. В синэкологии они подразделяются на совместную деятельность, определяемую термином симбиоз, межвидовую конкуренцию, хищничество, паразитизм и стохастические связи.

Классифицировать отношения между видами по влиянию, которое они оказывают друг на друга, предлагал известный американский эколог Ю.Одум. Он выделял три типа отношений популяций друг с другом: положительное влияние (+), отрицательное влияние (–) и отсутствие влияния (0). Однако корректно определить, что такое «положительное» или «отрицательное» влияние нелегко. Потому вполне достаточно использовать формальный, но надежный способ разделения типов взаимодействия между популяциями, по тому, как изменится численность одной популяции в ответ на изменение численности другой.

В соответствии с гипотезами Вольтерра взаимодействие двух видов, численности которых  $N_1$  и  $N_2$ , могут быть описаны уравнениями:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 \cdot N_1 \frac{(K_1 - N_1 - \alpha N_2)}{K_1} \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 \cdot N_2 \frac{(K_2 - N_2 - \beta N_1)}{K_2} \end{cases},$$

где  $r_i$  - константы собственной скорости роста видов,  $K_i$  - константы внутривидовой конкуренции,  $\alpha, \beta$ -константы взаимодействия видов.

Знаки этих коэффициентов определяют тип взаимодействия. Можно считать, что они имеют положительный знак, когда возрастание численности одного вида приводит к возрастанию численности другого, и отрицательный, если за возрастанием численности одного вида следует снижение численности другого.

Можно выделить 6 основных форм взаимодействия между видами. Некоторые из этих форм можно разделить на дополнительные, как это показано в таблице 1.

Несколько слов следует сказать о термине «симбиоз». Разные авторы используют его в разных смыслах. В данном курсе этот термин используется в соответствии со смыслом, показанным в таблице 1. Поскольку смысл этого термина может быть расплывчатым, возможно, лучшее решение состоит в том, чтобы вообще отказаться от его использования, заменив понятием «совместная деятельность».

Оригинальная классификация отношений между видами предложена российским зоологом В.М. Беклемишевым. Им выделялись **топические связи** (выражающиеся в изменении среды обитания), **трофические связи** (питание особей одного вида особями другого, а также их остатками и продуктами жизнедеятельности); **фабрические связи** (связанные с предоставлением среды или убежища) и **форические связи** (перенос особями одних видов особей других).

Таблица 1 – Классификация отношений между популяциями

Знак		Тип взаимодействия	Подтип
$\alpha$	$\beta$		
–	–	Конкуренция	эксплуатационная (без затрат энергии на взаимодействия)
			интерференционная (с затратой энергии)
+	–	Эксплуатация	голофагия, или истинное хищничество
			мерофагия, или пастбищное хищничество (питание частями)
			паразитоидность
			паразитизм

+	+	Симбиоз	протокооперация (факультативное, необязательное взаимодействие)
			мутуализм (облигатное, неразрывное взаимодействие)
-	0		Аменсализм
+	0		Комменсализм
0	0		Нейтрализм

Предлагаем подробнее ознакомиться с сущностью описанных взаимодействий.

**Гомотипические реакции.** К гомотипическим реакциям относят *внутривидовую конкуренцию*, которая обычно протекает острее межвидовой, так как потребности конкурентов совпадают. Результатом видовой конкуренции является дивергенция групп, завершающаяся формированием популяций.

Внутривидовая конкуренция протекает в двух формах: прямая (интерференция) и косвенная (эксплуатация). Прямая конкуренция может протекать в виде агрессии, аллелопатии, лишения доступа к пище, местам размножения и т.п.

При косвенной конкуренции нет непосредственного взаимодействия между особями. Она реализуется через потребление одного и того же ресурса. Поэтому причиной этой формы конкуренции может стать любой лимитированный ресурс

Конкуренция может быть симметричной, когда особи оказывают друг на друга равное отрицательное воздействие, или несимметричной.

В процессе эволюции у видов выработались приспособления, снижающие уровень внутривидовой конкуренции. Наиболее важное из них – территориальность, которая проявляется в охране индивидуальных участков. В самом общем виде это средство не допустить слишком высокой локальной плотности особей своего вида и тем самым сохранить кормовую базу для себя и потомков. Важное значение в регуляции интенсивности конкуренции имеют такие явления, как эффект группы и массы.

*Эффект группы* – влияние числа особей на поведение, физиологию, развитие и размножение особей, вызванное восприятием присутствия особей своего вида через органы чувств. Например, многие насекомые, колониальные птицы, стадные млекопитающие лучше развиваются в составе группы определенного размера. Значение эффекта группы двояко. С одной стороны, относительно высокая плотность популяции повышает уровень конкуренции. Но с другой стороны, это уравнивается повышением жизнеспособности группы, так как группа обладает большими возможностями.

*Эффект массы* вызывается изменениями в среде обитания, происходящими при увеличении численности особей и плотности. Эффект массы отрицательно сказывается на плодовитости, скорости роста, продолжительности жизни.

Степень агрегации, при которой наблюдается оптимальное функционирование популяции как системы, варьирует у разных видов и в разных условиях. Данное утверждение было разработано Олли и получило название принципа Олли:

***для каждого вида существует определенный размер группы и оптимальная плотность популяции.***

Кроме пространственной интеграции особей, которая позволяет наиболее эффективно использовать ресурсы среды, проблема внутривидовой конкуренции может быть решена путем пространственной дифференциации особей. Она различна у видов (животных) с разной степенью привязанности к территории: оседлых и кочующих. Оседлым видам свойствен *интенсивный тип использования территории*, при котором отдельные особи или их группировки длительно эксплуатируют ресурсы на относительно ограниченном пространстве. Кочующие виды используют территорию *эктенсивно*, постоянно перемещаясь группами в пределах обширной территории. Оба типа определяют характер пространственной структуры особей и особенности их взаимодействий, формируя пространственно-экологическую структуру популяций.

**Гетеротипические реакции. Межвидовая конкуренция** – любое взаимодействие между популяциями двух видов, которое неблагоприятно сказывается на их росте и размножении. Как и внутривидовая, она подразделяется на прямую и косвенную. Межвидовая конкуренция часто бывает сильно ассиметричной, т.е. ее последствия неодинаковы для обоих видов.

Самым существенным прикладным и теоретическим вопросом в изучении межвидовой конкуренции является следующий: в каких условиях возможно сосуществование видов и какие условия приводят к конкурентному исключению?

Сущность выводов сводится к тому, что истребление особей одной популяции является функцией численности не только данной популяции, но и популяции вида-конкурента. Исход конкуренции можно определить, построив диаграммы, на которых могут быть изображены все возможные сочетания численности двух видов. На таких диаграммах численности вида 2 отложены по вертикали, вида 1 – по горизонтали. Для каждого вида можно построить изоклины – линии, вдоль которых не происходит изменения численности. По одну сторону такой изоклины будут лежать сочетания численности, ведущие к росту популяции, по другую – к снижению (рис. 8.1).

Вниз и влево от этой изоклины численность обоих видов невелика, и вид 1, испытывая слабую конкуренцию, увеличивает свою численность. Вверх и вправо численности видов велики, и численность вида 1 снижается под конкурентным воздействием вида 2. Аналогично для вида 2.

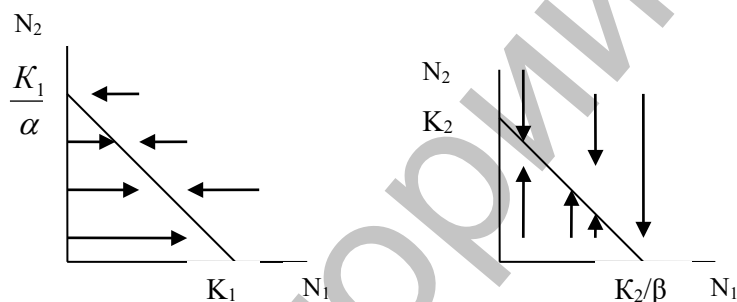


Рис. 8.1. Изоклины численности видов

Чтобы в этой модели определить исход конкуренции, следует объединить изоклины двух видов. При подобном объединении двух изоклин возможны 4 варианта исхода конкурентной борьбы (рис. 8.2). Если изоклины не пересекаются, то побеждает вид, изоклина которого дальше от начала координат.

а)  $K_1/\alpha > K_2$  и  $K_1 > K_2/\alpha$ , где  $K_1/\alpha$  - внутривидовая конкуренция вида 1,  $K_2$  – влияние вида 2 на вид 1,  $K_2/\alpha$  - внутривидовая конкуренция вида 2,  $K_1$  - ингибирующее воздействие вида 1 на вид 2. Вид 1 является более сильным конкурентом в межвидовой борьбе, вытесняя вид 2.

б)  $K_1/\alpha < K_2$  и  $K_1 < K_2/\alpha$ . Ситуация обратная. Исход конкуренции – вытеснение вида 1.

с)  $K_2 > K_1/\alpha$  и  $K_1 > K_2/\alpha$ . Неустойчивая равновесная комбинация  $N_1$  и  $N_2$  в месте пересечения изоклин и две устойчивые точки. Одна из них соответствует максимальной численности вида 1 и вытеснению вида 2, другая – наоборот.

д)  $K_2 < K_1/\alpha$  и  $K_1 < K_2/\alpha$ . Устойчивое равновесное состояние, к которому стремятся обе популяции.

Как видно, согласно модели Лотки-Вольтерры, устойчивое сосуществование конкурентных видов невозможно в трех случаях из четырех. Классическим примером, подтверждающим принцип конкурентного исключения, являются работы Г.Ф. Гаузе, который в 1931–1935 гг. сформулирован **принцип конкурентного исключения, или правило Гаузе: два вида, занимающие одну и ту же экологическую нишу, не могут устойчиво сосуществовать в одном местообитании, сосуществование видов возможно благодаря разделению их ниш.**

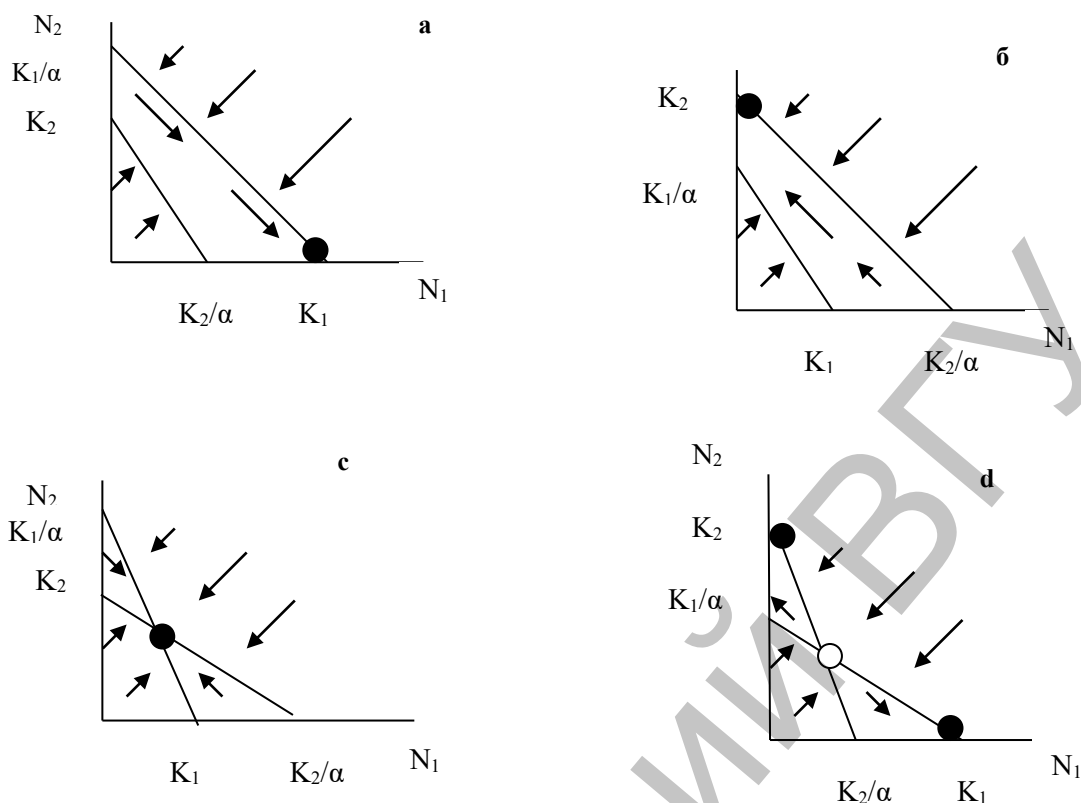


Рис. 8.2. Графическое решение исхода конкурентной борьбы

Правило конкурентного исключения является одной из возможных причин, объясняющих чрезвычайное разнообразие видов в природе. Если две популяции в одном местообитании не могут занимать одну нишу, им приходится ее разделять. Со временем каждая из таких популяций специализируется в своей нише и может дать начало новому специализированному виду.

**Экологическая ниша.** Для описания отношения конкуренции очень полезным оказывается понятие *экологической ниши*. Термин экологическая ниша возник еще более полувека тому назад, однако в течение трех десятилетий трактовали понятие неоднозначно. Впервые словосочетание «экологическая ниша» употребил Дж. Гринелл в 1917 году. Он обозначил таким образом характерное местообитание вида, совокупность условий, в которых какой-то вид встречается в природе или, как это обозначается в современной экологии, *пространственную нишу*. В 1927 г. в трудах Ч.Элтона упоминается термин «ниша» в смысле «функционального статуса организма в сообществе». Элтон уделял большое внимание энергетическим отношениям, поэтому его вариант экологической ниши можно обозначить как *трофическую нишу*.

Дж. Хатчинсоном в 1957 году была предложена многомерная модель экологической ниши как совокупности всех значений экологических факторов, допускающих существование вида. Ю. Одум пояснил, что ниша является характеристикой требований вида к окружающей среде и присущего ему образа жизни.

Объединяя столь разнородные подходы, можно сказать, что *экологическая ниша - это комплексная характеристика образа жизни вида, включающая потребляемые им ресурсы, а также те условия, при которых он может существовать*.

Графически модель многомерной ниши можно представить как проекцию пределов выносливости вида к факторам, значения которых откладываются по осям. Ограниченное этими проекциями пространство и будет характеризовать экологическую нишу вида (рис. 8.3).



Анализ случаев совместного обитания близких видов животных показал, что трех, а зачастую и двух, факторов бывает достаточно для расхождения ниш сосуществующих видов. Наиболее часто наблюдается расхождение в пространстве, реже – по пище, а наиболее редко – по времени активности.

Из модели экологической ниши вытекает, что конкурентное вытеснение одного вида другим будет наблюдаться только в том случае, когда рост популяций конкурирующих видов ограничен именно нехваткой одного общего ресурса, по которому невозможно расхождение. Виды, занимающие одни и те же ниши в разных сообществах, называются *экологически эквивалентными, или викарирующими*.

В заключение следует отметить, что экологическая ниша – отвлеченное понятие, обозначающее все, в чем нуждаются организмы, т.е. все условия среды, которые необходимы им для поддержания популяции, все необходимые для этого ресурсы, иными словами экологическая ниша – характеристика функциональной роли вида в сообществе.

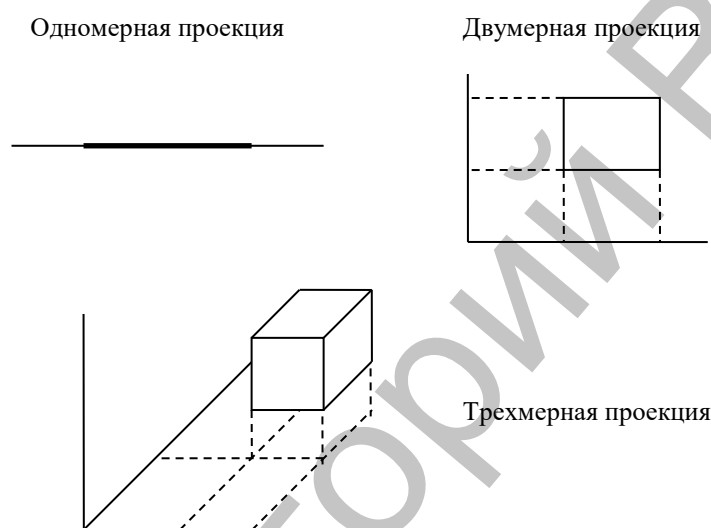


Рис. 8.3. Многомерная модель экологической ниши

**Разнообразие форм эксплуатации.** Эксплуатация – широкая категория отношений, где выделяется 4 основные формы: истинное хищничество (голофагия), пастбищное хищничество (мерофагия), паразитоидность и паразитизм.

**Голофаги**, истинные хищники, убивают жертву сразу и съедают за свою жизнь множество жертв.

**Мерофаги**, пастбищные хищники, обычно съедают только часть жертвы, нанося ей при этом определенный, но не обязательно смертельный ущерб. За свою жизнь мерофаги эксплуатируют многих жертв, с которыми не имеют особо тесных связей.

**Паразиты** тесно связаны со своим хозяином, забирают у него лишь часть его ресурсов и не обязательно причиняют смерть. Их связь с хозяином очень тесна; в типичном случае особь паразита всю свою жизнь связана с одним-единственным хозяином.

**Паразитоиды**, организмы, для которых паразитизм обязателен лишь на определенной жизненной стадии (например, некоторые перепончатокрылые).

Легко понять, что выделенные здесь категории эксплуататоров не являются резко ограниченными друг от друга и связаны переходами.

**Хищничество как форма взаимодействия.** *Хищничество* – взаимодействие между двумя популяциями, результаты которых отрицательно сказываются на росте и развитии одной популяции и положительно – на другой. Если хищник – первичный консумент, то взаимодействие называют *растительностью*. Если одна популяция продуцирует вещества,

вредные для конкурирующей популяции, взаимодействие обозначают термином *аллелопатия*, или *антибиоз*.

Среди консументов выделяют *монофагов* (животных, питающихся одним видом жертвы), *олигофагов* (несколько видов одного семейства) и *полифагов*. Часто для удобства их делят на *специалистов* (моно- и олигофаги) и *универсалов*.

Влияние хищника на динамику популяций жертвы всегда неоднозначно. Существуют, например, беспорные случаи, когда хищничество оказывает значительное повреждающее действие на жертву и наоборот. Кроме того, немало примеров свидетельствует об относительной устойчивости популяций хищника, несмотря на колебания численности жертвы и т.п.

Для выяснения причин, определяющих взаимозависимость динамики численности популяций в таких системах, применяется немало подходов, но в основном две группы моделей.

*Модель Лотки – Вольтерра* основана на уже известных нам дифференциальных уравнениях. Модель состоит из двух компонентов:  $N_1$  – численность популяции жертвы,  $N_2$  – хищника. Численность жертвы во времени будет определяться естественным приростом и величиной элиминации хищником:  $\frac{dN_1}{dt} = r \cdot N_1 - p_1 N_1 N_2$ , где  $p_1$  – эффективности, с которой хищник находит и ловит жертву. Динамика численности хищника в модели определяется уравнением:  $\frac{dN_2}{dt} = f p_1 N_1 N_2 - d N_2$ , где  $f p_1 N_1 N_2$  – скорость потребления пищи,  $f$  – эффективности, с которой пища переходит в потомство хищника. Из этих уравнений и состоит описываемая модель взаимодействия. Свойства этой модели можно исследовать, построив изоклины для двух взаимодействующих популяций (рис. 9.1) и совместить их.



Рис. 9.1. Изоклины хищника и жертвы

Совместив обе изоклины, получим картину взаимодействия популяций: их численность претерпевает неограниченные сопряженные колебания (рис. 9.2).

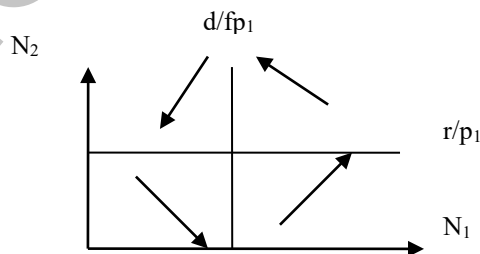


Рис. 9.2. Графическая модель взаимодействий в системе «хищник-жертва»

Популяция жертв сохраняет постоянную численность, если плотность хищника равна  $r/p_1$ . Если плотность хищника ниже этого значения, то плотность жертвы растет. Для того чтобы постоянство сохраняла популяция хищника, плотность жертв должна быть равна  $d/fp_1$ . Ниже этой плотности жертв плотность хищника всегда будет уменьшаться, выше – увеличиваться. Точка пересечения изоклин соответствует условию постоянства численности обеих

популяций, другие точки на этой плоскости совершают движение по замкнутым траекториям, отражая регулярные колебания численности хищника и жертвы. Размах колебаний определяется начальным соотношением плотностей. Чем оно ближе к точке пересечения изоклин, тем меньше окружность, описываемая векторами, и соответственно меньше амплитуда колебаний.

Модель Лотки-Вольтерра послужила отправной точкой для разработки более реалистичных моделей системы хищник-жертва.

Эволюция любого хищника неотрывна от эволюции его жертв совершенно так же, как эволюция жертв обусловлена эволюцией хищников. Отставание в этой эволюционной гонке равносильно гибели. Неудивительно, что в ходе эволюции у хищников выработались достаточно эффективные средства нападения, а у жертвы – средства защиты.

**Паразитизм как форма взаимодействий.** В традиционном понимании *паразит* – это организм, который получает необходимые питательные вещества от одного или очень небольшого числа организмов-хозяев, причиняя им обычно вред, но не вызывая немедленной гибели. Паразитизм как тип взаимоотношений весьма сходен с комменсализмом, однако принципиально отличаются эти взаимоотношения тем, что а) паразиты тесно связаны со своим хозяином и редко могут существовать изолированно; б) при регуляции своей среды обитания паразит зависит от хозяина; в) паразиты причиняют хозяину, по крайней мере, незначительный вред (снижают врожденную скорость популяционного роста хозяина и (или) его численность).

Разнообразие форм паразитов, способов их питания и объектов паразитизма очень высоко. Несмотря на это механизмы использования хозяев общие и для зоо- и для фитопаразитов. Наиболее удобно деление паразитических организмов на микро- и макропаразитов.

1) *Микропаразиты* непосредственно размножаются в теле хозяина (обычно внутри его клеток). Наиболее известными микропаразитами являются бактерии и вирусы, простейшие, низшие грибы.

Микропаразитов делят на передаваемых от одного хозяина к другому непосредственно и при участии другого вида – переносчика. Непосредственная передача бывает почти мгновенной. В другом случае паразит продолжительное время находится в покоящейся стадии и передается при физическом контакте хозяина с паразитом.

2) *Макропаразиты* растут в теле хозяина, но при размножении образуют особые инвазионные стадии, покидающие его, чтобы заселить новых хозяев. Они часто обитают в межклеточных пространствах или полостях тела, но, как правило, не внутри клеток. Как и в случае с микропаразитами, здесь можно выделить формы, передающиеся непосредственно (например, вши, фитопатогенные грибы, нематоды и др.) и те, которым для этого необходим переносчик (гельминты, клещи, блохи).

Размещение паразитов в популяции хозяина редко бывает случайным – обычно оно агрегированное, т.е. многие особи хозяина если и заражены, то небольшим числом паразитов, а немногие – большим. Наиболее широко используемый статистический показатель – **частота встречаемости заболевания**, т.е. доля (%) особей в популяции хозяев, зараженных данным паразитом. Это удобно, так как самих паразитов подсчитать невозможно. А с другой стороны, масштабы заражения напрямую связаны с количеством паразитов в теле хозяина. Этот параметр называют **интенсивностью заражения**, т.е. средней интенсивностью заражения можно считать среднее число паразитов, приходящееся на одного хозяина во всей популяции (включая и незараженных особей).

Математический подход к изучению динамики популяций паразита и хозяина применяется более эффективно, чем в любой другой области экологии. Много сходного между динамикой взаимодействий паразит-хозяин и хищник-жертва, описываемых уравнениями Лотки-Вольтерры. Тем не менее, для разных групп паразитов общая модель динамики имеет свои специфические особенности.

1. *Микропаразиты, передаваемые прямым путем.* Во всех исследованиях по динамике популяций паразитов важнейший параметр – **основной коэффициент воспроизводства  $R_p$** , который сходен с биотическим потенциалом в случае других природных популяций, но в случае паразитизма означает среднее число новых случаев заболевания, возникших

в связи с каждым уже зараженным хозяином. Чтобы инфекция распространялась, должен быть превышен **порог передачи**, при котором  $R_p=1$ . При  $R_p<1$  инфекция затухает, при  $R_p>1$  – расширяется. Основными условиями, определяющими основной коэффициент воспроизводства в популяции паразита являются следующие:

- плотность популяции восприимчивых особей ( $N$ ), с увеличением которой растет  $R_p$ ;
- скорость передачи инфекции ( $\beta$ ), которая пропорциональна частоте контактов между особями хозяина и заразности заболевания, т.е. вероятности того, что при каждом контакте произойдет его передача;
- доля хозяев, живущих долго и являющихся переносчиками инфекции ( $f$ );
- средний период времени, в течение которого зараженный хозяин остается заразным ( $L$ ).

Таким образом,  $R_p = \beta \cdot N \cdot f \cdot L$ .

Плотность популяции, соответствующая порогу распространения, называется **критической плотностью** ( $N_T$ ).

2. **Микропаразиты, передаваемые переносчиком.** В этом случае при расчете  $R_p$  учитываются характеристики жизненного цикла, как хозяина, так и переносчика. Уравнение

в данном случае оказывается более сложным:  $R_p = \beta^2 \cdot \frac{N_v}{N_h} \cdot f_v \cdot f_h \cdot L_v \cdot L_h$ ,

где  $N_v, N_h$  – соответственно плотности популяций переносчика и хозяина;

$f_v, f_h$  – доли зараженных переносчиков и хозяев, доживающих до момента, когда они сами становятся заразными;

$L_v, L_h$  – периоды времени, в течение которых переносчики и хозяева остаются заразными;

$\beta$  – эффективность передачи, имеет вторую степень в уравнении, так как при каждом контакте возбудители инфекции передаются как хозяину, так и переносчику.

Для того чтобы заболевание возникло и распространялось, соотношение численностей переносчика и хозяина должно превышать критический уровень, поэтому мероприятия по борьбе с инфекцией направлены обычно на уничтожение переносчиков, лишь косвенно влияя на самих паразитов.

3. **Макропаразиты, передаваемые прямым путем.** Поскольку при изучении макропаразитов единицей исследования является сама особь паразита, поэтому коэффициент воспроизводства будет соответствовать числу потомков, произведенных взрослым паразитом за всю его жизнь и перешедших к размножению. Порог передачи в данном случае также определяется соотношением  $R_p = 1$ . Для макропаразитов животных математическая модель динамики описывается следующим выражением:  $R_p = (\lambda \cdot L_a \cdot f_a) \cdot (\beta \cdot N \cdot L_1 \cdot f_1)$ .

Величины в скобках отражают репродуктивные вклады взрослого паразита и его инвазионной стадии:

$\lambda$  – скорость образования яиц взрослой особью;

$\beta$  – скорость передачи;

$N$  – плотность популяции хозяев;

$L_a$  – средняя продолжительность жизни инвазионной стадии вне организма хозяина;

$f_a$  – доля паразитов, достигающих половой зрелости в хозяине;

$f_1$  – доля особей на расселительной стадии, которая становится инвазионной.

Для многих видов макропаразитов (например, кишечных глистов) скорость передачи и средняя продолжительность жизни инвазионной стадии зависят от характера перемещений и поведения хозяев, поскольку и то и другое влияет на попадание яиц в рот с пищей, водой и т.д. По этим же причинам большинство передаваемых прямым путем паразитов чрезвычайно плодовиты. Следовательно, для этих паразитов критические пороговые плотности очень низки, и они устойчиво существуют в разреженных популяциях людей (например, охотников и собирателей).

При моделировании динамики растительных макропаразитов следует принимать во внимание такие обстоятельства, как латентный период между моментом заражения хозяина и началом спороношения на нем.

4. **Макропаразиты с непрямой передачей.** Основной коэффициент воспроизводства таких паразитов зависит от большого числа величин и описывается уравнением

$$R_p = (\lambda_1 \cdot L_{a1} \cdot f_{a1}) \cdot (\beta_1 \cdot N_1 \cdot L_{i1} \cdot f_{i1}) \cdot (\lambda_2 \cdot L_{a2} \cdot f_{a2}) \cdot (\beta_2 \cdot N_2 \cdot L_{i2} \cdot f_{i2}),$$

где  $\lambda_1$  и  $\lambda_2$  – скорости образования яиц взрослой особью и скорость образования личиночных стадий в пром. хозяине;

$N_1, N_2$  – плотности популяций основного и промежуточного хозяев;

$\beta_1, \beta_2$  – скорости передачи личинок промежуточным и окончательным хозяевам;

$L_{a1}, f_{a1}$  и т.д. – соответственно средняя продолжительность жизни и доля доживших до заразной стадии взрослых паразитов, зараженных переносчиков, и личиночных стадий, развивающихся в них.

Основная экологическая роль хищничества, паразитизма и других вариантов пищевых связей в сообществах заключается в том, что, последовательно питаясь друг другом, живые организмы создают условия для круговорота веществ, без которого невозможна жизнь. Вторая не менее важная роль этих отношений – взаимная регуляция численности видов.

**Мутуализм и протокооперация.** *Мутуализм* – это облигатные взаимовыгодные отношения между популяциями. Как установить, что определенные отношения являются облигатными? Если организмы, стоящие во взаимовыгодных отношениях, встречаются в естественных условиях только вместе, это свидетельствует о неразрывной характер их связи.

Преимущества, которые получает организм, вступающий в мутуалистические отношения, могут быть различны. Часто, по крайней мере, один из партнёров использует другого в качестве пищи, тогда как второй получает защиту от врагов или благоприятные для роста и размножения условия. В других случаях вид, выигрывающий в пище, освобождает партнёра от паразитов, опыляет растения или распространяет семена.

Мутуализм – распространенное явление. Например, развитая наземная жизнь существует лишь благодаря мутуалистическим отношениям. Образование значительной наземной биомассы планеты – результат мутуализма растений с грибами и бактериями. Но и потребление растительной биомассы в существенной степени связано с процессами из этой категории. Все растительноядные млекопитающие в той или иной степени используют эндосимбиотическую микрофлору своих кишечника.

Естественно, мутуализм распространен не только на суше. Для водных экосистем чрезвычайно характерен мутуализм животных с различными эндосимбиотическими водорослями. Например, благодаря эндосимбионтам существуют и рифообразующие кораллы, и крупнейшие из моллюсков – тридакны. Классическим примером мутуализма являются лишайники – лишенообразующие грибы.

Тесный контакт видов при мутуализме вызывает их совместную эволюцию. Характерным примером служат взаимные приспособления, которые сформировались у цветковых растений и их опылителей. Часто виды-мутуалисты совместно расселяются.

Мутуализм очень мало изучался с помощью математического моделирования, хотя некоторые достижения здесь все же имеются. На первый взгляд, создать математические модели мутуалистических взаимоотношений нетрудно. Для этого уравнения Лотки-Вольтерры, описывающие рост популяций видов, следует видоизменить, введя коэффициенты, определяющие эффективность роста численности видов в присутствии друг друга. Модель такого взаимодействия можно описать системой уравнений:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1(1 - N_1/K_1 + \beta_{12}N_2/K_1)N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2(1 - N_2/K_2 + \beta_{21}N_1/K_2)N_2. \end{cases}$$

Графическое решение модели – сопоставление изоклин обоих видов.

Безусловно, экологи недооценивали значение мутуализма даже в большей степени, чем паразитизма. Но изучение мутуализма затрагивает одну из наиболее фундаментальных проблем экологии.

**Протокооперация** – это факультативные взаимовыгодные отношения между двумя популяциями. Связанные этими отношениями виды могут встречаться как вместе, так и порознь. Вероятно, протокооперация распространена значительно шире, чем об этом принято думать. Зачастую грань между протокооперацией и мутуализмом провести весьма нелегко. Иногда наблюдаются промежуточные между этими двумя категориями отношения, когда один из видов может встречаться и без второго, а второй в своем распространении всецело зависит от первого.

Рассматриваемое нами отношение может быть связано непрерывным переходом не только с мутуализмом, но и с комменсализмом. В случае взаимовыгодных отношений, выгода, получаемая двумя видами, далеко не всегда является одинаковой. Если для одного из видов отношения становятся практически безразличными, их следует классифицировать как проявление комменсализма

**Комменсализм как форма взаимодействия популяций.** *Комменсализмом* называются прямые или опосредованные через среду отношения между двумя популяциями, от которых одна – популяция комменсала – получает выгоду (увеличивает свою численность в ответ на увеличение численности партнера), а другая – популяция хозяина – индифферентна к этим отношениям и не зависит от численности комменсала. Из этого определения следует, что выгода, которую получает комменсал, не связана с какими-то специальными затратами со стороны хозяина, а является следствием его нормальной активности или жизнедеятельности. Зачастую комменсализм связан почти непрерывными переходами с протокооперацией (если хозяин начинает получать выгоду от своего партнера) или с паразитизмом (если хозяин испытывает вред).

Основой формирования комменсализма могут быть различные типы биотических связей: трофические (комменсал может питаться отмершими хозяевами или их частями, а также отходами их жизнедеятельности), топические (комменсал использует другой вид как место обитания – *синойкия*), форические (комменсал обеспечивает распространение или расселение за счет другого вида – *зоохория*).

Моделирование взаимодействия между комменсалами и их хозяевами – задача, аналогичная рассмотренным нами для других типов взаимодействий. Логической основой является все то же уравнение Лотки-Вольтерра. Математическая модель взаимодействия имеет вид:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1(1 - N_1/K_1 + \beta_{12}N_2/K_1)N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2(1 - N_2/K_2)N_2, \end{cases}$$

где  $\beta_{12}N_2/K_1$  – компонент, отражающий положительное влияние хозяина или результатов его жизнедеятельности. Исход взаимодействия определяется графическим решением системы уравнений:  $0 = K_1 - N_1 + \beta_{12}N_2$  и  $0 = K_2 - N_2$ .

Отношения типа комменсализма очень важны в природе, так как способствуют более тесному сожительству видов, более полному освоению среды и использованию пищевых ресурсов.

**Аменсализм и нейтрализм.** *Аменсализм* – тип межвидовых взаимоотношений, при котором один вид, именуемый аменсалом, претерпевает угнетение роста и развития, а второй, именуемый ингибитором, таким испытаниям не подвержен. Иногда аменсализм рассматривают как крайний случай конкуренции. Такие отношения возникают, когда один из конкурентов оказывается существенно сильнее другого.

Аменсализм широко распространен во взаимоотношениях видов растений и ингибирующим фактором является либо отрицательное средообразование (одностороннее или, реже, взаимное), либо выделение ингибитором в окружающую среду каких-либо прижизненных выделений, отрицательно воздействующих на растение-аменсал (аллелопатия).

Примером одностороннего отрицательного средообразования может служить влияние деревьев-доминантов на виды мохового и травяного ярусов. Пример взаимного отрицательного средообразования – отношения сфагновых мхов и сосудистых растений на сфагновом болоте. Между сфагновыми мхами, неограниченно растущими вверх, и сосудистыми растениями – вересковыми (багульник, болотный мирт, андромеда, клюква), сосной и некоторыми осоками – складываются отношения взаимного аменсализма без конкуренции. В тропических океанах распространено явление, называемое «красным приливом». Планктонные панцирные жгутиковые водоросли динофлагелляты накапливают в себе токсин, которым подавляют конкурентов и защищаются от хищников. Когда этих водорослей становится много, вода приобретает красноватый оттенок и становится опасна для большинства живых организмов, включая рыб и донную фауну.

Динамика численности видов при взаимодействии по типу аменсализма описывается моделью вида:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1(1 - N_1/K_1 - \alpha_{12}N_2/K_1)N_1 \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2(1 - N_2/K_2)N_2, \end{cases}$$

в которой компонент  $-\alpha_{12}N_2/K_1$  отражает интенсивность ингибирования одного вида другим. Исход взаимодействия определяется графическим решением системы уравнений:  $K_1 - N_1 = 0$  и  $K_2 - N_2 - \alpha_{21}N_1 = 0$ .

Еще один тип взаимодействия, выделенный нами в общей классификации – **нейтрализм** – отношение, при котором популяции не влияют друг на друга. Сказанное означает, что эти две популяции как бы не существуют друг для друга.

Может ли такое явление наблюдаться вообще, когда речь идет о двух популяциях, населяющих одну экосистему? Строго говоря, нет. Каждый организм потребляет ресурс, рассеивает энергию, изменяет среду и тем самым, хотя бы в небольшой степени, влияет на все обитающие совместно с ним организмы. Но это влияние может быть очень малым - ниже некоего порогового значения, после которого рассматривать его становится незачем. С этой точки зрения нейтрализм - не отсутствие влияния двух популяций друг на друга, а ситуация, когда таким влиянием можно пренебречь.

А в каком случае взаимодействие двух популяций в составе одной экосистемы будет минимальным? Когда между популяциями нет прямых связей, когда они принадлежат к разным трофическим цепям, каждая из которых хорошо зарегулирована. Вероятно, многоножка геофил, питающаяся мелкими беспозвоночными детритной пищевой цепи, и соя, питающаяся плодами и насекомыми в кронах деревьев, очень слабо влияют друг на друга, связи между ними могут быть опосредованными, трудно выявляемыми.

Все типы взаимодействия популяций решают важные экологические задачи: во-первых, стабилизируют популяции и сообщества, повышая их устойчивость; во-вторых, решают энергетическую проблему функционирования экосистем, прежде всего, за счет трофических связей между популяциями.

## Лекция 10. Популяция как единица эволюции и управления

### План:

1. Популяция – элементарная единица эволюции.
2. Влияние основных характеристик популяции на формирование эволюционных явлений.
3. Популяция и систематика.
4. Популяция как единица эксплуатации.

5. Популяция как единица регулирования численности.
6. Популяция как единица охраны.
7. Популяция как единица биомониторинга.

Основными концепциями популяционной биологии являются:

- популяция как единица эволюции;
- популяция как единица управления.

Популяция играет фундаментальную роль в процессе эволюции. Такое важное положение популяции в эволюционном процессе в значительной степени определяет возможность выделения популяционного уровня и возникновение всей популяционной биологии как самостоятельного направления исследований.

В любой области биологического исследования приходится, в конце концов, расчленять подлежащий изучению материал на какие-то единицы, далее разумно неподразделимые в контексте данной области исследования. В генетике такой единицей оказывается ген, в систематике вид. При изучении экосистем – биогеоценоз и т.д. В эволюционном исследовании такой далее неподразделимой единицей оказывается популяция. Несомненно, такое подразделение отражает дискретную природу жизни.

Любые изменения отдельных особей ни к каким эволюционным процессам сами по себе привести не могут: индивидуально и дискретно возникающее изменение должно стать групповым, подвергнуться воздействию тех или иных эволюционных факторов. Это возможно лишь в рамках популяции как минимальной, длительно существующей, организованной группы особей, которая неподразделима без утраты ее целостности и других свойств (и в этом смысле элементарна) и обладает собственной эволюционной судьбой.

В природных популяциях либо постепенно, либо относительно резко меняется частота различных генотипов. Один набор и числовые соотношения генотипов сменяются другим набором и соотношением частот. Такое изменение популяционного аллелофонда – генотипического состава популяции – является элементарным эволюционным явлением. Не мимолетная флуктуация генетического состава популяции (происходящая повсеместно и непрерывно), а только достаточно длительное изменение можно считать элементарным эволюционным явлением. Критерием длительности является время (в числе поколений), необходимое для возникновения генотипического равновесия. Переход от одного генотипического равновесия к другому и будет элементарным эволюционным явлением.

Каждое такое явление возникает в природных популяциях не само по себе, а в результате воздействия элементарных факторов на элементарный материал. Элементарным эволюционным материалом оказываются мутации – дискретные изменения дискретных единиц наследственной информации – генов, хромосом, хромосомных наборов, и несущих генетическую информацию внеядерных (пластид, митохондрий).

Мутации влекут за собой изменения любых признаков и свойств фенотипа и в комбинациях и рекомбинациях определяют всю изменчивость живых организмов, а также гетерогенность природных популяций и различия между таксонами.

Элементарными эволюционными факторами, то есть причинами первично вызывающими изменения генотипического состава популяции оказываются следующие:

- а) ненаправленно и стохастически меняющие генотипический состав популяции (генетико-автоматические процессы, дрейф генов)-
  - мутационный процесс;
  - колебания численности (популяционные волны);
  - изоляция.
- б) направленный фактор-
  - естественный отбор.

Мутационный процесс и популяционные волны – факторы- «поставщики» элементарного эволюционного материала. Изоляция – фактор – «усилитель» возникающих генетических различий. Естественный отбор формирует адаптации.



Любая популяция постоянно подвержена совместному давлению всех элементарных факторов эволюции. Однако давление этих факторов может меняться независимо друг от друга и достаточно резко.

Давление мутационного процесса может меняться в связи с локальным повышением фона химических и физических мутагенов. В истории любой популяции время от времени происходит повышение или понижение численности. Изоляционные барьеры время от времени возрастают или снижаются.

Наконец, постоянно меняются и вектор (давление и направление) естественного отбора. По всей видимости, давление отбора в большинстве случаев оказывается выше суммарного давления всех остальных эволюционных факторов, что доказывается, например, быстрым возникновением устойчивости к инсектицидам у насекомых и т.п.

Следует подчеркнуть, что действие каждого из элементарных факторов эволюции необходимо рассматривать первично всегда по отношению к конкретной популяции, а не к виду в целом. Природные популяции каждого вида обычно находятся в различного рода взаимодействиях. Характер и степень этих взаимодействий определяется в основном степенью давления изоляции между смежными популяциями.

По биологическому содержанию такие взаимодействия могут быть двух типов. К первому относятся случаи односторонних или двухсторонних проникновений или взаимопроникновений особей отдельных интенсивно отбираемых генотипов из одной популяции в другую (диффузия аллелей). Так «прогрессивные» признаки и свойства распространяются в пределах ареала вида, пока не достигнут либо непреодолимых барьеров, либо адаптивных границ.

Кроме такой диффузии аллелей возможен другой тип взаимодействия между популяциями – вытеснение особей одной популяции особями другой. Этим путем происходит как бы расселение одной популяции за счет другой. Но в природных условиях наблюдаются все переходные варианты.

Описанные теоретически ясные микроэволюционные события, к сожалению, не подкреплены значительным числом изученных ситуаций в реальных природных популяциях.

**Влияние основных характеристик популяции на формирование эволюционных явлений.** Элементарное эволюционное явление лежит в основе всех дальнейших, более крупных механизмов и явлений в эволюции, составляя ее первый и исходный момент. Многие из особенностей популяции непосредственно или опосредованно влияют на формирование эволюционных явлений.

**Величина популяции.** Сокращение эффективной величины популяции и занимаемого популяцией ареала (при прочих равных условиях) должно ускорять протекание большинства возникающих изменений. При этом, как показывает практика и теоретические расчеты, будет существенно усиливаться роль стохастических факторов.

**Изоляция.** Понижение давления изоляции приводит к большему нивелирующему влиянию соседних популяций, как бы «разбавлению» специфического генотипического состава данной популяции.

Высокая степень изоляции повышает вероятность изменения генотипического состава популяции под влиянием стохастических факторов. Увеличение степени изоляции (при одновременном уменьшении размера популяции) резко повышает вероятность выщепления рецессивных мутаций и ведет к повышению гомозиготизации популяции. Это, с одной стороны, может ускорить возникновение элементарного явления, а с другой резко ограничить потенциальные возможности изменения популяции при изменении давления и направления отбора, то есть поставит популяцию под угрозу вымирания.

В целом эффект изоляции оказывается благоприятным для быстрого формообразования. Анализ случаев быстрого формообразования некоторых островных форм однозначно свидетельствует об этом. Например, из 30 выделяемых в Великобритании подвидов мелких млекопитающих, 29 (97%) обнаружены именно на мелких островах (R. Berry, 1977).

**Пространственное положение популяции.** Популяции бывают центральные и периферические. Маленькие и сильно изолированные популяции, судя по многочисленным наблю-

дениям в природе, чаще встречаются на периферии видového ареала. На их основе могут возникать группы популяций, значительно отличающихся по генотипическому составу (и фенотипическому) от основной части вида.

С генетической точки зрения периферийные популяции оказываются чаще с меньшим размером генетического груза и, соответственно, с меньшим мобилизационным резервом изменчивости, с меньшим числом леталей и меньшей гетерозиготностью. Чаще именно на периферии видového ареала обнаруживаются полиплоидные формы и другие заметные уклонения.

Вероятно, каждая популяция на краю ареала может обладать меньшим объемом генетической изменчивости, но взятые вместе, краевые популяции будут более разнообразными, чем центральные.

Возрастная структура популяции. Состав популяций из многих возрастных групп приводит к одновременному существованию в популяции нескольких перекрывающихся поколений взрослых, размножающихся особей. Это может существенно усложнить скрещивание в такой популяции и ослабить изоляцию во времени между поколениями по сравнению с популяциями, включающими в момент размножения особей лишь данного поколения или одной возрастной группы. Такое положение, видно, может быть неблагоприятным для возникновения и закрепления элементарного эволюционного явления и последующего формообразования.

Малая популяционная изученность большинства видов не позволяет привести сравнительные данные по разным видам, но косвенным подтверждением этого вывода может служить явление, открытое М.В. Миной (1971): существует обратная связь между числом видов в роде и числом одновременно размножающихся возрастных групп и поколений, характерных для популяций видов данного рода (рис. 10.1).

Процесс формообразования в целом и процесс эволюции кариотипа не обязательно должны совпадать во времени, хотя вероятность закрепления в процессе микроэволюции новой мутации в широком смысле слова, казалось бы, должна быть выше у форм с более сильной изоляцией во времени, то есть при меньшем числе перекрывающихся поколений и одновременно размножающихся возрастных групп.

Половая структура популяции. Между отклонением от исходного первичного соотношения полов 1:1 и особенностями формирования эволюционных явлений не прослеживается определенной связи. Резкие отклонения от равновесного соотношения полов являются, как правило, специальными адаптациями для определенных популяций и не влияют сами по себе на скорость или другие особенности процесса микроэволюции.

В то же время несомненно, что у агамных и партеногенетических форм возможности эволюционной апробации вновь возникающих наследственных изменений выше. У таких форм любая мутация сразу же проявляется, не будучи скрытой в гетерозиготном состоянии. Однако

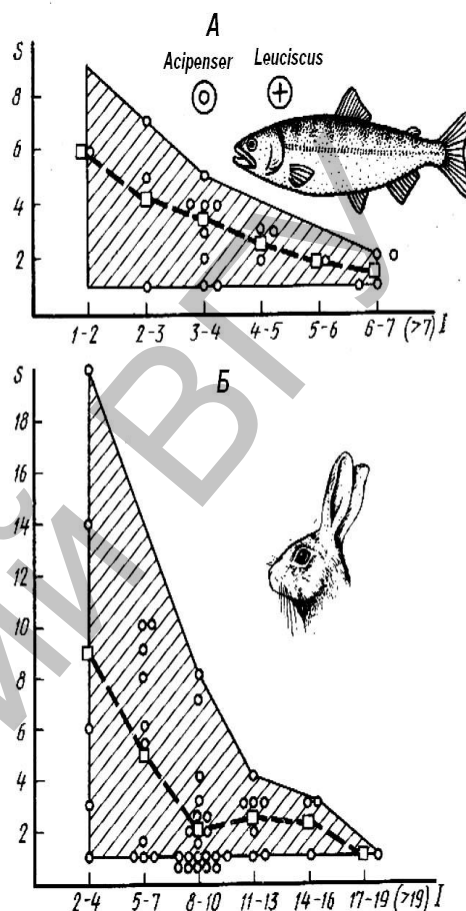


Рис. 10.1. Обратная связь между числом видов в роде и числом одновременно размножающихся поколений у рыб (А) и млекопитающих (Б) фауны Евразии (по М.В. Мине из Н.В. Тимофеева – Ресовского и др., 1977)

темпы эволюции таких форм совсем не выше, чем двуполовых организмов. По-видимому, их широкие возможности приспосабливаться к резким изменениям условий тормозят прогрессивное развитие, связанное с приобретением адаптаций все более широкого значения.

Другим важным эволюционным качеством таких популяций оказывается способность переносить более резкие колебания численности. Возникновение новой популяции возможно от единственной споры или семени, сохраняющих порой жизнеспособность большой период времени.

Пространственно – генетическая структура популяции. Это важный фактор, влияющий на возникновение элементарных эволюционных явлений. В одном случае происходит разделение популяции на сохраняющие свою самостоятельность на протяжении ряда поколений группы демов, в другом – происходит эффективное «перемешивание» особей. Такое наблюдается, например, у некоторых уток с их огромным радиусом репродуктивной активности, или у рыб при наличии одного или немногих нерестилищ для всей популяции. Конечно, эти ситуации создают разный эволюционный фон для возникновения и распространения устойчивого изменения популяции. При прочих равных условиях в первом случае вновь возникшие генотипы оказываются локализованными на протяжении ряда поколений, во втором – могут быстро распространяться по всей популяции.

Однако в первом случае популяция может представлять собой мозаику генетических различных демов, из которой (при изменении вектора отбора) возможен быстрый выбор и размножение (с полным использованием потенциала геометрической прогрессии размножения) редкого генотипа. Во втором случае такой процесс будет явно замедлен.

С. Райт (1948) установил, что скорость микроэволюции должна быть больше в подразделенной на многие группы особей популяции в том случае, если каждая из групп подвержена собственному вектору естественного отбора. Ясно, что при прочих равных условиях разбивка популяции на мелкие группы особей является одним из реальных условий для быстрой эволюции.

В общей форме можно заключить, что пространственно-генетическая структура популяции будет определять и пространственно-генетическую структуру вида в целом. У видов с очень большим радиусом репродуктивной активности процессы формообразования замедлены (Грант, 1985).

Подводя итог, можно сказать, что особенности популяции, несомненно, должны влиять на скорость фиксации элементарных эволюционных явлений. Вопрос, однако, заключается в том, будет ли это влияние определяющим по сравнению с действием различных элементарных эволюционных факторов. Несомненно и то, что все популяции внутри вида обладают разными эволюционными потенциями.

**Популяция и систематика.** Популяции являются низшими установившимися, длительно существующими в эволюции и занимающими определенный ареал, группами особей внутри вида. Все они неизбежно отличаются друг от друга какими-то особенностями и, в конечном счете, генетически уникальны. Возникает вопрос: нельзя ли популяцию как устойчивую и генетически уникальную группу особей считать и элементарным, низшим таксоном? По всей видимости, нельзя, так как любой таксон характеризуется теми или иными морфофизиологическими признаками и занимает определенный ареал. Популяции тоже занимают ареал, но характеризуются не столько специфическими признаками, присущими большинству особей, сколько различным соотношением генотипов (аллелей). Они не обязательно выражаются в фенотипически установившем различии всех особей одной популяции от другой. Поэтому, являясь элементарным видовым населением, популяции автоматически не могут быть включены в систему внутривидовых таксонов.

В то же время в систематике необходимо считаться с популяциями. Иногда подвиды могут совпадать либо с отдельными популяциями, либо (что бывает чаще) с небольшой группой популяций. По мере расширения популяционных исследований число случаев, когда какие-то группы популяций будут отличаться от соседних на уровне 75%-ного различия особей (формальный ранг подвида в зоологической систематике), будет, несомненно, расти.

Итак, поскольку популяции оказываются элементарными эволюционными единицами (реальными структурами, где действуют элементарные эволюционные факторы, которые модифицируют элементарный эволюционный материал), то без их систематического изучения невозможно никакое обстоятельное микроэволюционное исследование. В то же время, надо ясно отдавать себе отчет в значительной сложности микроэволюционных ситуаций, складывающихся в природе. Все микроэволюционные факторы в своем действии взаимозависимы, зависят и от собственных характеристик популяции, и от наличного эволюционного материала. На рис.10.2 показаны некоторые из этих взаимодействий в конечном счете выражающиеся в скорости протекания микроэволюционного процесса, начиная от формирования популяций и кончая их вымиранием. Этим проблемам, несомненно, надо уделять больше внимания в полевых и экспериментальных исследованиях. Необходимо также упомянуть о неизбежно несколько разном эволюционном содержании популяции в разных крупных группах живых организмов.

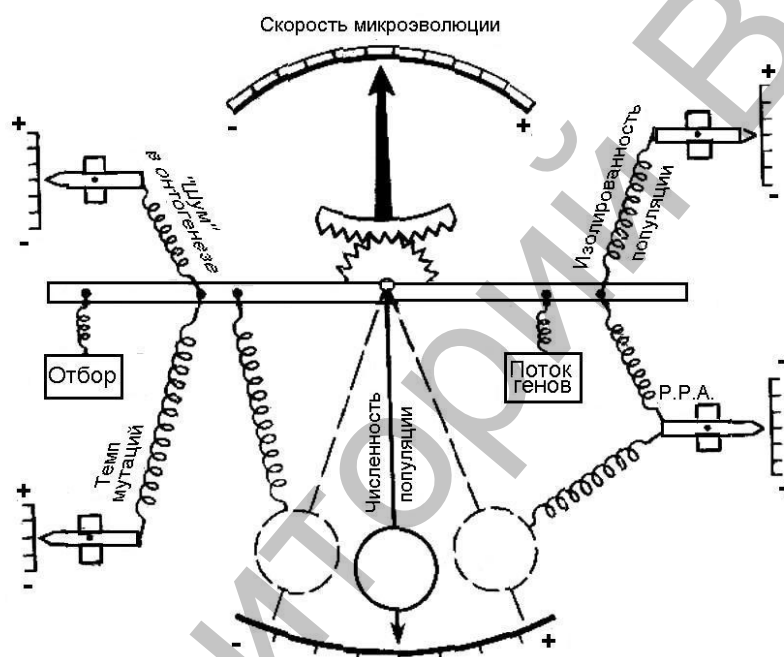


Рис. 10.2. Схема взаимодействия некоторых основных эволюционных факторов в популяции

**Популяция как единица управления.** По мере интенсификации использования живых природных ресурсов планеты и усиления антропогенного давления даже на прямо не эксплуатируемых видов живых организмов, управление популяциями становится условием эксплуатации и сохранения живой природы, а также регулирования численности направленно подавляемых популяций.

**Популяция как единица эксплуатации.** Авторегуляция. Биологической основой любого неистощимого промыслового изъятия является присущая любой популяции способность к геометрической прогрессии размножения, обеспечивающая избыток молодых особей. В естественных условиях этот избыток молодых крайне важен. Он обеспечивает, с одной стороны, постоянное давление жизни, ведущее к естественному отбору. С другой стороны, он же (избыток) обеспечивает наиболее полную реализацию скрытого наследственного разнообразия, что опять таки способствует интенсификации естественного отбора.

При эксплуатации любого живого природного ресурса избыток молодых оказывается тем резервом, на котором основано любое длительное изъятие особей человеком из природных популяций. Оказывается, что популяция в ответ на изъятие в определенных пределах

может заметно увеличить воспроизводство, например, в результате ускорения полового созревания или непосредственного увеличения плодовитости.

Поэтому эксплуатация живых природных ресурсов основана на способности всякой популяции к авторегуляции: в ответ на изъятие части особей в популяции (в определенных пределах и при определенных условиях) может увеличиться темп размножения. Определить эти пределы и эти условия для каждой из эксплуатируемой популяции – важная задача прикладной популяционной биологии.

Определение границ эксплуатируемых группировок. Промысловая нагрузка должна распределяться в расчете не на мелкие внутривидовые группировки особей и не вид в целом. Только выделение в природе естественных, длительное время существующих независимо друг от друга, достаточно многочисленных и со своими биологическими параметрами групп особей – настоящих природных популяций – позволяет организовать неистощимую эксплуатацию живых природных ресурсов.

*Примеры:*

Успешное управление демографическими параметрами эксплуатируемой группировки *косуль* оказалось возможным на территории, не меньшей 10 тысяч га и при численности взрослых особей в несколько тысяч голов. Группировки меньших размеров и вид в целом управлению не подчинялись (Дёжкин, 1985). Если определять численность вида вообще и только исходя из него вести промысел, результат может быть только один – истребление, одна за одной, отдельных популяций, нарушение всей внутривидовой структуры и потеря этого вида как промыслового ресурса (эксплуатация ресурсов китообразных, атлантической сельди).

Определение демографических параметров управляемой популяции. Выделение популяций как единиц управления – важный, но не единственный шаг в подходе к популяции как единице управления. Важным моментом оказывается определение оптимальных размеров и других демографических параметров управляемой популяции. Одна и та же популяция по численности при разном возрастном и половом составе, разных способах изъятия оказывается способной давать различную по величине продукцию. При этом, возможны 2 главных подхода:

- стратегия поддержания популяции на уровне максимально устойчивого изъятия;
- поддержание популяции на уровне оптимальной устойчивой численности.

Вторая стратегия более применима для мало эксплуатируемых, находящихся под угрозой исчезновения популяций, первая – для большинства промысловых интенсивно эксплуатируемых видов. Конкретные параметры плодовитости в разном возрасте, продуктивности, выживаемости до определенного возраста, оптимальной продолжительности репродуктивного периода оказываются не только видоспецифичными, но и специфичными для отдельных популяций. Например, в популяции *лося* на Аляске темп воспроизводства не нарушается при соотношении **10 самцов: 100 взрослых самок**, а в шведской популяции соотношение **10:20** соответственно резко понижало репродуктивные способности популяции, и оптимальным оказалось соотношение **10:10** или даже **11:9**. При этом надо учитывать характер местообитания и другие биогеоценотические связи. Расчеты показывают, что в мозаичных местообитаниях выгоднее поддерживать эксплуатируемую популяцию лосей на основе не долго живущих, более плодовитых лосих. В условиях стабильных местообитаний (или при наличии сильного пресса хищников) выгоднее иметь популяцию с большей продолжительностью генерации (до 10 лет) и рождением одного детеныша.

Не преувеличивая, можно все же сказать, что по отношению к ряду охотничье-промысловых млекопитающих, а также многим рыбам достигнуты положительные результаты, свидетельствующие о возможности длительной неистощимой эксплуатации природных популяций. При этом важным инструментом управления популяцией оказывалось селективное изъятие части особей (определенного пола, возраста, размера, в определенные сроки и т.п.). К сожалению, в ряде случаев селективность изъятия при современных способах добычи оказывается практически недостижимой (кроме сроков и мест охоты).

Алгоритм стратегии управления популяцией. Популяционный подход в управлении эксплуатируемыми популяциями должен быть основан, как минимум на 4 главных условиях или этапах (алгоритм) реализации этого подхода:

1. Выделение в качестве единиц управления отдельных популяций;
2. Определение необходимого набора демографических параметров управляемой популяции (темпов созревания, плодовитости на разных этапах онтогенеза, оптимального третичного соотношения полов, продолжительности генерации и т.д.);
3. Выбор стратегии управления популяцией с учетом ее биологических возможностей, экосистемных связей и экономических параметров;
4. Разработка методов влияния на биохорологическую, демографическую, генетическую, экологическую структуру популяции (в основном посредством точного селективного изъятия).

**Популяция как единица регулирования численности.** Концепция «Популяция как единица управления» важна не только для промысловых видов, но и для тех видов, которые оказываются объектами сдерживания численности, объектами подавления. К ним относятся все растущее число видов в сельском, лесном, охотничьем и рыбопромысловом хозяйствах, а также в медицине. Масштабы проблемы обычно недооцениваются биологами. Потенциально опасными для сельского хозяйства считаются более 10 тысяч видов членистоногих, 1,5 тысяч нематод, 5 тысяч видов грибов, 30 тысяч видов растений, много простейших и вирусов. Это так называемые виды-вредители, что не совсем верно. Задачи популяционной биологии в отношении этой группы видов состоят также в управлении их численности, но посредством сдерживания, подавления массовых вспышек. К сожалению, современная прикладная биология не может похвастаться серьезными успехами. Отсутствие грамотного популяционного подхода дает обычно лишь кратковременный эффект мероприятий по подавлению численности, а в долговременном аспекте ведет к возникновению так называемых «сверхвредителей» и «сверхсорняков».

По отношению к любому сильнодействующему агенту в популяциях обычно есть индивидуальные генетические различия по чувствительности. Выжившие в результате применения ядов особи, дают потомство, которое оказывается устойчивым к применяемым ядам. Ныне нечувствительность к одному или нескольким пестицидам возникла более, чем у десятков тысяч популяций более 400 видов, приносящих ущерб в сельском и лесном хозяйствах, и более, чем у 100 видов в медицине.

В популяционной биологии нет готового решения, что же делать с быстро распространяющейся резистентностью к химическим средствам защиты. По-видимому, самым радикальным средством был бы полный отказ от применений химической защиты в силу стратегической безнадежности такой борьбы. В популяционной биологии накапливается все большее число фактов, свидетельствующих о совершенно разных генетических потенциалах популяций одного вида по отношению к применяемым химическим средствам защиты. Например, резистентность к антикоагуляту у крыс в разных популяциях определяется аллелями, по крайней мере, 7 разных генов.

Итак, несомненно, что при необходимости подавлять численность каких-то нежелательных видов единицей управления численностью должна быть естественная популяция. Поэтому научно обоснованное проведение любых мер по регулированию численности должно предваряться определением границ природных популяций вида – объекта подавления численности. Пока лишь в редких случаях это требование выполняется на практике, что зачастую делает всю работу по регулированию численности не эффективной.

**Популяция как единица охраны.** Противоположная по задачам группа прикладных проблем популяционной биологии связана с сохранением редких и исчезающих видов. Масштабы проблемы значительны. По-видимому, в настоящее время 1 вид исчезает в день, и этот темп может возрасти в ближайшее время до 1 вида в час. Десятки тысяч видов животных и растений требуют срочной охраны, сотни тысяч видов претерпевают резкие изменения, ведущие к опасному снижению их численности.

Но любой вид исчезает не сразу, а путем сокращения и исчезновения отдельных его популяций. Поэтому популяционно-биологические проблемы, связанные с охраной живой природы, сегодня оказываются не просто актуальными, а сверх важными. Исчезнувший вид восстановить невозможно. С каждым исчезающим видом беднеет биосфера и сужается спектр возможностей развития для человечества в целом. Понимание важности решения именно популяционных проблем охраны природы привело к развитию биологии охраны природы (M. Soule, B. Wilcox, 1980). Все многочисленные популяционные проблемы сохранения живого в той или иной степени отражаются в двух главных – изменение структуры популяции и изменение (обычно сокращение) численности составляющих популяцию особей.

Изменение структуры популяции. Реакция популяции на повреждающий фактор будет весьма различной при разной возрастной структуре. В одном случае для гибели популяции будет достаточно одноразового влияния какого-либо фактора, устраняющего от размножения всех взрослых особей в период сезона размножения. Это возможно по отношению ко многим короткоживущим видам насекомых, мелких птиц и млекопитающих с сезонным размножением один раз на протяжении жизни. Например, уничтожение или просто устранение от размножения весной всех взрослых бурозубок прекратит существование популяции, так как в это время популяция состоит исключительно из взрослых особей. В то же время даже полное уничтожение майских жуков не приведет к исчезновению популяции, поскольку большая часть популяции хруща существует в виде разновозрастных личинок в разных слоях почвы. Надо также добавить, что практически любая форма эксплуатации природных популяций включает селективное по отношению к разным возрастным группам антропогенное воздействие (сбор или семян, или только проростков, изъятие новорожденных у некоторых ластоногих, только взрослых у птиц и млекопитающих). Это обязательно необходимо учитывать при организации охраны вида.

Не менее важным для сохранения популяции оказывается и поддержание оптимальной половой структуры. В ряде случаев антропогенное давление направлено избирательно на один из полов, что серьезно нарушает половую структуру популяции.

Степень устойчивости природных популяций к антропогенным воздействиям в значительной степени оказывается связанной именно с сохранением и поддержанием ее структурированности. Антропогенное влияние не может не затрагивать возрастно-половую, пространственную и генетическую структуру популяции. При этом дробятся популяционные ареалы, снижается плотность населения, контакты между особями становятся спорадическими. Как следствие, снижается жизнеспособность популяции, происходит ее угасание, иногда сопровождающееся ускорением микроэволюционных процессов.

Связь структуры популяции с проблемами охраны живого делают неизбежным вывод о том, что именно популяция должна рассматриваться и в проблемах охраны природы как ключевая единица управления.

Изменение величины популяции. Популяция как естественно-историческая структура может существовать лишь при определенном размахе в определенном диапазоне величины. Верхние пределы, определяемые возможностью сокращения численности популяции, как генетической системы, в контексте проблемы охраны имеет лишь теоретическое значение. Главное внимание должно быть обращено на нижние пределы – проблема минимальной численности.

Прежде всего, при решении задачи определения минимальной величины популяции встают две разноплановые задачи:

- сохранить популяцию на какое-то время в контролируемых условиях, не допустив снижения жизнеспособности (это задание срочное и кратковременное);
- выработать у популяции адаптации к жизни в условиях измененной среды.

Иногда при этом возникает дилемма: надо ли стараться сохранить, например, зубра в неизменном виде или надо пытаться получить максимально похожую на зубра новую форму. Это две стороны одной и той же проблемы.

При определении минимальной численности популяции надо иметь в виду, что для решения этой задачи имеет значение не общее живущих, а число размножающихся особей,

то есть эффективная величина популяции, которая обычно составляет 60–85% взрослых особей. Она резко колеблется в зависимости от генетического «вклада» размножающихся особей в генотип следующего поколения, что бывает при сколько-нибудь сложной популяционной структуре. Практически минимальная величина популяции определяется, прежде всего, опасностью проявления отрицательных последствий близкородственного скрещивания – инбридинга. В селекции принимается обычно, что степень инбридинга в одном поколении не должна превышать 2–3%, иначе отбор не успевает устранить из популяции неблагоприятные аллели.

Практика животноводства говорит о возможности краткосрочного безопасного инбридинга в 1% на поколение (это соответствует эффективной величине популяции в 50 особей). Отсюда, в биологии охраны природы выводится правило краткосрочного выживания – правило 1%-ного инбридинга (M. Soule, 1980).

Для того, чтобы сохранить фенотип дикого животного, необходимо вести отбор по гораздо большему числу признаков и свойств, чем это делают в животноводстве. Это вызывает необходимость снижения степени инбридинга и увеличения численности популяции. Поэтому уровень эффективной величины популяции в 50 экземпляров оказывается неприемлемым для сохранения популяций диких видов.

Другой важный вывод из практики животноводства – заметное снижение плодовитости в небольших по размеру популяциях даже при величине коэффициента инбридинга в 0,5–0,6%. Эмпирическое обобщение таково: число поколений до вымирания в результате инбридной депрессии примерно в 1,5 раза больше эффективной величины популяции, то есть популяция из 10 размножающихся в каждом поколении взрослых животных угаснет через 15 поколений. Например, средний дятел из 15–20 пар, изолированных в Южной Швеции, через 10 поколений исчезла без изменения местообитания (Peterson, 1985). Учитывая это, эффективная величина популяции для высших позвоночных животных, обеспечивающая их надежное выживание, не должна быть меньше нескольких сот особей, а для беспозвоночных – нескольких десятков тысяч особей. Кроме того, теоретические расчеты показывают, что численность особей – основателей популяции имеет меньшее значение для выживания популяции, чем численность поддерживаемой в дальнейшем группы особей. Вывод о том, что численность длительно поддерживаемой группы важнее численности особей-основателей, крайне важен при практической организации сохранения редких форм в неволе.

Инсуляризация популяции. Антропогенный пресс на живую природу вызывает инсуляризацию пригодных для жизни местообитаний – разделение прежде единого или слабо разделенного ареала популяции на фрагменты, изолированные участки. После инсуляризации процесс исчезновения популяции происходит с тем большей скоростью, чем меньше площадь таких островков и сильнее их изоляция.

Таким образом, общий вывод из приведенных примеров по изменению численности и структуры популяции – именно популяция является единицей управления и при решении проблем охраны живой природы.

**Популяция как единица биомониторинга.** Изменения в окружающей природе, происходящие под влиянием антропогенных причин, становятся специальным объектом исследований с самых разных точек зрения. Промысловикам важно знать состояние природных популяций эксплуатируемых видов, их кормовой базы, состояние популяций хищников и конкурентов.

Те же вопросы возникают при разработке мероприятий по охране любого вида или мер подавления в случае необходимости сдерживания численности. Огромное значение приобретает наблюдение за состоянием популяций различных видов животных и растительных организмов в связи с проблемой качества окружающей человека природной среды.

Во всех этих случаях возникает необходимость биомониторинга – слежения за биологическими объектами. Процессы биомониторинга могут включать слежение за видовым составом природных сообществ и учет появления особей тех или иных видов, состоять в учете тенденций изменений численности особей какого-либо вида и изменения площади его ареала. В последнее время внимание исследователей привлечено метод биологического мониторинга,



основанный на анализе морфологической изменчивости в природных популяциях. Преимуществом популяционного мониторинга является возможность обнаружения даже незначительных изменений состояния популяции, еще не связанных с существенными нарушениями в жизнеспособности индивидуумов. Улавливаемые изменения в природных популяциях могут быть однозначно интерпретированы с позиции влияния каких-то внешних средовых факторов на уровень онтогенетической стабильности составляющих популяцию особей. Все сказанное свидетельствует о том, что популяция оказывается единицей управления, как при эксплуатации живых природных ресурсов, так и при любом регулировании численности видов, а также при проведении мероприятий по охране любых живых организмов. По существу уже возникла специальная отрасль популяционной биологии – прикладная популяционная биология.

## ЛЕКЦИЯ 11. Основные направления изучения природных популяций

### План:

1. Основные подходы к изучению природных популяций.
2. Генетический подход.
3. Экологический подход.
4. Биохимический подход, его достоинства и недостатки.
5. Онтогенетический подход.
6. Физиологический подход.
7. Этологический подход.
8. Фенетический подход.

После того, как были описаны основные черты природных популяций, рассмотрены и определены основные свойства природных популяций, целесообразно рассмотреть реализованные в современной науке основные подходы к их изучению.

К настоящему времени в наибольшей степени развиты популяционная генетика и популяционная экология, но интенсивно развиваются также популяционная морфология, физиология, биохимия, в меньшей степени популяционная биогеография, этология и биология развития. Поэтому мы последовательно рассмотрим генетический, экологический, морфологический, биохимический, онтогенетический, физиологический, этологический и комплексный фенетический подходы в изучении популяций.

**Генетический подход.** Он занимает основополагающее место в исследованиях природных популяций. Главная задача популяционной генетики – выяснение закономерностей динамики генетической структуры популяции. Ее интересует не столько признак, сколько его наследственная обусловленность и вероятность появления или исчезновения в чреде поколений.

Главный методический подход – выяснение статистики и динамики частот тех или иных аллелей и генотипического состава популяции. Большой вклад внесли Харди и Вайнберг, С.С. Четвериков, А.С. Серебровский и др. Важное значение для понимания происходящих в популяции генетических процессов имеют следующие положения классической генетики:

1. Различные мутации затрагивают любые признаки фенотипа, начиная от общей жизнеспособности и кончая мельчайшими особенностями строения и функционирования любого органа;

2. Нет гена, изменение которого сказалось бы только на одном единственном признаке: всякое изменение генома затрагивает несколько признаков фенотипа (принцип плейотропии или принцип полифении). Справедливо и обратное положение – каждый фенотипический признак находится под действием нескольких генов (принцип полимерии). Отсюда вывод 1: нет фенотипического признака, который не был бы как-то отражен в генотипе;

3. Развитие каждого признака всегда находится под совместным влиянием генотипа и внешней среды. Из вывода 1 и факта 3 следует вывод 2: есть признаки, находящиеся под

влиянием немногих генов (олигогенные) и есть признаки, находящиеся под влиянием большого числа генов (полигенные);

4. Один и тот же генотип в разных условиях способен привести к появлению разных фенотипов. Поэтому наследуется не сам признак, а возможность проявления спектра вариаций данного признака в определенном диапазоне колебаний внешних условий (принцип «нормы реакции»).

Работы в области популяционной генетики позволили сделать фундаментальное обобщение о насыщенности природных популяций скрытой генетической изменчивостью. Для любой популяции характерна гетерозиготность (генотип каждой особи должен содержать хотя бы одну вновь возникшую мутацию) и полиаллелизм (до 505 генов в популяции обычно представлены более, чем одним аллелем, а каждая особь животных и растений вариабельна по десятку тысяч генов. Не менее важным является открытие генетического полиморфизма - регулярной и одновременной встречи в ареале популяции двух и более генетически резко различных форм с частотой, которая не может быть объяснена появлением лишь случайных мутаций. При этом различают гетерозиготный полиморфизм и адаптационный полиморфизм.

Изучение внутривидовой популяционной генетики является сейчас едва ли не одним из самых главных направлений популяционной генетики. Оно позволяет подойти к пониманию механизмов поддержания генетической структуры популяции.

Этому посвящено большое число работ. На их основании сформулированы 3 важных правила.

*Правило 1.* Все популяции различны по генетическому составу, что вытекает из уникальности аллелофонда каждой популяции.

*Правило 2.* Уровень различий между популяциями по сравниваемым генам (локусам) не всегда прямо связан с пространственной удаленностью (хотя обычно близко расположенные популяции сходны).

*Правило 3.* Аллелофонд системы популяций стабильнее аллелофонда отдельных популяций, то есть, чем крупнее популяционно-генетическая система, тем она устойчивее. Вид - максимально устойчивая система.

*Правило 4.* Близкие признаки могут обнаруживать как сходную, так и различную картину распределения в пространстве. Сходные частоты аллелей, обнаруживаемые в разных популяциях теоретически могут быть следствием двух различных воздействий: а) сходного давления отбора (конвергенции); б) нивелировки различий из-за генетического обмена (диффузия).

*Правило 5.* Все различия в генетическом составе популяций определяются, в конце концов, действием естественного отбора.

Задачи на будущее:

1. Выяснение диапазонов возможного действия и взаимодействия эволюционных факторов;

2. Выяснение различного уровня панмиксии в природных популяциях. Не исключено, что по мере накопления фактов представление о панмиксии может отойти в разряд мифов, а широчайшее распространение ассортативного скрещивания окажется всеобщим правилом. Среди множества примеров ассортативного скрещивания и не случайного образования пар, приведем один, связанный с человеческим обществом. По ряду признаков обнаружена значительная корреляция между супругами в Англии (R. Berry, 1977):

Признак	Корреляция, %
Память	57
Коэффициент умственного развития	47
Длина уха	40
Обхват талии	38
Масса	28
Цвет глаз	26
Величина шеи	24

Если бы пары подбирались случайно, то корреляции между признаками партнеров не должно быть вообще;

3. Переход от изучения распространения в пространстве и времени определенных аллелей и генотипов к изучению популяции, как естественно-исторического образования;

4. Выявление условий, необходимых для сохранения генетической структуры популяции при постоянном давлении различных внешних и внутренних (мутационный процесс и т.п.) факторов, то есть поддержания генетического гомеостаза популяций;

5. Серьезной проблемой для популяционной генетики является изучение численно достаточно представительных выборок.

Но как фундаментальны ни были данные популяционной генетики, с одним генетическим подходом, без учета экологических особенностей популяции, нельзя сегодня решать проблемы популяционной биологии.

**Экологический подход.** Экология изучает закономерности взаимоотношения организма и окружающей среды. Организм – понятие широкое, включающее живые и биокосные слагаемые, начиная от отдельного индивидуума (особи) и кончая биосферой в целом. Экология, зародившись в недрах классической биологии, в настоящее время вышла далеко за ее рамки. Существуют экология человека, экология города, глобальная и многие другие разделы экологии. Классическую экологию теперь часто называют биоэкологией. В ней давно существовал раздел, посвященный изучению популяций. Однако под популяцией при этом имелось в виду любая группа индивидуумов, а не обязательно генетическая система в естественно-историческом смысле. Поэтому, хотя многое из сделанного в этом направлении полностью приложимо к изучению популяций как генетико-эволюционных систем, поставить знак равенства между экологией популяций или популяционной экологией в классическом ее смысле и экологическим подходом при изучении природных популяций как единиц эволюции и генетических систем было бы неправильно.

В популяционной биологии экологический подход означает выяснение связей популяции как целостной системы (своеобразного организма) с внешними по отношению к популяции факторами, как биотическими, так и абиотическими. Это означает исследование вещество-энергетических и информационных параметров популяции, определение параметров экологического гиперпространства, формируемого популяцией. Это означает выяснение места популяции как консумента, продуцента или редуцента, места разных возрастно-половых групп в трофической сети конкретных биогеоценозов, а также иных, кроме трофических, связей популяции.

Главоря о вещественно-энергетических характеристиках популяции прежде всего имеются в виду общая численность и ее динамика, рождаемость, смертность, возрастная структура и соотношение полов, скорости популяционного роста и типы такого роста, плотность, биомасса, продукция и продуктивность и т.д.

Экологический подход связан с изучением возникновения приспособлений конкретной популяции как к физико-географическим факторам среды, так и к биотическим взаимоотношениям, использованию пространства, успешному размножению и сосуществованию с другими организмами.

Главными направлениями реализации экологического подхода при изучении природных популяций оказываются следующие:

- 1) специальное изучение экологической структуры популяции;
- 2) изучение экологических аспектов изоляции между популяциями, то есть взаимодействия разных популяций внутри вида;
- 3) выяснение связи пространственно-временных изменений генотипического состава популяции с изменением внешних условий.

Экологический подход крайне важен для понимания текущих в природе процессов на популяционном уровне. Более того, без такого подхода эти процессы вообще не могут быть поняты. Во-вторых, ни одно популяционно-экологическое исследование в чистом виде не

будет так интересно, как комплексное эколого – генетическое. Насущным является введение генетической составляющей в любое экологическое исследование.

Успех и значимость экологического популяционного исследования в этих условиях определяет отделение существенного от несущественного. Это можно сделать, только выделяя в природе популяцию, как естественно-историческую, генетико-эволюционную систему, а не конгломерат особей, как это еще порой принимается, к сожалению, в биоэкологии.

**Морфологический подход.** Популяционная морфология как самостоятельное направление сформировалась около 50 лет назад. Основная ее задача состоит в изучении структуры, состава, статики и динамики популяций посредством выяснения морфологических признаков, то есть любых поддающихся сравнению структурных особенностей особей. Несомненно, что морфологический подход в изучении популяций частично перекрывается с генетическим, экологическим, фенетическим и онтогенетическим подходами. Так, например, любое изучение меланизма в природных популяциях бабочки или хомячка является, по существу, популяционно-морфологическим исследованием.

Морфологическим оказывается и изучение хромосомного полиморфизма – строения и числа хромосом, так как расширение изучения природных популяций в разных группах привело к тому, что были обнаружены, казалось бы, невероятные сочетания хромосом. Например, у серебряного карася встречаются особи с 100, 156, 160, 162, 166, и 206 хромосом, что не мешает им сохранять облик и экологию серебряного карася.

Круг проблем, затрагивающих популяционную морфологию, достаточно широк: выявление сходства и различия популяций и внутривидовых группировок, изучение структуры популяций, изучение микроэволюционных процессов посредством выявления действия отдельных эволюционных факторов.

В популяционной морфологии есть целый ряд специфических приемов и методов: метод суммы отклонений, метод морфологических профилей, морфологических индикаторов, разнообразные методы анализа показателей изменчивости, методы анализа географической изменчивости (методы изолиний и клинальной изменчивости).

Для популяционной морфологии непригодны мономорфные признаки, не изменяющиеся на видовом уровне. В анализе изменчивости морфологических признаков возможны 4 основные подходы:

- 1) изучение внутрииндивидуальной изменчивости (например, изменчивости сегментов тела);
- 2) изучение межиндивидуальной изменчивости;
- 3) изучение изменчивости разных признаков, как внутри популяции, так и между популяциями;
- 4) сравнение изменчивости разных популяций.

Примерами последних двух подходов являются следующие.

Изучение изменчивости отдельных признаков внутри популяции. Основой такого анализа служит аксиоматическое положение функциональной морфологии: *чем более функционально важны те или иные структуры, тем более жестко детерминируется их строение*. Например, изменчивость числа волос у млекопитающих огромна, а количество глаз – равно нулю.

Анализ потоков изменчивости. Нанесенные на график значения коэффициента вариации всех сравниваемых признаков (ранжированных по абсолютной величине среднего арифметического значения признаков) образуют определенную зону разброса значения, называемую *поток изменчивости*. При использовании достаточно многочисленной группы признаков (не менее 10) возникает возможность обнаружения тех из них, значения которых находятся на верхней или нижней границе этого потока (то есть оказываются либо заметно более, либо заметно менее изменчивости, чем им «полагается» быть, судя по величине их среднего арифметического и сигмы. Как правило, функционально важные признаки располагаются на нижней границе потока изменчивости и наоборот (рис. 11.1).

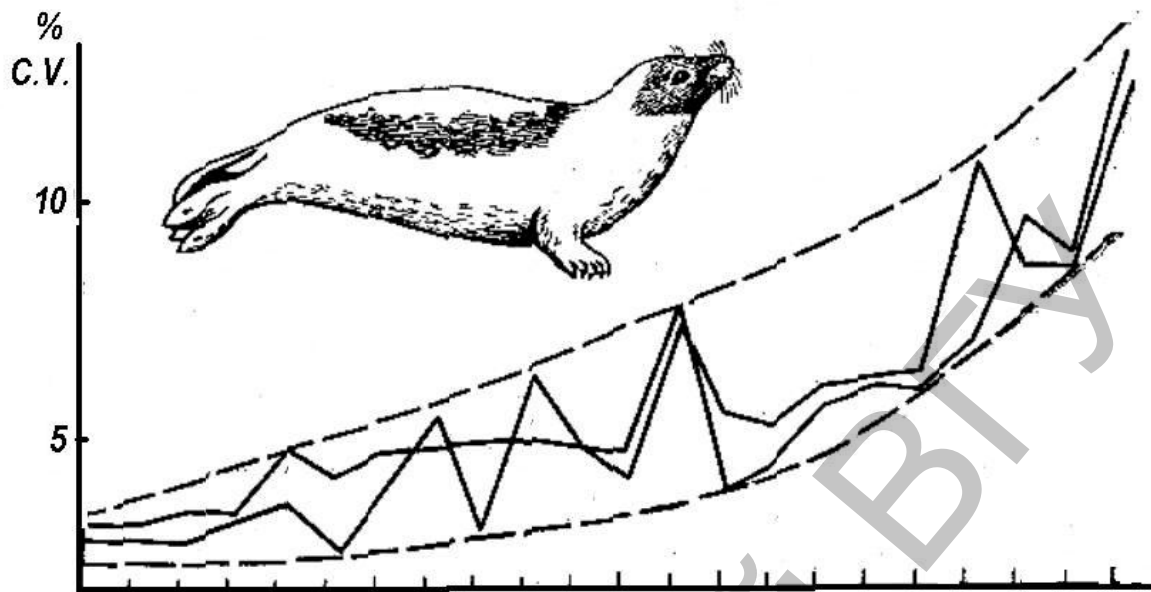


Рис. 11.1. Потоки изменчивости размеров черепа гренландского тюленя

Нахождение признака на нижней границе потока изменчивости определенно свидетельствует о сильном стабилизирующем отборе. Расположение признака у верхней границы потока изменчивости допускает 2 предположения – либо признак находится под слабым давлением отбора, либо он находится под сильным давлением на повышенную изменчивость.

Анализ линейно-объемных отношений. Этот анализ основан на известном феномене соотношения изменчивости объема (веса), поверхности и линейных размеров органа как 3:2:1 (Шмальгаузен, 1935). Если какие-либо конкретные показатели не находятся в предсказанном теоретическом соотношении, возникает реальная возможность анализа отклонений с экологической точки зрения.

Изучение морфологических признаков в разных популяциях. При сравнении разных популяций популяционная морфология располагает значительным арсеналом методов. Среди них метод морфологических профилей. При сравнении разных групп по одним и тем же признакам сопоставляются не абсолютные значения признаков, а относительные значения среднего квадратического отклонения  $\sigma$ , отнесенные к значениям какой-то одной популяции, принятой за эталон сравнения.

Диаграммы рассеивания или скаттер диаграммы. Их использование порой позволяет избежать дополнительной математической обработки и дает четкую картину различия на графике (рис. 11.2).

Морфологические ландшафты, контурные диаграммы (рис. 11.3).

Метод морфологических индикаторов. Сравнение индексов размера массы различных внутренних органов. Этим методом можно выявить даже мельчайшие различия между сравниваемыми группами, хотя это часто может входить в норму реакции.

Анализ действия естественного отбора. Такой анализ может быть произведен посредством изучения клинальной изменчивости или же выявления направленной ассиметрии признаков (рис. 11.4, 11.5).

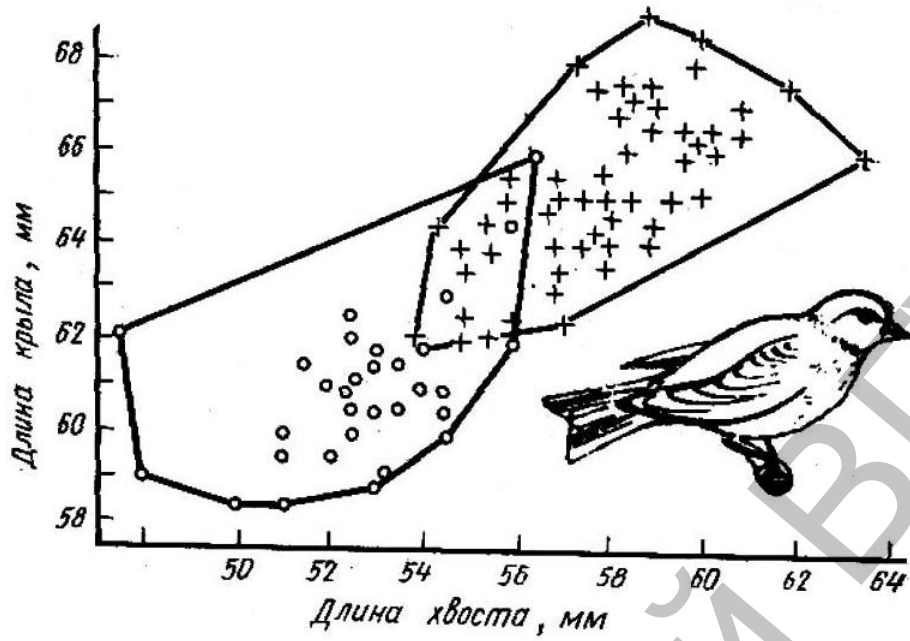


Рис. 11.2. Пример использования двухмерной скаттер-диаграммы для графического различия популяционных групп (различие между самцами двух популяционных групп синицы)

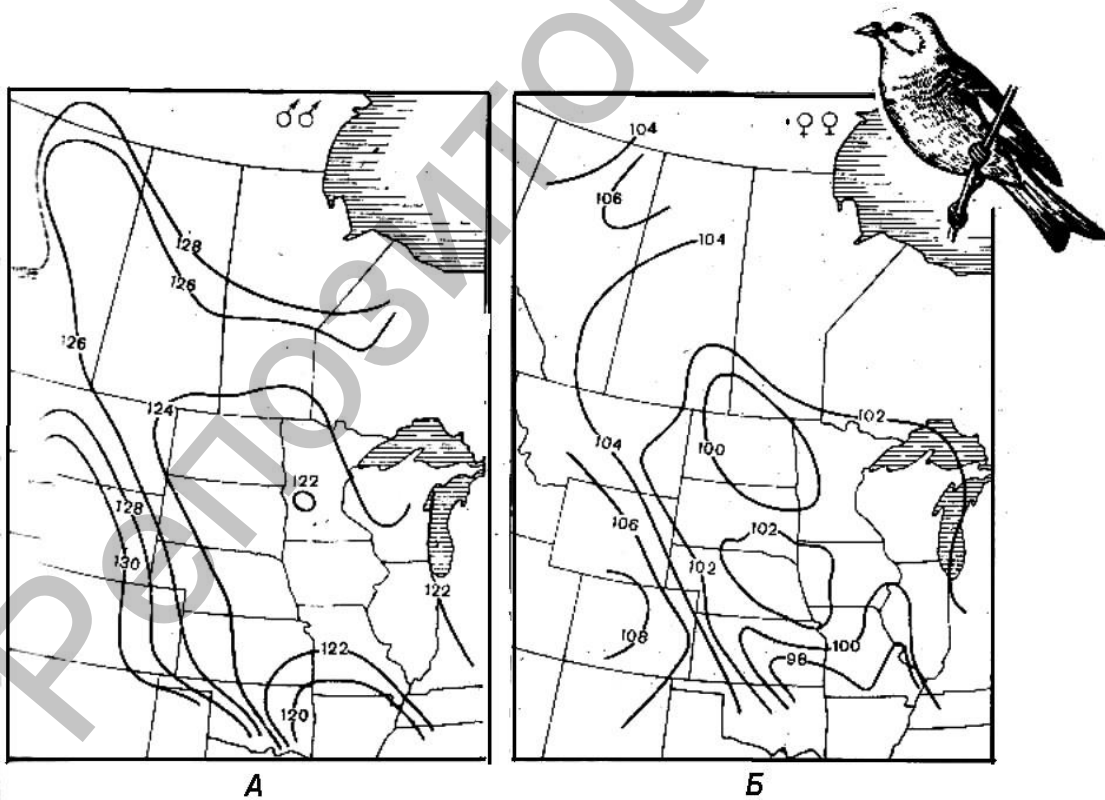


Рис. 11.3. Контурная диаграмма длины крыла самцов (А) и самок (Б) скворца.

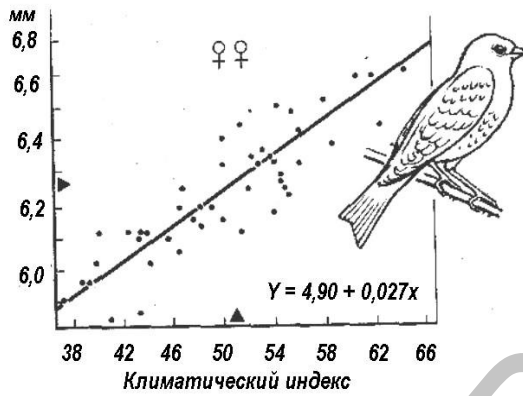


Рис. 11.4. Клиная изменчивость ширины верхней челюсти самок скворца

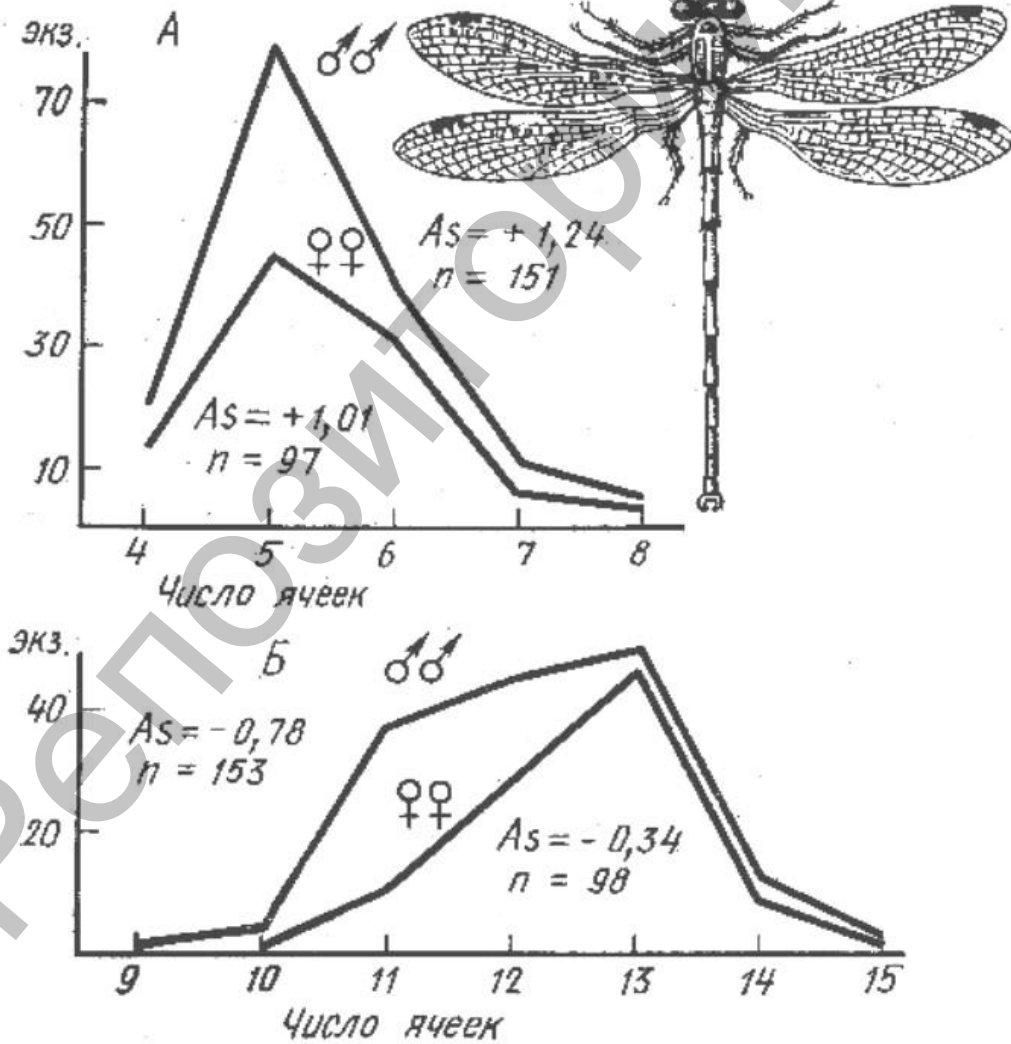


Рис. 11.5. Ассиметрия в распределении числа ячеек на двух разных участках крыла в популяции стрекозы лютки-стрелки

При сравнительной простоте морфологический метод изучения популяций иногда может иметь некоторые преимущества над другими. Конечно, морфологические исследования популяций всегда должны дополняться и эколого-генетическими подходами.

**Биохимический подход.** При изучении природных популяций широко используется комплекс подходов (иммунология, электрофорез белков и т.п.), которые можно объединить как биохимические. Практически любое широкое исследование биохимической изменчивости внутри вида приводит к выделению определенных, сходных между собой групп популяций. Популяции оказываются сходными как по частотам определенных электроморф, так и по их набору.

Исходя из генетической уникальности каждой популяции, можно предположить, что биохимический подход должен позволять выявлять любую отдельно взятую популяцию. Однако, это становится возможным лишь при достаточно большом числе белков, взятых для анализа.

Работы по разграничению популяций с помощью электроморф начались еще в начале 60-тых годов двадцатого века, но широким фронтом развернулись после фундаментальных работ Дж Хабби и Р. Левонтина (1966) и Г. Харриса (1966). К сожалению, в популяционной биологии после этого возможности биохимического подхода часто преувеличивались а недостатки приуменьшались.

Действительно, изучая белки, мы можем подойти к учету первичного действия гена, получаем возможность выделения гетерозиготных особей сразу и непосредственно, без обычного генетического анализа. Но это может быть при соблюдении как минимум двух условий.

Во-первых, необходимо, чтобы исследовалась достаточно репрезентативная выборка из всего спектра этих первичных генных продуктов. Если соблюдены эти условия, то при анализе биохимического полиаллелизма необходимо иметь в виду, по крайней мере, 4 возможных источника неправильной интерпретации данных:

- подвижность при электрофорезе одних и тех же белков из разных органов, в разные периоды онтогенеза и физиологического состояния неодинакова даже у одной и той же особи. Различной может оказаться подвижность белков у особей разного пола;

- некоторые из белков способны к быстрым изменениям под влиянием внешних условий. В эксперименте с вьюном после 30 дней пребывания рыб в воде при температуре 20° и 0° выявленное электроморфное различие на 20%;

- существуют мутации, понижающие ферментативную активность белков, которые неизбежно исказят исходную картину частоты данного аллеля;

- существуют чисто методические трудности адекватной интерпретации биохимического фенотипа – картин гель-электрофореза. Варьирование условий электрофореза дает существенно различные результаты (величины РН, разные гели и концентрации одного и того же геля, градиенты гелей, формы денатурации белка существенно влияют на выявление электроморф).

Наконец существует статистическая проблема репрезентативности выборки из популяции, особенно сложная для биохимических исследований. Для надежного суждения о частотах любого маркера ниже 5% необходим объем выборки в несколько сотен особей.

В заключение надо сказать, что изучение генетического полиморфизма, выраженного в частотах электроморф, дает интересные результаты при сравнении разных популяций и изучении внутривидовой структуры. Однако сомнительна возможность интерпретации электроморф как неких универсальных генетических маркеров. Видимо, их выраженность находится под более сильным воздействием факторов среды, чем это обычно подразумевается.

**Онтогенетический подход.** Суть онтогенетического подхода к изучению популяций заключается в использовании особенностей индивидуального развития (то есть любых особенностей роста и развития) для характеристики изучаемых популяций. Разные популяции могут различаться по характеру роста особей. Многочисленные данные по пресмыкающимся, земноводным, рыбам, млекопитающим, стрекозам и др. свидетельствуют о различии между популяциями в характере роста, скорости роста, инкубационного периода, скорости полового созревания. Эти онтогенетические подходы можно назвать «классическими».



В середине 70-х годов прошлого столетия возник и в настоящее время быстро распространяется еще один весьма перспективный подход в этой области. Речь идет о характеристике стабильности индивидуального азвития, определяемой по встречаемости фенотипических (изменений) и показателю асимметрии (В.М. Захаров, 1987).

**Физиологический подход.** Изучение физиологических особенностей особей с целью характеристики популяций и составляет содержание направления, которое может быть названо «популяционной физиологией».

Существует широкая внутривидовая изменчивость практически всех изученных физиологических параметров, начиная от характеристики крови и кончая особенностями газообмена, питания, размножения. В большом количестве такие данные содержатся в работах по экологической физиологии (И.А. Шилов). Разная чувствительность популяции к воздействию фактору оказывается обычной в природе.

В последние годы появилось много работ по выяснению нечувствительности отдельных популяций разных видов к паразитам и инфекциям. В настоящее время есть данные по различиям в инфекционной чувствительности для популяций десятков видов беспозвоночных и практически всех видов домашних животных к разным паразитам и инфекциям. Большое число работ посвящено различиям в ряде физиологических показателей крови (число эритроцитов, РОЭ, содержание гемоглобина и т.д.). Как популяционные эти данные должны быть приняты с большой осторожностью из-за их большой лабильности (многие показатели крови меняются даже от эмоционального состояния организма на протяжении нескольких десятков минут). Различают популяции по сократимости и теплоустойчивости белков.

Большая работа по изучению теплоустойчивости белков была проведена Б.П. Ушаковым (1959–1983). Он даже отстаивал концепцию теплоустойчивости как видового признака (критерия), но потом стало ясно, что это лишь популяционный показатель.

Интересные результаты дают исследования различий в протяжении репродуктивного периода в разных популяциях одного вида. Например, в северных районах живородящая ящерица всегда живородящая, в южных – часть откладывает яйца.

При исследовании физиологических показателей для характеристики популяций и внутривидовых групп особей, видимо, важным условием надо считать выяснение того, что изучает исследователь: обратимые приспособления (акклимации), реализуемые в рамках широкой нормы реакции, или генетическую структуру популяций.

**Этологический подход.** Число работ в области популяционной этологии довольно велико и имеет тенденцию к увеличению (Е. Wilson, 1975; Е.Н. Панов, 1983). Два направления, реализуемых при экологическом исследовании популяций:

- 1) Сравнение особенностей поведения особей разных популяций и их групп;
- 2) Изучение индивидуальных (внутривидовых) особенностей поведения.

Одним из самых популярных объектов этологических популяционных исследований являются птицы (географическая изменчивость песни зяблика – одна из самых первых работ в этом направлении).

Индивидуализация песен оказалась столь значительной, что позволила проследить передвижение отдельных птиц и их групп на путях миграции и на зимовках. Разделение по песенным диалектам было подтверждено существованием различий между такими группами и по частотам и по частотам биохимических электроморф.

Аналогичные данные по подразделенности видового населения по песенным диалектам давно известны для некоторых насекомых, а также бесхвостых амфибий, ряда китообразных.

Есть много работ, обнаруживших различие в других особенностях поведения у животных из различных популяций. Например, характер суточной активности полевого воробья (рис. 11.6) из разных географически удаленных популяций очень различен.

Интересные данные получены при использовании этологического подхода в случае активности живых организмов. Существенное различие по суточной активности популяций обнаружены, например, у полевок экономок, водяной, узкочерепной, пашенной, рыжей, красной полевок, полевой мыши, мыши-малютки.

Трудно переоценить роль этологического подхода при изучении одной из фундаментальных генетических характеристик популяций – системы скрещивания. Известно, что взрослые самцы горностающая оплодотворяют новорожденных, еще слепых самок прямо в гнезде, но неизвестно, характерно ли это положение для всех популяций, или только для прибалтийских, или же только в периоды понижения численности.

Несомненно, в ближайшем будущем исследования в области популяционной этологии будут значительно интенсифицированы, хотя бы потому, что они часто позволяют, не прибегая к изъятию животных из природных популяций, получать надежные популяционные характеристики, по существу, не отличающиеся от традиционных признаков-маркеров генотипического состава популяции – морфологических и биохимических.

По мере развития популяционной этологии будут расширяться возможности причинного анализа территориального размещения особей внутри популяции, формирования мелких группировок, распространения тех или иных систем скрещивания, возникновения той или иной пространственной структуры популяции.

**Фенетический подход.** Генетическое изучение видов, являющееся главным в изучении природных популяций, технически очень трудно или даже невозможно. Сейчас с генетической точки зрения изучено не более 200 видов животных (детально – 15–17), 70 видов растений. Выход из этого положения заключается в развитии фенетики.

*Фенетика популяций* – это распространение генетических подходов и принципов на виды и формы, собственно генетическое изучение которых затруднено или невозможно. *Предмет фенетики* – внутривидовая изменчивость, доводимая в конечном итоге до рассмотрения дискретных, альтернативных признаков-маркёров генотипического состава популяции – *фенов*.

Методы фенетики заключаются в вычлениении различных фенов, характерных для изменчивости изучаемых форм, количественное и качественное изучение фенов. Теоретической основой таких исследований является правило гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И. Вавилова.

Ключевым моментом в таком подходе оказывается выделение в общей изменчивости признаков признаков-маркёров генотипа. Такими оказались признаки, как правило, качественные, дискретные, альтернативные (остистость колоса, зазубренность ости, ломкость колосового стержня, окраска зерна), образ жизни (озимый яровой) и т.д.

Если какой-нибудь из этих признаков наследуется определенным образом у одного вида (популяции), то они должны вести себя близким образом у других близких видов или популяций. Так возникает реальная возможность (пусть даже в самом первом приближении)

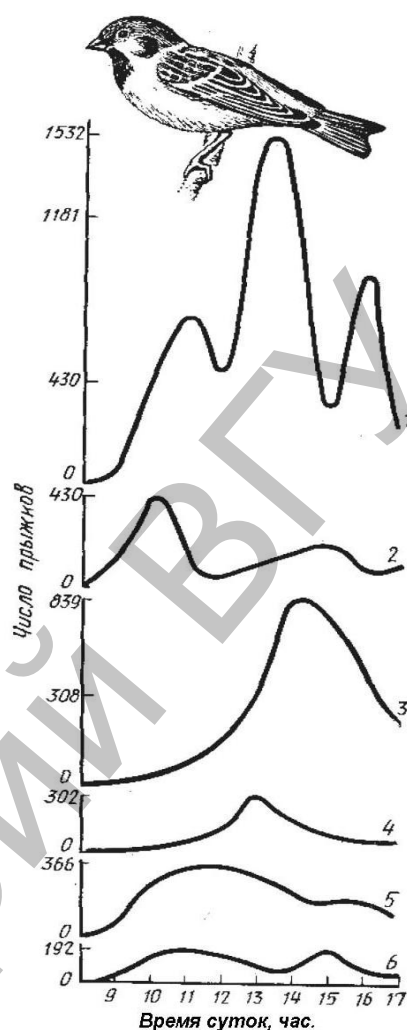


Рис. 11.6. Ритмы дневной активности полевых воробьев из разных (1–6) популяций

проанализировать с генетических позиций многократно более широкий спектр природных ситуаций, чем это возможно при собственно генетическом исследовании с анализом скрещивания. Сегодня использование неметричных вариаций – признаков-маркёров генотипического состава популяции становится все более обычным в самых разных группах. Несколько примеров выделения фенотипов приведены на рис. 11.7; 11.8. Фены могут быть не только морфологическими и онтогенетическими, но и физиологическими, этологическими и любыми другими.

Ген и фен. Фенами называются любые дискретные альтернативные вариации признаков и свойств особей, которые на всем имеющемся материале (обязательно многочисленном) далее не подразделимы без потери качества. Фены всегда отражают генетическую конституцию данной особи, а своей частотой – генетическую структуру популяции и других групп особей данного вида. Термин фен был введен В. Иогансеном для определения генетически обусловленного признака фенотипа.

Существуют 2 главных направления популяционных фенетических исследований: 1) изучение структуры и динамики отдельных фенофондов и 2) изучение фенофондов в пространстве (феногеография). Основные задачи, решаемые при популяционно-фенетическом подходе в значительной степени являются общими для всей популяционной биологии:

- изучение внутривидовой структуры посредством выделения фенетически различных групп особей;
- выделение границ между популяциями по резкому и устойчивому перепаду частот генов;
- выделение групп сходных популяций посредством сопоставления популяционных фенофондов по большому числу особей;
- определение направления и давления естественного отбора, изоляции, волн численности, мутационного процесса и генетической комбинаторики посредством учета и анализа распределения частот отдельных фенов в пространстве и времени в разных возрастно-половых, экологических и пространственных группах.

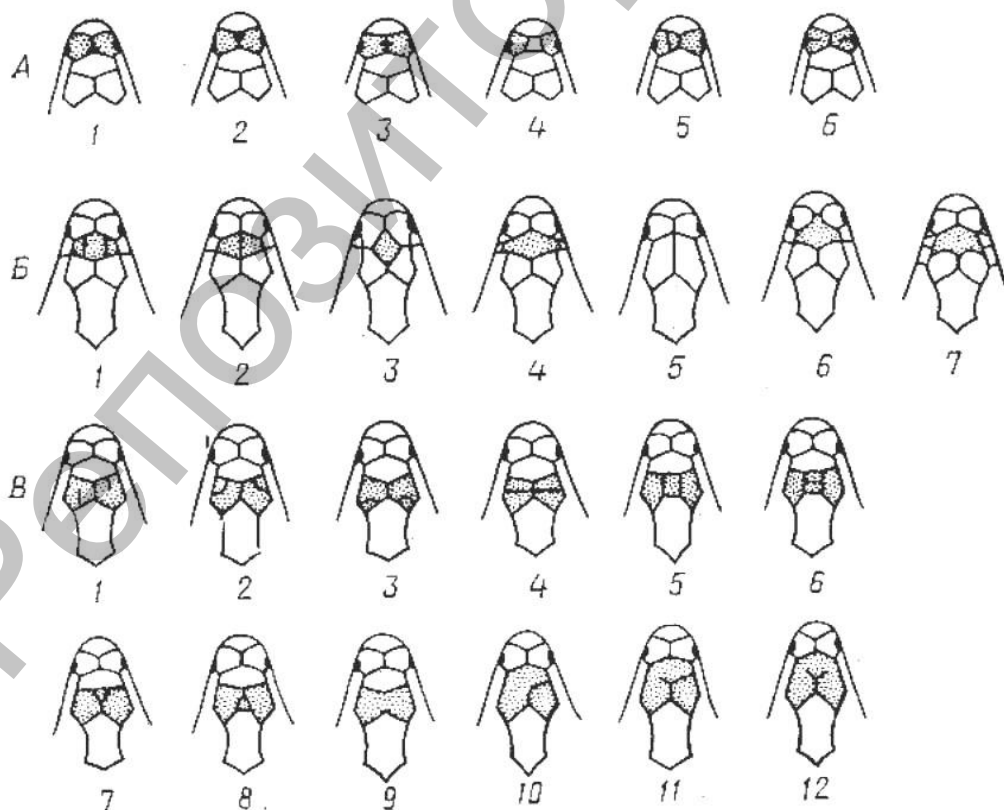


Рис. 11.7. Пример выделения фенотипов (1–12) по строению передненосового (А), лобно-носового (Б) и предлобного (В) щитков прыткой ящерицы

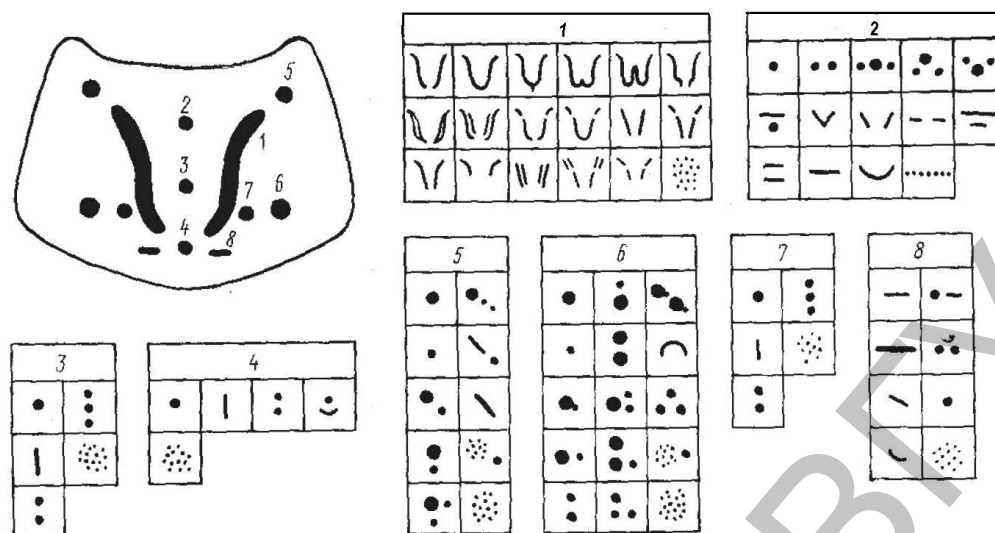


Рис. 11.8. Вариации рисунка на переднеспинке колорадского жука

Реконструкция микрофилогенеза (восстановление истории становления отдельных популяций и целых групп популяций) посредством анализа сходства и различия популяций по группам признаков в сочетании с анализом становления современных физико-географических характеристик регионов.

О выделении фенотипов. Опыт, накопленный при исследовании фенотипов в разных группах животных и растений, позволяет предложить следующий путь выделения фенотипов на материале природных популяций:

1. Сопоставление наблюдаемой изменчивости по отдельным комплексам признаков или свойств (окраске, рисунку, форме отдельных частей тела, вариантам строения отдельных органов и систем и т.п.).

2. Выделение среди них признаков, явно подверженных возрастным и половым изменениям. Обычно такие признаки не включаются в фенетическое исследование на животных, хотя могут быть с успехом использованы у растений;

3. Выделение в общей изменчивости признаков и свойств дискретных характеристик, их анализ на дальнейшую делимость (дробимость, подразделяемость);

4. Анализ данных по генетике филогенетически близких форм. Чтобы проанализировать, например, окраску рыжей полевки нужно познакомиться с работами по генетике окраски других грызунов;

5. Анализ косвенных данных о характере наследования отдельных признаков у данного вида (выраженность признака у родителей и потомков, в одном приплоде, группах семей и т.д.);

6. Проверка правильности выделения фенотипов на природном материале. Обычно правильно выделенные фенотипы на достаточно разнообразном материале из природных популяций обязательно покажут или определенные тенденции в распространении их в пределах ареала популяции и групп популяций, или какие-то тенденции изменения во времени.

Для решения сравнительно простых вопросов популяционного исследования иногда бывает достаточно одного фенотипа. Например, в тех случаях, когда фенотип в одной популяции присутствует в высокой концентрации, а в другой – отсутствует или присутствует в ничтожных концентрациях. В этих случаях уже можно сделать обоснованное предположение о существовании границ между исследованными совокупностями особей. Для надежной и полной характеристики всего диапазона пространственной изменчивости надо учитывать многие десятки (а то и сотни) признаков.

Фенотипы у разных организмов. Представляет интерес оценить суммарное, несомненно, минимальное число дискретных вариаций разных признаков и свойств в некоторых группах,

уже реально используемых в популяционных фенетических исследованиях. Для млекопитающих – несколько тысяч (в основном морфологических). Кроме того, для человека известно около 4000 наследственных вариаций, лишь половина из которых относится к морфологическим.

Для рептилий – несколько сотен, в основном, касающихся чешуйчатости (фолидоза) и окраски. Для амфибий – несколько десятков фенов, в основном касающихся окраски. Для рыб – несколько сотен, относящихся к строению скелета, окраске, кожному покрову. Для насекомых известно несколько тысяч фенов, в основном морфологических (окраска, жилкование и т.п.).

Для хвойных растений – около 300, касающихся строения пыльцы, иголок, шишек, древесины. Для пшеницы – около 1600 (число мутантных форм).

В любом виде животных и растений сегодня можно искать и находить десятки и сотни дискретных вариаций и использовать их при изучении природных популяций.

Если попытаться нарисовать сегодня схему популяционной биологии по подходам изучения, то она будет похожа на цветок с несколькими лепестками, сидящий на мощном стволе популяционной генетики (рис. 8.9).



Рис. 11.9. Схема связи разных разделов популяционной биологии

В центре схемы помещена фенетика популяций, как комплексное междисциплинарное направление исследований, служащее промежуточным звеном между генетикой популяций и любым другим из обозначенных на схеме направлений. В каждом из выделенных популяционных подходов (морфологическом, экологическом и др.) надо стараться шире использовать дискретные признаки, которые могут служить признаками-маркерами генотипического состава популяции. В таком случае популяционное исследование будет более точным и глубоким.

# ПРАКТИЧЕСКИЙ БЛОК

## ЛАБОРАТОРНЫЕ РАБОТЫ

### ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 1. Популяция как биологическая система. Статические показатели популяции

*Вопросы для самоконтроля:*

1. Понятие о популяции. Характеристики и отличительные черты популяций с точки зрения эволюционно-генетического и экологического подходов. Понятие о ценопопуляциях.
2. Популяционная структура вида.
3. Численность и плотность природных популяций.
4. Методы учета численности популяции.

*Тест для самоконтроля*

1. Макромолекулы нуклеиновых кислот являются основными структурными единицами уровня организации жизни: а) молекулярно-генетического; б) онтогенетического; в) популяционно-видового; г) экосистемного.
2. Основными структурными единицами онтогенетического уровня организации жизни служат: а) биологические макросистемы; б) популяции; в) клетки; г) субклеточные структуры.
3. Мутационный процесс, популяционные волны (волны жизни), изоляция и естественный отбор – это элементарные факторы, действующие на уровне организации жизни: а) молекулярно-генетическом; б) онтогенетическом; в) популяционно-видовом; г) экосистемном.
4. Элементарными структурными единицами экосистемного уровня организации жизни служат: а) клетки и органы; б) ландшафты; в) биогеоценозы; г) популяции.
2. Подавляющее большинство видов живых организмов состоит из отдельных: а) популяций; б) особей; в) организмов; г) верного ответа нет;
3. Популяция это: а) совокупность особей в пределах биогеоценоза; б) минимальная самовоспроизводящаяся группа особей одного вида на протяжении эволюционно длительного времени населяющая определенное пространство, образующая самостоятельную генетическую систему и формирующая собственное экологическое пространство; в) биологическая система организменного уровня; г) группа морфологически сходных особей.
4. Популяция — это: а) особи одного вида на данной территории; б) группа особей разных видов на одной территории; в) группа особей одного вида, занимающих разные территории; г) совокупность особей одного вида, в населяющих определенную территорию, характеризующихся общностью морфотипа, специфичностью генофонда и системой устойчивых функциональных взаимосвязей.
5. Совокупность особей одного вида, населяющих территорию с однородными условиями существования и обладающих общим морфотипом и единым ритмом жизненных явлений и динамики населения, – это: а) локальная популяция; б) биоценоз; в) экологическая популяция; г) географическая популяция.
6. Совокупность особей одного вида, населяющих один тип местообитания, характеризующихся общим ритмом биологических циклов и характером образа жизни – это: а) локальная популяция; б) биоценоз; в) экологическая популяция; г) географическая популяция.
7. Совокупность особей одного вида, населяющих небольшой участок однородной площади – это: а) локальная популяция; б) биоценоз; в) экологическая популяция; г) географическая популяция.
8. Выберите из перечня признаков, который влияет на формирование локальных популяций: а) доступность корма; б) расчлененность ландшафта на неоднородные участки; в) обилие хищников; г) обилие паразитов.
9. Примером популяции является: а) совокупность особей элодеи канадской, населяющей отдельный водоём; б) совокупность водорослей отдельного водоёма; в) совокупность особей элодеи канадской, заселяющих мелководье различных водоёмов; г) совокупность водорослей, населяющих мелководье различных водоёмов.
10. Ценопопуляцией называется: а) совокупность всех растительных организмов в пределах сообщества; б) популяция какого-либо вида растений в пределах фитоценоза; в) популяция мелких животных; г) популяция крупных животных.

11. Территория, занимаемая популяцией, называется: а) биоценозом; б) биотопом; в) экологической нишей; г) ареалом.
12. Наличие чётких границ между популяциями одного вида свойственно виду: а) большой прудовик; б) бражник сосновый; в) певчий дрозд; г) майскому жуку.
13. Свободное, основанное на случайности, скрещивание особей в пределах популяции: а) панмиксия; б) аутбридинг; в) инбридинг; г) инверсия; д) апомиксис.
14. Каждый вид организмов характеризуется: а) определенным числом хромосом; б) определенной формой хромосом; в) определенной величиной хромосом; д) только одним способом размножения.
15. Число особей одного вида на единице пространства показывает: а) видовое разнообразие; б) плодовитость; в) численность популяции; г) плотность популяции.

### Решение задач

1. Определите, являются ли с точки зрения экологии популяциями следующие объединения особей: колония самок тлей *Cinaria pin* на ветке сосны европейской, 900 особей серебристой чайки *Larus argentatus* на о. Скокולם у побережья Англии (общая площадь острова 100 га), группа особей (несколько десятков) прыткой ящерицы *Lacerta agilis* на опушке смешанного леса, прайд львов в Национальном парке Найроби, лабораторная культура инфузории *Paramecium*, гнездовая колония грачей в г. Витебске, стая синиц *Parus major* в окрестностях Оксфорда, два партеногенетически размножающихся клона дафний *Daphnia pulex* в небольшом пруду, семья волков в зоопарке, стадная фаза красной саранчи *Nomodacris septemfasciata* в Африке, немногочисленная сохранившаяся в условиях ботанического сада группа особей гинкго *Gingko biloba*, группа рыб одного вида в аквариуме, пшеница на поле.

2. Для учета численности карпа в пруду произвели пробный произвольный отлов рыбы. В отлове оказалось 50 особей разного пола и возраста. Вся пойманная рыба была помечена и отпущена в водоем. Через некоторое время отлов повторили. В этот раз проба состояла из 75 особей, среди которых 20 оказались мечеными. Используя метод Петерсена-Линкольна, определите численность популяции.

Метод Петерсена-Линкольна заключается в следующем. Отлавливается выборка животных численностью  $M$ , каждое животное метится и выпускается обратно. Спустя некоторое время отлавливается новая выборка животных объемом  $n$  и среди них отмечается количество ранее меченых ( $m$ ).

Тогда исходную численность популяции можно оценить по формуле:  $N = \frac{M(n+1)}{m+1}$ . Ошибка оценки

численности составляет:  $SE_N = \sqrt{\frac{M^2(n+1)(n-m)}{(m+1)^2(m+2)}}$ .

Численность каких видов живых организмов можно определять методами мечения, выпуска и повторного отлова (МВПО)? Укажите, какие условия необходимо соблюдать при применении данного метода?

3. Был произведен трехкратный отлов животных с последовательными мечениями (таблица). Используя метод Бейли определите численность популяции в каждый момент времени, если второй отлов производили через 4 недели после первого, а третий - через 6 недель после второго.

Таблица – Результаты учетов животных

Время (t)	Количество меченых животных	Количество животных отловленных для повторного мечения	Отловлено из числа $M_0$	Отловлено из числа $M_1$
0	$M_0 = 600$			
1	$M_1 = 518$	$n_1 = 700$	$m_{01} = 182$	
2		$n_2 = 700$	$m_{02} = 146$	$m_{12} = 158$

Метод трехкратных отловов Бейли позволяет, помимо оценки численности популяции, оценить также показатели рождаемости и смертности в течение периода исследования. Для оценки численности необходимо иметь данные по двум последовательным мечениям и двум последовательным отловам. Таким образом, в момент  $t_0$  производится отлов выборки животных. Их всех единообразно метят и выпускают обратно. Спустя некоторое время в момент  $t_1$  отлавливается новая выборка, в ней подсчитывается количество меченых особей. Остальные (немеченые) животные из этой выборки также

метаться, но на этот раз новой меткой, отличной от первой. Спустя время в момент  $t_2$  вновь отлавливается выборка животных и в ней подсчитывается число особей, меченых в первый раз и во второй.

Оценка численности популяции и ее ошибки в момент  $t_1$  тогда составляют:

$$N_1 = \frac{M_1(n_1 + 1)m_{02}}{(m_{01} + 1)(m_{12} + 1)}, \quad SE_{N_1} = \sqrt{N_1^2 \frac{M_1^2(n_1 + 1)(n_1 + 2)(m_{02} - 1)m_{02}}{(m_{01} + 1)(m_{01} + 2)(m_{12} + 1)(m_{12} + 2)}}.$$

В промежутке между моментами  $t_1$  и  $t_2$  скорость увеличения численности популяции за счет появления новорожденных особей и иммиграции определяется по формуле:  $B_{12} = \frac{m_{01}(n_2 + 1)}{n_1(m_{02} + 1)}$ , а скорость убыли популяции в промежутке между моментами  $t_0$  и  $t_1$  за счет гибели особей и эмиграции:

$$D_{01} = 1 - \frac{M_1 m_{02}}{M_0(m_{12} + 1)}.$$

Так как продолжительность описываемых временных интервалов часто бывает различной, прежде чем сравнивать эти скорости, необходимо привести их к эквивалентной продолжительности времени:

$$b_{12} = \frac{\ln B_{12}}{t_1 - t_0}, \quad d_{01} = -\frac{\ln(1 - D_{01})}{t_2 - t_1}.$$

Полагая, что эти скорости остаются постоянными на протяжении всего периода исследования, можно определить скорость роста численности популяции за этот промежуток времени:  $r = b - d$ .

Тогда численность популяции в момент времени  $t_0$  составляет:  $N_0 = N_1 e^{-rt}$ , а в момент времени  $t_2$ :  $N_2 = N_1 e^{rt}$ .

4. При первичном учете доля самок в популяции составила 0,64. После изъятия из популяции 50 самок и 10 самцов доля самок составила 0,51. Найти численность популяции.

## ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 2. Структура популяции

Вопросы для самоконтроля:

- 1) Пространственная структура популяции. Типы распределения особей в пределах ареала.
- 2) Возрастная структура популяций. Возрастные пирамиды.
- 3) Половая структура популяций.
- 4) Генетическая структура популяции.
- 5) Экологическая структура популяции.

Тест для самоконтроля

1. Сложность экологической структуры популяции в большей степени определяется фактором (-ами): а) биологией вида; б) остротой конкурентных отношений в сообществе; в) географическими условиями в пределах ареала; г) ни одним из перечисленных.

2. Выберите из перечня понятие, не характеризующее возрастную структуру популяции:

а) возрастная группа; б) помет; в) морфотип; г) генерация.

3. Возрастной состав популяции определяется факторами: а) временем достижения половой зрелости; б) общей продолжительностью жизни; в) продолжительностью поколения; г) длительностью периода размножения; д) все ответы верны.

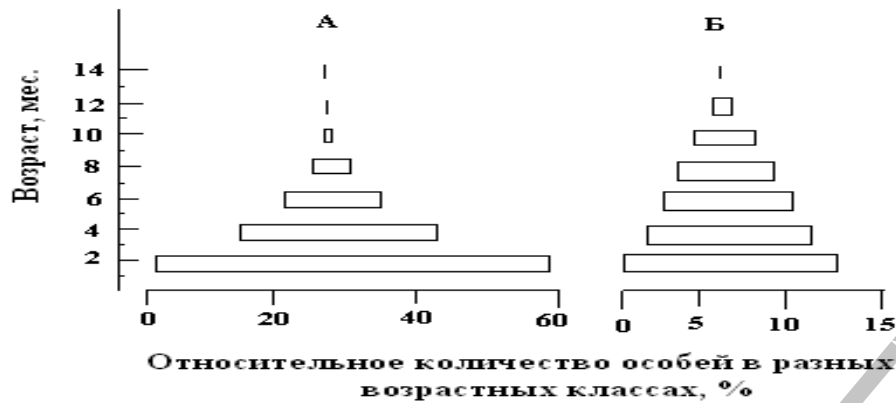
4. На рисунке представлены возрастные пирамиды популяций полевки *Microtus agrestis*. Определите, какая из них характеризует устойчивое соотношение возрастных групп, а какая описывает растущую популяцию.

5. К характеристикам структуры популяции не относится: а) характер размещения особей по отношению к элементам ландшафта; б) соотношение возрастных когорт в составе популяции; в) соотношение мужских и женских особей; г) интенсивность обменных процессов особей.

6. Пространственная структура популяции не зависит от: а) биологии вида; б) особенностей биотопа; в) среднегодовой температуры; г) демографической структуры.

7. Численное соотношение различных категорий организмов в составе населения рассматривается как: а) демографическая структура популяций; б) пространственная структура популяций; в) видовое разнообразие; г) доминирование.





8. Соотношение гамет в момент оплодотворения определяет в популяции: а) численность популяции на ближайшие годы; б) третичное соотношение полов; в) первичное соотношение полов; г) вторичное соотношение полов.

9. Соотношение самцов и самок среди новорожденных животных, возможно отличающееся от генетически детерминированного, определяет: а) численность популяции на ближайшие годы; б) третичное соотношение полов; в) первичное соотношение полов; г) вторичное соотношение полов.

10. Соотношение взрослых самцов и самок, складывающееся в результате их дифференцированной смертности в ходе онтогенеза определяет: а) численность популяции на ближайшие годы; б) третичное соотношение полов; в) первичное соотношение полов; г) вторичное соотношение полов.

11. У животных, для которых свойственна забота о потомстве, естественный отбор направлен на поддержание: а) равномерного распределения в пределах ареала; б) оптимального числа потомков; в) максимального числа потомков; г) пропорционального соотношения разновозрастных групп.

12. Назовите причины, от которых зависит возрастная структура популяции любого вида: а) особенности жизненного цикла вида; б) численность популяции; в) смертность в популяции; г) внешние условия.

13. Возрастной состав популяции *не* зависит от: а) времени достижения половой зрелости; б) общей продолжительности жизни; в) характера смертности в разных возрастных и половых группах; г) геоботанических условий ареала.

14. Радиус индивидуальной активности – это: а) протяженность ареала; б) максимальное расстояние, на которое могут быть переданы аллели за одно поколение; в) максимальное расстояние, на которое особи могут удаляться друг от друга; г) нет правильного ответа.

15. Радиус репродуктивной активности – это: а) участок ареала, где преимущественно размножаются особи; б) среднее расстояние распространения особей; в) расстояние между местом образования (рождения) и местом размножения для 95% особей данного поколения; г) нет правильного ответа.

16. Популяции, соотношение аллелей в которых описывается уравнением Харди-Вайнберга, называются: а) альными; б) реальными; в) сбалансированными; г) равновесными.

17. Частоты аллелей в идеальной популяции: а) равны 0; б) равномерно возрастают от поколения к поколению; в) равномерно убывают от поколения к поколению; г) не изменяются от поколения к поколению.

18. Не приводят к изменению частот аллелей в популяции: а) близкородственное скрещивание; б) мутации; в) миграции; г) естественный отбор.

19. Поддержание под влиянием естественного отбора частоты генов в популяции на определенном относительно постоянном уровне: а) генетическая изоляция; б) генетический гомеостаз; в) полиморфизм; г) географическая изоляция; д) экологическая изоляция.

### Решение задач

1. Территория популяции ушастой круглоголовки *Phrynocephalus mystaceus* Pall. поделена самцами на строго охраняемые и слабо перекрывающиеся участки (средняя площадь 14,2 тыс. м<sup>2</sup>). Около половины участка используется ежедневно (зона активности), остальная – набегами. Участки самок (1,1 тыс. м<sup>2</sup>) расположены по 1–2 в зонах забегов территории самцов. Взрослые особи не делают нор. Неполовозрелые особи используют на территориях самцов и самок совсем мелкие участки (160 м<sup>2</sup>) с норой в центре, охраняют их и часто меняют. Ряд самцов имеет мелкие участки (4–5 тыс. м<sup>2</sup>). Часть половозрелых членов популяции – неоседлые особи, мигрирующие через занятые территории. Составьте схе-

мы пространственного распределения особей разных категорий в популяции, отметив границы участков обитания, границы их охраняемой части, зоны перекрывания, гнездовые убежища. Совпадают ли типы распределения для разных категорий особей? Почему? Объясните биологическую целесообразность указанных территориальных отношений в популяции?

2. При учете плотности популяции крапчатого суслика полигон исследования в 1 га был разбит на 100 квадратов  $10 \times 10$  м, в каждом из которых подсчитывалось количество гнездовых нор. В итоге были получены следующие данные: 60 площадок не имели нор, 11 – по 1 норе, 18 – по 2 норы, 9 – по 3 норы, 3 – по 4 норы. Определите тип пространственного распределения популяции суслика по отношению дисперсии ( $S^2$ ) к среднему числу особей на площадке:  $S^2 = \frac{\sum (x - m)^2}{n - 1}$ , где  $m$  – среднее количество особей на площадке;  $n$  – число площадок.

При  $S^2/m < 1$  – распределение равномерное;  $S^2/m = 1$  – распределение случайное;  $S^2/m > 1$  – групповое (контагиозное) распределение.

3. В одном из степных заповедников на площади 250 га насчитывалось 370 особей сурков-байбаков, распределенных по возрасту следующим образом: новорожденных – 118, годовалых – 49, двухлетних – 50, трехлетних и старше – 153. Спустя два года на участке было 488 особей, и среди них новорожденных – 122, годовалых – 83, двухгодовалых – 78, остальные – старше. Изобразите возрастную пирамиду популяции. Изменилась ли возрастная структура популяции? Какова смертность молодых особей за этот период? Оцените характер возрастного разнообразия популяции.

Характер возрастного разнообразия популяции можно охарактеризовать математически с использованием показателя возрастной гетерогенности ( $\Delta$ ):  $\Delta = \frac{1}{\sum p_i^2}$ , где  $p_i$  – доля особей  $i$ -той

возрастной группы. Показатель возрастной гетерогенности  $\Delta \rightarrow 1$ , если популяция представлена одновозрастными особями, а для популяции с большим числом возрастных групп, представленных одинаковыми долями,  $\Delta \rightarrow +\infty$ .

4. В лесоводстве принято выделять следующие возрастные группы деревьев:  $p$  – всходы;  $j$  – ювенильные особи;  $im$  – имматурные особи;  $v$  – виргильные особи;  $g$  – генеративные особи;  $s$  – сенильные особи. В таблице приведены данные о возрастном составе популяций древесных видов в заповедном участке «Лес-на-Ворскле».

Таблица – Численность особей различных возрастных групп популяций древесных видов заповедного участка «Лес-на-Ворскле», шт./га

Вид	Возрастные группы									
	$p$	$j$	$im_1$	$im_2$	$v_1$	$v_2$	$g_1$	$g_2$	$g_3$	$s$
Дуб черешчатый	303	7	–	–	–	–	1	36	17	1
Ясень зеленый	23700	8	–	11	–	1	–	49	9	–
Липа мелколистная	–	34	94	121	17	17	72	28	12	–
Клен остролистный	1634	136	112	135	158	309	155	80	7	–
Вяз гладкий	–	492	425	568	16	20	10	11	1	–
Клен полевой	–	101	77	44	13	5	3	2	–	–

Проанализируйте возрастную структуру популяций. Какие из них, можно назвать инвазионными, какие – регрессивными, какие – нормальными? Рассчитайте индексы восстановления для популяций этих видов и сравните их между собой. Сделайте выводы об устойчивости существования популяций древесных видов на данном заповедном участке.

Соотношение числа особей в прегенеративном ( $p, j, im, v$ ) и в генеративном возрасте ( $g$ ) является показателем восстановления популяции ( $I$ ):  $I = \frac{I_{pr}}{I_{gen}} \cdot 100$  (%), где  $I$  – индекс восстановления, %;

$I_{pr}$  – сумма растений в прегенеративном периоде, шт./га;  $I_{gen}$  – сумма растений в генеративном периоде, шт./га.

5. Проводился учет численности особей одной когорты от момента их рождения (столбец  $f_x$  в таблице 1) до возраста 9 лет (более 9 лет не прожила ни одна особь).

Таблица – Результаты учета численности особей

Возраст	Число выживших	Число погибших	Выживаемость	Смертность	Удельная смертность	Удельная выживаемость	Интенсивность смертности
$x$	$f_x$	$D_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$p_x$	$k_x$
0	472	251	1,00	0,53	0,53	0,47	0,33
1	221	55	0,47	0,12	0,26	0,74	0,12
2	166	37	0,35	0,08	0,23	0,77	0,11
3	129	30	0,27	0,06	0,22	0,78	0,11
4	99	24	0,21	0,05	0,24	0,76	0,12
5	75	21	0,16	0,05	0,31	0,69	0,14
6	54	19	0,11	0,04	0,36	0,64	0,19
7	35	17	0,07	0,03	0,43	0,57	0,29
8	18	16	0,04	0,04	1,00	0,00	0,95
9	2	2	0,00	–	–	–	–
$\Sigma$			<b>2,68</b>	<b>1,00</b>			

Проанализируйте таблицу выживаемости. Постройте кривую выживания, определите ее тип. Проанализируйте репродуктивные особенности популяции, оцените ожидаемую продолжительность жизни особей разного возраста, общую среднюю продолжительность жизни, среднее время генерации, чистую скорость размножения и удельную скорость роста популяции.

Ожидаемая продолжительность жизни ( $e_x$ ) особей разного возраста оценивает, сколько в среднем еще проживет особь, достигшая возраста  $x$ . Для любого возраста,  $e_x$  - это средняя продолжи-

тельность оставшейся жизни особей. Данный показатель оценивается по формуле:  $e_x = \frac{\sum_{y=x}^{\infty} l_y}{l_x}$ .

Например, ожидаемая продолжительность жизни для сеголеток составляет:  $e_0 = \frac{l_0 + l_1 + \dots + l_9}{l_0}$ .

Общая средняя продолжительность жизни для животных всех когорт рассчитывается по

формуле:  $e = \frac{2-d}{2d}$ , где  $d$  - средняя ежегодная смертность:  $d = \frac{1}{\sum_{x=1}^i x d_x}$ .

Среднее время генерации ( $T_c$ ), или средняя продолжительность поколения, представляет собой средний возраст всех самок в популяции, взвешенный в соответствии с производимым им потом-

ством. Данный показатель рассчитывается по формуле:  $T_c = \frac{\sum_{x=1}^i x m_x l_x}{\sum_{x=1}^i l_x m_x}$ .

Чистая скорость размножения ( $R_0$ ) определяется как среднее число потомков нулевого возраста, произведенных организмом за всю его жизнь. Рассчитывается данный показатель, как сумма произведений специфической для каждого возрастного класса выживаемости и удельной плодовито-

сти:  $R_0 = \sum_{x=1}^i l_x m_x$ .

Зная чистую скорость размножения ( $R_0$ ) и среднее время генерации ( $T_c$ ) можно рассчитать удельную скорость роста популяции ( $r$ ). Данный показатель имеет очень большую важность, поскольку практически однозначно характеризуют судьбу популяции: если  $r > 0$ , численность такой популяции возрастает; если  $r < 0$ , напротив, численность такой популяции постепенно снижается; и, наконец, если  $r = 0$ , то такая популяция находится в стационарном состоянии. Значение скорости роста популяции приближенно можно получить по формуле:  $r \approx \frac{\ln R_0}{T_c}$ .

### ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 3. Величина популяции

*Вопросы для самоконтроля:*

1. Величина популяции.
2. Сложность в определении внутривидовых группировок и популяций.
3. Факторы, влияющие на величину популяции

*Тест для самоконтроля*

1. Выберите из перечня вид, у которого совпадают трофический и репродукционный ареалы: а) лососевые рыбы; б) угорь; в) бурый медведь; г) полярная крачка.
2. Почему происходит колебание численности популяции? а) изменяются условия существования; б) изменяется плотность популяции; в) стабилизируются рождаемость и смертность; г) нет правильного ответа.
3. Эффективная величина популяции – это: а) общая численность самок; б) соотношение самцов и самок; в) количество успешно размножающихся половозрелых особей; г) нет правильного ответа.
4. Эффективная величина популяции не зависит от: а) системы скрещиваний; б) возрастной структуры популяции; в) половой структуры популяции; г) величины ареала.
5. Эффективная величина популяции при колебании численности в течение 4 поколений 900, 1200, 750 и 600 особей соответственно составляет: а) 1000 особей; б) 833 особей; в) 924 особей; г) нет правильного ответа.
6. Численность популяции – это: а) количество особей или биомасса на единицу площади или объема; б) общая масса особей одного вида; в) общее количество особей вида на данной территории или в данном объеме; г) доля особей данного вида по отношению к общему числу особей всех видов в сообществе.
7. Плотность популяции – это: а) количество особей или биомасса на единицу площади или объема; б) общая масса особей одного вида; в) общее количество особей вида на данной территории или в данном объеме; г) доля особей данного вида по отношению к общему числу особей всех видов в сообществе.
8. Плотность популяции не зависит от: а) смертности особей; б) солнечной постоянной; в) особенностей биотопа; г) демографической структуры.
9. Число особей на единице пространства показывает: а) видовое разнообразие; б) плодовитость; в) численность популяции; г) плотность популяции.
10. Выберите не существующую форму изоляции между популяциями: а) эколого-этологическая; б) морфофизиологическая; в) технологическая; г) пространственная.
11. Выберите неверное(ые) утверждение(ия): а) пространственная изоляция возможна только при наличии четко очерченных барьеров между популяциями; б) один вид изоляции полностью исключает возможность другого; в) изоляция – важный эволюционный фактор; г) гетеростилия – пример морфофизиологической изоляции у растений.
12. Численность популяции не зависит от: а) рождаемости; б) смертности; в) эмиграции; г) иммиграции; д) нет правильного ответа.
13. Эффективная величина популяции – это: а) минимальное число особей в популяции; б) оптимальное число самок и самцов в популяции; в) число особей в популяции, достаточное для простого воспроизводства; г) часть успешно размножающихся особей в популяции.

*Решение задач*

1. Объясните, почему из популяции кабана, без риска ее уничтожить, можно изъять до 30% особей, тогда как допустимый отстрел лосей не должен превышать 15% численности популяции?

2. Объясните, почему значительная весенняя гибель взрослых землероек-бурозубок приведет к резкому и продолжительному спаду численности популяции, в то время как полное уничтожение всех вылетевших весной взрослых майских жуков не приведет к подобному результату. Постройте график изменения заготовок шкурки зайца-беляка на севере европейской части России последовательно за 27 лет (объем заготовок приводится в баллах). Баллы: 2, 1, 2, 3, 3, 4, 5, 15, 30, 80, 100, 60, 55, 0, 1, 1, 1, 2, 8, 90, 100, 100, 130, 10, 2, 1, 2. Сколько лет длится один цикл в динамике численности зайца-беляка?
3. Рассматриваются две модельные популяции одного вида промысловых животных. В результате проведения зимних количественных учетов оказалось, что численность популяции № 1 к началу текущего года составила 780 особей, а популяции № 2 – 500 особей. На основании этих данных Министерство охоты и рыболовства запланировало выдать на следующий год 280 лицензий на добычу особей из первой популяции, а во второй популяции промысел решено было не производить. В конце года экологи потребовали пересмотра этого решения, утверждая, что первой популяции грозит опасный перепромысел, в то время как в отношении второй популяции вполне возможно установить определенное промысловое усилие. В доказательство своей точки зрения ученые привели следующие величины демографических параметров, полученные в ходе исследований данных популяций. Рождаемость в первой популяции составила 300, а во второй – 400 особей в год, а смертность – 400 и 300 особей в год соответственно. Интенсивность иммиграции для первой популяции составила 10 особей, а для второй – 50 особей в год; интенсивность эмиграции – 50 и 10 особей в год соответственно. Сравните численность данных популяций животных в конце года. Что произойдет, если будут реализованы планы Министерства? В чем могут заключаться возможные причины различий в величине демографических параметров для этих популяций? Какова будет величина этих популяций при сохранении данных демографических параметров спустя еще один год?

#### ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 4. Динамика популяции

*Вопросы для самоконтроля:*

- 1) *Рождаемость и смертность.*
- 2) *Модели роста популяций. Биотический потенциал.*
- 3) *Типы динамики численности в зависимости от плотности.*
- 4) *Факторы динамики численности.*
- 5) *Механизмы гомеостаза.*

*Тест для самоконтроля*

1. Почему происходит колебание численности популяции? а) изменяются условия существования; б) изменяется плотность популяции; в) стабилизируются рождаемость и смертность; г) нет правильного ответа.
2. Эффективная величина популяции – это: а) общая численность самок; б) соотношение самцов и самок; в) количество успешно размножающихся половозрелых особей; г) нет правильного ответа.
3. Эффективная величина популяции не зависит от: а) системы скрещиваний; б) возрастной структуры популяции; в) половой структуры популяции; г) величины ареала.
3. Эффективная величина популяции при колебании численности в течение 4 поколений 900, 1200, 750 и 600 особей соответственно составляет: а) 1000 особей; б) 833 особей; в) 924 особей; г) нет правильного ответа.
4. Численность популяции – это: а) количество особей или биомасса на единицу площади или объема; б) общая масса особей одного вида; в) общее количество особей вида на данной территории или в данном объеме; г) доля особей данного вида по отношению к общему числу особей всех видов в сообществе.
5. Плотность популяции – это: а) количество особей или биомасса на единицу площади или объема; б) общая масса особей одного вида; в) общее количество особей вида на данной территории или в данном объеме; г) доля особей данного вида по отношению к общему числу особей всех видов в сообществе.
6. Плотность популяции не зависит от: а) смертности особей; б) солнечной постоянной; в) особенностей биотопа; г) демографической структуры.

7. Число особей на единице пространства показывает: а) видовое разнообразие; б) плодовитость; в) численность популяции; г) плотность популяции.

8. Выберите не существующую форму изоляции между популяциями: а) эколого-этологическая; б) морфофизиологическая; в) технологическая; г) пространственная.

9. Выберите неверное(ые) утверждение(ия): а) пространственная изоляция возможна только при наличии четко очерченных барьеров между популяциями; б) один вид изоляции полностью исключает возможность другого; в) изоляция – важный эволюционный фактор; г) гетеростилия – пример морфофизиологической изоляции у растений.

10. Численность популяции *не* зависит от: а) рождаемости; б) смертности; в) эмиграции; г) иммиграции; д) нет правильного ответа.

11. Эффективная величина популяции – это: а) минимальное число особей в популяции; б) оптимальное число самок и самцов в популяции; в) число особей в популяции, достаточное для простого воспроизводства; г) часть успешно размножающихся особей в популяции.

12. Дополните перечень: на величину популяции влияют факторы: а) диапазон колебаний численности; б) ....; в) .....

### Решение задач

1. Охотоведы установили, что весной на площади 20 км<sup>2</sup> таежного леса обитало 8 соболей, из которых 4 самки (взрослые особи не образуют постоянных пар). Ежегодно одна самка в среднем приносит троих детенышей. Средняя смертность соболей (взрослых и детенышей) на конец года составляет 10%. Определите: численность соболей в конце года; плотность весной и в конце года; показатели смертности и рождаемости за год. Постройте график роста осенней численности соболей за 4 года, условно приняв, что соотношение полов 161. Показатель смертности, начиная со второго года, составил 20%. Какие внутривидовые процессы будут способствовать стабилизации численности соболей?

2. Численность популяции растет экспоненциально. Определить: 1) биотический потенциал  $r$  и 2) время  $t$ , за которое численность  $N_2$  возрастет в  $A$  раз (значения показателей приведены в таблице в таблице 1).

Таблица 1 – Данные для решения задачи

Вариант	$t_1$	$N_1$	$t_2$	$N_2$	$A$
1	10	34	15	63	2
2	15	63	20	101	3
3	20	101	25	141	4
4	25	141	30	189	5
5	30	189	35	233	2
6	10	26	15	48	4
7	15	48	20	78	5
8	20	78	25	111	3
9	25	111	30	148	2
10	30	148	35	185	4

3. Емкость среды ( $K$ ) для популяции обыкновенной белки составляет 5000 особей. Максимальная численность выводков обыкновенной белки – 7 детенышей (при  $N = K/2$ ), минимальная – 3 детеныша (при  $3750 \leq N < 5000$ ). При численности популяции меньше  $K$  и больше  $0,5 K$  размножаются 50% особей. Смертность популяции ( $d$ ) составляет при  $N < 1250$   $d = 5\%$ , при  $1250 \leq N < 2500$   $d = 25\%$ , при  $2500 \leq N < 3750$   $d = 50\%$ , при  $3750 \leq N < 5000$   $d = 75\%$ .

Определить абсолютный и удельный (на 1 особь) прирост популяции при ее численности ( $N$ ): а) 1000 особей; б) 2000 особей; в) 3000 особей; г) 4000 особей; д) 5000 особей. При достижении какой численности популяции прирост ее «перекрывается» смертностью?

4. По данным таблицы постройте следующие графики колебания численности видов рыб по годам: рис. 1 – для каждого вида; рис. 2 – для совокупности хищных видов и совокупности их потенциальных жертв.

Обоснуйте выбранную группировку видов по системам «совокупность хищников – совокупность их жертв». Проведите частный и сопоставительный анализ кривых динамики численности отдельных видов и групп видов.

Таблица – Вылов рыб в водоемах

Вид рыбы	Год								
	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003
Осетр	1,5	1,4	1,0	–	–	–	–	–	–
Стерлядь	11,5	7,7	7,3	3,5	3,5	1,3	4,1	1,0	–
Нельма	3,6	4,2	5,8	2,0	2,0	2,3	0,6	1,1	–
Муксун	7,5	9,8	19,5	1,5	0,6	0,7	0,5	3,5	0,1
Песядь	37,3	60,8	148,6	75,6	349,0	166,1	58,1	108,7	103,6
Язь	374	326,3	403,6	329,1	188,5	167,8	107,5	229,2	322,7
Щука	171,1	94,7	138,7	165,4	220,9	133,8	164,5	188,1	168,5
Плотва	587,2	410,7	444,1	501,3	490,6	511,5	500,7	476,1	442
Налим	175,3	250,1	184,9	221,3	88,2	140,3	48,3	47,1	38,5
Карась	206,8	118,7	114,1	153,2	128,3	128,9	132,7	98,8	120,1
Окунь	49,5	31,0	34,1	43,7	40,5	71,0	49,1	34,6	66,2
Судак	25,1	32,6	12,2	11,5	5,4	5,1	4,8	4,7	1,6
Елец	65,2	32,6	44,8	111,5	171,3	183,4	86,0	106,7	117,6
Лещ	70,4	111,5	199,3	125,9	82,3	45,1	90,0	103,8	82,0
Ёрш	0,1	–	1,5	0,1	0,1	1,1	1,5	–	–
«Мелочь» (3 г)	65,9	80,3	79,2	61,4	46,3	67,0	105,4	59,8	–
Всего	1867	1853	1563	1829	1807	1817	1354	1463	1466

Качественно оцените долю рассмотренных видов «нехищных» видов рыб в рационе представленных хищных видов. Обоснуйте полученные наблюдения. Назовите предположительные причины сокращения промысла ценных видов.

### ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 5. Изоляция и связь между популяциями

Вопросы для самоконтроля:

- 1) Пространственная изоляция.
- 2) Биологическая изоляция:
  - предотвращающая скрещивание и оплодотворение;
  - послепопуляционная (действующая после оплодотворения).
- 3) Связь популяций:
  - уровень связей между популяциями;
  - оценка сходства популяций.

Тест для самоконтроля

1. Выберите из перечня вид, у которого совпадают трофический и репродукционный ареалы: а) лососевые рыбы; б) угорь; в) бурый медведь; г) полярная крачка.
2. Почему происходит колебание численности популяции? а) изменяются условия существования; б) изменяется плотность популяции; в) стабилизируются рождаемость и смертность; г) нет правильного ответа.
3. Эффективная величина популяции – это: а) общая численность самок; б) соотношение самцов и самок; в) количество успешно размножающихся половозрелых особей; г) нет правильного ответа.
4. Эффективная величина популяции не зависит от: а) системы скрещиваний; б) возрастной структуры популяции; в) половой структуры популяции; г) величины ареала.
5. Эффективная величина популяции при колебании численности в течение 4 поколений 900, 1200, 750 и 600 особей соответственно составляет: а) 1000 особей; б) 833 особей; в) 924 особей; г) нет правильного ответа.
6. Выберите не существующую форму изоляции между популяциями: а) эколого-этологическая; б) морфофизиологическая; в) технологическая; г) пространственная.

7. Для какой изоляции характерны полиплоидия и хромосомные перестройки? а) географической; б) морфофизиологической; в) генетической; г) экологической.

8. Выберите неверное(ые) утверждение(ия): а) пространственная изоляция возможна только при наличии четко очерченных барьеров между популяциями; б) один вид изоляции полностью исключает возможность другого; в) изоляция – важный эволюционный фактор; г) гетеростилия – пример морфофизиологической изоляции у растений.

9. Значение показателя сходства равно 0,8 свидетельствует о: а) абсолютной идентичности сравниваемых популяций; б) об отсутствии в популяциях общей вариации; в) популяции принадлежат разным видам; г) о высокой степени генетического сходства популяций.

10. Выберите неверные утверждения: а) природные популяции – природные системы с четко очерченными границами; б) величина и структура ареала определяются степенью подвижности особей; в) достаточно определенно можно говорить лишь об ареалах островных популяций; г) при определении величины популяции важное значение имеет репродуктивный ареал.

11. Степень пространственной изоляции определяется: а) территориально-механическими барьерами между популяциями; б) расстоянием между популяциями; в) различиями в фенологии особей; г) радиусом репродуктивной и индивидуальной активности.

12. Можно ли утверждать, что лишь пространственная изоляция делает популяции абсолютно независимыми структурами?

13. Выберите из перечня примеры эколого-этологической формы изоляции между популяциями: а) на сенокосных лугах встречаются ранне- и позднецветущие формы погремка; б) предпочтения в выборе места для гнездостроения у дендрофильных птиц; в) появление пятихромосомных линий дрозофилы, интерстерильных при скрещивании с исходной четыреххромосомной формой; г) нет правильного ответа.

#### **Решение задач**

1. К началу осени популяция зайцев-беляков насчитывала 3000 особей. В ходе зимовки погибло 40% особей (из их числа  $\frac{3}{4}$  – от охотничьего промысла и  $\frac{1}{4}$  – от пресса хищников, инфекций и погодных условий). К началу весеннего гона 47% от общего количества выживших зайцев составляли способные к размножению самцы, 45% – самки, 8% были неспособны к размножению (старые и больные особи). Половозрелая самка беляка за весну-лето приносит два помета, в каждом из которых может быть от 2 до 8 зайчат (в среднем для данной популяции – 4 детёныша), однако второй помёт имеют не все половозрелые самки, а лишь 90% из них. Смертность молодняка от хищников, инфекций и непогоды в первом помёте составляет 45%, а во втором – 50%. К осени 2,5% от количества всех родившихся в этом году зайчат эмигрировали, а 257 молодых особи вселились в данную популяцию из соседней. Кроме того, к сентябрю погибли от разных причин 87,5% неразмножавшихся особей (старые и больные), 146 размножавшихся самцов и 128 самок. Во сколько раз изменилась численность данной популяции к осени нового года? Какое количество лицензий на отстрел может быть выдано охотникам с тем, чтобы численность зайцев при равных прочих условиях подошла к весеннему размножению на том же уровне, что и в прошлом году?

2. Ястребы-перепелятники начинают размножаться в годовалом возрасте. Плодовитость самки обычно составляет 4–6 яиц, однако взрослые особи не всегда могут прокормить всех вылупившихся птенцов, поэтому часть из них погибает еще в гнездовой период жизни. В среднем из гнезда вылетает 3 птенца. Основной вклад в величину смертности ястребов приходится на внегнездовую часть года (сезонные миграции). На западе России гибель вылетевших из гнезда молодых к весне следующего года составляет 50%, а к концу второго года жизни погибает 40% от численности годовиков. По показателям смертности самцы и самки принципиально не отличаются друг от друга. Рассчитайте, как изменится численность популяции перепелятников к осени второго года наблюдений, если к началу гнездового периода первого года наблюдений она составляла 1000 половозрелых особей, появившихся на свет в прошлом году, причем на двух самок в ней приходится 3 самца, а величинами иммиграции и эмиграции можно пренебречь, поскольку они взаимно уравновешивают друг друга.

3. Физиологическая плодовитость леща составляет 10.000 икринок. Выход половозрелых рыб зависит от успешности оплодотворения икры и состояния условий среды обитания в ходе развития личинок и мальков. Рассчитайте выход половозрелых лещей из икры пяти нерестящихся лещей, если: а) вероятность оплодотворения икринок в естественных условиях составляет 50%; б) личинки выходят в среднем лишь из 20% оплодотворенных икринок; в) выход малька из личинки в среднем составляет около 10% от количества личинок; г) до половозрелой стадии доживает около 2% от числа мальков. Какова суммарная смертность (в %) леща на всех этих стадиях жизненного цикла?



## ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 6. Взаимодействие между популяциями. Конкуренция

*Вопросы для самоконтроля:*

- 1) Понятие о конкуренции, формы конкуренции.
- 2) Моделирование конкурентных взаимоотношений.
- 3) Экологическая ниша. Историческое формирование понятия экологической ниши.

*Тест для самоконтроля:*

1. Выберите из перечня вид, у которого совпадают трофический и репродукционный ареалы: а) лососевые рыбы; б) угорь; в) бурый медведь; г) полярная крачка.
2. Почему происходит колебание численности популяции? а) изменяются условия существования; б) изменяется плотность популяции; в) стабилизируются рождаемость и смертность; г) нет правильного ответа.
3. Эффективная величина популяции – это: а) общая численность самок; б) соотношение самцов и самок; в) количество успешно размножающихся половозрелых особей; г) нет правильного ответа.
4. Эффективная величина популяции не зависит от: а) системы скрещиваний; б) возрастной структуры популяции; в) половой структуры популяции; г) величины ареала.
5. Эффективная величина популяции при колебании численности в течение 4 поколений 900, 1200, 750 и 600 особей соответственно составляет: а) 1000 особей; б) 833 особей; в) 924 особей; г) нет правильного ответа.
6. Выберите не существующую форму изоляции между популяциями: а) эколого-этологическая; б) морфофизиологическая; в) технологическая; г) пространственная.
7. Для какой изоляции характерны полиплоидия и хромосомные перестройки? а) географической; б) морфофизиологической; в) генетической; г) экологической.
8. Выберите неверное(ые) утверждение(ия): а) пространственная изоляция возможна только при наличии четко очерченных барьеров между популяциями; б) один вид изоляции полностью исключает возможность другого; в) изоляция – важный эволюционный фактор; г) гетеростилия – пример морфофизиологической изоляции у растений.
9. Значение показателя сходства равно 0,8 свидетельствует о: а) абсолютной идентичности сравниваемых популяций; б) об отсутствии в популяциях общей вариации; в) популяции принадлежат разным видам; г) о высокой степени генетического сходства популяций.
10. Выберите неверные утверждения: а) природные популяции – природные системы с четко очерченными границами; б) величина и структура ареала определяются степенью подвижности особей; в) достаточно определенно можно говорить лишь об ареалах островных популяций; г) при определении величины популяции важное значение имеет репродуктивный ареал.
11. Степень пространственной изоляции определяется: а) территориально-механическими барьерами между популяциями; б) расстоянием между популяциями; в) различиями в фенологии особей; г) радиусом репродуктивной и индивидуальной активности.
12. Можно ли утверждать, что лишь пространственная изоляция делает популяции абсолютно независимыми структурами?
13. Выберите из перечня примеры эколого-этологической формы изоляции между популяциями: а) на сенокосных лугах встречаются ранне- и позднецветущие формы погремка; б) предпочтения в выборе места для гнездостроения у дендрофильных птиц; в) появление пятихромосомных линий дрозофилы, интерстерильных при скрещивании с исходной четыреххромосомной формой; г) нет правильного ответа.

**Решение задач**

1. Разграничение экологических ниш в природе достигается несколькими путями:

- размерная дифференциация видов,
- пространственная дифференциация,
- поведенческие реакции организмов.

Приведите примеры видов, конкуренция между которыми снижается таким путем.

2. Вид А конкурирует с видом Б. Решите, может ли их конкуренция влиять на благополучие вида В, не конкурирующего с каждым из первых двух? Если может, то как и в каких случаях?

3. Объясните, чем отличаются последствия конкурентных отношений между: двумя особями разных видов, двумя популяциями разных видов и двумя видами.

4. Проанализировать результаты опыта, в котором разное число гусениц сухофруктовой огневки *Ephestia caetella*, отрождающихся из считанного количества яиц, конкурировали за 25 г пищи (пшеничной муки) (таблица 1).

Таблица 1 – Результаты опыта

Первоначальное число яиц	10	20	50	100	200	300	800	1600	3200	5000
Число куколок	8	15	37	74	137	279	477	392	380	321

Определить минимальное количество пищи, необходимое для получения одной куколки. Начертить кривую изменения количества пищи, приходящейся на одну личинку, при увеличении плотности популяции. Сравнить с кривой изменения числа куколок.

5. По заданным параметрам моделей определить тип взаимодействия популяций и произвести графический анализ решений системы дифференциальных уравнений. Данные для моделей приведены в таблице 2. Выбираются модели: варианты 1–10.

Таблица 2 – Данные к математическим моделям взаимодействий

Вариант	$r_1$	$r_2$	$K_1$	$K_2$	$\alpha_{12}$	$\alpha_{21}$	$\beta_{12}$	$\beta_{21}$
1	0,1	0,3	300	1000	0,8	0,5	0	0
2	0,4	0,8	5000	300	6,0	0,1	0	0
3	0,3	0,2	420	1800	0,1	5	0	0
4	0,1	0,7	200	1600	0,2	0,3	0	0
5	1	0,9	1350	250	7	0,4	0	0
6	0,7	0,8	840	1200	0,3	1	0	0
7	0,2	1,3	150	300	0,6	1	0	0
8	1,1	1	380	42	4	0,5	0	0
9	1,2	0,7	1275	725	1	0,3	0	0
10	1,1	0,3	6520	5040	2,1	1,6	0	0

## ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 7. Взаимодействие между популяциями. Хищничество и паразитизм

Вопросы для самоконтроля:

- 1) Отношения хищник – жертва. Классификация хищников.
- 2) Понятие и виды функционального ответа.
- 3) Паразитизм как форма взаимодействия. Виды паразитов.
- 4) Моделирование в системах «хищник-жертва», «паразит-хозяин».
- 5) Коэволюция сопряженных пар.

**Решение задач**

1. В опытах с мучными хрущачами *Tribolium castaneum* и *Tribolium confusum* жуков содержали в муке, подсчитывая каждые 60 дней число взрослых особей. В одном из вариантов в культуре присутствовали микроспоридии *Adelina* – внутриклеточные паразиты жуков. *Adelina* размножаются преимущественно в клетках средней кишки хозяина. Споры выводятся из организма с экскрементами и затем могут быть проглочены другими личинками, которые таким образом заражаются. В ходе опыта были получены следующие данные (таблица 1).

Таблица 1 – Результаты опыта

Условие опыта	Количество жуков через дней												
	60	120	180	240	300	360	420	480	540	600	660	720	900
Без паразита <i>T. castaneum</i>	16	52	52	42	35	24	15	11	8	3	4	3	0

<i>T. confusum</i>	80	76	70	88	88	92	120	142	210	172	120	64	122
С паразитом <i>T. castaneum</i>	50	46	42	44	50	70	46	68	52	50	52	46	48
<i>T. confusum</i>	42	120	104	52	8	4	3	3	5	3	2	8	3

Начертите график численности жуков двух видов в культуре без паразита. Какой вид наиболее конкурентноспособен при этих условиях? Сколько времени жуки могут существовать совместно? Чем можно объяснить ход численности обоих видов в другой экологической ситуации – при распространении в культуре паразита? Каковы особенности кривой численности более конкурентноспособного в этих условиях вида?

2. Рассмотрите математическую модель совместного существования двух биологических видов (популяций) типа "хищник - жертва" Вольтерра - Лотки. Пусть два биологических вида (щуки и караси) совместно обитают в изолированной среде. Среда стационарна и обеспечивает в неограниченном количестве всем необходимым для жизни карасей. Другой вид - щука - также находится в стационарных условиях, но питается лишь особями первого вида. Заданы следующие начальные показатели (табл. 2):

Таблица 2 – Исходные данные к задаче

Наименование показателя	Караси	Щуки
$N_{t_0}$ - начальная численность популяции	10000	800
$\varepsilon$ - коэффициент естественного прироста/смертности	1,1	0,001
$\gamma$ - коэффициенты межвидового взаимодействия	0,0001	0,0001

Со временем число карасей и щук меняется, но так как рыбы в пруду много, будем считать  $N_{щ}$  и  $N_k$  непрерывными функциями времени  $t$ . Будем называть эту пару чисел состоянием модели. Очевидно, что характер изменения состояния  $N_{щ}$  и  $N_k$  определяется значениями параметров. Изменяя параметры и решая систему уравнений модели, можно исследовать закономерности изменения состояния экологической системы во времени. Рассчитайте, как изменится численность обеих популяций через год. Постройте графики роста численности за 5 лет. Определите тип популяционной динамики.

### ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 8. Взаимодействие между популяциями. Симбиоз

Вопросы для самоконтроля:

- 1) *Формы симбиоза.*
- 2) *Комменсализм и аменсализм: сущность взаимодействий, экологическая роль в сообществах.*
- 3) *Математические модели взаимоотношений: комменсализм, аменсализм, мутуализм.*

**Решение задач**

1. Какие формы взаимодействия вероятнее всего могут возникнуть между организмами с очень разными потребностями? Со сходными?

2. На каких стадиях развития экосистем формируются мутуалистические взаимоотношения?

3. Выберите наиболее вероятный сценарий развития взаимоотношений между автотрофным и гетеротрофным организмом в ходе эволюции:

- Комменсализм – мутуализм – паразитизм;
- Паразитизм - комменсализм – мутуализм;
- Мутуализм – комменсализм – паразитизм.

Обоснуйте свои выводы и приведите примеры.

4. Из предложенного списка составьте пары организмов, которые в природе могут находиться в мутуалистических отношениях: домашняя пчела, подберезовик, актиния, дуб черешчатый, береза бородавчатая, рак-отшельник, осина дрожащая, сойка, клевер белый, подосиновик, липа мелколистная, клубеньковые азотфиксирующие бактерии.

5. Для нейтрализма характерно отсутствие непосредственной связи между видами в сообществе. Однако в любом сообществе опосредованно все виды связаны. Объясните, как нейтральные виды могут опосредованно влиять друг на друга.

6. Объясните, благодаря чему происходят следующие явления, и определите их тип. Дуб угнетает произрастающую рядом, не под пологом дерева чернику. Сосна способствует хорошему росту и развитию черники. Корни осины тормозит рост дуба. Бузина, посаженная между кустами смородины и крыжовника, отпугивает опасного вредителя – крыжовниковую огневку. Численность многих бактерий в воздухе соснового леса значительно ниже, чем в воздухе ельника.

7. По заданным параметрам моделей определить тип взаимодействия популяций и произвести графический анализ решений системы дифференциальных уравнений. Данные для моделей приведены в таблице 1. Выбираются 2 модели: варианты 1–11, 2–12, 3–13 и далее по аналогичной схеме.

Таблица 1 – Данные к математическим моделям взаимодействий

Вариант	$r_1$	$r_2$	$K_1$	$K_2$	$\alpha_{12}$	$\alpha_{21}$	$\beta_{12}$	$\beta_{21}$
1	2	1,6	530	270	0	0	1,6	1
2	1,3	1	1200	640	0	0	0,5	0
3	0,3	0,7	560	320	0	0	3,7	0
4	0,2	0,1	1800	450	0	0	1,2	0
5	0,1	0,7	1350	475	0	0	1	0
6	0,2	1,3	840	510	0	0	2,4	0
7	0,3	0,6	500	1300	0	1,5	0	0
8	0,2	0,3	1800	3120	0	2,1	0	0
9	0,8	1,2	3500	1750	0	1,9	0	0
10	1,3	1,4	1800	340	0	0,3	0	0
11	0,7	1,1	540	320	0	0,2	0	0
12	1,5	0,4	1300	250	0	0,1	0	0
13	0,1	0,7	210	840	0	4,5	0	0
14	0,2	0,4	340	810	0	0	1,3	1,2
15	0,3	0,9	2500	1840	0	0	5,4	1,8
16	0,7	2,1	1850	1340	0	0	1,6	3,5
17	1,2	0,4	2130	540	0	0	5	0,2
18	1,7	0,5	1350	186	0	0	1,3	5,2
19	1,3	2,7	850	150	0	0	1,6	1,2
20	0,5	1,7	1300	850	0	0	0,5	2

## ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 9. Коллоквиум. Популяция как единица эволюции

*Вопросы для самоконтроля:*

- 1) Популяция – элементарная единица эволюции.
- 2) Влияние основных характеристик популяции на формирование эволюционных явлений.
- 3) Популяция и систематика.

*Тест для самоконтроля и задачи:*

1. Элементарным эволюционным материалом является (-ются):
  - а) генофонд популяции;
  - б) мутации;
  - в) адаптации;
  - г) генотипы отдельных особей.
2. Элементарными эволюционными факторами служат:
  - а) мутационный процесс;
  - б) популяционные волны;
  - в) сезонные миграции особей;
  - г) изоляция;
  - д) естественный отбор;
  - е) климатические факторы.
3. Увеличению скорости изменений генетического материала популяции способствуют:

- а) сокращение эффективной величины популяции;
  - б) уменьшение степени изоляции;
  - в) сокращение ареала, занимаемого популяцией;
  - г) некоторое снижение численности;
  - д) увеличение числа одновременно размножающихся возрастных групп;
  - е) пространственная дифференциация демонов в пределах ареала.
4. Какой из перечисленных способов увеличения численности популяций промысловых животных является наиболее эффективным? выберите правильный ответ и обоснуйте.
- а) введение фиксированных квот (% особей от общего числа в популяции) на добычу;
  - б) введение запретов на промысел;
  - в) искусственное разведение;
  - г) улучшение условий местообитания и емкости среды;
  - д) добыча животных с учетом пространственной, демографической и экологической структуры популяции;
  - е) все ответы верны.
5. С 1949 по 1960 гг. для государств, промышленявших китов, действовали фиксированные годовые квоты на промысел, установленные Международной китобойной комиссией. Квоты были установлены на уровне МПУ – максимально поддерживаемого урожая (такая скорость изъятия особей из популяции, которая компенсируется благодаря собственному пополнению). Тем не менее численность китов неуклонно снижалась, существование популяций находилось под угрозой. Объясните, в чем причина наблюдаемых тенденций, предложите свой вариант промысловой стратегии.
6. Примером промышленяемой популяции может послужить один из видов трески, добываемый в арктических водах и в Норвежском море. До 1979 г. добыча этой рыбы производилась с интенсивностью промысла не ниже 45% при размере ячеи трала 120-125 мм. Ежегодные уловы составляли 900000 тонн. По данным исследований 1980 г. эта популяция и другие стада трески в северной Атлантике в результате перепромысла серьезно пострадали. В конце 60-ых гг. XX века Д. Гарро и Б. Джонс разработали математическую модель эксплуатации популяции и на ее основе сделали прогноз влияния различной интенсивности промысла и разного размера ячеи трала на величину улова. Результаты моделирования показали, что наиболее благоприятный долгосрочный прогноз добычи можно ожидать при низкой интенсивности промысла и крупном (не менее 140 мм) размере ячеи. Проанализируйте данный пример, сделайте вывод, какие важнейшие составляющие популяции учли в своей модели управления популяций Д. Гарро и Б. Джонс.

#### ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 10. Коллоквиум. Популяция как единица управления

*Вопросы для самоконтроля:*

- 1) Популяция как единица эксплуатации
- 2) Популяция как единица регулирования численности.
- 3) Популяция как единица охраны.
- 4) Популяция как единица биомониторинга.

*Тест для самоконтроля и задачи:*

1. Элементарным эволюционным материалом является (-ются):
  - а) генофонд популяции;
  - б) мутации;
  - в) адаптации;
  - г) генотипы отдельных особей.
2. Элементарными эволюционными факторами служат:
  - а) мутационный процесс;
  - б) популяционные волны;
  - в) сезонные миграции особей;
  - г) изоляция;
  - д) естественный отбор;
  - е) климатические факторы.
3. Увеличению скорости изменений генетического материала популяции способствуют:
  - а) сокращение эффективной величины популяции;

- б) уменьшение степени изоляции;
  - в) сокращение ареала, занимаемого популяцией;
  - г) некоторое снижение численности;
  - д) увеличение числа одновременно размножающихся возрастных групп;
  - е) пространственная дифференциация демонов в пределах ареала.
4. Какой из перечисленных способов увеличения численности популяций промысловых животных является наиболее эффективным? выберите правильный ответ и обоснуйте.
- а) введение фиксированных квот (% особей от общего числа в популяции) на добычу;
  - б) введение запретов на промысел;
  - в) искусственное разведение;
  - г) улучшение условий местообитания и емкости среды;
  - д) добыча животных с учетом пространственной, демографической и экологической структуры популяции;
  - е) все ответы верны.
5. С 1949 по 1960 гг. для государств, промышленявших китов, действовали фиксированные годовые квоты на промысел, установленные Международной китобойной комиссией. Квоты были установлены на уровне МПУ – максимально поддерживаемого урожая (такая скорость изъятия особей из популяции, которая компенсируется благодаря собственному пополнению). Тем не менее численность китов неуклонно снижалась, существование популяций находилось под угрозой. Объясните, в чем причина наблюдаемых тенденций, предложите свой вариант промысловой стратегии.
6. Примером промышленяемой популяции может послужить один из видов трески, добываемый в арктических водах и в Норвежском море. До 1979 г. добыча этой рыбы производилась с интенсивностью промысла не ниже 45% при размере ячеи трала 120-125 мм. Ежегодные уловы составляли 900000 тонн. По данным исследований 1980 г. эта популяция и другие стада трески в северной Атлантике в результате перепромысла серьезно пострадали. В конце 60-ых гг. XX века Д. Гарро и Б. Джонс разработали математическую модель эксплуатации популяции и на ее основе сделали прогноз влияния различной интенсивности промысла и разного размера ячеи трала на величину улова. Результаты моделирования показали, что наиболее благоприятный долгосрочный прогноз добычи можно ожидать при низкой интенсивности промысла и крупном (не менее 140 мм) размере ячеи. Проанализируйте данный пример, сделайте вывод, какие важнейшие составляющие популяции учли в своей модели управления популяций Д. Гарро и Б. Джонс.

## ПРАКТИЧЕСКИЕ (СЕМИНАРСКИЕ) ЗАНЯТИЯ

Семинарские занятия 11, 12.

*Вопросы для самоконтроля:*

- 1) *Основные подходы к изучению природных популяций.*
- 2) *Генетический подход.*
- 3) *Экологический подход.*
- 4) *Биохимический подход, его достоинства и недостатки.*
- 5) *Онтогенетический подход.*
- 6) *Физиологический подход.*
- 7) *Этологический подход.*
- 8) *Фенетический подход.*

## БЛОК КОНТРОЛЯ РЕЗУЛЬТАТОВ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

### ЗАДАНИЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ И ПРИМЕРЫ ВЫПОЛНЕНИЯ ЗАДАЧ

1. Рассматриваются две модельные популяции одного вида промысловых животных. В результате проведения зимних количественных учетов оказалось, что численность популяции № 1 к началу текущего года составила 780 особей, а популяции №2 – 500 особей. На основании этих данных Министерство охоты и рыболовства запланировало выдать на следующий год 280 лицензий на добычу особей из первой популяции, а во второй популяции промысел решено было не производить. В конце года экологи потребовали пересмотра этого решения, утверждая, что первой популяции грозит опасный перепромысел, в то время как в отношении второй популяции вполне возможно установить определенное промысловое усилие. В доказательство своей точки зрения учёные привели следующие величины демографических параметров, полученные в ходе исследований данных популяций. Рождаемость в первой популяции составила 300, а во второй – 400 особей в год, а смертность – 400 и 300 особей в год соответственно. Интенсивность иммиграции для первой популяции составила 10 особей, а для второй – 50 особей в год; интенсивность эмиграции – 50 и 10 особей в год соответственно. Сравните численность данных популяций животных в конце года. Что произойдет, если будут реализованы планы Министерства? В чем могут заключаться возможные причины различий в величине демографических параметров для этих популяций? Какова будет величина этих популяций при сохранении данных демографических параметров спустя еще один год?
2. Ястребы-перепелятники начинают размножаться в годовалом возрасте. Плодовитость самки обычно составляет 4-6 яиц, однако взрослые особи не всегда могут прокормить всех вылупившихся птенцов, поэтому часть из них погибает еще в гнездовой период жизни. В среднем из гнезда вылетает 3 птенца. Основной вклад в величину смертности ястребов приходится на внегнездовую часть года (сезонные миграции). На западе России гибель вылетевших из гнезда молодых к весне следующего года составляет 50%, а к концу второго года жизни погибает 40% от численности годовиков. По показателям смертности самцы и самки принципиально не отличаются друг от друга. Рассчитайте, как изменится численность популяции перепелятников к осени второго года наблюдений, если к началу гнездового периода первого года наблюдений она составляла 1000 половозрелых особей, появившихся на свет в прошлом году, причем на двух самок в ней приходится 3 самца, а величинами иммиграции и эмиграции можно пренебречь, поскольку они взаимно уравновешивают друг друга.
3. Физиологическая плодовитость леща составляет 10.000 икринок. Выход половозрелых рыб зависит от успешности оплодотворения икры и состояния условий среды обитания в ходе развития личинок и мальков. Рассчитайте выход половозрелых лещей из икры пяти нерестящихся лещей, если: а) вероятность оплодотворения икринок в естественных условиях составляет 50%; б) личинки выходят в среднем лишь из 20% оплодотворенных икринок; в) выход малька из личинки в среднем составляет около 10% от количества личинок; г) до половозрелой стадии доживает около 2% от числа мальков. Какова суммарная смертность (в %) леща на всех этих стадиях жизненного цикла?
4. В результате самоизреживания елей в густых посадках количество деревьев на 1 га лесопокрывной площади составляло: в 20-летних насаждениях – 6720 стволов, в 40-летних – 2380 стволов, в 60-летних – 1170 стволов, в 80-летних – 755 стволов, а в 100-летних – 465 стволов. Начертите диаграмму, отражающую уменьшение количества елей в лесу при увеличении возраста деревьев. Рассчитайте площадь, приходящуюся на одно дерево в разном возрасте. В какой период самоизреживание елей в посадках происходит наиболее интенсивно? Не стоит ли заранее высаживать ели более разрежено? Объясните, почему да или почему нет.
5. Чтобы оценить численность форели в небольшом озере 625 форелей были пойманы неводом, помечены и снова выпущены в воду. Через неделю поймали 873 форели, из которых 129 особей имели оставленные в прошлый раз метки. Оцените примерные размеры популяции форели.
6. Используя данные натурных наблюдений (табл.1), опишите популяцию живых организмов по плану:
  - 1) Определите среднюю численность популяции.

- 2) Выявите характер распределения популяции по основной территории.
- 3) Установите возрастную структуру популяции; постройте диаграмму.
- 4) Постройте графическую модель биотического потенциала популяции.
- 5) Определите время  $T_{0,5}$ , когда численность особей изменится в два раза по сравнению с первоначальной и сравните с расчётной величиной  $T_{0,5} = \ln 2/r$ .
- 6) Сделайте вывод о степени благоприятности условий существования популяции и дайте прогноз её развития.

**Пример выполнения задания**

Вид:	Число особей ( $x_i$ ) в выборках ( $n$ ), ед/км <sup>2</sup>										Рождаемость, ед/год	Смертность, ед/год	Площадь ареала, км <sup>2</sup> $S$
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10			
Японский журавль	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	25	10	20
птенцов	4	5	4	1	9	4	4	4	10	3			
взрослых	6	2	6	3	6	6	8	10	6	2			
пострепр.	0	5	0	1	5	0	0	1	2	4			

Для нахождения численности, рассчитаем среднюю плотность популяции:

$$\bar{x} = \frac{\sum x_i}{n} = \frac{10+12+10+5+20+10+12+15+18+9}{10} = 12,1 \text{ ед/км}^2$$

Рассчитаем численность популяции:

$$N = \bar{x} \times S = 12,1 \times 20 = 242 \text{ (особ.)}$$

Определим характер распределения популяции по основной территории. Для этого рассчитаем дисперсию:  $\sigma^2 = \frac{\sum (x_i - \bar{x})^2}{n-1} = \frac{180,3}{9} = 20,03$

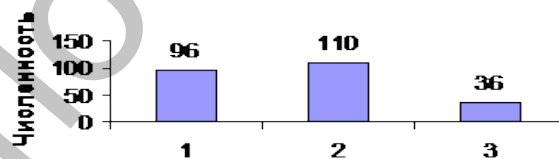
Сравним значения дисперсии  $\sigma^2$  и плотности популяции  $\bar{x}$ :  $20,03 > 12,1$ , следовательно, распределение по территории групповое (стаями).

Определим возрастную структуру популяции. Для этого рассчитаем численность птенцов ( $N_p$ ), взрослых ( $N_r$ ) и особей пострепродуктивного возраста ( $N_{hr}$ ):

$$N_p = \left(\frac{48}{10}\right) \times 20 = 96 \text{ (особ.)}$$

$$N_r = \left(\frac{55}{10}\right) \times 20 = 110 \text{ (особ.)}$$

$$N_{hr} = \left(\frac{18}{10}\right) \times 20 = 36 \text{ (особ.)}$$



Построим диаграмму возрастной структуры популяции.

**Рис. Возрастная структура популяции**

Построим модель биотического потенциала популяции, для этого рассчитаем удельную рождаемость в популяции:

$$b = \frac{B}{N} = \frac{55}{242} = 0,23$$

$$d = \frac{D}{N} = \frac{10}{242} = 0,04$$

; удельную смертность: ; определим биотический потенциал:  $r = b - d = 0,23 - 0,04 = 0,19$

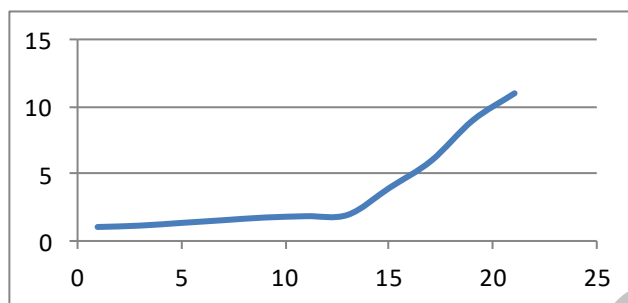
. Используя уравнение роста биотического потенциала:  $N_t = N_0 \cdot e^{rt}$ , рассчитаем 10 – 12 значений  $N_t$ , выбрав соответствующие временные интервалы, и составим таблицу:

Таблица результатов расчета  $N_t$



t, год	1	3	5	7	9	11	13	15	17	19	21
$N_t \cdot 10^{-3}$	1,1	1,2	1,4	1,6	1,8	1,9	2,0	4,0	6,0	9,0	11,0

Построим график роста численности.



Вывод: положительный биотический потенциал и равномерная возрастная структура свидетельствуют об устойчивости популяции в данных условиях обитания. При отсутствии лимитирующих факторов и взаимодействия с другими популяциями численность этого вида живых организмов способна увеличиться за 20 лет с 242 до почти 11000 особей.

Таблица 1 -Варианты индивидуальных заданий

Вид:	Число особей ( $x_i$ ) в выборках (n), ед/км <sup>2</sup>										Рождаемость, ед/год	Смертность, ед/год	Площадь ареала, S, км <sup>2</sup>
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10			
<b>Воробей домашний</b> птенцов	7	0	15	6	0	7	10	12	0	8	162,5	132	25
взрослых	8	2	8	8	12	8	6	8	6	8			
пострепр.	0	0	2	1	0	0	0	0	4	1			
<b>Сорока</b> птенцов	4	0	2	3	6	1	1	4	1	6	126	108	45
взрослых	2	2	4	2	6	8	9	2	1	2			
пострепр.	1	1	0	1	2	0	0	3	0	2			
<b>Белка</b> <b>обыкн.</b> детенышей	12	8	6	12	5	0	8	6	8	10	112,5	67	20
взрослых	8	12	14	8	10	14	10	12	8	12			
пострепр.	4	2	2	0	0	6	4	4	4	0			

7. Используя данные своего варианта (таблица 2) построить логистическую модель изменения численности популяции. Интерпретировать модель, описав динамику популяции по следующим параметрам:  $N_{max}$  – численность популяции в стационарном состоянии;  $T_{0,9}$  - характеристическое время, когда численность популяции достигает 90% от  $N_{max}$ ;  $N_{крит.}$  и  $T_{крит.}$  - критическая численность и время, когда в популяции начинает проявляться внутривидовая конкуренция. Сделать прогноз развития популяции.

### Пример выполнения задания

Таблица – Исходные данные

№ варианта	Вид животных	N min	b, ед/год	d, ед/год	δ, ед/год
1	Кролик	8	4	0,5	0,005

Рассчитаем биотический потенциал популяции:  $r = 4 - 0,5 = 3,5$ . Используем равнение изменения численности  $N \rightarrow N_{max} = \frac{r}{\sigma}$ , рассчитаем  $N(t)$  для заданных параметров согласно варианта и построим график изменения численности.

$$N_t = \frac{N_0 r}{(r - \delta N_0) \cdot e^{-rt} + \delta N_0} = \frac{8 \cdot 3,5}{(3,5 - 0,0005 \cdot 8) \cdot 2,7^{-3,5t} + 0,005 \cdot 8}$$

Сформируем таблицу значений для построения графика:

t, год	1	3	5	7	11	13	15	17	19	21	23
N, ед											

Оценим характеристические величины процесса.  $N \rightarrow N_{max} = \frac{r}{\sigma}$  – уравнение изменения численности в интегральной форме. Поскольку численность популяции в естественных условиях никогда не остаётся постоянной, а испытывает колебания вблизи максимального значения, характеристической величиной процесса принято считать  $T_{0,9}$  - момент времени, когда численность популяции составляет 90% от стационарной (максимальной). Координаты точки перегиба графика  $N(t)$ - $T_k$  и  $N_k$ - это критический момент развития, когда начинает проявляться межвидовая конкуренция:  $N_k = \frac{r}{2\sigma}$ .

$N_{max} = 3,5/0,005=700$ особей	$N_{крит} \approx 1/2 N_{max} = 700/2=350$ особей
$T_{0,9} \approx 3,5$ года ( по графику)	$T_{крит} \approx 3$ года.

Вывод: Популяция кроликов обладает положительным биотическим потенциалом и способна увеличить свою численность в данных условиях до 700 особей за 4,5 года. Первые 3 года популяция находится в состоянии активного (экспоненциального) роста и по достижении численности в 350 особей основным фактором регуляции численности будет являться внутривидовая конкуренция за пищевые и пространственные ресурсы.

Таблица 2- Варианты индивидуальных заданий

	Вид животных	$N_{min}$	b, ед/год	d, ед/год	δ, ед/год
1	Кролик	10	3	0,3	0,005
2	Дятел	18	1,5	0,2	0,003
3	Косуля	12	0,5	0,05	0,007
4	Ёж амурский	10	3	0,3	0,002
5	Лось	25	0,4	0,04	0,001
6	Амурский тигр	45	0,2	0,08	0,002
7	Иволга	20	1	0,6	0,001
8	Стерх	25	1,2	0,3	0,001
9	Голубая сорока	15	1,5	0,3	0,001
10	Дальневосточный леопард	30	0,3	0,07	0,001
11	Рысь	30	0,3	0,1	0,002
12	Кабан	45	1,2	0,1	0,001
13	Изюбр	12	0,5	0,3	0,008
14	Утка мандаринка	23	1,2	0,4	0,001
15	Серая цапля	15	1,1	0,2	0,001
16	Волк	2,0	2,0	0,5	0,001

## ТЕМЫ РЕФЕРАТОВ, ВОПРОСЫ К ЗАЧЕТУ

1. Популяционная экология как наука. История формирования отрасли.
2. Понятие о популяции: генетическая и экологическая трактовка популяции.
3. Популяционная структура вида.
4. Ценопопуляции.
5. Статические характеристики популяций. Численность и методы ее определения.
6. Пространственное распределение особей в популяции.
7. Пространственная дифференциация и интеграция.
8. Поддержание пространственной структуры популяции: механизмы «индивидуализации» территории, механизмы поддержания иерархии.
9. Возрастная структура популяции. Пирамиды возрастов и демографические таблицы.
10. Половая структура популяции и факторы ее определяющие.
11. Генетическая структура популяции, механизмы ее регуляции.
12. Динамические показатели популяции. Рождаемость и смертность.
13. Биотический потенциал популяции. Кривые выживания.
14. Модели динамики численности. Экспоненциальный рост.
15. Модели динамики численности. Логистический рост.
16. Типы динамики численности популяции.
17. Регуляция динамики численности. Модифицирующие и регулирующие факторы.
18. Экологические стратегии.
19. Гомеостаз природных популяций.
20. Модели взаимодействия между популяциями Лотки-Вольтерра.
21. Классификация взаимодействий между популяциями.
22. Гомотипические реакции.
23. Гетеротипические реакции. Конкуренция.
24. Экологические ниши.
25. Хищничество как форма взаимодействия.
26. Паразитизм. Математическое моделирование взаимоотношений в системе «паразит-хозяин».
27. Комменсализм, аменсализм, нейтрализм. Характерные черты. Подходы к моделированию.

## ТЕСТ ДЛЯ ЗАЧЕТА

1. *Макромолекулы нуклеиновых кислот являются основными структурными единицами уровня организации жизни:* а) молекулярно-генетического; б) онтогенетического; в) популяционно-видового; г) экосистемного.
2. *Основными структурными единицами онтогенетического уровня организации жизни служат:* а) биологические макросистемы; б) популяции; в) клетки; г) субклеточные структуры.
3. *Мутационный процесс, популяционные волны (волны жизни), изоляция и естественный отбор – это элементарные факторы, действующие на уровне организации жизни:* а) молекулярно-генетическом; б) онтогенетическом; в) популяционно-видовом; г) экосистемном.
4. *Элементарными структурными единицами экосистемного уровня организации жизни служат:* а) клетки и органы; б) ландшафты; в) биогеоценозы; г) популяции.
5. *В задачи популяционной биологии не входит:* а) изучение демографической структуры популяций; б) развитие учения о динамике биогеоценозов; в) оценка полиморфизма природных популяций; г) разработка практических рекомендаций по эксплуатации биологических ресурсов.
6. *Сущность феноменологического пути формирования популяционной биологии как науки заключается в следующем:* а) анализ многочисленных механизмов, детерминирующих в популяции какое-либо явление; б) изучение одного и того же процесса (явления), реализующегося на разных уровнях организации жизни; в) сравнительная характеристика популяций разных видов в пределах биосферы; г) поиск проявления одной и той же принципиальной черты (механизма) в популяциях разных групп организмов.
7. *Изучение характера наследования и распределения в популяции частот аллелей и частот генотипов составляет сущность метода:* а) морфологического; б) биохимического; в) генетического; г) экологического.

8. *Выделение специфических особенностей обменных процессов, особых веществ-маркеров в природных популяциях является основой метода:* а) морфологического; б) биохимического; в) генетического; г) экологического.
9. *Отличия в особенностях адаптивных реакций особей на среду, в морфо- и экотипах популяций являются критериями метода:* а) этологического; б) биохимического; в) экологического; г) генетического.
10. *Подавляющее большинство видов живых организмов состоит из отдельных:* а) популяций; б) особей; в) организмов; г) верного ответа нет;
11. *Популяция это:* а) совокупность особей в пределах биогеоценоза; б) минимальная самовоспроизводящаяся группа особей одного вида на протяжении эволюционно длительного времени населяющая определенное пространство, образующая самостоятельную генетическую систему и формирующая собственное экологическое пространство; в) биологическая система организменного уровня; г) группа морфологически сходных особей.
12. *Популяция — это....* а) особи одного вида на данной территории; б) группа особей разных видов на одной территории; в) группа особей одного вида, занимающих разные территории; г) совокупность особей одного вида, в населяющих определенную территорию, характеризующихся общностью морфотипа, специфичностью генофонда и системой устойчивых функциональных взаимосвязей.
13. *Совокупность особей одного вида, населяющих территорию с однородными условиями существования и обладающих общим морфотипом и единым ритмом жизненных явлений и динамики населения, — это:* а) локальная популяция; б) биоценоз; в) экологическая популяция; г) географическая популяция.
14. *Совокупность особей одного вида, населяющих один тип местообитания, характеризующихся общим ритмом биологических циклов и характером образа жизни — это:* а) локальная популяция; б) биоценоз; в) экологическая популяция; г) географическая популяция.
15. *Совокупность особей одного вида, населяющих небольшой участок однородной площади — это:* а) локальная популяция; б) биоценоз; в) экологическая популяция; г) географическая популяция.
16. *Выберите из перечня признак, который влияет на формирование локальных популяций:* а) доступность корма; б) расчлененность ландшафта на неоднородные участки; в) обилие хищников; г) обилие паразитов.
17. *Примером популяции является:* а) совокупность особей элодеи канадской, населяющей отдельный водоём; б) совокупность водорослей отдельного водоёма; в) совокупность особей элодеи канадской, заселяющих мелководье различных водоёмов; г) совокупность водорослей, населяющих мелководье различных водоёмов.
18. *Ценопопуляцией называется:* а) совокупность всех растительных организмов в пределах сообщества; б) популяция какого-либо вида растений в пределах фитоценоза; в) популяция мелких животных; г) популяция крупных животных.
19. *Территория, занимаемая популяцией, называется:* а) биоценозом; б) биотопом; в) экологической нишей; г) ареалом.
20. *Наличие чётких границ между популяциями одного вида свойственно виду:* а) большой прудовик; б) бражник сосновый; в) певчий дрозд; г) майскому жуку.
21. *Свободное, основанное на случайности, скрещивание особей в пределах популяции:* а) панмиксия; б) аутбридинг; в) инбридинг; г) инверсия д) апомиксис.
22. *Каждый вид организмов характеризуется:* а) определенным числом хромосом; б) определенной формой хромосом; в) определенной величиной хромосом; д) только одним способом размножения.
23. *Число особей одного вида на единице пространства показывает:* а) видовое разнообразие; б) плодовитость; в) численность популяции; г) плотность популяции.
24. *Сложность экологической структуры популяции в большей степени определяется фактором (-ами):* а) биологией вида; б) остротой конкурентных отношений в сообществе; в) географическими условиями в пределах ареала; г) ни одним из перечисленных.
25. *Выберите из перечня понятие, не характеризующее возрастную структуру популяции:* а) возрастная группа; б) помет; в) морфотип; г) генерация.
26. *Возрастной состав популяции определяется факторами:* а) временем достижения половой зрелости; б) общей продолжительностью жизни; в) продолжительностью поколения; г) длительностью периода размножения; д) все ответы верны.

27. *К характеристикам структуры популяции не относится:* а) характер размещения особей по отношению к элементам ландшафта; б) соотношение возрастных когорт в составе популяции; в) соотношение мужских и женских особей; г) интенсивность обменных процессов особей.
28. *Пространственная структура популяции не зависит от:* а) биологии вида; б) особенностей биотопа; в) среднегодовой температуры; г) демографической структуры.
29. *Численное соотношение различных категорий организмов в составе населения рассматривается как:* а) демографическая структура популяций; б) пространственная структура популяций; в) видовое разнообразие; г) доминирование.
30. *Соотношение гамет в момент оплодотворения определяет в популяции:* а) численность популяции на ближайшие годы; б) третичное соотношение полов; в) первичное соотношение полов; г) вторичное соотношение полов.
31. *Соотношение самцов и самок среди новорожденных животных, возможно отличающееся от генетически детерминированного, определяет:* а) численность популяции на ближайшие годы; б) третичное соотношение полов; в) первичное соотношение полов; г) вторичное соотношение полов.
32. *Соотношение взрослых самцов и самок, складывающееся в результате их дифференцированной смертности в ходе онтогенеза определяет:* а) численность популяции на ближайшие годы; б) третичное соотношение полов; в) первичное соотношение полов; г) вторичное соотношение полов.
33. *У животных, для которых свойственна забота о потомстве, естественный отбор направлен на поддержание:* а) равномерного распределения в пределах ареала; б) оптимального числа потомков; в) максимального числа потомков; г) пропорционального соотношения разновозрастных групп.
34. *Назовите причины, от которых зависит возрастная структура популяции любого вида:* а) особенности жизненного цикла вида; б) численность популяции; в) смертность в популяции; г) внешние условия.
35. *Возрастной состав популяции не зависит от:* а) времени достижения половой зрелости; б) общей продолжительности жизни; в) характера смертности в разных возрастных и половых группах; г) геоботанических условий ареала.
36. *Радиус индивидуальной активности – это:* а) протяженность ареала; б) максимальное расстояние, на которое могут быть переданы аллели за одно поколение; в) максимальное расстояние, на которое особи могут удаляться друг от друга; г) нет правильного ответа.
37. *Радиус репродуктивной активности – это:* а) участок ареала, где преимущественно размножаются особи; б) среднее расстояние распространения особей; в) расстояние между местом образования (рождения) и местом размножения для 95% особей данного поколения; г) нет правильного ответа.
38. *Популяции, соотношение аллелей в которых описывается уравнением Харди-Вайнберга, называются:* а) идеальными; б) реальными; в) сбалансированными; г) равновесными.
39. *Частоты аллелей в идеальной популяции:* а) равны 0; б) равномерно возрастают от поколения к поколению; в) равномерно убывают от поколения к поколению; г) не изменяются от поколения к поколению.
40. *Не приводят к изменению частот аллелей в популяции:* а) близкородственное скрещивание; б) мутации; в) миграции; г) естественный отбор.
41. *Поддержание под влиянием естественного отбора частоты генов в популяции на определенном относительно постоянном уровне:* а) генетическая изоляция; б) генетический гомеостаз; в) полиморфизм; г) географическая изоляция; д) экологическая изоляция.
42. *Выберите из перечня вид, у которого совпадают трофический и репродукционный ареалы:* а) лососевые рыбы; б) угорь; в) бурый медведь; г) полярная крачка.
43. *Почему происходит колебание численности популяции?* а) изменяются условия существования; б) изменяется плотность популяции; в) стабилизируются рождаемость и смертность; г) нет правильного ответа.
44. *Эффективная величина популяции – это:* а) общая численность самок; б) соотношение самцов и самок; в) количество успешно размножающихся половозрелых особей; г) нет правильного ответа.
45. *Эффективная величина популяции не зависит от:* а) системы скрещиваний; б) возрастной структуры популяции; в) половой структуры популяции; г) величины ареала.

46. Эффективная величина популяции при колебании численности в течение 4 поколений 900, 1200, 750 и 600 особей соответственно составляет: а) 1000 особей; б) 833 особей; в) 924 особей; г) нет правильного ответа.
47. Численность популяции – это: а) количество особей или биомасса на единицу площади или объема; б) общая масса особей одного вида; в) общее количество особей вида на данной территории или в данном объеме; г) доля особей данного вида по отношению к общему числу особей всех видов в сообществе.
48. Плотность популяции – это: а) количество особей или биомасса на единицу площади или объема; б) общая масса особей одного вида; в) общее количество особей вида на данной территории или в данном объеме; г) доля особей данного вида по отношению к общему числу особей всех видов в сообществе.
49. Плотность популяции не зависит от: а) смертности особей; б) солнечной постоянной; в) особенностей биотопа; г) демографической структуры.
50. Число особей на единице пространства показывает: а) видовое разнообразие; б) плодовитость; в) численность популяции; г) плотность популяции.
51. Выберите не существующую форму изоляции между популяциями: а) эколого-этологическая; б) морфофизиологическая; в) технологическая; г) пространственная.
52. Выберите неверное(ые) утверждение(ия): а) пространственная изоляция возможна только при наличии четко очерченных барьеров между популяциями; б) один вид изоляции полностью исключает возможность другого; в) изоляция – важный эволюционный фактор; г) гетеростилия – пример морфофизиологической изоляции у растений.
53. Численность популяции не зависит от: а) рождаемости; б) смертности; в) эмиграции; г) иммиграции; д) нет правильного ответа.
54. Эффективная величина популяции – это: а) минимальное число особей в популяции; б) оптимальное число самок и самцов в популяции; в) число особей в популяции, достаточное для простого воспроизводства; г) часть успешно размножающихся особей в популяции.
55. Для какой изоляции характерны полиплоидия и хромосомные перестройки? а) географической; б) морфофизиологической; в) генетической; г) экологической.
56. Выберите неверное(ые) утверждение(ия): а) пространственная изоляция возможна только при наличии четко очерченных барьеров между популяциями; б) один вид изоляции полностью исключает возможность другого; в) изоляция – важный эволюционный фактор; г) гетеростилия – пример морфофизиологической изоляции у растений.
57. Значение показателя сходства равно 0,8 свидетельствует о: а) абсолютной идентичности сравниваемых популяций; б) об отсутствии в популяциях общей вариации; в) популяции принадлежат разным видам; г) о высокой степени генетического сходства популяций.
58. Выберите неверные утверждения: а) природные популяции – природные системы с четко очерченными границами; б) величина и структура ареала определяются степенью подвижности особей; в) достаточно определенно можно говорить лишь об ареалах островных популяций; г) при определении величины популяции важное значение имеет репродуктивный ареал.
59. Степень пространственной изоляции определяется: а) территориально-механическими барьерами между популяциями; б) расстоянием между популяциями; в) различиями в фенологии особей; г) радиусом репродуктивной и индивидуальной активности.
60. Выберите из перечня примеры эколого-этологической формы изоляции между популяциями: а) на сенокосных лугах встречаются ранне- и позднецветущие формы погремка; б) предпочтения в выборе места для гнездостроения у дендрофильных птиц; в) появление пятихромосомных линий дрозофилы, интерстерильных при скрещивании с исходной четыреххромосомной формой; г) нет правильного ответа.
61. Элементарным эволюционным материалом является (-ются): а) генофонд популяции; б) мутации; в) адаптации; г) генотипы отдельных особей.
62. Элементарными эволюционными факторами не являются: а) мутационный процесс; б) популяционные волны; в) миграции особей; г) изоляция; д) естественный отбор; е) климатические факторы.
63. Увеличению скорости изменений генетического материала популяции способствуют: а) сокращение эффективной величины популяции; б) уменьшение степени изоляции; в) сокращение ареала, занимаемого популяцией; г) некоторое снижение численности; д) увеличение числа одновременно размножающихся возрастных групп; е) пространственная дифференциация демов в пределах ареала.

64. Какой из перечисленных способов увеличения численности популяций промысловых животных является наиболее эффективным? выберите правильный ответ и обоснуйте. а) введение фиксированных квот (% особей от общего числа в популяции) на добычу; б) введение запретов на промысел; в) искусственное разведение; г) улучшение условий местообитания и емкости среды; д) добыча животных с учетом пространственной, демографической и экологической структуры популяции; е) все ответы верны.
65. Под генетическим полиморфизмом популяции понимают: а) наличие в популяции морфологически различных особей; б) наличие в ареале популяции двух и более генетически резко различных форм; в) совокупность всех мутаций в популяции; г) совокупность генотипов отдельных особей.
66. Выберите из перечня неверное утверждение: а) аллелофонд каждой популяции уникален; б) вид – максимально устойчивая генетическая система; в) существует линейная зависимость между степенью генетических различий между популяциями и расстоянием, их разделяющим; г) различия в генетическом составе популяции определяются действием разных форм естественного отбора.
67. Экологический подход к изучению природных популяций не предполагает: а) изучения экологических ниш популяций в сообществах; б) оценки многообразия формируемых популяциями экотипов; в) характеристики сопряженности пространственно-временных изменений популяций с факторами внешней среды; г) анализа анатомических и морфологических характеристик отдельных особей.
68. Какой из перечисленных приемов не является составляющим морфологического подхода к оценке популяций: а) оценка коэффициента флуктуирующей асимметрии признаков; б) анализ изменчивости счетных и мерных признаков среди особей популяции; в) анализ дисперсий одного признака в различных популяциях; г) сравнительная характеристика ферментативной активности белков у особей в популяции.
69. Сущность фенетического подхода не включает: а) вычленение отдельных фенотипов в популяции; б) изучение структуры и динамики отдельных фенотипов; в) анализ распределения отдельных свойств и признаков особей у разных полов и возрастов в популяции; г) нет правильного ответа.
70. Продолжите перечень: инструментами этологического подхода к изучению популяций служат: а) изучение динамики активности живых организмов в популяциях как средства снижения конкурентного давления; б) исследование поведенческих механизмов скрещивания; в) ...

## ОСНОВНАЯ И ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

### *Основная*

1. Бигон, М. Экология. Особи, популяции и сообщества: в 2 т. / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. – М.: Мир, 1989.
2. Галковская, Г.А. Основы популяционной экологии: учеб. пособие / Г.А. Галковская. – Минск: Лексис, 2001.
3. Гиляров, А.М. Популяционная экология / А.М. Гиляров. – М.: Изд-во МГУ, 1990.
4. Голубев, А.П. Основы количественной экологии: курс лекций / А.П. Голубев. – Минск: МГЭУ им. А.Д. Сахарова, 2007.
5. Джиллер, П. Структура сообществ и экологическая ниша / П. Джиллер. – М.: Мир, 1988.
6. Кузьменко, В.Я. Популяционная биология: учеб.-метод. комплекс / В.Я. Кузьменко, О.В. Мусатова. – Витебск: Изд-во УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2007. – 101 с.
7. Одум, Ю. Экология: в 2 т. / Ю. Одум. – М.: Мир, 1986.
8. Яблоков, А.В. Популяционная биология / А.В. Яблоков. – М.: Высш. шк., 1987.

### *Дополнительная*

1. Мусатова, О.В. Популяционная биология: метод. материалы к курсу лекций / О.В. Мусатова, В.Я. Кузьменко. – Витебск : УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2012. – 50 с.
2. Мусатова, О.В. Популяционная биология: метод. материалы к лабораторному практикуму / О.В. Мусатова, В.Я. Кузьменко. – Витебск: УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2012. – 44 с.
3. Пианка, Э. Популяционная экология / Э. Пианка. – М.: Мир, 1981.
4. Пианка, Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. – М.: Мир, 1981.
5. Риклефс, Р. Основы общей экологии / Р. Риклефс. – М.: Мир, 1979.
6. Солбриг, О. Популяционная биология и эволюция / О. Солбриг, Д. Солбриг. – М.: Мир, 1982.
7. Тимофеев-Ресовский, Н.В. Очерк учения о популяции / Н.В.Тимофеев-Ресовский, А.В. Яблоков, Н.В. Глов. – М.: Наука, 1973.
8. Уильямсон, М. Анализ биологических популяций / М. Уильямсон. – М.: Мир, 1975.
9. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. – М.: Прогресс, 1980.
10. Яблоков, А.В. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций / А.В. Яблоков, Н.И. Ларина. – М.: Высш. шк., 1985.



Учебное издание

**ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ  
ДЛЯ СПЕЦИАЛЬНОСТИ 1-02 04 01 БИОЛОГИЯ И ХИМИЯ**

Учебно-методический комплекс по учебной дисциплине

Составители:

**КУЗЬМЕНКО** Виталий Яковлевич

**КУЗЬМЕНКО** Виталий Витальевич

**МИНАЕВА** Ольга Николаевна

Технический редактор

*Г.В. Разбоева*

Компьютерный дизайн

*Л.Р. Жигунова*

Подписано в печать .2020. Формат 60x84<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумага офсетная.

Усл. печ. л. 7,03. Уч.-изд. л. 9,56. Тираж экз. Заказ .

Издатель и полиграфическое исполнение – учреждение образования  
«Витебский государственный университет имени П.М. Машерова».

Свидетельство о государственной регистрации в качестве издателя,  
изготовителя, распространителя печатных изданий

№ 1/255 от 31.03.2014.

Отпечатано на ризографе учреждения образования

«Витебский государственный университет имени П.М. Машерова».

210038, г. Витебск, Московский проспект, 33.