

Министерство образования Республики Беларусь
Учреждение образования «Витебский государственный
университет имени П.М. Машерова»
Кафедра экологии и охраны природы

О.В. Мусатова
В.Я. Кузьменко

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ

*Методические материалы
к лабораторному практикуму*

Витебск
УО «ВГУ им. П.М. Машерова»
2012

УДК 574.3(075)
ББК 28.081я73
М91

Печатается по решению научно-методического совета учреждения образования «Витебский государственный университет им. П.М. Машерова». Протокол № 1 от 13.09.2012 г.

Авторы: старший преподаватель кафедры экологии и охраны природы УО «ВГУ им. П.М. Машерова» **О.В. Мусатова**; декан биологического факультета УО «ВГУ им. П.М. Машерова», кандидат биологических наук, доцент **В.Я. Кузьменко**

Рецензент:
проректор по научной работе УО «ВГУ им. П.М. Машерова»,
доктор биологических наук, профессор *И.М. Прищепя*

Мусатова, О.В.

М91 Популяционная экология : методические материалы к лабораторному практикуму / О.В. Мусатова, В.Я. Кузьменко. – Витебск : УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2012. – 44 с.

Издание содержит материалы для подготовки к лабораторным занятиям, тестовые задания для контроля самостоятельной работы, задания для самоконтроля, вопросы к зачету, позволяющие не только проверить себя, но и применить теоретические знания при решении практических задач. Предназначено для преподавателей и студентов биологических специальностей университетов дневной и заочной форм обучения, преподавателей биологии школ и средних специальных учебных заведений.

УДК 574.3(075)
ББК 28.081я73

© Мусатова О.В., Кузьменко В.Я., 2012
© УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2012

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	4
Лабораторная работа Популяция как биологическая система. Статические показатели популяции	5
Лабораторная работа Структура популяции	7
Лабораторная работа Динамика популяции	11
Лабораторная работа Взаимодействие между популяциями. Конкуренция	13
Лабораторная работа Взаимодействие между популяциями. Хищничество и паразитизм	14
Лабораторная работа Взаимодействие между популяциями. Симбиоз	16
Тесты и задания для контроля знаний	18
Задания для самоконтроля	33
Вопросы к зачету	42
Литература	43

ВВЕДЕНИЕ

Эколого-эволюционное представление о популяции диктует необходимость изучения на завершающем этапе биологического образования курса «Популяционная экология», в котором целостно и системно излагается представление о популяции, ее структуре, свойствах и динамике, рассматриваются вопросы взаимодействия между популяциями, разнообразие форм эксплуатации и охраны популяций, освещаются современные методы изучения природных популяций.

Предлагаемое учебно-методическое пособие включает материалы к курсу лекций, материалы для подготовки к лабораторным занятиям, тестовые задания для контроля самостоятельной работы, задания для самоконтроля, вопросов к зачету, позволяющие не только проверить себя, но и применить теоретические знания для решения практических задач.

Для удобства пользования учебно-методические материалы излагаются в двух отдельных брошюрах: методические материалы к лекционному курсу, в которых содержатся основные, наиболее общие и общепринятые сведения о популяции с учетом новейших достижений популяционной экологии и методические материалы к лабораторному практикуму. Материалы структурированы по модульному принципу, включая блок контроля знаний в объемах, предусмотренных типовой и рабочей учебными программами по курсу «Популяционная экология».

Для более детального изучения материалов каждой лекции и подготовки к лабораторным занятиям необходимо изучить рекомендованные литературные источники общего списка основной и дополнительной литературы, представленным в конце пособий.

Учебно-методические материалы предназначены для студентов, как дневного, так и заочного обучения специальностей 1-33 01 01 Биоэкология, 1-31 01 01-02 Биология (научно-педагогическая деятельность) университетов. С пользой они могут быть использованы также студентами учреждений образования сельскохозяйственного профиля, учителями школ при изучении биологии и на профильных факультативных занятиях.

Авторы выражают искреннюю признательность профессору И.М. Прищепе, доценту Л.М. Мерзвинскому за ценные советы и доброжелательную критику в процессе подготовки рукописи.

Лабораторная работа

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.

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. Скоколъм 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 *Gingobiloba*, 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 мечется 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?

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 метятся, 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, не-

обходимо 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 : $N_2 = N_1 e^{rt}$.

3. 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 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.

1. Территория популяции ушастой круглоголовки *Phrynosomus macleayi* поделена самцами на строго охраняемые и слабо перекрывающиеся участки (средняя площадь 14,2 тыс. м²). Около половины участка используется ежедневно (зона активности), остальная – набегам. Участки самок (1,1 тыс. м²) 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 м²) с норой в центре, охраняют их и часто меняют. Ряд самцов имеет мелкие участки (4–5 тыс. м²). Часть половозрелых членов популяции – неоседлые особи, мигрирующие через занятые территории. Составьте схемы 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 10×10 м, в каждом из которых подсчитывалось количество гнездовых нор. В итоге были получены следующие данные: 60 площадок не имели нор, 11 – по 1 но-

ре, 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* (Δ): $\Delta = 1/\sum p_i^2$, 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	–

Окончание табл.

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.

4. 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	—	—	—	—
Σ			2,68	1,00			

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 продолжительность 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 потомством.

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 плодовитости: $R_0 = \sum_{x=1}^i l_x m_x$.

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
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.

1. Охотоведы установили, что весной на площади 20 км^2 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 1:1. 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 со-

ставляет 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
Пелядь	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
**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.

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 *Ephestiacaetella*, 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	α_{12}	α_{21}	β_{12}	β_{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
**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.

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 хозяи-

на. 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
ε – коэффициент естественного прироста/смертности	1,1	0,001
γ – 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 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.*

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 нейтралитета характерно отсутствие непосредственной связи между видами в сообществе. Однако в любом сообществе опо-

средованно все виды связаны. Объясните, как нейтральные виды могут опосредованно влияют 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	α_{12}	α_{21}	β_{12}	β_{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

ТЕСТЫ И ЗАДАНИЯ ДЛЯ КОНТРОЛЯ ЗНАНИЙ

1. Выберите верную оценку плотности населения популяции:
 - а) 20 особей;
 - б) 20%;
 - в) 20 особей на гектар;
 - г) 20 особей на 100 ловушек;
 - д) 20 особей на 100 размножающихся самок;
 - е) 20 особей в год.
2. Выберите единицу измерения, оценивающую показатель рождаемости (или смертности) населения популяции:
 - а) 100 особей;
 - б) 100 особей на гектар;
 - в) 100 особей в год;
 - г) 100.
3. Выберите правильное утверждение. Пеночки-теньковки и пеночки-веснички, обитающие в одном лесу, составляют:
 - а) одну популяцию одного вида;
 - б) две популяции двух видов;
 - в) две популяции одного вида;
 - г) одну популяцию разных видов.
4. Укажите термин, которым называется территория, занимаемая видом:
 - а) участок;
 - б) круг;
 - в) пространство;
 - г) ареал;
 - д) площадь;
 - е) зона.
5. Какие типы биотических внутривидовых взаимоотношений наиболее распространены между особями в популяциях? Выберите правильные ответы:
 - а) мутуализм;
 - б) комменсализм;
 - в) нейтрализм;
 - г) паразитизм;
 - д) конкуренция;
 - е) хищничество;
 - ж) аменсализм.
6. От чего будет зависеть большая или меньшая расчлененность вида на популяции? Назовите правильные ответы:
 - а) доступность корма;

- б) расчлененность занимаемой территории на неоднородные участки;
 - в) обилие конкурентов;
 - г) степень подвижности отдельных особей;
 - д) обилие хищников.
7. Определите, какие группы организмов являются популяцией:
- а) группа гепардов Московского зоопарка;
 - б) семья волков;
 - в) окуни в озере;
 - г) пшеница на поле;
 - д) улитки одного вида в одном горном ущелье;
 - е) птичий базар;
 - ж) бурые медведи на острове Сахалин;
 - з) стадо (семья) оленей;
 - и) благородные олени в Крыму;
 - к) колония грачей.
8. Определите, степень интеграции видов (А – одиночный образ жизни; Б – семья; В – стая; Г – стадо; Д – колония):
- а) паук-крестовик;
 - б) олень;
 - в) жужелица;
 - г) зебра;
 - д) лошадь;
 - е) чайка;
 - ж) кораллы;
 - з) журавль;
 - и) щука;
 - к) грач;
 - л) ласточка-береговушка;
 - м) термит;
 - н) бобр;
 - о) гиена;
 - п) павиан;
 - р) сурок;
 - с) сельдь;
 - т) лев;
 - у) ворона;
 - ф) волк.
9. Укажите причины, от которых зависит возрастная структура популяции любого вида:
- а) особенности жизненного цикла вида;
 - б) численность популяции;
 - в) смертность популяции;
 - г) внешние условия.

10. Почему комнатные мухи способны быстрее, чем галапагосские черепашки, приспособиться к изменяющимся условиям внешней среды. Выберите правильный ответ:
- а) имеют меньшие размеры;
 - б) хорошо летают;
 - в) имеют больше врагов;
 - г) имеют быструю смену поколений.
11. Какой из перечисленных факторов не оказывает непосредственного влияния на плодовитость самки? Выберите правильный ответ:
- а) возраст самки при первом размножении;
 - б) доля самцов в популяции;
 - в) продолжительность периода размножения у самки;
 - г) обилие корма.
12. Какая среда будет более емкой для пшеницы? Выберите правильный ответ:
- а) орошаемое поле;
 - б) лес;
 - в) луг;
 - г) пустошь;
 - д) вырубка;
 - е) поле.
13. Какая среда будет более емкой для бобра? Выберите правильный ответ:
- а) река, протекающая по степи;
 - б) река, протекающая по еловому лесу;
 - в) река, протекающая по осиновому лесу;
 - г) река, протекающая по тундре.
14. Какая среда будет более емкой для лося? Выберите правильный ответ:
- а) лиственный лес;
 - б) хвойный лес;
 - в) поле;
 - г) болото.
15. Какая среда будет более емкой для колорадского жука? Выберите правильный ответ:
- а) хвойный лес;
 - б) луг;
 - в) картофельное поле.
16. Какая среда будет более емкой для окуня? Выберите правильный ответ:
- а) озеро;
 - б) болото;
 - в) подземный водоем.

17. Какая среда будет более емкой для рыжего таракана? Выберите правильный ответ:
- а) лес;
 - б) чистая комната;
 - в) поле;
 - г) кухня.
18. Какая среда будет более емкой для большой синицы? Выберите правильный ответ:
- а) поле;
 - б) озеро;
 - в) лес;
 - г) лес с кормушками.
19. Из приведенного списка факторов выберите те, которые способствуют росту численности популяций:
- а) обилие пищи;
 - б) болезни;
 - в) обилие паразитов;
 - г) отсутствие хищников;
 - д) неблагоприятные климатические условия;
 - е) избыток территории;
 - ж) обилие конкурентов;
 - з) низкая плотность населения;
 - и) высокая плотность населения;
 - к) нехватка территории;
 - л) благоприятные условия жизни.
20. Выберите правильное утверждение. Численность популяции может расти экспоненциально в случае:
- а) когда пищевые ресурсы являются единственным ограничивающим фактором;
 - б) когда организмы впервые попадают в подходящую незанятую среду;
 - в) только при отсутствии хищников;
 - г) только в лабораторных условиях.
21. Какие виды имеют более стабильную динамику численности? Выберите правильный ответ:
- а) с простой возрастной структурой;
 - б) со сложной возрастной структурой;
 - в) с переменной возрастной структурой.
22. Какой ученый является основоположником экологии популяций? Выберите правильный ответ:
- а) Ф. Клементс;
 - б) К. Линней;
 - в) Н. Северцов;
 - г) Ч. Элтон.

23. Из приведенных факторов выберите те, которые способны регулировать численность популяции при росте ее плотности:

- а) хищники;
- б) температура среды;
- в) паразиты;
- г) дожди;
- д) пожары;
- е) снег;
- ж) давление;
- з) солнечная радиация;
- и) ветер (буря, ураган);
- к) конкуренты своего вида;
- л) конкуренты других видов;
- м) наводнение;
- н) цунами;
- о) обеспеченность пищей;
- п) убежища;
- р) внутривидовая агрессия.

24. Из приведенных примеров выберите те, в которых отражены случаи взрывов численности так называемых видов-вселенцев из-за отсутствия врагов-регуляторов:

- а) американский клен в Европе;
- б) колорадские жуки в Европе;
- в) кролики в Австралии;
- г) волнистые попугайчики в Европе;
- д) кукуруза в Европе;
- е) домовые воробьи в Америке;
- ж) канадская элодея в Европе;
- з) канадская голубая ель в Старом Свете.

25. Численность популяции каждый год остается постоянной, потому что

- а) каждый год гибнет примерно одинаковое число особей;
- б) животные размножаются более интенсивно при меньшей плотности популяции и менее интенсивно при ее большей плотности;
- в) различные факторы среды противодействуют высокому репродуктивному потенциалу популяции;
- г) организмы прекращают размножение после того, как численность популяции превысит средний уровень.

26. Гомеостаз популяции это

- а) способность популяции поддерживать свою численность вокруг некоторой средней величины;
- б) общая характеристика роста и размножения данного вида;

- в) периодические и непериодические колебания численности популяции под влиянием факторов среды.
- 27.** Выберите из списка модифицирующие факторы, влияющие на численность популяции:
- а) суровая зима;
 - б) инфекция;
 - в) длительные осадки;
 - г) воздействие хищников;
 - д) засуха;
 - е) конкуренция.
- 28.** Выберите из списка регулирующие факторы, влияющие на численность популяции:
- а) суровая зима;
 - б) инфекция;
 - в) длительные осадки;
 - г) воздействие хищников;
 - д) засуха;
 - е) конкуренция.
- 29.** Совокупность способных к самовоспроизводству особей одного вида, которая длительно существует в определенной части ареала относительно обособлено от других совокупностей того же вида, называется
- а) популяцией;
 - б) сообществом;
 - в) ценозом;
 - г) группой.
- 30.** Совокупность групп пространственно смежных экологических популяций называется
- а) элементарной популяцией;
 - б) локальной популяцией;
 - в) географической популяцией.
- 31.** Как называются популяции, которые образованы особями с чередованием полового и бесполого размножения?
- а) клонально-панмиктическая популяция;
 - б) клональная популяция;
 - в) панмиктическая популяция.
- 32.** Какая форма кривой выживания характерна для млекопитающих?
- а) тип гидры;
 - б) тип устрицы;
 - в) тип дрозофилы.
- 33.** Какое значение имеет биотический потенциал (r) при увеличении численности популяции?
- а) $r = 0$;

б) $r > 0$;

в) $r < 0$.

34. Какую характерную особенность имеют виды- «оппортунисты» (r-стратеги), по сравнению с равновесными видами (K-стратеги)?

а) расселяются медленно;

б) быстро размножаются;

в) крупные размеры особей;

г) большая продолжительность жизни особи.

35. Самоподдержание и саморегулирование определенной численности (плотности) популяции называется

а) гомеостазом;

б) эмерджентностью;

в) элиминированием;

г) эмиссией.

36. Рост популяции, численность которой увеличивается лавинообразно, называют

а) изменчивым;

б) логистическим;

в) экспоненциальным;

г) стабильным.

37. Искусственное расселение вида в новый район распространения – это

а) реакклиматизация;

б) интродукция;

в) акклиматизация;

г) миграция.

38. Возрастной структурой популяции называется

а) количественное соотношение женских и мужских особей;

б) количество старых особей;

в) количество новорожденных особей;

г) количественное соотношение различных возрастных групп.

39. Кривая выживания характеризует:

а) диапазон значений экологического фактора, за пределами которого становится невозможной нормальная жизнедеятельность особи;

б) число выживших особей во времени;

в) зависимость степени благоприятности экологического фактора от его интенсивности;

г) скорость, с которой живые организмы производят полезную химическую энергию.

40. Совокупность особей, сходных по строению, имеющих общее происхождение, свободно скрещивающихся между собой и дающих плодовитое потомство, называются

а) популяцией;

- б) видом;
 - в) классом;
 - г) верного ответа нет.
- 41.** Различают структуру популяции
- а) половую;
 - б) возрастную;
 - в) генетическую;
 - г) все ответы верны.
- 42.** Если в популяции преобладают пререпродуктивные особи, популяция является
- а) растущей;
 - б) стабильной;
 - в) убывающей;
 - г) верного ответа нет.
- 43.** Реально существующая, генетически неделимая единица органического мира, – это
- а) популяция;
 - б) особь;
 - в) вид;
 - г) класс.
- 44.** Различают возрастной класс популяции
- а) пострепродуктивный;
 - б) репродуктивный;
 - в) пререпродуктивный;
 - г) все ответы верны.
- 45.** Подавляющее большинство видов живых организмов состоит из отдельных
- а) популяций;
 - б) особей;
 - в) организмов;
 - г) нет верного ответа.
- 46.** Если в популяции преобладают репродуктивные особи, популяция является
- а) растущей;
 - б) стабильной;
 - в) убывающей;
 - г) верного ответа нет.
- 47.** Совокупность географически и экологически близких популяций, способных скрещиваться между собой, обладающих общими морфо-физиологическими признаками, – это
- а) вид;
 - б) особь;
 - в) популяция;
 - г) класс.

48. Элементарной эволюционной единицей является
- а) вид;
 - б) особь;
 - в) популяция;
 - г) верного ответа нет.
49. В природных условиях популяции не смешиваются друг с другом. Этому препятствуют
- а) географические преграды;
 - б) морфологические отличия;
 - в) разные сроки размножения;
 - г) все ответы верны.
50. Способность к восстановлению и поддержанию определенной численности в популяции называется
- а) плотностью популяции;
 - б) продуктивностью популяции;
 - в) саморегуляцией популяции;
 - г) восстановлением популяции.
51. Популяция – это:
- а) совокупность особей одного вида, находящихся во взаимодействии между собой и совместно населяющих общую территорию;
 - б) та часть природных ресурсов, которая не самовосстанавливается в процессе кругооборота веществ в биосфере;
 - в) исторически сложившаяся совокупность всех видов животных, обитающих на данной территории.
 - г) взаимовыгодное сожительство особей двух или более видов;
 - д) совокупность живых организмов, предметов и явлений природы, существующих помимо деятельности людей;
52. Старые особи составляют большую долю в популяциях:
- а) быстро растущих;
 - б) находящихся в стабильном состоянии;
 - в) со снижающейся численностью;
 - г) в которых не наблюдается четкой закономерности роста;
 - д) во всех.
53. В наименьшей степени связано с численностью популяции действие фактора:
- а) паразитизма;
 - б) накопления отходов жизнедеятельности;
 - в) хищничества;
 - г) суровой зимы;
 - д) плодовитости.
54. Демографические показатели популяций – это:
- а) популяционные характеристики;

- б) видовое разнообразие;
 - в) физиологическая плодовитость;
 - г) обилие популяции;
 - д) инерционность популяционной системы.
- 55.** Заяц-беляк и заяц-русак, обитающие в одном лесу, составляют:
- а) одну популяцию одного вида;
 - б) две популяции одного вида;
 - в) две популяции двух видов;
 - г) одну популяцию двух видов;
 - д) это не популяция.
- 56.** Популяция может увеличивать численность экспоненциально:
- а) когда ограничена только пища;
 - б) при освоении новых мест обитания;
 - в) только в случае отсутствия хищников;
 - г) только в лабораторных условиях;
 - д) при обилии пищи.
- 57.** Наиболее устойчивыми являются популяции, состоящие из:
- а) одной генерации (поколения);
 - б) двух генераций;
 - в) трех генераций;
 - г) нескольких генераций и потомков каждой из них;
 - д) четырех поколений.
- 58.** Динамика популяции – это:
- а) процессы изменений ее основных биологических показателей во времени;
 - б) средняя скорость изменения числа организмов за единицу времени;
 - в) скорость роста популяции в процентах;
 - г) средняя продолжительность жизни особей в популяции;
 - д) быстрое увеличение численности популяции.
- 59.** Скорость прироста численности популяции за промежуток времени пропорциональна ее общей численности – это формулировка:
- а) закон роста популяции первого типа;
 - б) закон динамики экосистемы;
 - в) закон зрелости биогеоценоза;
 - г) закон продолжительности жизни популяции;
 - д) закон саморегуляции популяции.
- 60.** Популяция мышей, обитавших на определенной территории после постройки здесь канала, была разделена две популяции – А и В. Среда обитания для мышей популяции В осталась без изменений, а среда обитания для популяции А сильно изменилась. Интенсивность микроэволюции в популяции А будет:
- а) медленнее, чем у популяции В;

- б) значительно быстрее, чем у популяции В;
- в) вначале медленнее, чем у популяции В, затем постоянная;
- г) вначале медленнее, чем у популяции В, затем быстрее;
- д) постоянна.

61. Статистические характеристики популяции:

- а) численность;
- б) плотность;
- в) рождаемость;
- г) биомасса;
- д) возрастной состав;
- е) половой состав;
- ж) смертность.

62. К динамическим показателям популяции НЕ относятся) величина

- удельной рождаемости;
- б) скорость эмиграции;
- в) величина удельной смертности;
- г) абсолютная численность;
- д) скорость иммиграции;
- е) половой состав;
- ж) тип пространственного распределения;
- з) плотность населения.

63. 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.

64. Совокупность особей одного вида, населяющих один тип местобитания, характеризующихся общим ритмом биологических циклов и характером образа жизни – это:

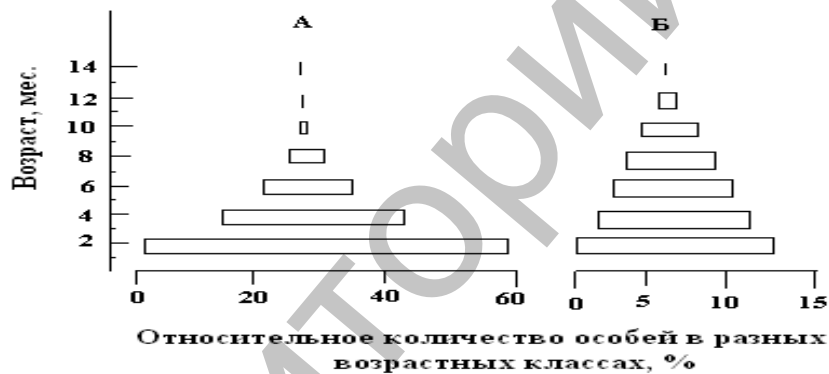
- а) локальная популяция;
- б) биоценоз;
- в) экологическая популяция;
- г) географическая популяция.

65. Совокупность особей одного вида, населяющих небольшой участок однородной площади – это:

- а) локальная популяция;
- б) биоценоз;
- в) экологическая популяция;
- г) географическая популяция.

66. 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.
67. Примером популяции является:
- а) совокупность особей элодеи канадской, населяющей отдельный водоем;
 - б) совокупность водорослей отдельного водоёма;
 - в) совокупность особей элодеи канадской, заселяющих мелководье различных водоёмов;
 - г) совокупность водорослей, населяющих мелководье различных водоемов.
68. 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.
69. Свободное, основанное на случайности, скрещивание особей в пределах популяции:
- а) панмиксия
 - б) аутбридинг
 - в) инбридинг
 - г) инверсия
 - д) апомиксис.
70. Каждый вид организмов характеризуется:
- а) определенным числом хромосом;
 - б) определенной формой хромосом;
 - в) определенной величиной хромосом;
 - д) только одним способом размножения.
71. Число особей одного вида на единице пространства показывает:
- а) видовое разнообразие;
 - б) плодовитость;
 - в) численность популяции;
 - г) плотность популяции.
72. 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.

73. Выберите из перечня понятие, не характеризующее возрастную структуру популяции:
- возрастная группа;
 - помет;
 - морфотип;
 - генерация.
74. Возрастной состав популяции определяется факторами:
- временем достижения половой зрелости;
 - общей продолжительностью жизни;
 - продолжительностью поколения;
 - длительностью периода размножения;
 - все ответы верны.
75. На рисунке представлены возрастные пирамиды популяций полевки *Microtus agrestis*. Определите, какая из них характеризует устойчивое соотношение возрастных групп, а какая описывает растущую популяцию.



76. К характеристикам структуры популяции не относится:
- характер размещения особей по отношению к элементам ландшафта;
 - соотношение возрастных когорт в составе популяции;
 - соотношение мужских и женских особей;
 - интенсивность обменных процессов особей.
77. Пространственная структура популяции не зависит от:
- биологии вида;
 - особенностей биотопа;
 - среднегодовой температуры;
 - демографической структуры.
78. Численное соотношение различных категорий организмов в составе населения рассматривается как:
- демографическая структура популяций;
 - пространственная структура популяций;
 - видовое разнообразие;
 - доминирование.

79. 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.
80. 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.
81. 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.
82. 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.
83. 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.
84. 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.
85. Выберите из перечня вид, у которого совпадают трофический и репродукционный ареалы:
- а) лососевые рыбы;
 - б) угорь;
 - в) бурый медведь;
 - г) полярная крачка.

- 86.** Почему происходит колебание численности популяции?
- а) изменяются условия существования;
 - б) изменяется плотность популяции;
 - в) стабилизируются рождаемость и смертность;
 - г) нет правильного ответа.
- 87.** 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.
- 88.** 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.
- 89.** 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.
- 90.** 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.

ЗАДАНИЯ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

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 шкурок 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?

4. К началу осени популяция зайцев-беляков насчитывала 3000 особей. В ходе зимовки погибло 40% особей (из их числа $3/4$ – от охотничьего промысла и $1/4$ – 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 детеныша), однако второй помет имеют не все половозрелые самки, а лишь 90% из них. Смертность молодняка от хищников, инфекций и непогоды в первом помете 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?
5. 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.
6. Физиологическая плодовитость леща составляет 10.000 икринок. Выход половозрелых рыб зависит от успешности оплодотворения икры и состояния условий среды обитания в ходе развития личи-

нок 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?

7. Нерка – обитающая в реках Канады рыба семейства лососевых. Осенью каждая самка откладывает в гнездо, сооружаемое на галечных перекатах, в среднем 3200 икринок. Следующей весной, спустя полгода, 640 мальков, вылупившиеся из отложенной икры, выходят в озеро вблизи отмели. Уцелевшие 64 серебрянки (мальки 109 постарше) живут в озере один год, а затем спускаются вниз по реке в море. Две взрослые рыбы (уцелевшие из состава серебрянок) возвращаются к местам нереста спустя 2,5 года. Отнерестившиеся рыбы умирают. Определите процент умерших особей нерки для каждой из возрастных стадий. Какова общая величина дорепродуктивной смертности среди этих лососевых рыб? Нарисуйте кривую выживания (кривая зависимости процента выживших особей от возраста, если количество отложенной икры принять за 100%).
8. В результате самоизреживания елей в густых посадках количество деревьев на 1 га лесопокрытой 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.
9. Внимательно проанализируйте изменчивость промысловых заготовок шкурок маньчжурской белки за 20 последовательных лет и постройте иллюстрирующую эту изменчивость диаграмму. Объем добычи приводится в баллах обилия: 1, 32, 4, 27, 25, 2, 3, 37, 1, 6, 95, 21, 68, 28, 1, 22, 22, 41, 26, 62. Предполагая, что главной причиной изменения величины заготовок является численность популяции белок, объясните наблюдаемые закономерности динамики? В чем заключается причина таких значительных колебаний

численности? Можно ли планировать объем заготовок шкурок белки на один год вперед? на 10 лет вперед? Какой из этих планов будет более точным?

10. 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.
11. Изобразите возрастную пирамиду популяции большой синицы на основе соотношения долей в ней особей разных возрастов. Известно, что весной, до гнездования, 60% популяции составляют птицы прошлого года вылупления, участвующие в гнездовании впервые. На двухлетних особей приходится 20% численности популяции, на трехлетних – 8%, на четырехлетних – 5%, на пятилетних – 4%. Доля особей в возрасте от 6 до 10 лет в популяции больших синиц составляет 3%. Как изменится возрастная пирамида популяции большой синицы после вылета молодого пополнения из гнезд? Примите условно, что численность популяции до гнездования составляла 10000 особей; кладка в среднем состоит из 8 яиц; соотношение полов в популяции составляет 1:1, все особи (как молодые, так и взрослые) на этом этапе выживают.
12. Используя данные натуральных 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 расчетной величиной $T_{0,5} = \ln 2/r$.
 - 6) Сделайте вывод о степени благоприятности условий существования популяции и дайте прогноз ее развития.

Пример выполнения задания

Вид:	Число особей (x_i) в выборках (n), ед/км ²										Рождаемость, ед/год	Смертность, ед/год	Площадь ареала, S, км ²
		2	3	4	5	6	7	8	9	10			
Японский журавль		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:

$$\sigma^2 = \frac{\sum(\bar{x} - x_i)^2}{n-1} = \frac{180,3}{9} = 20,03.$$

Сравним значения дисперсии σ^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.

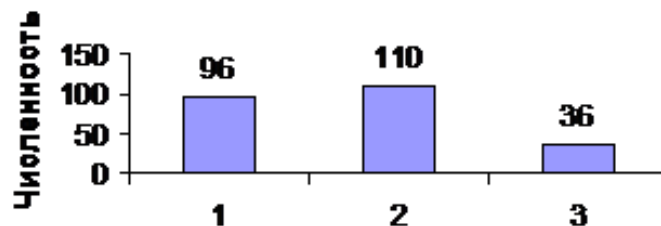


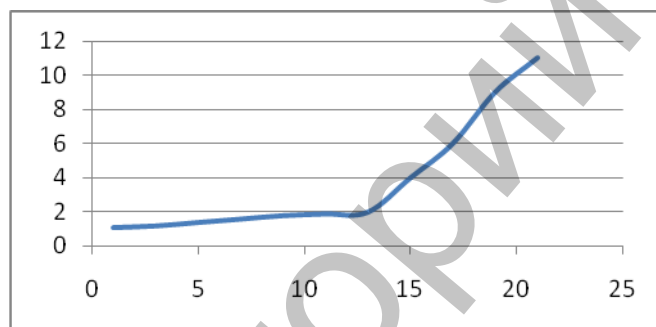
Рис. Возрастная структура популяции

Построим модель биотического потенциала популяции, для этого рассчитаем удельную рождаемость в популяции: $b = \frac{B}{N} = \frac{55}{242} = 0,23$; удельную смертность: $d = \frac{D}{N} = \frac{10}{242} = 0,04$; 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 ²										Рождаемость, ед/год	Смертность, ед/год	Площадь ареала, км ² S
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10			
<i>Воробей домашний</i>											162,5	132	25
птенцов	7	0	15	6	0	7	10	12	0	8			
взрослых	8	2	8	8	12	8	6	8	6	8			
пострепр.	0	0	2	1	0	0	0	0	4	1			

Сорока 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			
Белка обыкн. детеньшей	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			

13. 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	$N_{\text{крит}} \approx 1/2 N_{\max} = 700/2=350$ особей
$T_{0,9} \approx 3,5$ года (по графику)	$T_{\text{крит}} \approx 3$ 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

14. Рассчитайте и отобразите в виде графика рост численности кроличьей семьи в течение года, если известно, что крольчиха приносит в среднем 10 крольчат; среди 10-ти родившихся крольчат 4 самки. Репродуктивный возраст с 4-х месяцев и размножение

дважды в году. Дайте экологическую характеристику вида по плану:

- 1) характеристика местообитания – географический ареал, ландшафт, преобладающая растительность, климатические условия;
- 2) пищевые ресурсы, трофический статус;
- 3) морфологические признаки адаптации к условиям существования-жизненная форма, размеры, окрас;
- 4) физиологические способы адаптации к условиям существования - периодичность жизненных циклов, особенности репродуктивной стратегии, максимальный возраст;
- 5) этологические способы адаптации - образ жизни, миграции, забота о потомстве; Факторы, регулирующие численность в естественных условиях;
- 6) значение вида в сообществах.

15. 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.

16. 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 долговременный 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.

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, нейтраллизм. Характерные черты. Подходы к моделированию.

ЛИТЕРАТУРА

Основная:

1. **Бигон М.** Экология. Особи, популяции и сообщества: в 2-х 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. Одум Ю. Экология / Ю. Одум: в 2 т. – М.: Мир, 1986.
7. Яблоков А.В. Популяционная биология / А.В. Яблоков. – М.: Высшая школа, 1987.

Дополнительная:

1. Пианка Э. Популяционная экология / Э. Пианка. – М.: Мир, 1981.
2. Пианка Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. – М.: Мир, 1981.
3. Риклефс Р. Основы общей экологии / Р. Риклефс. – М.: Мир, 1979.
4. Солбриг О. Популяционная биология и эволюция / О. Солбриг, Д. Солбриг. – М.: Мир, 1982.
5. Тимофеев-Ресовский Н.В. Очерк учения о популяции / Н.В. Тимофеев-Ресовский, А.В. Яблоков, Н.В. Готов. – М.: Наука, 1973.
6. Уильямсон М. Анализ биологических популяций / М. Уильямсон. – М.: Мир, 1975.
7. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. – М.: Прогресс, 1980.
8. Яблоков А.В. Введение в фенетику популяций. Новый подход к изучению природных популяций / А.В. Яблоков, Н.И. Ларина. – М.: Высшая школа, 1985.

Учебное издание

МУСАТОВА Оксана Витальевна
КУЗЬМЕНКО Виталий Яковлевич

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ

Методические материалы к лабораторному практикуму

Технический редактор *Г.В. Разбоева*
Компьютерный дизайн *Т.Е. Сафранкова*

Подписано в печать . Формат 60x84¹/₁₆. Бумага офсетная.

Усл. печ. л. 2,55. Уч.-изд. 2,11. Тираж экз. Заказ .

Издатель и полиграфическое исполнение – учреждение образования

«Витебский государственный университет им. П.М. Машерова».

ЛИ № 02330 / 0494385 от 16.03.2009.

Отпечатано на ризографе учреждения образования

«Витебский государственный университет им. П.М. Машерова».

210038, г. Витебск, Московский проспект, 33.