

Тема 5 СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ

Понятие о популяции

В природе каждый существующий вид представляет сложный комплекс или даже систему внутривидовых групп, которые охватывают в своем составе особей со специфическими чертами строения, физиологии и поведения. Таким внутривидовым объединением особей и является популяция. Термин «популяция» был впервые введен в 1903 г. датским ученым Йогансенем для обозначения «естественной смеси особей одного и того же вида, неоднородной в генетическом отношении». В дальнейшем этот термин приобрел экологическое значение, и им стали обозначать население вида, занимающего определенную территорию. По определению С. С. Шварца (1980), *популяция — это элементарная группировка организмов определенного вида, обладающая всеми необходимыми условиями для поддержания своей численности необозримо длительное время в постоянно изменяющихся условиях среды.*

Термин «популяция» в настоящее время используют в узком смысле слова, когда говорят о конкретной внутривидовой группировке, населяющей определенный биогеоценоз, и широком, общем смысле, для обозначения обособленных групп вида независимо от того, какую территорию она занимает и какую генетическую информацию несет.

Популяция является генетической единицей вида, изменения которой осуществляет эволюция вида. Как группа совместно обитающих особей одного вида, *популяция выступает первой над-организменной биологической макросистемой.* У популяции приспособительные возможности значительно выше, чем у слагающих ее индивидов. Популяция как биологическая единица обладает определенной структурой и функцией. Структура популяции характеризуется составляющими ее особями и их распределением в пространстве. Функции популяции аналогичны функциям других биологических систем. Им свойствен рост, развитие, способность поддерживать существование в постоянно меняющихся условиях, т. е. популяции обладают конкретными генетическими и экологическими характеристиками (табл 1).

Таблица 1

Морфологические и экологические особенности в популяций

Популяции	Морфологические особенности	Экологические ' особенности
Камчатская	Особенно крупные зверьки, длинный шерстяной покров	Леса каменной березы, кедровый стланик
Амурская	Средний и мелкий размер, низкий покров	Смешанные хвойные леса
Енисейская	Размер крупный и средний, шерстяной покров красноватого цвета	Горные хвойные, кедровые, сосновые леса

2 Пространственные подразделения популяций

Пространство или ареал, занимаемое популяцией, может быть различным как для разных видов, так и в пределах одного вида. Величина ареала популяции определяется в значительной мере подвижностью особей или *радиусом индивидуальной активности*. Если радиус индивидуальной активности невелик, величина популяционного ареала обычно также невелика (табл. 2).

Таблица 2
Величина радиуса индивидуальной активности животных и растений (по А. В. Яблокову, А. Г. Юсуфову, 1976)

Вид	Радиус активности
Виноградная улитка (<i>Helix pomacea</i>)	Несколько десятков метров
Сельдь (<i>Clupea pareticus</i>)	Несколько сот километров
Песец (<i>Lepus lagopus</i>)	Несколько сот километров
Северный олень (<i>Rangifer tarandus</i>)	Более ста километров
Ондатра (<i>Ondatra zibetica</i>)	Несколько сот метров
Усатые киты (<i>Mysticeti</i>)	Несколько тысяч километров
Дуб (пыльца) (<i>Quercus petraea</i>)	Несколько сот метров

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

В зависимости от размеров занимаемой территории Н. П. Наумов (1963) выделяет три типа популяций: элементарные, экологические и географические (рис. .1).

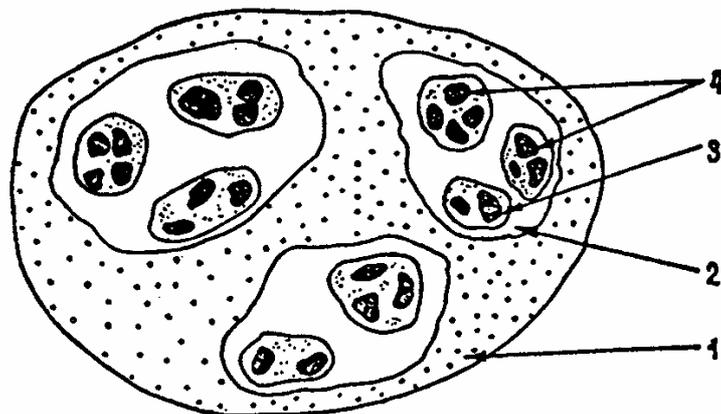


Рис. .1. Пространственное подразделение популяций
(по Н. П. Наумову, 1963):

1 — ареал вида; 2—4 — соответственно географическая, экологическая и элементарная популяции

Элементарная, или микропопуляция, — это совокупность особей вида, занимающих какой-то небольшой участок однородной площади. В состав их обычно входят генетически однородные особи. Количество элементарных популяций, на которые распадается вид, зависит от разнородности условий среды обитания: чем они однообразнее, тем меньше элементарных популяций, и наоборот. Между элементарными популяциями всегда имеются некоторые отличия, проявляющиеся в генетическом своеобразии, фенологических особенностях, способности к накоплению питательных веществ, интенсивности обмена, в характере поведения, или каждая элементарная популяция морфофизиологически и этологически (поведенчески) специфична, различия между ними определяются их генетическим своеобразием и средой обитания. Однако нередко смешение особей элементарных популяций, происходящее в природе, стирает границы между ними.

Экологическая популяция формируется как совокупность элементарных популяций. В основном это внутривидовые группировки, слабо изолированные от других экологических популяций вида, поэтому обмен генетической информацией между ними происходит сравнительно часто, но реже, чем между элементарными популяциями. Экологическая популяция имеет свои особые черты, отличающие ее в чем-то от другой соседней популяции. Так, белки (*Sciurus vulgaris*) заселяют различные типы леса, и могут быть четко выделены «сосновые», «еловые», «пихтовые», «елово-пихтовые» и другие их экологические популяции.

Выявление свойств отдельных экологических популяций является важной задачей в познании свойств вида и в определении его роли в том или ином местообитании.

Географическая популяция охватывает группу особей, населяющих территорию с географически однородными условиями существования. Географические популяции занимают сравнительно большую территорию, довольно основательно разграничены и относительно изолированы. Они различаются плодовитостью, размерами особей, рядом экологических, физиологических, поведенческих и других особенностей. Для географической популяции характерен генетический обмен, и хотя он может быть редким, но все же возможен. При перекрестном скрещивании особи каждой популяции приобретают общий морфологический тип, в чем-то несколько отличающийся от соседней географической популяции, с которой регулярного контакта нет. Например, узкочерепная полевка занимает большой ареал. Она встречается в степных районах нашей страны и далеко на севере в зоне тундры. Географические популяции из тех и других районов имеют существенные отличия между собой по физиологии и размерам животных. Тундровые в отличие от степных более крупные, значительно раньше начинают размножаться, обладают более высокой плодовитостью и

больше накапливают жира. Отличия настолько четко выражены, что длительное время считали эти группы разными видами. Однако эксперименты показали, что обе формы полевок легко скрещиваются и дают плодовитое потомство, следовательно, принадлежат к одному виду.



С. С. Четвериков

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

С. Четвериковым (1880—1959) и получило название *правила объединения в популяции*.

3. Численность и плотность популяций

Основными показателями структуры популяций является численность и распределение организмов в пространстве и соотношение разнокачественных особей. В связи с размерами ареала популяций может значительно изменяться и численность особей в популяциях.

Численность популяции — это общее количество особей на данной территории или в данном объеме. Зависит от соотношения интенсивности размножения (плодовитости) и смертности. В период размножения происходит рост популяции. Смертность же, наоборот, приводит к сокращению ее численности.

Плотность популяции определяется количеством особей или биомассой на единицу площади либо объема, например: 400 деревьев на 1 га, 0,5 г циклопов в 1 м³ воды. Нередко важно различать *среднюю плотность*, т. е. численность или биомассу на единицу всего пространства, *кудельную или экологическую плотность* — численность или биомассу на единицу обитаемого пространства, доступной площади объема, которые фактически могут быть заняты популяцией.

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

(рис. 3).

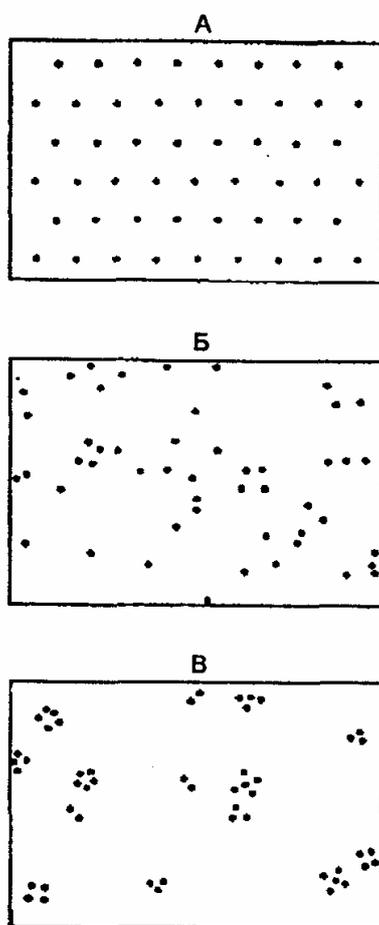


Рис3 Основные типы распределения особей в популяции:
А — равномерное распределение; Б – случайное распределение; В - групповое распределение (по Одуму, 1986)

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

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

Групповое распределение встречается наиболее часто. Так, в сосновом лесу деревья вначале расселяются группами, а в дальнейшем их размещение становится равномерным. Популяции групповое распределение обеспечивает (по Ю. Одуму, 1986) более высокую устойчивость по отношению к неблагоприятным условиям по сравнению с отдельной особью. Животные, ведущие подвижный образ жизни, как правило, распределяются активно, что приводит к интенсивному перемешиванию популяций и стиранию границ между ними. Например, очень подвижные и активно перемещающиеся

песцы, другие животные, птицы имеют огромные ареалы без резких границ между популяциями.

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

Знание типа распределения организмов имеет большое значение при оценке плотности популяции методом выборки (в случае группового размещения площадь выборки должна быть большая). Возьмем n выборок. Среднее число особей в каждой выборке обозначим через m и получим рассеяние или дисперсию S^2 по формуле:

$$S^2 = \frac{\sum (x-m)^2}{n-1}. \quad (1)$$

При равномерном распределении дисперсия S^2 равна нулю, так как число особей в каждой выборке постоянно и равно среднему. В случае случайного распределения среднее m и дисперсия S^2 равны. При групповом распределении рассеяние S^2 выше среднего и разница между ними тем больше, чем сильнее тенденция животных к образованию скоплений.

4. Рождаемость и смертность

Динамика численности и плотности популяций находится в тесной зависимости от рождаемости или плодовитости и смертности.

Рождаемость — это способность популяции к увеличению численности. Характеризует частоту появления новых особей в популяции. Различают рождаемость абсолютную и удельную. *Абсолютная* (общая) рождаемость — число новых особей (ΔN_n), появившихся за единицу времени (Δt). Удельная рождаемость выражается в числе особей на особь в единицу времени:

$$b = \frac{\Delta N_n}{\Delta t N}. \quad (2)$$

Так, для популяций человека как показатель удельной рождаемости используют число детей, родившихся в год на 1000 человек. В живых организмах заложена огромная возможность к размножению и подтверждается *правилом максимальной рождаемости (воспроизводства)*: в популяции имеется тенденция к образованию теоретически максимально возможного количества новых особей. Оно достигается в идеальных условиях, когда отсутствуют лимитирующие экологические факторы и размножение ограничено лишь физиологическими особенностями вида. Например, один одуванчик менее чем за 10 лет способен заселить своими

потомками земной шар, если все семена прорастут. Другой пример. Бактерии делятся каждые 20 мин. При таком темпе одна клетка за 36 ч может дать потомство, которое покроеет сплошным слоем всю нашу планету. Обычно же существует экологическая или реализуемая рождаемость, возникающая в обычных или специфических условиях среды. Средняя величина плодовитости выработана исторически как приспособление, которое обеспечивает пополнение убыли популяций. Естественно, что у менее приспособленных видов к неблагоприятным условиям высокая смертность в молодом (личиночном) возрасте компенсируется значительной плодовитостью.

Среди насекомых самая высокая плодовитость у растительноядных форм, а низкая — у хищников и паразитов. В благоприятных условиях плодовитость, как правило, низкая. Характер плодовитости зависит и от скорости полового созревания, числа генераций в течение сезона, от состояния в популяции самок и самцов. Если вид размножается с большой скоростью и чутко реагирует на изменения условий среды, то численность популяций его быстро и существенно изменяется. Это относится к многим насекомым и мышевидным грызунам. Таким образом, максимальная рождаемость или плодовитость является константой, определяемой расчетным путем, например, умножением среднего числа гнезд, которое способна построить самка птицы за год, на такое же число яиц, которые она может отложить в наиболее благоприятную часть сезона года. Максимальная рождаемость — тот предел, который характерен для скоростей увеличения числа особей в популяции. Правило максимальной рождаемости (воспроизводства) есть частный случай закона максимума биогенной энергии (энтропии) В. И. Вернадского — Э. С. Бауэра.

Численность и плотность популяции зависит и от ее смертности. *Смертность популяции — это количество особей, погибших за определенный период.* Абсолютная (общая) смертность — это число особей, погибших в единицу времени (ΔNm).

Удельная смертность (d) выражается отношением абсолютной смертности к численности популяции:

$$d = \frac{\Delta Nm}{\Delta t N}.$$

Абсолютная и удельная смертность характеризуют скорость убывания численности популяции вследствие гибели особей от хищников, болезней, старости и т. д.

Различают три типа смертности. *Первый тип смертности* характеризуется одинаковой смертностью во всех возрастах. Выражается экспоненциальной кривой (убывающей геометрической прогрессии). Данный тип смертности встречается редко и только у популяций, которые постоянно находятся в оптимальных условиях.

Второй тип смертности характеризуется повышенной гибелью особей на ранних стадиях развития и свойствен большинству растений и

животных. Максимальная гибель животных происходит в личиночной фазе или в молодом возрасте, у многих растений — в стадии произрастания семян и всходов. У насекомых до взрослых особей доживает 0,3—0,5% отложенных яиц, у многих рыб — 1—2% количества выметанной икры.

Третий тип смертности отличается повышенной гибелью взрослых, в первую очередь старых, особей. Отличается он у насекомых, личинки которых обитают в почве, воде, древесине, а также в других местах с благоприятными условиями. В экологии широкое распространение получило графическое построение «кривых выживания» (рис. 3).

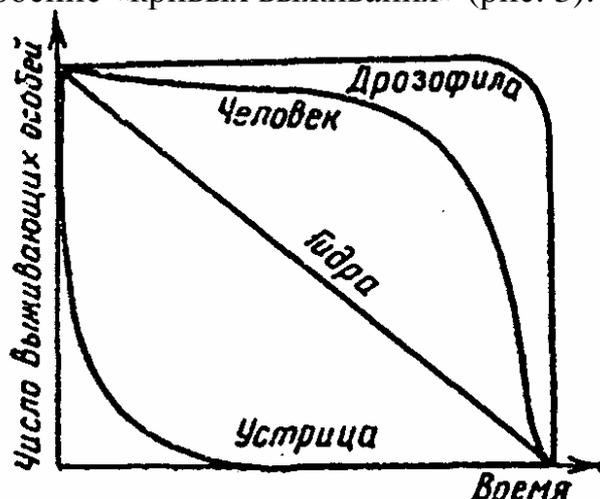


Рис. 3. Различные типы кривых выживания

Откладывая по оси абсцисс продолжительность жизни в процентах от общей продолжительности жизни, можно сравнивать кривые выживания организмов, продолжительность жизни которых имеет значительные различия. На основании таких кривых можно определить периоды, в течение которых тот или иной вид особенно уязвим. Поскольку смертность подвержена более резким колебаниям и больше зависит от факторов окружающей среды, чем рождаемость, она играет главную роль в регулировании численности популяции.

5. Возрастная структура популяции

Рождаемость и смертность, динамика численности напрямую связаны с возрастной структурой популяции. Популяция состоит из разных по возрасту и полу особей. Для каждого вида, а иногда и для каждой популяции внутри вида характерны свои соотношения возрастных групп. На эти соотношения влияют общая продолжительность жизни, время достижения половой зрелости, интенсивность размножения — особенности, вырабатываемые в процессе эволюции как приспособления к определенным условиям. По отношению к популяции обычно выделяют три экологических возраста: *предрепродуктивный, репродуктивный и пострепродуктивный*.

Большой жизненный цикл растений включает все этапы развития особи — от возникновения зародыша до ее смерти или до полного отмирания всех поколений ее

вегетативно возникшего потомства. В жизненном цикле растений выделяют периоды и возрастные состояния (табл. 3.).

Таблица 3

**Периоды и возрастные состояния в жизненном цикле растений
(по Н. М. Черновой, А. М. Быловой, 1988)**

Периоды	Возрастные состояния особей	Принятое
I. Первичного покоя (латентный)	Покоящиеся семена	
II. Предгенеративный (виргинальный)	Проростки (всходы)	p
	Ювенильные	j
	Имматурные	im
	Виргинальные (молодые вегетативные, взрослые вегетативные)	v
III. Генеративный	Молодые генеративные	g ₁
	Средневозрастные генеративные	g ₂
	Старые генеративные	g ₃
IV. Постгенеративный (старческий, сенильный)	Субсенильные (старые вегетативные)	ss
	Сенильные	s

К периоду *первичного покоя* относятся покоящиеся семена; к *предгенеративному* — проростки (всходы), ювенильные, имматурные, виргинальные; к *генеративному* — молодые генеративные, средневозрастные генеративные, старые генеративные; к *постгенеративному* — субсенильные (старые вегетативные), сенильные.

Проростки имеют смешанное питание за счет как запасных веществ, так и собственной ассимиляции. Для них характерно наличие зародышевых структур: семядолей, зародышевого корня, побега. *Ювенильные* растения переходят к самостоятельному питанию. У них, например бобовых, уже отсутствуют семядоли, но организация еще проста: листья иной формы и размера, чем у взрослых. *Имматурные* имеют признаки и свойства, переходные от ювенильных растений к взрослым, происходит смена типов нарастания, начало ветвления и т. д. У *взрослых* вегетативных растений появляются черты типичной для вида жизненной формы в структуре подземных органов. Листья взрослые, генеративные органы отсутствуют. *Молодые генеративные растения* развивают генеративные органы, происходит окончательное формообразование взрослых структур. *Средневозрастные генеративные растения* отличаются максимальным ежегодным приростом и семенной продуктивностью. *Старые генеративные растения* характеризуются резким снижением генеративной функции, ослаблением процессов корне- и побегообразования. Процессы отмирания преобладают над процессами новообразования. *Старые вегетативные растения* отличаются прекращением плодоношения. У них возможно упрощение жизненной формы, появление листьев имматурного типа. *Сенильные растения* крайне дряхлы, при возобновлении реализуются немногие почки, вторично появляются некоторые ювенильные черты: форма листьев, характер побегов.

У растений-монокарпиков, включая однолетних, а иногда и у

поликарпиков отсутствует *постгенеративный* период. Распределение особей ценопопуляции по возрастным состояниям называется ее *возрастным спектром*. Счетной единицей могут являться отдельные особи, парциальные кусты (длиннокорневые растения) или одиночные побеги (некоторые длинокорневищные и корнеотпрысковые растения).

Ценопопуляцию, в возрастном спектре которой в момент наблюдения представлены только семена и молодые особи, называют *инвазионной*. Обычно это молодая ценопопуляция, только что внедрившаяся в фитоценоз. Поддержание ее обеспечивается заносом зачатков извне. Ценопопуляция называется *нормальной*, если она представлена всеми или практически всеми возрастными группами. Она способна к самоподдержанию вегетативным или семенным путями. *Нормальной полночленной* называют популяцию, которая состоит из особей всех возрастных групп. Если особи каких-либо возрастных состояний отсутствуют, например проростки или сенильные, то такая ценопопуляция называется *нормальной неполночленной*. Нормальные неполночленные ценопопуляции имеют монокарпики. Ценопопуляцию, не содержащую молодых особей, а представленную сенильными и субсенильными или даже цветущими особями, но не образующими семян, называют *регрессивной*. Регрессивная ценопопуляция не способна к самоподдержанию и зависит от заноса зачатков извне.

Возрастная структура ценопопуляции в значительной степени определяется биологическими особенностями вида: периодичностью плодоношения, числом продуцируемых семян и вегетативных зачатков, способностью вегетативных зачатков к омоложению, скоростью перехода особей из одного возрастного состояния в другое, длительностью возрастного состояния, способностью образовывать клоны и др.

У многих животных, так же как и у растений, более длительным является предрепродуктивный период. Так, у поденок (*Ephemeridae*) он продолжается несколько лет из-за длительного развития личинок. Репродуктивный же их возраст не превышает нескольких дней — время размножения взрослых особей. Пострепродуктивный период здесь практически отсутствует. Популяции быстро восстанавливают свою численность, если особи имеют короткий предрепродуктивный период.

В сокращающихся популяциях преобладают старые особи, которые уже не способны интенсивно размножаться. Данная возрастная структура свидетельствует о неблагоприятных условиях. В быстро растущих популяциях преобладают интенсивно размножающиеся молодые особи. В стабильных популяциях это соотношение, как правило, составляет 1:1. При благоприятных условиях в популяции имеются все возрастные группы и поддерживается сравнительно стабильный уровень численности. На возрастной состав популяции помимо общей продолжительности жизни влияют длительность периода размножения, число генераций в сезон, плодовитость и смертность разных возрастных групп. Так, у полевок (*Clethrionomys*) взрослые особи могут давать потомство 3 раза в год и более, а молодые особи способны размножаться через два—три месяца.

Популяция лосей в любое время года состоит из 10—11 возрастных групп, однако размножаться особи начинают только с пятой возрастной группы.

Еще более сложная картина наблюдается в популяциях растений. К примеру, дубы (*Quercus*) дают семенную продукцию в течение столетий. И как результат, популяции у них формируются из огромного количества возрастных групп.

Таким образом, следствием правила максимальной рождаемости (плодовитости, воспроизводства) популяции служит *правило стабильности ее возрастной структуры*: любая естественная популяция стремится к стабильной возрастной структуре, четкому количественному распределению особей по возрастам. Это правило сформулировано А. Лоткой в 1925 г.

Правило А. Лотки приложимо лишь к высшим организмам с возрастной структурой популяций и не имеет свойств универсальности, хотя в более широком биосистемном смысле оно универсально. Правило стабильности возрастной структуры популяций для многих организмов следует дополнить *правилом стабильности соотношения полов*, если дифференциация по полу вообще существует, что бывает не всегда. В совокупности эти два правила составляют *правило стабильности половозрастной структуры популяции*.

Для описания возрастной структуры в популяции выделяют возрастные группы, состоящие из организмов одного возраста, и оценивают численность каждой из этих групп. Результаты представляют в виде диаграмм или пирамиды (рис. 5).

Если в популяции размножение происходит постоянно, то по возрастной структуре устанавливают, сокращается или увеличивается численность. Если основание пирамиды широкое (рис. 9.6), это означает, что рождается больше потомства, рождаемость превышает смертность и численность растет (в данном случае — населения бывшего СССР, 1970 г., и Кении, 1969). Если же особей младших возрастных групп меньше, чем более старых, то численность будет сокращаться (рис.6).

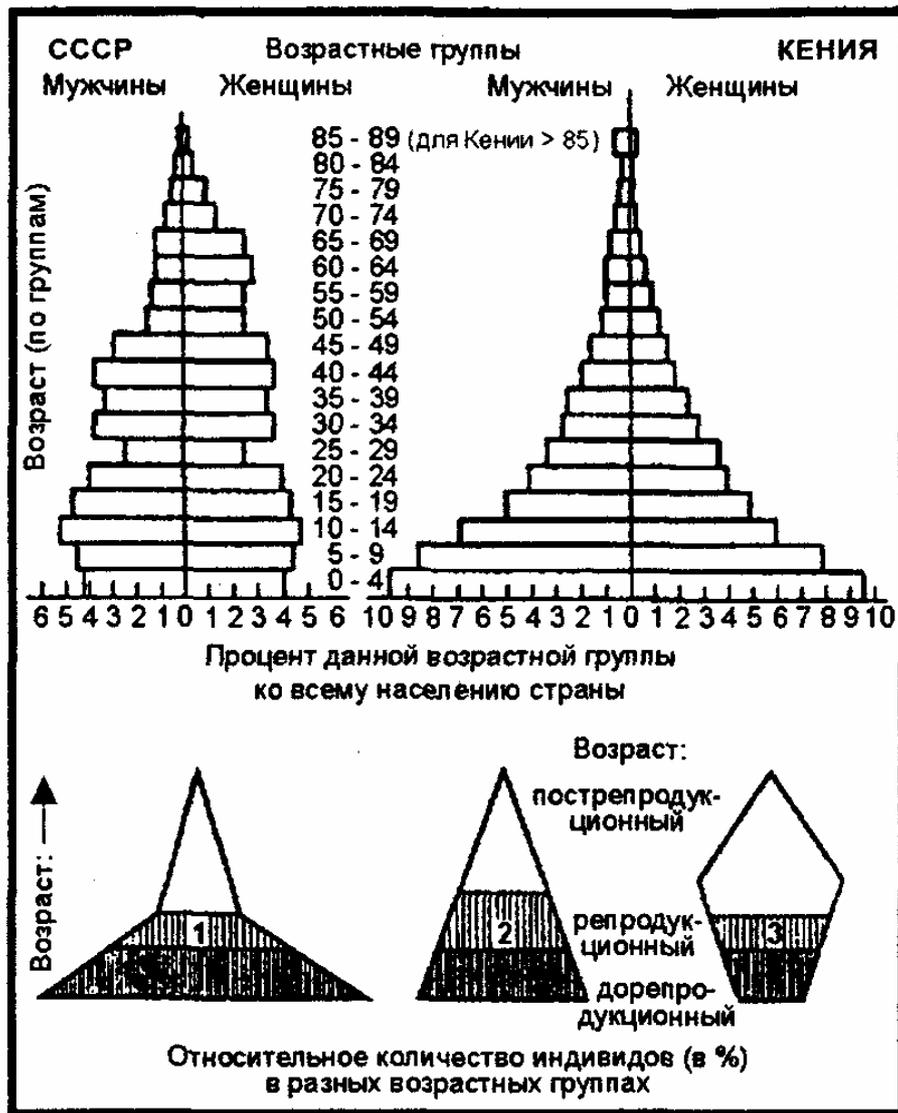


Рис 6 Возрастные пирамиды населения бывшего СССР (1970 г.) и Кении (1969 г.) и типы возрастных пирамид:

1 — массовое размножение; 2 — стабильная популяция; 3 — сокращающаяся популяция (по Н. Ф. Реймерсу, 1990)

Условия существования особей разного возраста в популяции часто резко различны. Различна и их смертность: например, личинки многих беспозвоночных и рыб подвержены более высокой смертности, чем взрослые особи.

9.6. Половой состав популяции

Генетический механизм определения пола обеспечивает расщепление потомства по полу в отношении 1:1, так называемое соотношение полов. Но из этого не следует, что такое же соотношение характерно для популяции в целом. Сцепленные с полом признаки часто определяют значительные различия в физиологии, экологии и поведении самок и самцов. В силу разной

жизнеспособности мужского и женского организмов это первичное соотношение нередко отличается от вторичного и особенно от третичного — характерного для взрослых особей. Так, у человека вторичное соотношение полов составляет 100 девочек на 106 мальчиков, к 16—18 годам это соотношение из-за повышенной мужской смертности выравнивается и к 50 годам составляет 85 мужчин на 100 женщин, а к 80 годам — 50 мужчин на 100 женщин (см. рис. 6).

Экологическое и поведенческое различия между особями мужского пола могут быть сильно выражены. Так, самцы комаров семейства Culicidae в отличие от кровососущих самок в имагинальный период или не питаются совсем, или ограничиваются слизыванием росы, или потребляют нектар растений. Если даже образ жизни самцов и самок сходен, то они различаются по многим физиологическим признакам: темпам роста, срокам полового созревания, устойчивости к изменениям температуры, голоданию и т. д.

Вторичное и третичное соотношение полов у животных и растений может колебаться и в очень незначительных пределах у разных видов. Существуют популяции, например у некоторых мух, состоящие исключительно из самок. Из самок состоят популяции ряда партеногенетических видов насекомых и ряда других животных. При этом доля партеногенетических самок в разных популяциях может значительно варьировать. У некоторых видов пол изначально определяется не генетическими, а экологическими факторами. У корнеплода *Arisaema japonica* решающим фактором во вторичном определении пола является масса клубней: самые крупные и хорошо развитые клубни дают растения с женскими цветами, а мелкие и слабые — с мужскими цветами.

Наглядно прослеживается влияние условий среды на половую структуру популяций у видов с чередованием половых и партеногенетических поколений. При оптимальной температуре дафнии (*Daphnia magna*) размножаются партеногенетически, а при повышенной или пониженной температуре в популяциях появляются самцы. Появление обоеполого поколения у тли может происходить из-за длины светового дня, температуры, увеличения плотности населения и других факторов.

7. Рост популяций и кривые роста

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

запасами пищи, где нет хищников).

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

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

Математические модели экспоненциального роста популяций и роста при ограниченных ресурсах. Рост численности популяции в геометрической прогрессии можно описать с помощью простых уравнений. Так, в популяции с исходной численностью в N особей за промежуток времени Δt появляется ΔN новых особей. Если число вновь появившихся особей прямо пропорционально N и Δt , то имеем уравнение $\Delta N = r \cdot \Delta t \cdot N$. Разделив обе его части на Δt , получим

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = r \cdot N \quad (4)$$

Величина $\frac{\Delta N}{\Delta t}$ - абсолютная скорость роста численности,

r — биотический потенциал или удельная скорость роста численности.

За малый промежуток времени изменение численности равно ее производной $\frac{dN}{dt}$, и уравнение (9.4) можно переписать так:

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N. \quad (5)$$

Решение этого уравнения — функция

$$N(t) = N_0 \cdot e^{rt}. \quad (6)$$

Здесь e — основание натуральных логарифмов ($e \approx 2,72...$). График этой функции и есть экспонента (рис. 10, вверху).

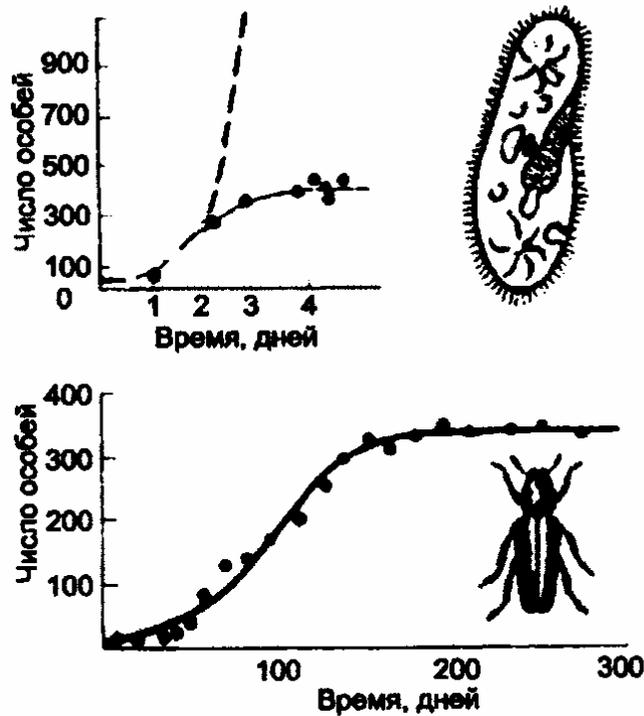


Рис. 10. Реальная и теоретическая кривые роста численности инфузорий-туфелек (вверху) и рост численности жуков определенного вида в культуре (численность меняется по правилам логистического роста) Пунктирная линия — теоретическая кривая (экспонента); сплошная линия — в реальной культуре рост численности замедляется и через определенное время останавливается

В модели экспоненциального роста удельную рождаемость b и удельную смертность d можно обозначить как $\frac{\Delta N}{N\Delta t}$.

При этом в замкнутой популяции

$$\Delta N \approx b \cdot N \cdot \Delta t - d \cdot N \cdot \Delta t;$$

$$r = b - d. \quad (7)$$

Если смертность выше рождаемости, то убывание численности тоже описывается уравнением (9.6), но с отрицательным r . Такой процесс называют экспоненциальным затуханием численности.

Модель динамики численности популяции при органиченных ресурсах предложил в 1845 г. французский математик Ферхюльст. Уравнение, которое носит его имя, выглядит так:

$$\frac{dN}{dt} \approx r \cdot N - m \cdot N^2 \quad (8)$$

Уравнение Ферхюльста отличается от уравнения экспоненциального роста тем, что в правой его части добавляется выражение mN^2 . Это выражение учитывает число встреч животных, при которых они могут конкурировать за какой-либо ресурс: вероятность встречи двух особей пропорциональна квадрату численности (точнее, плотности) популяции. У многих животных рост численности популяции действительно ограничивается именно частотой встреч особей.

Перепишем уравнение Ферхюльста следующим образом:

$$\frac{dN}{dt} \approx (r - mN)N \quad (9)$$

Выражение в скобках — удельная скорость роста численности. Здесь она непостоянна и убывает с увеличением численности популяции. Это отражает усиление конкуренции за ресурсы по мере роста численности.

Если в уравнении (5) вынести в правой части rN за скобки и обозначить $\frac{m}{r}$ за $\frac{1}{K}$, то получим:

$$\frac{dN}{dt} \approx rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) \quad (10)$$

Если N мало по сравнению с k , то выражение в скобках близко к единице: при этом уравнение (10) переходит в уравнение экспоненциального роста. График роста численности будет при малых N близок к экспоненте. Когда N близко к k , выражение в скобках близко к нулю, т. е. численность популяции перестает увеличиваться. Отсюда ясно, что k в данной модели — это и есть емкость среды. При N больших, чем k , абсолютный прирост численности становится отрицательным, и численность убывает до величины, равной емкости среды. График зависимости численности популяции от времени, соответствующий решению уравнения (10), — S-образная кривая, подобная изображенной на рис. 9.10, внизу. Эта кривая называется *логистической кривой*, а рост численности, соответствующий уравнению (10), — *логистический рост*.

На логистической кривой есть точка, где абсолютная скорость роста численности максимальна. Можно показать, что максимальная скорость роста достигается, когда численность равна.

Популяции, существующие в условиях ограниченных ресурсов, нередко хорошо подчиняются правилам логистического роста.