

Учреждение образования «Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины»

Факультет биологический
Кафедра зоологии, физиологии и генетики

СОГЛАСОВАНО

Заведующий кафедрой


Г.Г. Гончаренко
02 02 2022 г.

СОГЛАСОВАНО

Декан факультета


В.С. Аверин
02 02 2022 г.

**УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС ПО УЧЕБНОЙ
ДИСЦИПЛИНЕ**

**Популяции: экология и управление
для специальности (направлений специальности)**

1-31 80 01 Биология

Рассмотрено и утверждено на заседании
кафедры зоологии, физиологии и генетики
1.02 2022 г. протокол № 7

Составители:
к.б.н., доцент Галаков А.В.

Рассмотрено и утверждено
на заседании научно-методического совета
УО «Гомельский государственный университет им. Ф. Скорины»
2.03. 2022 г.,
протокол № 3

**Содержание учебно-методического комплекса по дисциплине
ПОПУЛЯЦИИ: ЭКОЛОГИЯ И УПРАВЛЕНИЕ**

**по учебной дисциплине для специальности
1-31 80 01 Биология**

- 01 Титульный лист
- 02 Содержание
- 03 Пояснительная записка
- 1 Теоретический раздел
 - 1.1 Перечень теоретического материала
- 2 Практический раздел
 - 2.1 Лабораторные занятия
- 3 Контроль знаний
 - 3.1 Перечень вопросов к экзамену
 - 3.2 Критерии оценок по дисциплине
- 4 Вспомогательный раздел
 - 4.1 Учебная программа дисциплины
 - 4.2 Перечень рекомендуемой литературы

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА

Электронный учебно-методический комплекс дисциплины «**Популяции: экология и управление**» составлен на основе Образовательного стандарта высшего образования второй ступени (магистратура) ОСВО 1-31 80 01-2019, утвержденного постановлением Министерства образования № 81 от 26.06.2019, учебных планов ГГУ имени Ф. Скорины специальности 1-31 80 01 Биология, регистрационные номера G 31-2-01/Д-19 от 09.04.2019 и G 31-2-01/З-19 от 09.04.2020.

Целью учебно-методического комплекса является получение студентами глубоких, системных знаний о пространственной, временной и функциональной структуре популяций разных групп организмов – растений, грибов, животных. Представленный материал призван обеспечить достаточный уровень знаний современных специалистов-биологов, которые должны получить не только теоретическую подготовку, но и быть способными применять свои знания на практике.

Задачи учебно-методического комплекса: дать представление о специфике подходов к выделению популяций у разных групп организмов; ознакомить с основными статическими и динамическими показателями, характеризующими популяции разных групп организмов; охарактеризовать влияние основных экологических факторов на популяции разных групп организмов; дать общую характеристику основных процессов самоподдержания популяций разных групп организмов с учетом их специфики; охарактеризовать основные типы взаимодействий между частями популяции и между популяциями различных видов.

В структурном отношении учебно-методический комплекс включает в себя четыре раздела: теоретический, практический, раздел контроля знаний, вспомогательный.

Теоретический раздел содержит лекционный материал, включающий в себя в соответствии с учебной программой 42 темы (84 часа), предназначенных для аудиторной работы с магистрантами (лекции преподавателя – 18 часов) и самостоятельного изучения тем, вынесенных за рамки аудиторных часов (УСР – 24 часа). Через содержание данных тем магистранты могут получить знания по характеристике величины популяций у животных, плотности популяции, возрастной, половой, генетической и фенетической структуре популяции, влиянию экологических факторов на параметры популяций, основным динамическим характеристикам популяции и принципам управления популяциями и принципам организации лабораторных работ по данным темам.

Практический раздел включает в себя в соответствии с учебным планом дисциплины 6 практических занятий (12 часов).

Раздел контроля знаний целесообразно проводить в форме текущего контроля знаний на практических занятиях, контрольных работ, коллоквиумов. Для общей оценки усвоения магистрантами учебного материала рекомендуется введение рейтинговой системы.

Вспомогательный материал содержит необходимые элементы учебно-программной документации: учебную программу по дисциплине «Информационные технологии в биологических исследованиях» учреждения образования с пояснительной запиской и содержанием учебного материала. Кроме этого, в данном разделе имеется дополнительный материал, который может быть использован при чтении лекций, проведении лабораторных занятий и организации самостоятельной управляемой работы студентов.

В результате освоения учебной дисциплины обучающийся должен:

знать:

- понятия популяции, ценопопуляции, элементарной демографической единицы, метапопуляции;
- основные статические и динамические показатели популяций разных групп организмов;
- сущность и специфику процессов самоподдержания популяций разных групп организмов;
- основные типы внутри- и межпопуляционных взаимодействий;

уметь:

- выделять популяции, ценопопуляции, элементарные демографические единицы, метапопуляции разных групп организмов в природных условиях;
- определять основные статические и динамические показатели популяций разных групп организмов с учетом их специфики;
- оценивать влияние основных экологических факторов на популяции разных групп организмов; владеть:
- основными подходами к управлению популяциями разных групп организмов.

Дисциплина «Популяции: экология и управление» базируется с учетом межпредметных связей с учебными дисциплинами «Энвиронметология», «Популяционная геномика», «Принципы управления биологическими ресурсами» и связана с такими смежными дисциплинами как «Ботаника» и «Зоология».

Общее количество часов для **магистрантов дневной формы обучения** – 198 (6 академических единиц); аудиторное количество часов – 54, из них: лекции – 18, практические занятия – 12, управляемой самостоятельной работы – 24 часа. Форма отчетности – экзамен.

Общее количество часов для **магистрантов заочной формы обучения** – 108 (3 академических единицы); аудиторное количество часов – 16, из них: лекции – 12, практические занятия – 4. Форма отчетности – экзамен.

1 ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ РАЗДЕЛ

1.1 Перечень теоретического материала

- 1 Популяционная биология в системе биологических наук
- 2 Характеристики величины популяций у животных
- 3 Плотность популяции
- 4 Возрастная структура популяции
- 5 Половая структура популяций
- 6 Генетическая и фенетическая структура популяций
- 7 Влияние экологических факторов на параметры популяций
- 8 Основные динамические характеристики популяции
- 9 Принципы управления популяцией

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

ЛЕКЦИЯ 1

Популяционная биология в системе биологических наук

Популяция как биологическая система характеризуется появлением специфических свойств, которыми не обладают отдельные организмы данного вида.

Так, только на популяционном уровне выявляются такие свойства, как численность и плотность населения, половой и возрастной состав, уровень размножения и смертности и другие. По этим и другим признакам популяция качественно отличается от организменного уровня организации биологических систем.

Так, популяция не имеет свойственной организмам морфологической ограниченности от среды и от других популяций; в ее строении не вычленяются морфологически отличающиеся части, аналогичные физиологическим функциональным системам организма; интеграция функций отдельных особей, составляющих популяцию, осуществляется качественно иным путем, чем интеграция функций в организме. Организм, как биологическая система, относительно недолговечен, популяция же при сохранении необходимых условий практически бессмертна.

Термин «популяция» происходит от латинского *populus* – население. Долгое время (начиная с конца XVIII в.) популяцией называли (а часто называют и сейчас) любую группировку организмов, обитающих на определенной территории.

В 1903 г. датский генетик **Вильгельм Людвиг Иогансен** впервые употребил термин «популяция» для обозначения группы особей, неоднородной в генетическом отношении.

Иогансен впервые применил комплекс генетических и статистических методов для изучения структуры популяции самооплодотворяющихся (самоопыляющихся) организмов. Он избрал объектом исследования популяции самоопылителей, которые можно было легко разложить на группы потомков отдельных самоопыляющихся растений, то есть произвести выделение чистых линий. Анализу была подвергнута масса (размеры) семян фасоли *Phaseolus vulgaris*. В настоящее время известно, что масса семян определяется полигенно и в сильной степени подвержена влиянию факторов внешней среды.

Рассмотрим три основных подхода к определению понятия

«популяция»: экологический, генетический и синтетический.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ПОДХОД

С точки зрения экологии, популяцией является *совокупность особей одного вида в пределах одного биоценоза (фитоценоза), то есть целостная внутривидовая группировка, которой соответствует минимальная реализованная экологическая ниша*. Такую группу особей иначе называют *экологической*, или *локальной популяцией*, а также (для растений) *ценотической популяцией*, или просто *ценопопуляцией*.

Для описания экологических ниш используют пространственные, временные и собственно экологические характеристики. Реализованную экологическую нишу можно представить, как фактическую совокупность пространственно-временных и собственно экологических условий, в которых протекает существование и воспроизведение вида.

Совокупность пространственно-временных и собственно экологических условий, необходимых для воспроизведения вида, иначе называется его *регенерационной нишей*. У растений именно специфические особенности регенерационных ниш определяют основные типы хорологической (пространственной) структуры популяций.

Таким образом, с точки зрения экологии, популяция представляет собой множество особей, объединенных в пространственно-временном и экологическом отношении.

Популяции – это надорганизменные биологические системы, которые обладают рядом свойств, которые не присущи отдельно взятой особи или просто группе особей. Различают статические характеристики популяции (численность, плотность, популяционный ареал) и динамические (рождаемость, смертность, относительный и абсолютный прирост численности).

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОДХОД

С точки зрения генетики, популяция – это *генетическая система, обладающая исторически сложившейся генетической структурой*. Основные положения популяционной генетики сложились на основании изучения природных и модельных популяций высших раздельнополых животных (моллюсков, насекомых, позвоночных), которые воспроизводят себя с помощью

нормального полового размножения – амфимиксиса, или объединения женских и мужских гамет.

В таких случаях *группировка особей, способных скрещиваться между собой и производить полноценное (жизнеспособное и плодовитое) потомство, называется генетической, или менделевской популяцией*. В свою очередь, потомки, достигшие половозрелости, также должны скрещиваться между собой и производить полноценное потомство, то есть популяция должна существовать длительное число поколений.

Таким образом, с точки зрения генетики, популяция представляет собой множество особей, объединенных достаточно высокой степенью родства.

В рамках генетического подхода выделяется представление об идеальной популяции.

Идеальная популяция – это абстрактное понятие, которое широко используется в моделировании микроэволюционных процессов. При описании систем скрещивания в идеальной популяции широко используется понятие *панмиксии* – случайного свободного скрещивания, при котором вероятность встречи гамет не зависит ни от генотипа, ни от возраста скрещивающихся особей.

Если исключить половой отбор, то к панмиктической популяции применима *концепция гаметного резервуара*, согласно которой в популяции в период размножения формируется гаметный резервуар (*генный пул*), включающий *банк женских гамет* и *банк мужских гамет*. Если члены популяции равноудалены друг от друга, то встреча гамет и формирование зигот происходят случайным образом.

СИНТЕТИЧЕСКИЙ ПОДХОД

При синтетическом (эволюционном) подходе – популяция рассматривается как минимальная эволюционная система.

Популяция – 1) минимальная самовоспроизводящаяся группа особей 1 вида. Под минимальной самовоспроизводящейся группой следует понимать группу особей, численность которой достаточна для обеспечения самовоспроизводства на протяжении большого числа поколений и для выживания при резких изменениях факторов среды с учетом волн численности.

2) На протяжении эволюционно длительного времени заселяют определенное пространство. Эволюционно длительное время определяет элементарные эволюционные изменения.

3) Образует самостоятельную генетическую систему (расы – белорусы -рецесс., азиаты-доминант).

4) Формирование собственно экологического гиперпространства – часть экологической ниши. Экологическая ниша- полный диапазон условий необходимый для существования вида. Картофель-супесчаные почвы, продолжительность светового дня, температура.

Понятие о ценопопуляции.

Ценопопуляция (от греч. κοινός «общий» и лат. populatio население)—совокупность особей вида в пределах одного фитоценоза, занимающего определённое местообитание.

Термин применяется при описании прежде всего растительных сообществ, так как, во-первых, установление границ генетической фитопопуляции сопряжено с определёнными трудностями, а во-вторых, понятие популяции как группы свободно скрещивающихся, то есть проявляющих панмиксию, особей применимо только для перекрёстноопыляемых растений. В популяциях же самоопыляющихся, апомиктических и вегетативно размножающихся растений панмиксия отсутствует.

Ценопопуляция, в отличие от генетической, характеризуется генетическим и морфофизиологическим полиморфизмом. Ценопопуляции в большинстве случаев имеют меньшие размеры, чем генетические, занимая лишь часть их популяционных полей.

Элементарная демографическая единица (ЭДЕ) – часть ценопопуляции, которая представляет собой множество разновозрастных особей одного вида, необходимое и достаточное для обеспечения устойчивого оборота поколений на минимально возможной территории.

Экологи пользуются различными принципами выделения и классификации популяций в пределах вида.

Ландшафтно-биотопическом принцип. Руководствуясь этим принципом, российский зоолог на примере млекопитающих рассматривает вид как иерархическую систему популяций разных рангов:

1. **Элементарные популяции** – совокупность особей вида, которые населяют небольшой участок территории ареала с однородными экологическими условиями. Они могут быть временными и нестабильными.

2. **Экологические популяции** – совокупность элементарных популяций вида, которые населяют определенные биоценозы, в зависимости от их биотопов.

3. **Географические популяции** – совокупность экологических популяций вида, которые населяют значительную территорию с географически однородными условиями среды.

Каждая из названных разновидностей имеет свои морфо-физиологические особенности особей, свой генотип, что отличает ее от популяций этого же вида, которые сформировались в других географических регионах (зубр полесский, кавказский зубр).

Связи между популяциями разных рангов разные. Чем ниже ранг популяций, тем теснее их связь с смежными популяциями и меньше различий между ними. Эти связи обеспечивают единство вида и его наследственного генофонда, способствуют выживанию и заселению новых территорий.

Слишком длительная изоляция популяций приводит к их дивергенции признаков и, в конечном счете, к образованию новых видов в процессе эволюции.

По мнению В.М. Беклемишева и его последователей, для выделения популяций различных типов целесообразно использовать критерии, которые отражают различные аспекты их взаимодействия со средой. Территориальный критерий является одним из них.

В зависимости от **размера территории** популяции делятся на **карликовые, обычные, локальные, суперпопуляции**. Территориальные границы популяций разных видов не совпадают. К локальным популяциям принадлежат популяции мышевидных грызунов и других видов мелких млекопитающих, некоторых видов насекомых.

Суперпопуляции образуют большие подвижные животные (лоси, сайгаки, зебры, олени). Трудно очертить границы многих видов птиц, отдельных видов насекомых, крупных кочевых млекопитающих, многих видов сорных растений.

Историко-генетический принцип. На его основе популяции как генетическое единство можно выделять только у видов с перекрестным опылением (у растений) и с половым размножением (у животных) и способностью к самостоятельному длительному существованию на данной территории за счет размножения, а не притока особей извне. С таких позиций академик и его ученики рассматривают вид как систему всех смежных популяций с разной

степенью связей и изоляций.

Популяции функционируют в пределах определенных экосистем. Поэтому ареалы распространения популяций некоторых видов животных совпадают с пространственными границами определенных видов растений, с которыми эти животные связаны трофическими связями и другими, обусловленными их образом жизни. Так, в сосновых лесах, где доминирует сосна, живут одни животные, а в широколиственных – другие.

Каждая популяция может существовать только в взаимодействия с другими. На этом основании, с учетом способности к самовосстановлению и поддержанию численности на определенном уровне, выделяют:

1. **Независимые популяции** – имеют достаточно высокий потенциал размножения, благодаря которому постоянно восстанавливается численность особей без поступления их из других популяций.

2. **Полузависимые популяции** – могут существовать при размножении своих малочисленных особей и частичного поступления особей из соседних популяций.

3. **Зависимые популяции** – это такие, в которых рождаемость не компенсирует потерь. Они могут существовать только за условия поступления особей из соседних популяций.

4. **Псевдопопуляции** – это группа особей, которые иммигрировали из соседних популяций, но не могут в данных условиях размножаться, увеличивать свою численность и распространяться.

5. **Периодическая популяция** – появляется на определенное время на незаселенной территории при условии возникновения здесь благоприятных условий среды.

По типу размножения выделяют популяции:

1. **Панмикстичные** – (с перекрестным оплодотворением).

2. **Клональные** (с вегетативным размножением).

3. **Клонально-панмикстичные** – например, у тлей, в которых чередуются партеногенетичні поколения с половыми.

Приток особей из других популяций зависит от характера изоляции. Различают территориальную и репродуктивную изоляцию.

Территориальная обусловлена наличием природных барьеров (горных хребтов, рек, моря, океана, отсутствие необходимой пищи).

Так, для расселения морских птиц непреодолимыми препятствиями являются континенты, а для сухопутных – океаны.

Репродуктивная изоляция обусловлена невозможностью скрещивания между особями разных популяций. Например, популяции клевера среднего на северном и южном склонах цветут в разные сроки, поэтому их естественное скрещивание невозможно. Довольно необычный механизм репродуктивной изоляции разных популяций вида обеспечивает сохранение их морфо - физиологических и генетических различий.

Следовательно, **популяции – это открытые саморегулируемые биосистемы с определенными пределами саморегуляции и устойчивости.**

Каждая популяция имеет свою экологическую нишу, распространенная на определенной территории с определенным комплексом абиотических и биотических факторов.

Экологическая ниша определяет не только условия, при которых живет и функционирует популяция, но и ее функциональную роль в биоценозе, степень биологической специализации данного вида.

Различают экологические ниши фундаментальную и реализованную. **Фундаментальная экологическая ниша** – это комплекс экологических факторов, необходимых для данного вида при отсутствии конкурентов. Она отвечает потенциальным возможностям вида. И в природе существует конкуренция и неблагоприятные условия среды. Поэтому вид существует в реализуемой нише.

Реализованная ниша – охватывает те дозы факторов среды, которые доступны ему в присутствии конкурента. Если экологические ниши двух популяций совпадают, то им трудно уживаться. У растений через одинаковые источники питания экологические ниши часто совпадают.

ЛЕКЦИЯ 2

Характеристики величины популяций у животных

1 Подходы к определению ареала популяции.

2 Подходы к определению числа особей в популяции у разных групп

1 Подходы к определению ареала популяции.

1.1 Общие понятия об ареале, картирование ареалов

Ареал (от лат. *area* – площадь, пространство) – это часть земной поверхности (территории или акватории), в пределах которой распространен и проходит полный цикл своего развития конкретный вид животного. Ареал равнозначен выражению «область распространения» и это столь же неотъемлемая часть характеристики, какого-либо вида, как морфологические и экологические особенности.

Каждый вид занимает ареал неравномерно, т. к. животные обитают только в подходящих для них биотопах и стациях.

В пределах видового ареала устанавливают области:

- размножения (гнездования);
- зимовки;
- питания;
- миграционного пути (области пролета и зимовок перелетных форм и области зимних кочевок птиц и млекопитающих будут частью их ареала).

Ареал рассматривается как трёхмерная структура (биотопы имеют не только горизонтальное, но и вертикальное протяжение).

Ареалы формировались в результате взаимодействия процессов эволюции самих животных и изменений среды их обитания в различные геологические эпохи, поэтому изучение ареалов играет важную роль:

- при выяснении их происхождения;
- для выяснения палеогеографической эволюции;
- при сравнении ареалов одних и тех же видов через небольшие отрезки времени (10–20 лет);
- для выявления современной тенденции к расширению или сокращению площади, занятой популяциями вида.

Изменение численности и занимаемой площади – чёткие показатели состояния вида. Одним из основных методов является картографирование. Существуют различные методы картирования

ареалов:

1) **Точечный метод** (наиболее распространенный и наиболее точный) – условными значками на бланковой карте обозначаются точки нахождения каждого обнаруженного вида на местности с «привязкой» к координатной сетке или элементу ландшафта. Метод хорош в начале изучения географического распространения животного. Это важнейший метод при картировании ареалов редких или малоизученных видов. На одной карте значками разной формы можно нанести пересечения ареалов разных видов. Степень точности данного метода зависит от количества фактического материала и особенностей выбранной карты, прежде всего ее масштаба.

Имеет недостатки: мало показателен; животные встречаются не в точке, а на более или менее широком пространстве.

2) **Контурный (пограничный) метод** – дает возможность картировать границы ареала. С этой целью крайние, т. е. расположенные на границах ареала, точки соединяют сплошной линией, придавая изображению замкнутую форму. Используя линии разной толщины и целостности, можно на одну основу нанести границы ареалов различных таксонов.

С помощью контурного метода границу ареала можно достоверно установить лишь в том случае, если распространение вида хорошо изучено и точки на карте стоят близко одна от другой.

3) **Сеточный (растровый) метод**, или **метод формальных квадратов**. Пользуются контурной картой, поле которой разбито на квадраты с длиной сторон, равной фиксированному линейному числу (метры, километры) или угловым (градусы, минуты) единицам. Размер квадрата выбирают заранее в зависимости от поставленной задачи. Если в пределах квадрата обнаружены особи изучаемого вида, он заштриховывается или обозначается условным знаком. Прочие квадраты остаются без обозначений. На растровой карте разными условными знаками могут быть выделены местонахождения, известные по старым литературным данным и по новым находкам, что позволяет судить о том, меняются ли площадь и форма ареала со временем. Точность данного метода зависит от размера единицы растра, а также объема собранного материала.

4) **Штриховой метод** позволяет обозначать ареал вида на карте различного рода штриховкой (густая, редкая, косая, прямая и пр.). Этот метод нагляден, но недостаточно точен.

5) **Значковый метод** – вариант штрихового: на площади ареала

размещают немасштабные значки (стилизованные рисунки с градацией по цвету, размерам или весу и пр.).

Ареал можно изображать на карте сплошной заливкой. В тех случаях, когда надо отразить количественные отношения, можно употреблять краску разной насыщенности, например, для показа различной плотности населения.

Картирование отображает лишь географическую природу ареалов. В пределах ареала каждый вид заселяет только пригодные для него места обитания. Для рассмотрения распределения популяций вида внутри его ареала используют *топографию*, или *кружево ареала*.

1.2 Типология ареалов

Каждый вид имеет свой ареал, и в природе практически невозможно найти два абсолютно одинаковых по площади, расположению или по форме ареала, за исключением мелких островов. Для номенклатуры ареалов важно использовать три составляющие ареала: *широтную* (распространение с запада на восток), *долготную* (с севера на юг) и *высотную* (вертикальную, от уровня моря вверх и вниз).

1) **Широтная составляющая ареала** (зональное распространение) – основной географический признак ареала, который определяется климатическими, особенно температурными, факторами, прямо или косвенно влияющими на распространение большинства видов. Границы ареалов таких видов на определенном протяжении чаще всего совпадают с границами ландшафтной зоны. Некоторые животные часто приурочены не к зоне, а к определенным стадиям, встречающимся в нескольких зонах. Есть 2 типа интразональных группировок:

- *собственно интразональные* (сравнительно ограниченно распространенные в пределах одной или близких зон) – обитатели тугайных зарослей, солончаков, бугристых болот – группировки, связанные с пойменными комплексами;

- *азональные* (широко распространенные и не приуроченные к каким-нибудь определенным зонам) – виды-убикуисты – лисица, ворона или синантропы – серая крыса, воробей и пр.

При широтной составляющей ареала придерживаются названий климатических зон, принятых в физической географии: арктическая, бореальная (таежная), суббореальная (зона широколиственных лесов,

субтропическая зона и т. д.

2) **Высотная составляющая ареала** (вертикальная поясность – высокогорье, среднегорье, низкогорье) в определенной степени аналогична широтной, поскольку также определяется главным образом температурными градиентами. По характеру вертикального распространения различают *альпийские* виды и виды *среднегорья* и *высокогорья*.

Выделяют и промежуточные между ними – *субальпийские* формы. Иногда сталкиваются с *равнинно-горным расселением*.

3) **Долготная составляющая ареала** (определяется степенью удаленности от океана, обуславливающей характер климата). Границы ареалов могут быть связаны с континентальным, либо морским, аридным, либо с влажным климатом.

Размеры ареалов могут быть весьма различными – от узколокальных до глобальных. Некоторые виды животных могут быть встречены во всех частях света – это *космополиты* (сокол-сапсан, скопа, домовый воробей, дельфин-белобочка, синий кит, серая крыса).

Формы ареалов и их очертания столь же разнообразны, как и величина. Очертания многих ареалов совпадают с ландшафтными или с физико-географическими рубежами. В связи с этим выделяют ареалы:

1) *зональные* (объясняется особенностями распределения климатических условий, которые быстрее изменяются при продвижении с севера на юг, чем с запада на восток):

а) широтные – наиболее точное совпадение ареала с конфигурацией зоны наблюдается в тех случаях, когда вид связан с зональным типом растительности;

б) высотные – в горных странах ареалы многих видов вытянуты вдоль хребтов и тоже укладываются в одну из вертикальных зон (лесную, субальпийскую и т. д.).

2) *ленточные*, или *линейные* (свойственны многим околводным или водным животным, особенно обитателям литорали).

3) *сопряженные* (очертания определяются границами ареала другого вида) – между видами существуют экологические взаимоотношения, которые обычно носят характер пищевой связи. Как правило, она устанавливается между паразитами и хозяевами, хозяевами и сожителями, хищниками и жертвами, животными-фитофагами и их кормовыми растениями.

По целостности ареалы делят на:

1) *сплошные* (от узколокальных эндемичных до соизмеримых с размером материка), форма сплошного ареала объясняется наличием подходящих условий для обитания вида на всем его протяжении. Являются первичными.

2) *разорванные*, или *дизъюнктивные* (отдельные части территории либо акватории обособлены друг от друга в такой степени, что никакая связь между заселяющими их популяциями вида невозможна). Когда ареал представлен отдельными пятнами, его называют *пятнистым*. Принципиальной разницы между разорванным и пятнистым ареалом нет.

Причины разрыва ареала:

1) Преодоление преград к расселению и миграция на новое место с образованием новой популяции;

2) Исчезновения вида в промежуточной области (изменение климата, конкуренция, геоморфологические перестройки, деятельность человека).

В зависимости от расположения ареалы близких видов, могут быть:

а) *перекрывающиеся* – располагаются рядом, а иногда и накладываются друг на друга (ареалы зайцев беляка и русака в Северной Европе на большом протяжении расположены на одной и той же территории);

б) *викарирующие* – ареалы могут соприкасаться, но никогда не перекрываются, виды «замещают» друг друга (ареал зубра и бизона). Викариат может быть:

- систематическим (замещающие формы не только близки по происхождению, но и занимают одинаковые биотопы);

- экологическим (одинаковые биотопы в разных странах населены различными по систематическому положению и происхождению видами, конвергентно сходными между собой из-за одинакового образа жизни). Например, замещение европейского крота в Африке златокротом (другое семейство), а в Австралии сумчатым кротом (другой подкласс).

1.3 Границы ареалов

Границы ареалов делят на:

а) *экологические* (определяются совокупностью факторов среды): климатические, ландшафтные, биоценотические.

б) *исторические*, или *реликтовые* (граница стабильна и

расширения ареала не происходит, несмотря на то, что условия среды внутри ареала и за его пределами однородны и вполне благоприятны для вида). Объясняются историческими причинами и указывают на то, что в прошлом условия среды по обе стороны границы ареала были различными.

в) *биоценотические* (определяются взаимоотношениями разных видов в сообществе): симбиоз, комменсализм, конкуренция и т. д. Биологическое соперничество – одна из причин стабильности границ ареалов двух конкурирующих видов.

Стабильность границ – явление относительно временное, тем более в настоящий период существования животного мира, когда в процессы расширения и сокращения ареалов вмешивается человек.

2 Подходы к определению числа особей в популяции у разных групп

В количественных экологических исследованиях надо достаточно точно оценивать число организмов, населяющих единицу пространства (площади, объема). В большинстве случаев это эквивалентно определению численности популяции.

Методы оценки зависят, естественно, от размеров и образа жизни учитываемых организмов, а также от размеров обследуемого пространства. Число растений и сидячих или медленно передвигающихся животных можно подсчитать непосредственно или определить процент покрытия поверхности разными видами для сравнения их обилия.

Для учета быстро движущихся организмов на обширных площадях применяют косвенные методы. В местообитаниях, в которых наблюдение за организмами затруднено вследствие особенностей их поведения и образа жизни, используют методы изъятия или отлова–выпуска (мечения, «разбавления» популяции). Все количественные учеты в зависимости от подхода к ним делятся на объективные и субъективные.

Объективные методы.

К прямым объективным методам относятся те, в которых используются учет по квадратам, прямые наблюдения и фотографирование, а к косвенным – методы, основанные на изъятии особей и отлове–выпуске.

Учет по квадратам. Подсчитав число организмов на некотором числе квадратов, соответствующих известной доле обследуемой

площади, можно легко экстраполировать результаты. Этот метод позволяет определить три параметра, связанные с пространственным распределением видов.

Плотность популяции (обилие). Плотность популяции – это число особей данного вида в единице пространства. На суше подсчитывают число организмов в случайно распределенных квадратах. Преимущество метода состоит в получении абсолютных точных оценок, позволяющих сравнивать различные виды и территории. К его недостаткам относятся трудоемкость и условность в ряде случаев понятия «особь». Например, растения часто образуют множество побегов, связанных между собой подземными частями; выяснить, идет ли речь об одном генетическом индивидууме или о нескольких, на практике бывает очень сложно. Еще сложнее решить, учитывать ли такие разросшиеся иногда по большой площади индивидуумы как множество особей или только как одну.

Частота встречаемости. Это, в сущности, мера вероятности (шансов) обнаружить конкретный вид в случайно заложенном квадрате. Например, если вид отмечен лишь в одном из десяти квадратов, то его частота встречаемости составляет 10 %. Для ее определения нужен только учет присутствия или отсутствия – число особей не имеет значения. Однако надо правильно выбрать площадь квадрата, поскольку от этого зависит результат. Кроме того, остается общая проблема работы с квадратами – как поступать с экземплярами, которые лишь частично оказались в пределах учетной площади (например, в случае стелящегося побега, укорененного за границей квадрата). Преимущество этого метода заключается в его простоте, что позволяет быстро обследовать обширные территории, например, обширные лесные массивы. Недостатки же состоят в том, что на полученное значение частоты влияют размеры квадратов, размеры особей, а также особенности их пространственного распределения.

Покрытие. Эта величина показывает, какой процент обследуемой площади занимает данный вид – основаниями его особей или проекциями на землю всех их частей. Покрытие можно измерить непосредственно в поле или по фотографиям, оценить с помощью прибора Леви или просто прикинуть на глаз. Метод полезен тем, что позволяет судить об относительной роли разных видов в сообществе. Он удобен, когда число отдельных экземпляров трудно подсчитать и даже теоретически определить (например, у злаков).

Однако, как правило, такие измерения либо слишком трудоемки, либо грешат субъективностью. Непосредственное наблюдение. Прямой подсчет можно применять в случае не только сидячих организмов, но и быстро движущихся крупных животных, таких как олени, дикие пони, львы, птицы и летучие мыши.

Фотографирование. Прямым подсчетом особей на фотоснимках, сделанных с самолета, можно установить размеры популяций крупных млекопитающих и морских птиц, собирающихся на открытых пространствах. Можно также использовать «фотоловушки», которые устанавливаются вдоль звериных троп; затвор фотоаппарата спускается автоматически при прерывании контуром животного светового луча, идущего к управляющему фотоэлементу.

Метод изъятия. Этот метод удобен для оценки численности мелких организмов, например, насекомых, на известной площади или в данном объеме воды. Стандартизированным способом (например, делая определенное число взмахов сачком установленного размера) отлавливают некоторое число животных, подсчитывают их, но не выпускают до конца исследования. Процедуру повторяют еще несколько раз, при этом с каждым разом число пойманных животных уменьшается. По этим данным строится график, экстраполируя который, получают общую численность животных: она соответствует моменту, когда они перестают попадаться (нулевой ординате), т. е. все особи данного вида теоретически оказываются отловленными и подсчитанными.

Метод отлова-выпуска. Этот метод включает отлов животного, мечение безвредным для него способом и возвращение его на прежнее место в популяции. Например, на жаберные крышки пойманных сетью рыб прикрепляют алюминиевые диски; пойманных птиц окольцовывают. Мелких млекопитающих метят краской или особым образом выстригают участок шерсти; членистоногих также метят краской. Во всех случаях следует использовать определенный код, позволяющий распознавать отдельных особей. Через некоторое время проводят повторный отлов, при котором меченые особи оказываются «разбавленными» теми, что попались впервые.

ЛЕКЦИЯ 3

Плотность популяции

1 Плотность популяции (средняя, экологическая) и способы ее определения.

2 Факторы, влияющие на величину популяции.

3 о минимальной и эффективной величине популяции.

1 Плотность популяции (средняя, экологическая) и способы ее определения.

С численностью популяции неразрывно связана ее плотность. Под **плотностью (густотой)** у растений понимают *среднее количество особей (или биомасса), приходящееся на единицу площади или объема* (на 1 м², на 1 га, в 1 мм² и тому подобное). Не надо путать понятие численность и плотность. Для примера: численность популяции бука на всей ее территории составляет 1,5 тыс. деревьев при плотности 150 деревьев на 1 га; плотность рыбы – 200 кг на 1 га поверхности пруда; 5 млн. особей хлореллы в 1 м³ воды.

Отдельно следует выделить понятие минимальная, максимальная, средняя и экологическая плотность популяции.

Минимальная плотность особей на данной территории не может обеспечить дальнейший рост популяции, поскольку не создает необходимых условий для их размножения и возможностей для существования популяции в пределах определенной экосистемы.

Максимальная плотность – это количество особей, которую экосистема не может поддерживать из-за недостатка территории и кормовых ресурсов.

Средняя плотность – среднее число особей (биомассы), приходящаяся на единицу (объем) всей территории популяции.

Плотность определяет насыщенность территории представителями данного вида. Особенно важно знать, увеличивается или уменьшается плотность, что определяет направление развития популяции, от чего зависит ее существование.

Итак, понятие численность и плотность популяции четко разграничены: 100 деревьев могут расти на площади 1 га – это невысокая плотность; 100 деревьев на 0,5 га - это вдвое большая плотность.

С увеличением численности плотность популяции растет. В случае, когда есть свободная территория для расселения, плотность может даже снижаться. Такое явление в природе наблюдается часто,

каждая живая существо пытается выжить и улучшить условия своего существования, а каждый вид – расширить свой ареал.

Поскольку состав популяции предопределяется не случайной комбинацией особей, а определенными взаимосвязями вида с окружающей средой, определяют также **экологическую плотность**. Она выражается **числом особей** (или биомассой) **на единицу доступной для заселения части территории** (или объема).

Средняя и экологическая плотность нетождественны и характеризуют различные состояния популяции. С изменением размеров территории популяции при одной и той же численности особей, плотность ее меняется. На основе сравнения средней и экологической плотности рыб в связи с изменением условий среды и циклом размножения аисты в национальном парке Эверглейдс (Флорида) Коль (1964) установил, что средняя плотность мелких рыб с падением уровня воды уменьшается. Экологическая плотность их возрастает, поскольку сократилось площадь водного зеркала, и число рыб на единицу водной поверхности водоема увеличивается. Аист выступает как хищник, что питается рыбой. Поэтому он приурочивает откладки яиц до времени наивысшего экологической плотности рыб, чтобы облегчить кормление птенцов.

При изучении популяционной плотности необходимо учитывать экологическое состояние среды на момент исследования.

От плотности популяции зависит влияние ее на экосистему, независимо от того, из представителей которых состоит популяция. Если один дикий кабан, зубр, лось приходится на несколько гектаров леса, это не нанесет ему существенного вреда. Несколько особей этих видов на 1 га есть нежелательными.

Плотность популяции очень изменчива, но ее рост ограничен. Существуют верхние и нижние границы числа особей, обусловленные размерами живых существ, их образом жизни и резервом кормов. Например, в лесу может жить в среднем 100 птиц на 1 га, 20 тыс. почвенных членистоногих на 1 м² и лишь 10 дождевых червей на 1 га. Верхняя граница плотности определяется трофическими связями и потоком энергии в экосистеме. Нижняя граница плотности составляет такую минимальное количество особей определенного вида, которая обеспечивает гомеостаз в стабильных экосистемах и возможность существования в ней данной популяции.

Следовательно, важно при изучении популяции в определенных экосистемах (биогеоценозах) учитывать их максимальную и

минимальную плотности.

Точно определить плотность популяции трудно в связи с тем, что особи на ее территории часто распределены отдельными группами, неравномерно.

Это одинаково касается и растений животных. Относительно последних, то значительную трудность составляет и тот факт, что животным присущ подвижный образ жизни и миграция из одной популяции в другую.

В таких случаях определяют **относительную плотность**. Показатели относительной плотности широко используют для популяций крупных животных и наземных растений. Такие данные необходимы для ежегодного регулирования охоты на водоплавающих птиц, промысловых зверей, возможностей и норм лесозаготовки тому подобное.

2 Факторы, влияющие на величину популяции.

Численность популяций в природе периодически меняется. Существуют много внутренних и внешних причин колебаний численности. Если многие ученые увеличение численности связывают с кормовой базой, то некоторые исследователи отмечают зависимость ее от конкуренции, экологической ниши. На самом деле при наличии доступного корма численность популяции растет, но при максимальной величине ее корм становится лимитирующим фактором.

По мнению группы экологов, **причиной колебаний численности являются климатические (температурный режим, влажность, химическая среда) и биотические факторы (влияние паразитов, болезней, врагов)**. Однако другие ученые доказывают зависимость влияния факторов от типа биотопов популяции. Например, в пустыне, полупустыне, тундре популяции подвержены экстремальным воздействиям среды. В таких местах колебания численности популяций напрямую связаны с абиотическими факторами.

В местах с благоприятными условиями среды, где много пищи, богатое видовое разнообразие, большое количество популяции, колебания численности контролируются биотическими факторами. **Колебания и регуляция численности популяции зависят и от внутренних условий**, потому что плотность популяции имеет определенный потенциальный предел численности. При любом

отклонении от этого предела начинают действовать механизмы внутривидовой регуляции.

В результате популяция достигает прежнего состояния. Конечно, регуляция численности популяции, скорость колебания численности у различных организмов осуществляются по-разному. Например, у насекомых рост популяции сопровождается уменьшением размеров особей, снижением их плодовитости, смертностью личинок и куколок. А чрезмерный рост популяции приводит к каннибализму своего потомства. Это явление встречается среди рыб, земноводных, насекомых.

У некоторых насекомых внутривидовая регуляция плотности осуществляется **путем эмиграции**. Например, некоторые птицы покидают свои гнезда, местообитание – млекопитающие, грызуны.

Процесс внутривидовой регуляции организмов связан с кормовыми ресурсами. К примеру, муха откладывает на труп яйца, из которых выходит так много личинок, что пищи на всех не хватает. В результате от нехватки пищи начинают погибать личинки. Такое явление наблюдается у короедов, муравьев, стрекоз и других насекомых.

Внутренний механизм регуляции плотности организмов у многих млекопитающих, птиц, насекомых **связан с их поведением**. Например, если птицы отмечают свой участок гнездования пением, то крупные млекопитающие – ревом или агрессивным поведением и постепенно расширяют свою территорию.

У популяций растений **механизм саморегуляции** также совпадает с внутренней регуляцией. Она зависит от густоты произрастания растений. Если растения переуплотнены, то ухудшается качество семян, что имеет значение для сельского хозяйства. При густом посеве растения конкурируют за пищу, в результате чего часто популяции погибают. В связи с этим популяции растений распределяются равномерно по территории. Известно, что основные их регуляторы – свет, влажность и минеральные вещества.

Некоторые организмы для устойчивости популяции **объединяются в группы, стаи**. Например, в группе пеликанов могут существовать до 10 тыс. особей. Известно, что стада оленей насчитывают 200–300 голов, а стада лосей – 20–25, волков – 7–10, сайгаков – 10–25 тыс., куланов – 50–70 особей.

В группе животные лучше защищаются от врагов, легче

добывают корм.

Многие млекопитающие, птицы, насекомые привязаны к своим местам и показывают это своим поведением. Например, ежегодное возвращение птиц к своим гнездам, защита территории, добыча пищи, подчинение колонии, группы, стаи – яркий признак объединения и соподчиненности.

У животных некоторые особи популяции живут попарно или отдельно. Эти явления показывают характерные для популяции **естественные механизмы регуляции**.

Существуют насекомые, популяции которых ведут групповой образ жизни, – общественные. Например, пчелы, муравьи, термиты строят сложные строения, ульи, гнезда, где мирно сосуществуют тысячи особей. Среди них четко распределены выполняемые функции. Однако на сегодняшний день их биологические, экологические и этологические особенности практически не изучены.

Одно из свойств популяции – это **полиморфизм**. Каждая популяция имеет свои особенности. Это – возрастные группы, половые признаки, сезонные изменения, отличия и изменения в фазах развития. Например, возрастные группировки характерны для проходных рыб, нерестующих один раз в жизни. Среди них, например, у камбаловых, встречаются разновозрастные группы. Возрастные группы у насекомых можно отличить, но сложно, потому что в один период встречаются стадии яйца, личинки, куколки или взрослого имаго, например, бабочки, кузнечики, жуки, клопы.

Популяция также различается по полу и называется половым диморфизмом, например, морфологические и экологические отличия самцов от самок (рога или отсутствие их, окраска, размеры, яркое оперение). Нередко самцы и самки различаются по характеру питания. К примеру, самки комаров – это кровососущие организмы, а самцы ведут другой образ жизни. Такое явление полиморфизма встречается у некоторых птиц, рыб и млекопитающих.

Явление полиморфизма наблюдается по сезону. Например, у некоторых бабочек развитие сопровождается осенью внешними изменениями или появлением вместо бескрылых особей крылатых.

Одной из форм механизма регуляции численности популяции является внутривидовая регуляция. Различные популяции в биоценозе контролируют численность друг друга и поддерживают устойчивое равновесие в природе.

Саморегуляция популяций или процессы внутренней и внешней

регуляции направлены, главным образом, на поддержание стабильности численности. Эти процессы называются гомеостазом организмов или популяций, а колебание их в пределах какой-то средней величины – динамическим равновесием. Поэтому популяция, постоянно взаимодействуя с внешней средой в системе общебиологического развития через механизмы саморегуляции, имеет тенденцию эволюционного развития органического мира.

3 Понятие о минимальной и эффективной величине популяции.

Минимальный размер популяции

Малочисленные популяции сталкиваются с несколькими видами опасности, которые, взаимодействуя между собой, ухудшают их и без того тяжелое положение. Если численность популяции падает ниже определенного уровня, который называется **«порогом минимального размера жизнеспособной популяции»**, она вступает на путь вымирания.

В число опасностей, с которыми сталкиваются малые популяции, входят **генетические осложнения и влияние случайных факторов** на популяционные процессы, то есть рождаемость, несбалансированное соотношение полов. Теперь считается, что генетические проблемы не касаются непосредственно малых популяций; гораздо опаснее другие, например, непредсказуемые изменения условий окружающей среды. Это могут быть и частые незначительные события (плохая погода), и несчастные «катастрофы» (например, ураганы).

Проблема для экологов состоит в том, что редкие виды труднее изучать; к тому же исследования ограничены по времени. Поэтому экологи применяют математические модели для оценки возможности вымирания малой популяции через определенный срок. Построение таких моделей называется анализом популяционной жизнеспособности. При помощи этих моделей экологи могут предсказать результат природоохранных мероприятий и выработать стратегию охраны вида. В короткий период времени (несколько лет) модели дают довольно точные предсказания, но с увеличением временного масштаба появляется все больше неопределенности.

После преодоления **«порога» минимального размера жизнеспособной популяции** ее вымирание становится почти неизбежным, если не принимать никаких мер. Важно понять причины, по которым популяция становится малочисленной; нужно

научиться предотвращать причину, а не устранять последствия. То же самое и при составлении математических моделей: они имеют дело уже с малой популяцией и не объясняют, как она достигла такого состояния. Единой теории по этому поводу не существует; причины, по которым виды становятся редкими, сложны и различны в каждом конкретном случае. Даже если мы понимаем причины вымирания вида, то часто не можем их устранить.

Эффективный размер популяции.

Эффективный размер популяции – среднее количество особей в популяции, генный вклад которых обеспечивает её успешное размножение и выживание.

При исследовании действия генетического дрейфа предполагается вполне определенная численность популяции. При конкретных экологических исследованиях (например, касающихся ограниченности таких ресурсов как пища и свет), для измерения численности популяции подходит общее число индивидов на территории или цензовое число.

Для многих организмов, которые ведут скрытый образ жизни или таких, по которым трудно вести наблюдение, очень трудно точно оценить численность всех особей в популяции. В результате, экологи детально исследуют методы расчета или оценки количества индивидов в популяции или популяционной плотности.

Однако для эволюции, в первую очередь, имеет значение количество особей, размножающихся, а не их цензовое число. Эти два измерения размера популяции могут сильно отличаться, потому что часть популяции, которая размножается, может составлять лишь малую долю от всего количества индивидов в популяции.

Например, у деревьев, млекопитающих и других организмов, которые созревают только после длительного ювенильного периода, большая часть популяции находится в дорепродуктивной фазе. У людей и других позвоночных существует также значительная доля особей в пострепродуктивном периоде.

Иногда можно оценить численность популяции, которая размножается, с достаточной степенью точности, учитывая такие индикаторы репродуктивной активности, как гнездования и размер кладки у птиц, численность колоний в животных или количество цветущих растений в популяции.

Численность части популяции, которая размножается, может не отражать размер популяции, но этот параметр вполне

подходит для эволюционных исследований. Кроме того, важны такие факторы, как изменчивость в соотношении полов особей, размножающихся количество потомков на одну особь, количество индивидов, размножающихся в разных поколениях и тип размножения.

Все эти факторы могут влиять на генетический вклад в следующее поколение, и общая оценка популяции, которая размножается, не принимает их во внимание. Эволюционные процессы, протекающие в популяциях с ограниченной численностью, позволяют исследовать модель идеальной популяции. Идеальную популяцию численностью N , в которой все родители равновероятно могут быть родителями любой особи в потомстве, можно рассматривать с позиций 'эффективного размера популяции'.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРНИЦЫ

ЛЕКЦИЯ 4

Возрастная структура популяции

- 1 Абсолютный и относительный возраст организма.
- 2 Сложности определения абсолютного возраста у растений.
- 3 Структура популяций растений по размеру элементов
- 4 Использование размерных спектров в качестве характеристики популяций.

1 Абсолютный и относительный возраст организма

С возрастом требования особи к среде и устойчивость к отдельным ее факторам закономерно и весьма существенно изменяются. На разных стадиях онтогенеза могут происходить смена сред обитания, изменение типа питания, характера передвижения, общей активности организмов.

Нередко возрастные экологические различия в пределах вида выражены в значительно большей степени, чем различия между видами. Травяные лягушки на суше и их головастики в водоемах, гусеницы, грызущие листья, и крылатые бабочки, сосущие нектар, сидячие морские лилии и их планктонные личинки долиолярии – всего лишь разные онтогенетические стадии одних и тех же видов.

Возрастные различия в образе жизни часто приводят к тому, что отдельные функции целиком выполняются на определенной стадии развития. Например, многие виды насекомых с полным превращением не питаются в имагинальном состоянии. Рост и питание осуществляются на личиночных стадиях, тогда как взрослые особи выполняют только функции расселения и размножения.

Возрастные различия в популяции существенно усиливают ее **экологическую неоднородность** и, следовательно, сопротивляемость среде. Повышается вероятность того, что при сильных отклонениях условий от нормы в популяции сохранится хотя бы часть жизнеспособных особей и она сможет продолжить свое существование. Возрастная структура популяций имеет приспособительный характер. Она формируется на основе биологических свойств вида, но всегда отражает также силу воздействия факторов окружающей среды.

Абсолютный, или календарный, возраст организма и его возрастное состояние – понятия не тождественные. Организмы одного календарного возраста могут находиться в разных возрастных состояниях. Возрастное, или онтогенетическое состояние особи – это этап ее онтогенеза, на котором она характеризуется определенными отношениями со средой. Полный онтогенез, или большой жизненный цикл организма, включает все этапы развития особи – от возникновения зародыша до ее смерти.

Абсолютный возраст (син. – возраст календарный возраст хронологический), интервал времени от зарождения организма (оплодотворение яйцеклетки, начало самостоятельной жизни органа вегетативного размножения или деление материнской одноклеточной особи) до

момента наблюдения. Абсолютный возраст рассчитывается в годах (месяцах, сутках и т. п.). Абсолютный возраст животных можно определить по зубам (у млекопитающих), по перу (у птиц), по чешуе (у рыб).

У деревьев абсолютный возраст определяется по годичным кольцам или слоям прироста ствола, количеству годичных приростов, мутовкам, развилкам. У большинства травянистых растений абсолютный возраст можно определить только путем многолетних наблюдений над фиксированными особями. Во многих случаях невозможно точно определить абсолютный возраст растения, в связи с этим введено понятие «условный возраст».

Относительный возраст (или возраст развития) определяется путем установления местоположения объекта в определенном эволюционно-генетическом ряду, в некотором процессе развития, на основании каких-то качественно – количественных признаков.

Относительный возраст (син. – условный возраст) растений – интервал времени от возникновения самой старой сохранившейся части растения до момента наблюдения. Условный возраст определяется по остаткам надземных побегов, годичному приросту другим признакам. Величина условного возраста зависит от интенсивности отмирания многолетних частей растения и уменьшается с наступлением старости.

Поскольку определение абсолютного возраста у многих видов растений и животных вызывает затруднение или совсем невозможно, при экологических исследованиях определяется биологический возраст.

2 Сложности определения абсолютного возраста у растений

Абсолютный возраст у растений определить очень трудно, в основу изучения популяций было положено соотношение возрастных состояний растений. Были разработаны специальные ключи для определения возрастного состояния растений, причем число этих состояний, которые можно различить, в разных случаях меняется от 5 до 11.

У растений возрастная структура ценопопуляции, то есть популяции конкретного фитоценоза, определяется соотношением возрастных **групп**.

Проростки имеют смешанное питание за счет запасных веществ семени и собственной ассимиляции. Это маленькие растения, для которых характерно наличие зародышевых структур: семядолей, начавшего расти зародышевого корня и, как правило, одноосного побега с небольшими листьями, имеющими часто более простую форму, чем у взрослых растений.

Ювенильные растения переходят к самостоятельному питанию. У них отсутствуют семядоли, но организация еще проста, часто сохраняется одноосность и листья иной формы и меньшего размера, чем у взрослых.

Имматурные растения имеют признаки и свойства, переходные от ювенильных растений к взрослым вегетативным. У них часто начинается ветвление побега, что приводит к увеличению фотосинтетического аппарата.

У взрослых вегетативных растений появляются черты типичной для вида жизненной формы в структуре подземных и наземных органов и строение вегетативного тела принципиально соответствует генеративному состоянию, но репродуктивные органы пока отсутствуют.

Переход растений в **генеративный период** определяется не только появлением цветков и плодов, но и глубокой внутренней биохимической и физиологической перестройкой организма.

Молодые генеративные растения зацветают, образуют плоды, происходит окончательное формообразование взрослых структур. В отдельные годы могут быть перерывы в цветении.

Средневозрастные генеративные растения обычно достигают наибольшей мощности, имеют наибольший ежегодный прирост и семенную продукцию, также могут иметь перерыв в цветении. В этом возрастном состоянии у клонообразующих видов часто начинает проявляться дезинтеграция особей, возникают клоны.

Старые генеративные растения характеризуются резким снижением репродуктивной функции, ослаблением процессов побего – и корнеобразования. Процессы отмирания начинают преобладать над процессами новообразования, усиливается дезинтеграция.

Старые вегетативные (субсенильные) растения характеризуются прекращением плодоношения, снижением мощности, усилением деструктивных процессов, ослаблением связи между побеговыми и корневыми системами, возможно упрощение жизненной формы, появление листьев имматурного типа.

Сенильные растения характеризуются крайней дряхлостью, уменьшением размеров, при возобновлении реализуются немногие почки, вторично появляются некоторые ювенильные черты (форма листьев, характер побегов).

Отмирающие особи – крайняя степень выражения сенильного состояния, когда у растения остаются живыми лишь некоторые ткани и в отдельных случаях – покоящиеся почки, которые не могут развить надземные побеги.

3 Структура популяций растений по размеру элементов

Распределение особей ценопопуляции по возрастным состояниям называется ее возрастным, или онтогенетическим спектром. Он отражает количественные отношения разных возрастных уровней.

Для определения численности каждой возрастной группы у разных видов используют **различные счетные единицы**. Счетной единицей могут быть отдельные особи, если в течение всего онтогенеза они остаются пространственно обособленными (у однолетников, стержнекорневых моно– и поликарпических трав, многих деревьев и кустарников) или являются четко разграниченными частями клона.

У длиннокорневищных и корнеотпрысковых растений счетной единицей могут быть парциальные побеги или парциальные кусты, так как при физической целостности подземной сферы они оказываются нередко физиологически разобщенными, что установлено, например, для ландыша майского при использовании радиоактивных изотопов фосфора. У плотнодерновинных злаков (щучка, типчак, ковыли, змеевка) счетной единицей

наряду с молодыми особями может быть компактный клон, который в отношениях со средой выступает как единое целое.

Число семян в почвенном запасе, хотя этот показатель и очень важен, при построении возрастного спектра ценопопуляции обычно не учитывается, так как подсчет их очень трудоемок и получить статистически надежные величины практически невозможно.

Если в возрастном спектре ценопопуляции в момент ее наблюдения представлены **только семена или молодые особи, ее называют инвазионной**. Такая ценопопуляция не способна к самоподдержанию, и существование ее зависит от поступления зачатков извне. Часто это молодая ценопопуляция, только что внедрившаяся в биоценоз.

Если ценопопуляция представлена всеми или почти всеми возрастными группами (некоторые возрастные состояния у конкретных видов могут быть не выражены, например, имматурное, субсенильное, ювенильное), то она **называется нормальной**. Такая популяция независима и способна к самоподдержанию семенным или вегетативным путем. В ней могут преобладать те или иные возрастные группы. В связи с этим различают молодые, средневозрастные и старые нормальные ценопопуляции.

Нормальная ценопопуляция, состоящая из особей всех возрастных групп, называется полночленной, а если особи каких-либо возрастных состояний отсутствуют (в неблагоприятные годы временно могут выпадать отдельные возрастные группы), то популяция называется нормальной неполночленной.

Регрессивная ценопопуляция представлена только сенильными и субсенильными или также генеративными, но старыми, не образующими всхожих семян. Такая ценопопуляция не способна к самоподдержанию и зависит от заноса зачатков извне.

Инвазионная ценопопуляция может перейти в нормальную, а нормальная – в регрессивную.

Возрастная структура ценопопуляции во многом 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, способностью образовывать клоны. Типичный возрастной спектр называется базовым. Проявление всех этих биологических особенностей, в свою очередь, зависит от условий внешней среды. Меняется и ход онтогенеза, который может протекать у одного вида во многих вариантах (поливариантность онтогенеза), что сказывается на структуре возрастного спектра ценопопуляции.

Разные размеры растений отражают различную жизненность особей в пределах каждой возрастной группы. Жизненность особи проявляется в мощности ее вегетативных и генеративных органов, что соответствует количеству накопленной энергии, и в устойчивости к неблагоприятным воздействиям, что определяется способностью к регенерации. Жизненность

каждой особи меняется в онтогенезе по одновершинной кривой, возрастая на восходящей ветви онтогенеза и уменьшаясь на нисходящей.

У многих видов особи одного возрастного состояния в одной ценопопуляции могут иметь разную жизненность. Эта дифференциация особей по жизненности может вызываться разнокачественностью семян, разными сроками их прорастания, микроусловиями среды, воздействием животных и человека, конкурентными отношениями. Высокая жизненность может сохраняться до смерти особи во всех возрастных состояниях или снизиться в ходе онтогенеза. Растения высокого уровня жизненности нередко проходят все возрастные состояния ускоренными темпами.

В ценопопуляциях часто преобладают растения среднего уровня жизненности. Одни из них проходят онтогенез полностью, а другие пропускают часть возрастных состояний, переходя перед отмиранием на более низкий уровень жизненности. Растения низшего уровня жизненности имеют сокращенный онтогенез и часто переходят в сенильное состояние, едва приступив к цветению.

Особи одной ценопопуляции могут развиваться и переходить из одного возрастного состояния в другое с разной скоростью. По сравнению с нормальным развитием, когда возрастные состояния сменяют друг друга в обычной последовательности, может наблюдаться ускорение или задержка в развитии, выпадение отдельных возрастных состояний или целых периодов, наступление вторичного покоя, часть особей может омолаживаться или отмирать.

Возрастной спектр может варьировать не только вследствие внешних условий, но и в зависимости от реактивности и устойчивости самих видов. К выпасу у растений разная сопротивляемость: у одних выпас вызывает омолаживание, так как растения отмирают, не достигнув старости (например, у полыни равнинной), у других – способствует старению ценопопуляции из-за снижения возобновления (например, у степного вида жабрицы Ледебера).

У некоторых видов на всем протяжении ареала в широком диапазоне условий нормальные ценопопуляции сохраняют основные черты возрастной структуры (ясень обыкновенный, типчак, овсяница луговая и др.). Такой возрастной спектр зависит преимущественно от биологических свойств вида. В нем сохраняются прежде всего соотношения во взрослой, наиболее стабильной части. Число вновь возникающих и отмирающих особей в каждой возрастной группе сбалансировано, и общий спектр оказывается постоянным до значительных изменений условий существования. Такие базовые спектры чаще всего имеют ценопопуляции видов-эдификаторов в устойчивых сообществах. Им противопоставляются ценопопуляции, относительно быстро меняющие возрастной спектр вследствие не установившихся отношений с окружающей средой.

Чем крупнее особь, тем значительнее сфера и степень ее воздействия на среду и на соседние растения («фитогенное поле»). Если в возрастном спектре ценопопуляции преобладают особи взрослые вегетативные,

молодые и средневозрастные генеративные, то вся популяция в целом будет занимать более прочное положение среди других.

Таким образом, не только численность, но и возрастной спектр ценопопуляции отражает состояние и приспособленность ее к меняющимся условиям внешней среды и определяет позиции вида в биоценозе.

4 Использование размерных спектров в качестве характеристики популяций

Расчеты возрастных (онтогенетических) спектров у растений основываются на выделении и использовании счетных единиц.

Вопрос о выделении счетной единицы достаточно сложен в связи со способностью растений как модульных организмов формировать в пределах физически целостной особи вегетативные структуры (парциальные кусты и побеги, клубни, луковицы, придаточные почки на корнях), способные к самостоятельному существованию и развитию и выступающие как единицы воздействия на среду. В исследованиях популяций растений используются две счетные единицы. Первая единица – морфологическая, при выделении таких единиц основным признаком считается физическая целостность анализируемой структуры, то есть особи. Такой подход вполне правомерен и целесообразен, если исследователь имеет дело с одноствольным деревом, компактным кустом, луковичным растением.

Когда объект исследования физически целостная система корневых отпрысков, например, осины, состоящая из взрослых, молодых деревьев и только начавших развиваться побегов, выделять морфологические единицы физически невозможно и нецелесообразно с точки зрения анализа возрастной и пространственной структуры популяций. В связи с этим, сформировалось представление о второй – фитоценотической – счетной единице.

Счетные единицы существенно различаются у растений моноцентрических, явнополицентрических и неявнополицентрических биоморф, выделенных на основе особенностей пространственного распределения побегов, почек возобновления и корней.

Взрослые особи моноцентрических биоморф характеризуются тем, что корни, побеги (побег) и почки возобновления сконцентрированы в единственном центре, который представляет собой центр разрастания особи и центр воздействия на среду. Взрослые особи явнополицентрических биоморф имеют несколько четко выраженных центров разрастания особи, представляющих собой относительно автономную часть особи. Такими центрами могут быть парциальные кусты, а при отсутствии ветвления (кущения) – парциальные побеги. Взрослые особи неявнополицентрических биоморф, как и в предыдущем типе, имеют несколько центров разрастания), однако в онтогенезе растения эти центры возникают так близко, что практически их трудно разграничить. В связи с этим, неявнополицентрическая особь условно рассматривается как единый центр воздействия на среду.

Типы онтогенетических (возрастных) спектров популяций. Наиболее просто определяемый признак устойчивого состояния популяции – это полночленный онтогенетический спектр, в котором численное соотношение

особей разных онтогенетических групп определяется биологическими свойствами видов: 1) общей продолжительностью онтогенеза и отдельных состояний; 2) темпами развития особей в разных состояниях; 3) способом самоподдержания популяций: глубокооомоложенными диаспорами (семенами и вегетативными зачатками), неглубокооомоложенными вегетативными особями или разным сочетанием названных выше способов; 4) интенсивностью и периодичностью инспермации и элиминации особей, 5) способностью создавать почвенный запас семян, 6) размерами площади поглощения ресурсов особями разных онтогенетических состояний (синоним – площадь питания). Такие спектры названы базовыми (характерными); они характеризуют дефинитивное (динамически устойчивое) состояние популяций.

Типы базовых спектров выделяют по положению абсолютного максимума в спектре онтогенетических состояний. В пределах каждого типа в зависимости от способа самоподдержания популяции выделяют варианты.

Конкретные спектры популяций могут проявлять как большое сходство с базовыми спектрами, так и значительно отличаться от них. Разнообразие конкретных спектров можно объединить в несколько типов, соответствующих тому или иному состоянию (или этапу жизни) популяции:

- инвазионное состояние – в спектре представлены лишь прегенеративные (иногда и молодые генеративные) растения;

- нормальное состояние:

- а) полночленный спектр, в котором представлены все или почти все онтогенетические группы растений (семенного и/или вегетативного происхождения); может быть левосторонним, одновершинным (с максимумом на генеративных растениях) и правосторонним;

- б) вегетативно-полночленный спектр, где представлены растения только вегетативного происхождения;

- в) прерывистый спектр, где представлена большая часть онтогенетических групп;

- регрессивное состояние – популяция состоит лишь из постгенеративных растений;

- состояние, при котором представлены лишь некоторые (часто одна) онтогенетические группы – фрагментарный спектр.

Инвазионные популяции находятся в стадии становления и, в зависимости от онтогенетического состава и численности особей, с одной стороны, и эколого-ценотических условий - с другой, имеют более или менее вероятные перспективы развития в нормальные. Последние полностью способны к спонтанному самоподдержанию семенным и/или вегетативным путем. Отсутствие отдельных онтогенетических групп в спектре нормальных популяций может быть связано с периодичностью плодоношения и, как правило, не является свидетельством неустойчивого состояния вида в сообществе.

Популяции становятся регрессивными в тех случаях, когда старые растения прекращают плодоношение, или условия в сообществе препятствуют развитию подроста. Помимо перечисленных вариантов в нарушенных лесных

сообществах популяции могут быть представлены отдельными особями некоторых возрастных состояний (фрагментами популяций). Обычно это свидетельствует об эпизодическом приживании вида при крайне низком уровне численности, и свойственно популяциям видов-ассектаторов. Перспективы развития таких популяций оценить очень трудно. Диагностика состояния популяций, основанная на указанных выше признаках, позволяет осуществить прогноз дальнейшего развития ценопопуляций, а также позволяет подойти к оценке сукцессионного состояния сообщества. При этом для адекватной оценки перспектив популяции необходим учет биологических и экологических особенностей вида.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИННОГО

ЛЕКЦИЯ 5

Половая структура популяций

- 1 Первичное, вторичное и третичное соотношение полов.
- 2 Современные представления о половом отборе в популяциях.
- 3 Понятие «двудомность», распространенность этого явления среди семенных растений.

1 Первичное, вторичное и третичное соотношение полов

Соотношение полов (СП) является важной характеристикой раздельнополой популяции. Обычно его выражают количеством самцов, приходящихся на 100 самок, долей мужских особей или в процентах.

У растений половая дифференциация особей не имеет столь важного значения.

Половая структура у высших животных представлена не только численным соотношением полов, **но и биологическими различиями самцов и самок.**

1) морфологические отличия самцов от самок:

- рога у самцов и их отсутствие у самок;
- у некоторых насекомых – крылатые самцы и бескрылые самки;
- у птиц – яркое оперение самцов и скромное у самок.

2) экологические и поведенческие различия самцов и самок:

у многих комариных самцы питаются нектаром или соком растений, а самки – кровью жертв;

разный пищевой рацион самцов и самок имеет место у ряда млекопитающих, птиц, рыб;

в молодом возрасте самки и самцы различаются поведением. Самцы обычно более подвижны, менее привязаны к убежищам, поэтому чаще становятся жертвами хищников и непогоды;

различна роль самцов и самок в обеспечении выживаемости молодняка.

3) особям мужского и женского пола свойственны отличия в протекании биохимических и физиологических процессов и поэтому они по-разному осваивают среду и ее ресурсы, на них в разной степени влияют одни и те же факторы среды:

· при неблагоприятных условиях, когда популяция находится в депрессии, выживаемость самок резко возрастает и процент женских особей сильно превышает норму. Это явление имеет важное адаптивное значение, поскольку именно от самок зависит восстановление подорванной популяции.

Половая структура тесно связана с возрастной структурой популяции. Это объясняется тем, что соотношение числа самцов и самок заметно изменяется в разных возрастных группах.

В зависимости от стадии онтогенеза различают первичное, вторичное и третичное соотношение полов. Первичное – это соотношение полов в зиготах после оплодотворения; вторичное – соотношение полов при рождении

и, наконец, третичное – соотношение полов зрелых, способных размножаться особей популяции.

В настоящее время доказано и общепринято, что у большинства видов животных и растений основным механизмом, определяющим пол, является **хромосомный**. Поскольку в ходе гаметогенеза гаметы, содержащие X и Y-хромосомы, производятся в равном числе, считалось, что этот механизм обеспечивает примерно равные количества полов при зачатии.

Набор (пара) половых хромосом у самцов и самок различен: у человека, млекопитающих и других животных для самок набор половых хромосом XX, а у самцов – XY.

В процессе оплодотворения возможны различные комбинации половых хромосом, полученных от разных родителей, что определяет пол каждой особи в потомстве.

Генетический механизм обеспечивает равное соотношение полов в потомстве (1:1). Это соотношение в момент оплодотворения и принимается за первичное.

У некоторых живых организмов наблюдается не двухфакторное, а трех- и более факторное генетическое определение пола. Это приводит к более сложной половой структуре популяций и заметному отклонению в соотношении полов (чаще в сторону преобладания женских особей).

В ряде случаев соотношение полов определяется не генетическими, а физиологическими и гормональными факторами, а также условиями среды, действующими во время и после оплодотворения (вторичное соотношение полов).

Согласно новой концепции **третичное соотношение полов** устанавливает отношение между тенденциями наследственности и изменчивости, то есть определяет эволюционную пластичность вида. Поскольку на разных этапах эволюции, а также в различных условиях среды требуется разная эволюционная пластичность популяции, то для каждого из них существует свое определенное оптимальное значение третичного соотношения полов, не обязательно равное 1:1.

Вторичное соотношение полов **также является не константой**, а переменной величиной, тесно связанной с условиями среды. В стабильных, оптимальных условиях, когда не требуется много мужских особей, вторичное соотношение полов должно понижаться.

В изменчивых, экстремальных условиях, когда требуется много мужских особей, наоборот, оно должно повышаться

В изменчивых, экстремальных условиях среды, повышается смертность мужского пола и падает третичное соотношение полов популяции. Чем изменчивее среда, тем меньше остается в популяции мужских особей, и одновременно, тем больше их требуется для приспособления. Компенсировать понижение третичного соотношения полов можно только повысив вторичное. Иными словами, в экстремальных условиях среды, будет одновременно повышаться и смертность, и рождаемость мужских особей, то есть будет расти их «оборачиваемость».

В 1965 г. была высказана гипотеза, что для поддержания оптимального значения третичного соотношения полов у многих видов наряду с прямой связью между вторичным и третичным соотношением полов существует также и регуляторная отрицательная обратная связь. Иначе говоря, «любое нарушение оптимального соотношения полов взрослых особей вызывает такое изменение в соотношении полов их потомства, которое приводит к восстановлению оптимального соотношения полов в популяции в целом».

2 Современные представления о половом отборе в популяциях

Дарвин, стремясь объяснить различие, которое имеет место между особями мужского и женского пола в признаках, не связанных непосредственно с акцией размножения, вводит понятие действия так называемого полового отбора. Однако эта как бы добавочная теория, являющаяся дополнением концепции естественного отбора, вызвала многочисленные возражения даже среди горячих сторонников теории Дарвина. Однако исследования последних лет показали, что Дарвин и в этом случае был гораздо более прав, чем это считалось еще до недавнего времени.

Дарвин, как известно, считал, что в полигамных видах, в которых самец имеет рядом с собой целую группу самок, должна существовать острая конкуренция, или даже прямая борьба самцов за самку. Тот из самцов, который победит **своих соперников, может передать свои гены потомству**. Поэтому половой отбор в этом случае приводит к образованию и развитию органов борьбы, как, например, рогов, покровительствует особи, одаренной силой, агрессивностью и ловкостью.

У других же видов, живущих парами, самке, согласно Дарвину, выпадает роль выбора самца, наделенного признаками, наиболее возбуждающими ее половой инстинкт. Таким образом, возникли яркие краски, декоративные перья и особый вид поведения самцов некоторых птиц, а также их прекрасное пение.

Некоторые из более поздних авторов обращали внимание на то, что характерная окраска, форма, как и поведение самцов, могут являться опознавательными признаками для противоположного пола.

Но иногда эти характерные признаки самцов не производят впечатления **исключительно опознавательных признаков**, служащих для вызывания соответствующей реакции со стороны партнерши и удержания длительного контакта между самцом и самкой, необходимого до того времени, когда потомство станет самостоятельным. Иногда эти сигналы, не являются лишь стрелками, указывающими направление на шоссе, а имеют характер бросающихся в глаза реклам, захваливающих, например, пребывание в каком-нибудь курорте или на море. Красочные перья самца павлина, выставленные перед самкой, имеют именно такой рекламный характер, о котором думал Дарвин, разрабатывая теорию полового отбора.

Существует ли в действительности конфликт между самцами? Несомненно, у полигамных видов такие конфликты встречаются часто, и наиболее агрессивный самец выходит из них победителем. Оказалось, что конфликты могут иметь место также и у видов, живущих парами, как, например, у некоторых птиц из семейства воробьиных.

Ранней весной самец занимает определенную **территорию, с которой прогоняет других самцов**. Ясно, что наиболее агрессивные самцы занимают территории, наиболее соответствующие данному виду. Тем самым другие самцы, менее агрессивные, вынуждены довольствоваться худшими территориями, где найдут меньше шансов соединения с самкой. Известно, что не каждая особь находит для себя партнера противоположного пола, то есть не каждая особь размножается.

Перейдем к следующему вопросу, который касается возможности выбора самкой соответствующего самца. **Самки отличаются друг от друга генетически**, так как нет по существу двух совершенно одинаковых особей среди представителей видов, размножающихся половым путем. Вот уж если эти генетические различия, или изменения, вызванные предыдущими опытами, будут влиять на выбор самца, то мы можем говорить о выборе самца самкой. Такая возможность обнаружена даже у беспозвоночных животных, а именно у дрозофил. Это явление настолько интересно, что ему следует посвятить несколько больше внимания.

Как у вида *Drosophila melanogaster*, так и у вида *D. subobscura* известны мутации, вызывающие вместо серой окраски туловища желтую. Мутация желтого цвета зависит от рецессивного гена. Желтые особи должны быть гомозиготами. Rendel обнаружил, что желтые самки могут одинаково легко копулировать с желтыми и серыми самцами. Зато темносерые самки лишь изредка копулируют с желтыми самцами хотя эти самцы обнаруживают нормальный тип поведения, предшествующий копуляции, и стараются овладеть самкой.

Почему собственно самцы желтого цвета имеют меньше шансов в овладении серыми самками вида *D. subobscura*, этого мы точно не знаем. Bastock занялась исследованием этого явления у вида *D. melanogaster* и обнаружила следующее. Во время любовной игры, предшествующей копуляции, самец быстро двигает крыльшками. Это раздражение самка воспринимает при помощи своих усиков. Bastock заметила, что самцы желтого цвета медленнее двигают крыльями и менее длительно. Несмотря на то, что самцы стараются копулировать, самки не поддаются.

Если же объединить самок, взятых из популяции, с самцами, выведенными искусственно таким образом, что в течение многих поколений их разводим в близком родстве, скрещивая в каждом поколении братьев с сестрами, результат будет другим. Копуляция в этом случае происходила позже, так что по истечении часа после объединения самок с самцами копулировало только 50 % самок. Тогда как самки, скрещенные с самцом из популяции, откладывали около 1000 яичек, самки, скрещенные со специально выведенными инбредными самцами, откладывали в среднем только 264 яичек.

Инбредные самцы не только производят меньше сперматозоидов, но многие из них неспособны к оплодотворению яйца. Оказалось, что самки не только охотно скрещиваются с самцами определенного типа, то есть не родственными, но кроме того они дают гораздо больше потомства с самцами из дикой популяции, чем с самцами инбредными.

Встает следующий вопрос. Потому ли самки реже скрещиваются с инбредными самцами, что последние в меньшей степени способны к копуляции, или потому, что самки неохотно копулируют с родственными самцами? Тщательное наблюдение поведения самцов и самок в периоде, предшествующем копуляции, позволило установить, что самцы, разводимые специальным образом, проявляют нормальный половой инстинкт, обладают нормальным половым влечением. Однако они не обладают тем совершенством в брачной игре, как самцы из дикой популяции, и в результате этого самки не позволяют им копулировать с собой. Как показали наблюдения, самцы не из родственных линий не только более способны к копуляции, но в результате скрещивания с ними самки производят больше потомства.

Если аналогичная связь между выбором самца и плодовитостью существует в естественных условиях, то постулаты Дарвина относительно действия полового отбора вполне обоснованы. Таким образом, мы видим, что и та часть теории Дарвина, которую чаще всего критиковали его современники и позднейшие авторы, нашла частично свое подтверждение в исследованиях последних лет. Возможно, что и дальнейшие искания, основанные на наблюдениях в естественных условиях, принесут нам новые убедительные доказательства, свидетельствующие о роли полового отбора в возникновении целого ряда признаков, бросающихся в глаза у представителей мужского пола, а не связанных непосредственно с половым актом.

Идеи Дарвина о половом отборе были встречены его современниками скептически и не имели большого значения, пока в 1930-х годах биологи не решили включить половой отбор как способ естественного отбора.

Только в 21 веке они стали более важными в биологии; теория теперь рассматривается как общеприменимая и аналогичная естественному отбору. Десятилетнее исследование экспериментального варьирования полового отбора мучных жуков при неизменных других факторах показало, что половой отбор защищает даже инбредную популяцию от исчезновения.

Принцип гандикапа, считает, что выживание самца до и через век размножения с, казалось бы, неадекватные черты не принимается самка, как сигнал о его общей пригодности. Такие недостатки могут доказывать, что он либо свободен от болезней, либо устойчив к ним, или что он обладает большей скоростью или большей физической силой, которая используется для борьбы с проблемами, вызванными преувеличенной чертой.

В 1984 году Гамильтон и Марлен Зук представили гипотезу «умного мужчины», предполагая, что мужские разработки могут служить маркером здоровья, преувеличивая последствия болезней и недостатков.

В 1990 году Майкл Райан и А.С. Рэнд, работая с лягушкой *Túngara*, предложили гипотезу «сенсорной эксплуатации», в которой преувеличенные мужские черты могут обеспечивать сенсорную стимуляцию, против которой самкам трудно сопротивляться.

В конце 1970-х Янзен и Мэри Уилсон, отметив, что мужские цветки часто крупнее женских, расширили поле полового отбора до растений. В последнее

время эта область расширилась и включает другие области исследования, не все из которых соответствуют дарвиновскому определению полового отбора.

Ряд «озадачивающих» моделей по-разному пытаются связать половой отбор не только с фундаментальными вопросами анизогамии и родительских ролей, но и с такими механизмами, как соотношение полов, родительская забота, наличие сексуальных сыновей, сексуальные конфликты и «наиболее обсуждаемый эффект», а именно выбор партнера.

Уточненные характеристики, которые могут показаться дорогостоящими для их носителей (например, хвост меч-рыбы *Xiphophorus montezumae*), не всегда имеют стоимость энергии, производительности или даже выживания; это может быть связано с тем, что «компенсаторные черты» эволюционировали вместе с отобранными половым путем чертами.

3 Понятие «двудомность», распространенность этого явления среди семенных растений

Двудомность – это приспособление растений к перекрестному опылению. Несмотря на то, что для двудомных растений необходимость самоопыления полностью исчезает, недостатком такого приспособления является то, что половина популяции в этом случае не дает семян.

Двудомные растения – растения, у которых однополые мужские (тычиночные) и женские (пестичные) цветки (или мужские и женские половые органы у не цветковых растений) находятся на разных особях.

Опыление происходит только перекрестным способом. У ивы, например, плоды завязываются только тогда, когда пыльца с мужских цветков, которые размещены на одних деревьях, будет перенесена на женские цветки других деревьев. Большую роль в этом играют пчелы. Двудомность – это приспособление растений к перекрестному опылению. В растительном мире по таким растениям насчитывалось немного – 4–6 % от общего числа.

К двудомным растениям относятся: ива, крапива двудомная, лавр, облепиха, омела, осина, спаржа, тополь, конопля, шпинат, щавель, некоторые виды клубники.

ЛЕКЦИЯ 6

Генетическая и фенетическая структура популяций

- 1 Генетическая гетерогенность.
2. Ген и фен. Выделение фенов.
- 3 Фенетическая структура популяции.

1 Генетическая гетерогенность.

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

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

Генетическая уникальность особей определяет в свою очередь **генетическую гетерогенность и уникальность любой природной группировки**, в том числе и популяции.

Генетическая гетерогенность популяции первично возникает за счет непрерывно текущего мутационного процесса и поддерживается, и усиливается за счет процессов комбинации уже существующего в каждой популяции генетического материала.

Генетическая гетерогенность любой популяции при отсутствии давления внешних факторов **должна быть неизменной**, находиться в определенном равновесии, то есть при постоянстве и невысоко интенсивности давления различных факторов на популяцию ее генотипический состав может оставаться в среднем статистически довольно неизменным в течение более или менее длительного времени.

Это является сущностью **закона Харди – Вайнберга**, этого треугольного камня современной популяционной генетики, четко отражающего суть явления генетической изменчивости популяций и позволяет дать ее количественную оценку. Закон Харди – Вайнберга указывает на постоянно существующие в популяции потенциальные возможности для ее стабилизации.

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

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

Гетерозиготный полиморфизм устанавливается в результате давления на популяцию **положительного отбора гетерозигот**. При адаптационном полиморфизме две или несколько генетически различных форм внутри

популяции **подвергаются отбору в разных экологических условиях**. Гетерозиготный полиморфизм и адаптационный полиморфизм составляют так называемый мобилизационный резерв наследственной изменчивости в популяции.

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

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

Любая популяция подразделена на небольшие, устойчивые лишь на протяжении коротких периодов времени (не более одного – двух поколений), обычно пространственно различные группировки, состоящие из генетически тесно связанных между собой особей, генетическая структура таких группировок всегда уникальна.

Даже близкородственные внутривидовые группировки могут значительно отличаться друг от друга по частотам определенных аллелей, и, напротив, сходные частоты аллелей могут быть обнаружены для очень далеких группировок.

Все внутривидовые группы в каждом поколении связаны между собой потоками аллелей, что является важной частью общей генетической структуры популяции.

Генетический состав внутривидовых группировок оказывается лабильным, причем степень лабильности связана с масштабом группировок. Кратковременные различия могут определяться случайными факторами, устойчивые – всегда естественным отбором.

Единство внутривидовых группировок основано на генетическом родстве входящих в них особей. Более редкие аллели в популяции – более лабильны по частоте. На динамике генетического состава популяции во времени сказывается, прежде всего, действие всех элементарных факторов эволюции. Генетическая структура популяции оказывается очень разнообразной.

Таким образом, генетическая структура популяции – это не только количественное соотношение частот аллелей и частот генотипов, но и характер подразделённости населения популяции на группы генетически близких

организмов, и характер связи между этими группами (поток аллелей) в пространстве и времени.

2. Ген и фен. Выделение фенов.

Фен – это дискретный, альтернативный признак, отражающий наследственные (генотипические) особенности особи.

Главное отличие фена от остальных признаков – его диагностическая ценность: по присутствию того или иного фена можно составить **представление о генотипе**.

Однако положение с определением фена сложнее, чем может показаться на первый взгляд. В общей форме совершенно ясно, что любой признак имеет в той или иной степени наследственную обусловленность: нет таких особенностей **фенотипа, возможность появления которых не была бы запрограммирована в генотипе**. Таким образом, наследственно обусловлены не только альтернативные, дискретные признаки, но и вес, и длина, и пропорции отдельных частей тела.

Однако совершенно ясно, что наследственная обусловленность размера тела чем-то существенным отличается от наследственной обусловленности цвета глаз. Генетическая обусловленность размера тела свиньи включает возможность формирования при хороших условиях борова весом в 200 кг, а при плохих условиях – весом всего в 50 кг. Этот диапазон возможных вариантов при одном и том же генотипе **показывает широту нормы реакции**. В ее пределах изменчивость признака контролируется условиями развития. Можно сказать, что наследуются не признаки, а норма реакции – способность к формированию тех или иных признаков при определенных условиях развития.

Тут мы подходим к интереснейшей и малоразработанной проблеме взаимоотношения гена и признака, к самой большой Terra incognita в современной биологии – проблеме наследственного осуществления.

Конечно, сложность реализации наследственной информации, работы генетического кода настолько велика, что трудно было бы ожидать однозначных и исключительно постоянных соотношений между геном и феном. Иногда оказывается, что под внешне однородным фенотипом скрывается действие разных генов. Известно, например, что фенотипическое проявление мутации black и мутации ebony у дрозофилы практически одинаково – появляются мухи с черным телом. Только генетический анализ позволяет различить эти мутации, локализованные в разных хромосомах. Несколько разных мутаций могут вызывать бесхвостость домовых мышей. При внешнем анализе фенотипа исследователь сможет отметить лишь один фен бесхвостости. Эту возможность маскировки разных генов одним и тем же феном всегда нужно учитывать.

Принципы полимерии (на каждый признак влияют несколько генов) и **плейотропии** (каждый ген влияет на несколько признаков) были известны с начала века. Это – феноменология всего процесса, наблюдаемый конечный результат.

Подробно рассмотрим только один пример плейотропии, связанный с геном карликовости у мышей. Это рецессивный ген, определяющий развитие животных, в два-три раза меньше нормальных размеров; он возник в одном из питомников белых мышей в 1929 г. Еще до остановки роста мышей-карликов можно отличить по целому ряду признаков: тупым мордочкам, коротким ушам и хвостикам, вялости, робости, чувствительности к колебаниям температуры и другим признакам. Продолжительность жизни карликовых мышей короче: и самцы и самки стерильны.

Этот яркий пример плейотропии в действии гена интересен одной особенностью. Оказалось, что карликовых мышей можно превратить в нормальных, если хирургически вживлять в их тело (под кожу) кусочки гипофиза крысы. (Гипофиз – небольшая железа внутренней секреции, расположенная в основании мозга и регулирующая выделение практически всех гормонов.) После ряда таких операций карликовые животные преобразовались: они достигали нормальных размеров и начинали вести себя как нормальные мыши (правда, самки оставались стерильными).

Этот пример показывает, **как наследственно определенные признаки могут резко измениться под влиянием среды, внешних условий.** Значит, если выразиться точнее, не аллель карликовости ведет к стерильности, ранней остановке роста, стойкости к голоду и повышенной чувствительности к холоду, а действие аллеля карликовости ведет к такому изменению нормы реакции, при котором в обычных условиях развивается стерильность, рано прекращается рост, повышается стойкость к голоду и чувствительность к изменениям температуры.

Рассмотренный пример показывает также, что действие внешних по отношению к генотипу агентов способно замаскировать то или иное проявление гена. Эту возможную маскировку фенов, также, как и противоположный случай – возникновение псевдофенов – дискретных признаков в результате каких-то внешних вмешательств в развитие (например, травматические изменения), нужно постоянно иметь в виду.

Такая всегда существующая неопределенность в выделении фенов – та цена, которую исследователю приходится платить природе при отказе от изучения каждого признака генетически, с применением методов скрещиваний в чреде поколений. Однако преувеличивать значение этой неопределенности для фенетического анализа не следует. Далее будет рассказано о приемах, позволяющих ослабить ее влияние при анализе конкретных данных.

Пока нет сколько-нибудь надежного сравнительного материала, позволяющего количественно **оценить маскировку разных генов проявлением одного и того же фена.** Однако, поскольку число признаков фенотипа практически бесконечно, а число генов у каждого вида имеет конечный характер, в будущем, при развитии фенетических методов анализа фенотипа, всегда можно найти фены, маркирующие ген либо непосредственно и однозначно, либо посредством сочетания. Но это – дело будущего.

Важнейшее значение для понимания природы фенов имеют работы английского генетика Г. Грюнеберга, проведенные в 50–60-х годах. Ученый сравнивал разные линии мышей (максимально однородные генетически в результате близкородственного разведения) по встречаемости мельчайших вариантов в строении скелета. Этими вариантами было развитие какого-либо отростка на костях, прохождение группы кровеносных сосудов в данном месте скелета через одно большое или несколько малых отверстий, расположение определенных отверстий для прохождения кровеносных сосудов и нервных стволов, различные аномалии зубной системы.

Оказалось, что все варианты относились к числу пороговых: как только в процессе эмбрионального развития тот или иной зачаток будущей структуры достигал определенной величины, осуществлялось формирование будущей структуры – возникал отросток на кости, большое отверстие разделялось перегородкой надвое. Если же зачаток структуры в эмбриогенезе не достигал этой величины, подобные признаки не появлялись у взрослого организма. Хотя на величину зачатка оказывали влияние многочисленные взаимодействующие гены и внешние факторы, решающей причиной в конце концов приходилось считать генетическую. Изученные линии мышей хорошо различались по частотам таких фенов, и эти различия передавались по наследству.

Обычно в качестве фенов описываются конечные звенья морфогенетических цепей – «конечные продукты действия генов», по выражению австрийских исследователей Бергеля и Наса (1976). Однако дискретными признаками характеризуются и отдельные этапы в процессе индивидуального развития организма. Такой подход приложим к фенам у растений, как показано недавно работами по фенетике растений дагестанского исследователя М. Магомедмирзаева (1976–1977), который в изменчивости травянистых растений и деревьев **выделяет элементарные, дискретные процессы, так называемые кванты морфогенеза.**

После всего сказанного выше можно дать более полную формулировку понятия «фен». Феном называются любые дискретные альтернативные вариации признаков и свойств живых организмов, которые на всем имеющемся материале (обязательно многочисленном) далее не подразделимы без потери качества. Фены всегда отражают определенные черты генетической конституции данной особи, а своей частотой – генетическую структуру популяции и других (как более, так и менее крупных) групп особей данного вида.

Фенофонд – это совокупность фенов, свойственных данной популяции. Фенетические методики важны для обследования состояния популяций животных и выявления границ их ареалов. Они вполне доступны для освоения их в школьном возрасте и потому могут быть рекомендованы для выполнения детских научно-исследовательских работ.

Основные задачи, решаемые при популяционно-фенетическом подходе:

1) изучение внутривидовой структуры посредством выделения фенетически отличных групп особей; 2) выделение границ между популяциями по резкому и устойчивому перепаду частот фенотипов; 3) выделение групп сходных популяций посредством сопоставлений популяционных фенотипов по большому числу признаков; 4) реконструкция микрофилогенеза посредством анализа сходства и различия популяций по группам признаков, в сочетании с анализом становления современных физико-географических характеристик регионов.

Выделение фенотипов

Можно предложить следующий путь выделения фенотипов на материале природных популяций.

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

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

3. Выделение в общей изменчивости признаков и свойств дискретных характеристик, их анализ на дальнейшую делимость.

4. Анализ данных по генетике филогенетически близких форм.

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

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

Установление достоверности различий между фенотипами различных популяций производится с помощью стандартных статистических методик.

3 Фенетическая структура популяций.

Популяция всегда находится в зависимости от условий среды. На протяжении всей истории жизни популяции естественный отбор стремится **сохранить те генотипы, которые приводят к образованию фенотипов, наиболее хорошо соответствующих комплексу внешних условий,** преобладающих в данное время и в данном месте. В условиях усиливающейся антропогенной нагрузки возрастает роль биологического мониторинга, характеризующего состояние популяций и сообществ живых организмов при интегрированном воздействии различных факторов, а через них, косвенно, и состояние окружающей среды.

Популяции всех видов, размножающихся половым путем, генетически неоднородны. Это означает, что любая особь из популяции обычно отличается от любой другой как по своему генотипу, так и по фенотипу. Каждая популяция имеет свой специфический набор генотипов, свой

генофонд. Для характеристики популяции можно использовать частоты аллелей (количественное соотношение аллелей одного гена) и частоты генотипов. Эти частоты характеризуют генетическую структуру популяции.

Для описания популяции могут быть так же использованы признаки, имеющие несколько четко различимых вариантов, наследование которых определяется одним или несколькими генами. Их описание и анализ обычно не представляют особых трудностей. **Такие признаки вслед за датским биологом Вильгельмом Иогансеном можно называть фенами. Их частоты отражают фенотипическую структуру популяции.**

У ряда видов выделены немногочисленные четко различающиеся формы, так называемые морфы. Например, красные и черные формы у многих божьих коровок, разное количество полос на раковинах некоторых наземных моллюсков. Все это проявления полиморфизма (то есть многообразия). Полиморфизм можно наблюдать по самым различным дискретным признакам **не только морфологическим, но и физиологическим, биохимическим, поведенческим.**

Изучение популяций часто показывает полиморфизм по белкам, в частности, ферментам, которые выполняют одинаковую функцию в клетках, но немного отличаются по первичной структуре и, следовательно, по электрофоретической подвижности. **Их называют изоферментами.**

В популяции можно наблюдать изменчивость и по количественным признакам. Она имеет непрерывный характер. Например, рост или вес особей популяции. Распределение особей с количественными признаками обычно имеет колоколообразную форму. Наиболее многочисленная группа представлена особями со средним значением признака. Многие признаки носят приспособительный характер. Например, наличие нескольких цветковых форм у двуточечной коровки трактуется следующим образом: красная окраска связана с приспособлением к успешной зимовке, а черная – это адаптация к интенсивному размножению летом.

Если сопоставить группы людей из разных мест, можно **видеть весьма существенные различия.** Так, в Западной Европе преобладает группа А, среди индейцев Северной Америки необычно много людей с группой крови 0, а в Средней Азии и Сибири увеличена доля обладателей группы В. Считается, что группы крови связаны с различной устойчивостью к ряду заболеваний и отличия в частотах аллелей являются следствием избирательной гибели людей во время эпидемий.

В популяциях ползучего клевера выявлен полиморфизм по способности выделять синильную кислоту при нарушении целостности тканей. Это свойство части растений, видимо, носит защитный характер и основано на ферментативной реакции одного из соединений, связанной с образованием цианистого водорода. Фенотипическое разнообразие особей внутри популяций является следствием генотипической неоднородности.

Однако в природе можно встретить популяции, в которых значительная **часть особей генетически однородна.** Это популяции организмов, размножающихся бесполым или партеногенетическим путем. Так, некоторые

сосудистые растения имеют четко выраженную клональную структуру популяций, когда все поселение состоит из вегетативных потомков одной или немногих родительских особей. Это, например, знаменитая секвойя вечнозеленая. После отмирания старого дерева из корневой поросли образуется новая группа особей. Такие клоны могут существовать тысячелетия, а доля особей, принадлежащих в одному клону (то есть генетически однородных), может достигать 80 %. Подобные примеры известны и для других растений.

Так, один клон североамериканской осины занимал территорию в 40 га и включал 47 тысяч особей. Своеобразие генетической структуры каждой популяции определяется, во-первых, так называемым эффектом основателя, т.е. генофондом тех особей, которые когда-то ее сформировали, во-вторых, текущими изменениями, которые для каждой популяции протекают по разному.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРНИЦЫ

ЛЕКЦИЯ 7

Влияние экологических факторов на параметры популяций

- 1 Реакция организма и популяции на воздействие экологических факторов.
- 2 Понятие оптимума организма и популяции.
- 3 Критическое и устойчивое состояние популяции.
- 4 Адаптация на организменном и популяционном уровнях.

1 Реакция организма и популяции на воздействие экологических факторов

Экологический фактор – это любой элемент среды, способный оказывать прямое влияние на живые организмы, хотя бы на одном из этапов их индивидуального развития.

Экологические факторы могут иметь разную природу и специфику действия. Они воздействуют на живые организмы как раздражители, вызывающие приспособительные изменения физиологических и биохимических функций; ограничители, обуславливающие невозможность существования в данных условиях, и сигналы, свидетельствующие об изменениях других факторов среды.

Экологические факторы подразделяют на абиотические, биотические и антропогенные.

Абиотические факторы – это свойства неживой природы (совокупность условий неорганической природы), которые прямо или косвенно влияют на живые организмы.

К ним относятся: климатические (температурный режим, влажность, давление); эдафические (механический состав, воздухопроницаемость, плотность почвы); рельеф; химические (газовый состав воздуха, солевой состав воды, концентрация, кислотность); физические (шум, магнитные поля, теплопроводность, радиоактивность, космическое излучение).

Биотические факторы – это формы воздействия живых существ друг на друга или всевозможные влияния, которые испытывает живой организм со стороны окружающих его живых существ.

Среди них обычно выделяют:

1. Влияние растительных организмов (фитогенные факторы).
2. Влияние животных организмов (зоогенные факторы).
3. Воздействие микробов (микробогенные факторы).

Фитогенные факторы:

- прямые контактные взаимодействия между растениями: механические (схлестывание ветвями, эпифитизм (поселение растений на других растениях, но не паразитирующее на них, а использующее их только в качестве места прикрепления, например, орхидея), давление и сцепление стволов и корней, физиологические (мутуализм, паразитизм и полупаразитизм), срастание корней;

- косвенные взаимоотношения – через животных и микроорганизмы, конкуренция, аллелопатия (влияние организмов одних видов на организмы других путем выделения различных веществ в окружающую среду).

Зоогенные факторы – связь с другими организмами – необходимое условие питания и размножения, возможность защиты, смягчения неблагоприятных условий среды, а с другой стороны и непосредственная угроза существованию индивидуума. Многообразные живые организмы встречаются на планете не в любом сочетании, а образуют определенные сообщества, в которые входят виды, приспособленные к совместному обитанию.

Взаимодействия между особями одного вида проявляются **в групповом и массовом эффекте**. Групповой эффект – улучшение физиологических процессов организмов, повышение их жизнеспособности при совместном существовании, т. е. объединение животных в группы по две и более особей. Групповой эффект проявляется у многих видов, которые могут нормально размножаться и выживать только в том случае, если представлены достаточно крупными популяциями (слоны – не менее 25 особей, северные олени – 300–400 голов). Принцип «минимального размера популяции» объясняет, почему нельзя спасти виды, которые стали слишком редкими.

Массовый эффект – эффект, вызванный перенаселением среды. Как правило, массовый эффект влечет за собой вредные для животных последствия, в то время как групповой эффект на них воздействует благоприятно.

Еще одна форма взаимодействия между особями одного вида – внутривидовая конкуренция.

Зоогенный фактор определяется влиянием животных как на своих сородичей, так и на растения. Животные оказывают механическое воздействие на растения, вытаптывая растительный покров. Опыление насекомыми, птицами, летучими мышами растений способствует расселению растений.

К биотическим взаимодействиям между популяциями двух видов относят: конкуренцию (внутри- и межвидовую), хищничество, паразитизм, аменсализм, мутуализм, комменсализм и нейтрализм.

Биотические факторы оказывают другой эффект. Действуя на организмы других видов, они в то же время являются объектом воздействия с их стороны (двухстороннее влияние).

Живой организм в природных условиях одновременно подвергается воздействию биотических и абиотических факторов, но главную роль играют абиотические.

Антропогенные факторы (от гр. anthropos – человек, генезис – происхождение) – это факторы, происходящие под влиянием деятельности человека или внесенные в природу человеческой деятельностью изменения, воздействующие на органический мир.

Действие человека как экологического фактора в природе огромно и чрезвычайно многообразно. В настоящее время ни один из экологических факторов не оказывает столь существенного и всеобщего, т. е. планетарного влияния, как человек, хотя антропогенный фактор наиболее молодой из всех

действующих на природу.

Все факторы в природе воздействуют на организм одновременно. Причем это не простая их сумма, а взаимодействующее соотношение.

Лимитирующий фактор – фактор, который может замедлять потенциальный рост как отдельного организма, так и экосистемы в целом, или фактор, недостаток или избыток которого оказывается близким к пределам выносливости данного организма.

Толерантность (от гр. *tolerantia* – терпение, выносливость) – способность организмов выдерживать изменения условий жизни (например, колебания температуры, влажности, света и др.). Для количественной характеристики воздействия экологических факторов на показатели жизнедеятельности особей, такие, как скорость роста, развития, плодовитость, смертность, питание вводится понятие о функциях отклика.

Интенсивность экологического фактора (например, температура, наиболее благоприятная для жизнедеятельности организма) называется **оптимумом**. Зона угнетения (**пессимум**) – это условия, при которых жизнедеятельность организма максимально угнетается, но он еще может существовать. Весь диапазон условий, при которых еще возможен рост, называют диапазоном устойчивости. Точки *min* и *max*, ограничивающие рост, – пределы устойчивости к какому-либо фактору среды – экологическая валентность, или экологическая пластичность вида. Чем шире диапазон колебаний экологического фактора, в пределах которого данный фактор может существовать, тем больше его экологическая пластичность.

Экологически выносливые виды называют **эврибионтными** (*euros* – широкий; значительные колебания факторов – широкое распространение); маловыносливые – **стенобионтными** (*stenos* – узкий; стабильные условия – ограниченные ареалы).

Причем вид, адаптированный к низким температурам, является **криофильным** (от гр. *kryos* – холод), а к высоким – **термофильным**. Эвритермные виды способны развиваться и сохранять активность при широких колебаниях фактора, а стенотермные снижают свою активность даже при незначительных отклонениях от оптимума.

К стенобионтам относятся паразиты, многие животные океанических глубин, обитатели пещер, влажных тропических лесов, орхидея, форель, дальневосточный рябчик, глубоководные рыбы. Эврибионты – это колорадский жук, мыши, крысы, волки, тараканы, камыши, пырей.

Один из основоположников агрохимии – немецкий ученый Ю. Либих сформулировал теорию минерального питания растений. Он установил, что развитие растения или его состояние зависят не от тех химических элементов (или веществ), т. е. факторов, которые присутствуют в почве в достаточных количествах, а от тех, которых не хватает.

Результаты своих исследований Ю. Либих обобщил в законе минимума: **веществом, присутствующим в минимуме, управляется урожай**, определяется его величина и стабильность во времени. В современной интерпретации закон Ю. Либиха звучит так: выносливость организма

определяется самым слабым звеном в цепи его экологических потребностей, т. е. лимитирует жизненные возможности тот экологический фактор, количество которого близко к минимуму и дальнейшее снижение которого ведет к гибели организма или деструкции экосистемы.

Закон минимума справедлив не только для растений, но и всех живых организмов включая человека.

В дальнейшем понятие лимитирующих факторов было расширено. Понятие о том, что наравне с минимумом лимитирующим фактором может быть и максимум ввел в 1913 г. американский зоолог В. Шелфорд. Он показал, что вещество или любой другой фактор, присутствующий не только в минимуме, но и в избытке по сравнению с требуемым организму уровнем, может приводить к нежелательным последствиям для организма. Впоследствии был сформулирован закон толерантности, или закон лимитирующего фактора Шелфорда: лимитирующим фактором жизни организма (вида) может быть, как минимум, так и максимум экологического воздействия, диапазон между которыми определяет величину выносливости, толерантности организма к данному фактору. Смысл закона очевиден: грубо говоря, плохо и недокормить, и перекормить.

Принцип лимитирующих факторов справедлив для всех типов живых организмов – растений, животных, микроорганизмов. Он относится как к абиотическим, так и биотическим факторам.

При помещении организма в новые условия он через некоторое время привыкает, адаптируется к ним. Следствием этого является изменение физиологического оптимума, или сдвиги купола кривой толерантности. Такие сдвиги называют адаптацией.

Адаптация – это приспособление организмов к среде. Способность к адаптации – одно из основных свойств жизни вообще, обеспечивающее возможность ее существования, т. е. возможность организмов выживать и размножаться.

Особи, почему-либо утратившие способность к адаптации, в условиях изменений режимов экологических факторов обречены на элиминацию, т. е. на вымирание.

Формы адаптации организмов к окружающей среде:

Морфологическая адаптация – это адаптация, проявляющаяся в изменении формы или строения организма. Например, твердый панцирь черепах, обеспечивающий защиту от хищников; приспособление у кактусов или других суккулентов к выживанию в условиях высоких температур и дефицита влаги и др.

Физиологическая адаптация – это адаптация, связанная с химическими процессами в организме. Например, запах цветка может служить для привлечения насекомых и способствовать опылению растений. Обитатели сухих пустынь способны регулировать потребность во влаге за счет биохимического окисления жиров. Биохимический процесс фотосинтеза растений отражает их способность создавать органическое вещество из косного вещества.

Поведенческая адаптация – это адаптация, связанная с определенным аспектом жизнедеятельности животного (создание убежищ, передвижение в направлении более благоприятных температурных условий, выбор мест с оптимальной влажностью или освещенностью и т. д.). Многим беспозвоночным свойственно избирательное отношение к свету, проявляющееся в приближениях или удалениях от источника (таксисах). Известны суточные и сезонные кочевки млекопитающих и птиц, включая миграции и перелеты, а также межконтинентальные перемещения рыб. Приспособительное поведение может проявляться у хищников в процессе охоты (выслеживание и преследование добычи) и у их жертв (затаивание, запутывание следа). Исключительно специфично поведение животных в брачный период и во время выкармливания потомства.

Простейшей формой адаптации является **акклиматизация** – это приспособление к перенесению жары или холода.

Температура влияет на анатомо-морфологические особенности организмов (правило Бергмана, правило Аллена), ход физиологических процессов, их рост, развитие, поведение и во многих случаях определяет географическое распространение растений и животных. На основе физиологических процессов многие организмы способны в определенных пределах менять температуру своего тела. Эта способность называется терморегуляцией.

Правило Бергмана: в пределах вида или достаточно однородной группы близких видов животные (теплокровные) с более крупными размерами тела встречаются в более холодных областях (подтверждается у позвоночных животных, из которых 75–90 % птицы, в 50 % случаев).

Такая закономерность объясняется терморегуляцией: теплопродукция пропорциональна объему тела, а теплоотдача – его поверхности. Удельная поверхность тела (отношение площади поверхности к объему) меньше у крупных животных. Поэтому на севере полезно быть крупным, чтобы больше производить тепла и меньше его отдавать, а на юге – мелким.

Правило Аллена: выступающие части тела теплокровных животных (конечности, хвост, уши и др.) относительно увеличиваются по мере продвижения от севера к югу в пределах ареала одного вида.

Правило Глогера: виды животных, обитающих в холодных и влажных зонах, имеют более интенсивную пигментацию тела (чаще всего черную или темно-коричневую), чем обитатели теплых и сухих областей, что позволяет им аккумулировать достаточное количество тепла.

Эти правила часто называют законами, управляющими адаптациями млекопитающих.

По отношению к температуре животных подразделяют на две группы: пойкилотермные и гомойотермные.

Пойкилотермные животные (от гр. *poikilos* – различный, переменный и *therme* – тепло) – холоднокровные животные с непостоянной внутренней температурой тела, меняющейся в зависимости от температуры внешней среды. Для них характерна низкая интенсивность обмена и отсутствие механизма

сохранения тепла. Животные больше зависят от тепла, поступающего извне, чем от того тепла, которое образуется в обменных процессах.

Гомойотермные животные (от гр. *homoios* – подобный и *therme* – тепло) – теплокровные животные, поддерживающие внутреннюю температуру тела на относительно постоянном уровне независимо от температуры окружающей среды.

К ним относятся птицы и млекопитающие. К физическим механизмам терморегуляции относятся теплоизолирующие покровы (мех, перья, жировой слой), деятельность потовых желез, испарение влаги при дыхании. Эти животные переносят неблагоприятные условия, пользуясь убежищами, поэтому они в меньшей степени зависят от окружающей среды. В период чрезмерного повышения температуры в условиях пустыни животные приспособились переносить жару путем погружения в летнюю спячку или зарываются в песок (грызуны). Растения пустынь и полупустынь весной за очень короткий срок завершают вегетацию и после созревания семян сбрасывают листву, вступая в фазу покоя (тюльпаны и др.).

2 Понятие оптимума организма и популяции

При определенных значениях фактора создаются условия, наиболее благоприятные для жизнедеятельности организмов; эти условия называются оптимальными, а соответствующая им область по шкале значений фактора – оптимумом;

Чем больше отклоняются значения фактора от оптимальных, сильнее угнетается жизнедеятельность особей; в связи с этим выделяется зона их нормальной жизнедеятельности. Диапазон значений фактора, за пределами которого нормальной жизнедеятельности особей становится невозможной, называется пределами выносливости; различают нижний и верхний предел выносливости.

При взгляде на «купол толерантности» сбоку можно увидеть, что в зоне нормальной жизнедеятельности возможны рост и развитие особей, тогда как для размножения нужны оптимальные условия. Так называемая экологическая толерантность охватывает диапазон от нижнего предела, или нижнего пессимума (ему соответствует экологический минимум на шкале значений фактора), до верхнего предела, или верхнего пессимума (экологический максимум). Таким образом, видовые приспособления проявляются и в различной степени выносливости к действию фактора. Виды, особи которых устойчивы лишь к небольшим отклонениям значений фактора от оптимума, называются стенобионтными, а виды, способные выдерживать значительные изменения фактора, – эврибионтными.

Понятие об оптимуме

Каждый организм и экосистема развиваются при действии определенного сочетания факторов: влаги, света, тепла, наличия и состава питательных веществ. Эти факторы действуют на организм одновременно. Для каждого организма, популяции, экосистемы можно определить диапазон условий среды, иначе говоря, диапазон устойчивости, в рамках которого происходит

жизнедеятельность объектов.

В процессе исторического развития у организмов и биосистем сформировались определенные требования к условиям среды. Дозы факторов, при которых организм, популяция или биоценоз достигают наилучшего развития и максимальной продуктивности, соответствует оптимуму условий. С изменением этой дозы в сторону уменьшения или увеличения происходит угнетение организма и чем сильнее отклонение значения факторов от оптимума, тем снижение жизнеспособности больше, вплоть до гибели организма или разрушения биоценоза. Условия, при которых жизнедеятельность максимально угнетена, но организм и биоценоз еще существуют, называются пессимальными.

3 Критическое и устойчивое состояние популяции

Для популяций различных видов существуют допустимые пределы снижения численности особей, за которыми существование популяции становится невозможным. Точных данных о критических значениях численности популяций в литературе нет. Приводимые значения разноречивы.

Остается, однако, несомненным факт, что чем мельче особи, тем выше критические значения их численности. Для микроорганизмов это миллионы особей, для насекомых – десятки и сотни тысяч, а для крупных млекопитающих – несколько десятков.

Численность не должна уменьшаться ниже пределов, за которыми резко снижается вероятность встречи половых партнеров. Критическая численность также зависит от других факторов. Например, для некоторых организмов специфичен групповой образ жизни (колонии, стаи, стада). Группы внутри популяции относительно обособлены. Могут иметь место такие случаи, когда численность популяции в целом еще достаточно велика, а численность отдельных групп уменьшена ниже критических пределов. Например, колония (группа) перуанского баклана должна иметь численность не менее 10 тыс. особей, а стадо северных оленей – 300 – 400 голов.

Понятие устойчивости можно назвать одним из основополагающих в экологии. Действительно, практический смысл всем биоэкологическим изысканиям придает лишь знание пределов устойчивости той или иной биологической системы к возможному воздействию со стороны человека. Каков допустимый уровень воздействия человека на природу, при котором она еще способна к самовосстановлению? Пожалуй, это один из важнейших вопросов, на который должен ответить эколог.

В то же время определенности с понятием «устойчивость» в экологической науке до сих пор нет. Существует множество подходов к тому, что же считать устойчивостью, и еще больше – какие свойства природных объектов можно считать критериями устойчивости. Иными словами, какие изменения каких свойств той или иной биологической системы (организма, популяции, экосистемы) говорят о потере устойчивости?

Чаще всего, под устойчивостью понимают способность системы адекватно реагировать на изменение внешних условий. **Устойчивость популяции** – это ее способность находится в состоянии динамического (то есть

подвижного, изменяющегося) равновесия со средой: изменяются условия среды – адекватно изменяется и популяция. Условия возвращаются в начальное значение – популяция также восстанавливает свои свойства. Стабильность же предполагает способность сохранять свои свойства, не смотря на внешние изменения.

Одним из важнейших условий устойчивости является внутреннее разнообразие. Хотя споры ученых о том, как соотносится структурное и функциональное разнообразие с устойчивостью системы, не утихают, несомненно, что чем система разнообразнее – тем она устойчивее. Скажем, чем разнообразнее по своим генетическим задаткам особи популяции, тем больше шансов, что при изменении условий в популяции найдутся особи, способные в этих условиях существовать.

Разнообразие – общее свойство, обеспечивающее устойчивость биологических систем. В то же время есть и специфические механизмы поддержания устойчивости. Применительно к популяции это, прежде всего, механизмы поддержания определенной плотности популяции.

Выделяют три типа зависимости численности популяции от ее плотности.

Первый тип (I) является, пожалуй, одним из самых распространенных.

I тип характеризуется уменьшением роста популяции при увеличении ее плотности. Это обеспечивается различными механизмами. Прежде всего, это снижение рождаемости при увеличении плотности популяции. Такая зависимость рождаемости (плодовитости) от плотности популяции была отмечена, например, для многих видов птиц. Другим механизмом является увеличение смертности, снижение сопротивляемости организмов при повышенной плотности популяции. Даже в человеческой популяции большие скопления людей (толпа на базаре, давка в общественном транспорте) вызывают стресс – это «рудименты» оставшегося нам от предков механизма контроля плотности. Еще одним любопытным механизмом является изменение возраста наступления половой зрелости в зависимости от плотности популяции.

Второй тип (II) характеризуется постоянным темпом роста численности, который резко падает при достижении максимальной численности. Подобная картина была описана у леммингов. При достижении максимальной плотности они начинали массово мигрировать; достигнув моря, многие лемминги тонули.

Одним из важнейших факторов поддержания численности популяций является внутривидовая конкуренция. Она может проявляться в различных формах: от борьбы за места для гнездования до каннибализма.

Межвидовые отношения также играют важную роль. Отношения паразит-хозяин и хищник-жертва во многом зависят от плотности: распространение болезней происходит быстрее в популяциях с высокой плотностью, которая выступает эпидемиологическим фактором.

Наконец, третьим типом (III) является тип, характерный для популяций, в которых отмечается так называемый «эффект группы», то есть определенная оптимальная плотность популяции способствует лучшему выживанию, развитию, жизнедеятельности всех особей. В данном случае наиболее благоприятной является определенная оптимальная, а не минимальная

плотность. В определенной степени эффект группы характерен для большинства групповых, а тем более социальных (то есть имеющих «социальную структуру» популяции, разделение ролей) животных. Скажем, для возобновления популяций разнополых животных, как минимум, необходима плотность, обеспечивающая достаточную вероятность встречи самца и самки.

Таким образом, оптимальная численность и плотность популяции поддерживается как благодаря внутривидовым механизмам (увеличение/уменьшение рождаемости и смертности, изменение возраста наступления половой зрелости, внутривидовая конкуренция), так и благодаря межвидовым механизмам (взаимоотношения хищник-жертва и паразит-хозяин).

С регуляцией плотности, а особенно с уменьшением внутривидовой конкуренции, тесно связано поддержание популяцией определенной пространственной структуры. Мы уже отмечали в предыдущих уроках, что пространственная структура имеет большое значение для оптимального использования ресурсов и для уменьшения конкуренции внутри популяции за эти ресурсы.

Однако необходимо учесть, что устойчивость популяции не исчерпывается регуляцией плотности. Оптимальная плотность чрезвычайно важна для оптимального использования ресурсов (при увеличении плотности ресурсов может не хватить), однако это еще не гарантия устойчивой популяции. Как мы уже отмечали, устойчивость во многом связана с внутренним разнообразием. Поэтому очень важно поддержание генетической структуры популяции. Рассмотрение эволюционных и генетических механизмов поддержания генетической структуры, пожалуй, не входит в наши задачи, однако интересующимся можно посоветовать посмотреть закон Харди-Вайнберга.

Мы рассмотрели далеко не все механизмы, обеспечивающие стабильность популяций. Однако, на мой взгляд, мы уже можем сделать важный вывод о том, что эволюционно сохранились те виды и популяции, которые могут поддерживать свою структуру в меняющихся условиях. При этом очевидно, что пределы устойчивости не бесконечны. Если уровень воздействия (например, со стороны человека – прямо, или косвенно через изменение среды обитания) превышает пределы устойчивости, популяции угрожает гибель.

4 Адаптация на организменном и популяционном уровнях.

Под адаптацией понимают совокупность врожденных и приобретенных физиологических механизмов, имеющих приспособительное значение. Приспособительные реакции могут протекать на всех уровнях организации живого: клеточном, тканевом, органном, системном, организменном и популяционном.

На организменном уровне адаптация может проявляться в трех видах:

- ▶ уход из ситуации, где на организм действует фактор, требующий приспособления;
- ▶ пассивное приспособление (синтаксический тип взаимодействия)

организма с раздражителем);

▶ активное приспособление (кататаксический тип взаимодействия организма с раздражителем).

При воздействии низких температур на организм различных живых существ приспособление может протекать неодинаково. Одни живые существа покидают зону действия низких температур, например, многие птицы улетают на юг. Представители второй группы животных при понижении температуры впадают в анабиоз, например лягушки. Третья группа живых существ активно противодействует данному фактору: изменяются теплопродукция и теплоотдача, осуществляется активный поиск укрытий.

По времени протекания адаптационные механизмы делят на **кратковременные (срочные) и долговременные**. Кратковременные механизмы включаются в приспособление организма сразу после начала действия того или иного фактора и могут работать от нескольких секунд до нескольких суток. В основном кратковременные механизмы связаны с деятельностью симпатoadреналовой системы. Кратковременные механизмы адаптации, как правило, не приводят к структурным изменениям в организме.

Долговременные механизмы адаптации обеспечивают приспособление организма к воздействиям тех или иных факторов на длительное время, замещая срочные механизмы адаптации. После завершения деятельности долговременных механизмов адаптации в организме остаются структурные следы, свидетельствующие об анатомических изменениях.

За последние годы предложено несколько классификаций адаптации. Эти классификации обычно учитывают стадии развития процесса и в зависимости от этого включают вопрос о его обратимости.

Хензель и Хильдебрандт (Hensel a. Hildebrandt, 1964) предлагают классификацию адаптации, основанную на времени воздействия на организм. Они выделяют три типа адаптации:

1. Острые изменения регуляторных функций, возникающие в ответ на внешние или внутренние сдвиги, продолжительностью от нескольких секунд до нескольких минут, а иногда и часов.

2. Слабые адаптивные ответы организма на изменения во внешней среде; они включают понятия акклимации и акклиматизации. Продолжительность этих сдвигов – от часов или месяцев до нескольких лет.

3. Адаптации в эволюционном аспекте – превращение и селекция генетически адаптированных типов – чрезвычайно медленный процесс, вовлекающий ряд поколений и во времени растянутый на миллионы лет.

Этой классификацией авторы пытались заменить классификацию канадского физиолога Харта (Hart, 1955), также подразделяющую (по отношению к воздействию холода) все явления на акклимацию – острый и обратимый процесс; акклиматизацию – процесс, протекающий в течение всей индивидуальной жизни; и адаптацию – процесс, длящийся на протяжении многих поколений.

Однако эти классификации не дают анализа происхождения адаптации в

онто- и филогенезе, а главное – не предлагают отделить врожденные их элементы от приобретенных в течение индивидуальной жизни.

С целью изучения природных адаптации (Слоним, 1962) была предложена классификация адаптации в зависимости от их происхождения в онто- и филогенезе и от их значимости для жизни отдельной особи, популяции или вида в целом. Исходя из наличия в адаптации врожденных и наследственно закрепленных элементов, а также элементов, приобретенных в процессе индивидуального развития, все адаптационные явления было предложено разделить на три группы.

Первая группа явлений включает **индивидуальные адаптации**, возникающие на протяжении постнатального развития. Сюда относится формирование условных рефлексов и более сложных стереотипов, возникающих при воздействии факторов среды на взрослый организм. Эти явления могут носить несколько иной характер при воздействии в определенные, главным образом ранние этапы постэмбрионального развития. К группе индивидуальных адаптации нужно также отнести изменения гормональных отношений (типа стресс, неспецифических явлений адаптации) и тканевых процессов. Все эти изменения в организме (особенно при относительно коротких воздействиях) практически обратимы и сравнительно легко обнаруживаются в эксперименте.

Вторая группа явлений включает **видовые, наследственно закрепленные** адаптации. Они обусловлены наследственно закрепленными особенностями нервной системы и гормональными и тканевыми регуляциями и в значительной мере всей динамикой морфологических изменений, возникших в процессе онтогенеза особи данного вида. Эти адаптации охватывают отдельные системы органов с характерным для каждого типа адаптации замещением одного органа и системы другой.

Адаптивные особенности врожденных актов поведения обеспечивают высших организмов контакт с кормящей самкой в гнездовой период развития, закономерности расселения молодняка (распад гнезда и гнездовых отношений). Эти наследственно запрограммированные рефлекторные акты и сложные гормональные отношения весьма специализированы и очень различаются даже у близких в таксономическом отношении видов. Адаптивное значение таких физиологических реакций при сопоставлении их с факторами среды обитания обычно не вызывает сомнений. Они составляют основной фонд знаний в области экологической физиологии.

Третья группа – **популяционные адаптации возникают в процессе формирования популяции** в данных конкретных условиях ее существования. Исследование этих адаптации и динамики их образования представляет наибольший интерес для экологии в целом, так как характеризует поведение вида в разных условиях существования. Популяционные адаптации по своей генетической структуре очень сложны. Они отражают наследственные формы адаптации и накладывающиеся на них влияния среды на всех этапах как пренатального, так и постнатального развития, включая явления импринтинга. Кроме того, они включают, разумеется, и все строго генетические отношения,

связанные с естественным (а иногда и искусственным) отбором.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

ЛЕКЦИЯ 8

Основные динамические характеристики популяции

- 1 Рождаемость, смертность, мгновенная скорость роста.
- 2 Способы регуляции численности популяции.
- 3 Связь особенностей динамики популяции с различными типами популяционных стратегий.

1 Рождаемость, смертность, мгновенная скорость роста.

Численность и биомасса популяций обычно подвержены большим колебаниям во времени. Изменение численности, биомассы организмов во времени называют **динамикой популяций**. Существуют два основных типа динамики численности – **периодическая и непериодическая**. Периодические колебания происходят главным образом под влиянием закономерно изменяющихся факторов среды. У некоторых видов млекопитающих, птиц, рыб, насекомых наблюдаются четкие периодические изменения численности, то есть ее всплески чередуются со спадами.

Однако численность особей в популяциях может колебаться во времени **без определенной периодичности**. Большое влияние на популяции, такие их свойства как продолжительность жизни особей, плодовитость, которые определяют численность, оказывают температура, освещенность, влажность.

Динамика численности популяций складывается при взаимодействии основных популяционно–динамических процессов: 1) рождаемости, 2) смертности, 3) скорости роста, 4) иммиграции новых особей из других популяций, 5) эмиграции некоторых особей за пределы ареала данной популяции.

Рождаемость характеризует частоту появления новых особей. Под рождаемостью понимают количество особей (яиц, семян, эмбрионов), производимых в единицу времени в расчете на одну самку.

Различают **максимальную** (абсолютную, физиологическую, предельно–возможную) рождаемость и **реализуемую** (экологическую) рождаемость, или просто рождаемость.

Максимальная рождаемость – это образование теоретически максимально возможного количества новых особей в идеальных условиях, когда отсутствуют лимитирующие факторы и размножение ограничивается лишь физиологическими факторами. У каждой данной популяции эта величина постоянная, она характеризует динамическую, эволюционно приобретенную силу вида. **Реализуемая рождаемость** – это увеличение популяции за счет появления на свет новых особей при фактических, реальных условиях среды. Данная величина может варьировать в зависимости от физических, химических и прочих условий среды.

Показатель смертности характеризует гибель особей в популяциях. По определению, **смертность** – это количество особей, умирающих в единицу времени в расчете на особь в популяции. Учитываются все погибшие особи

независимо от причины смертности (старость, элиминация хищниками, болезнями) Существует некая теоретическая максимальная смертность – постоянная величина, которая характеризует гибель особей в идеальных условиях, когда популяция не подвергается воздействию лимитирующих факторов. Практически более важна реализуемая (экологическая) смертность, т.е. величина, которая подобно экологической рождаемости, зависит от реальных условий биотической и абиотической среды.

Представляет интерес величина, связанная со смертностью, обратная ей – выживаемость, то есть число или доля выживших особей. В 1928 г. Р. Перл описал три основных типа кривых выживания:

1-й тип – отражает ситуацию, при которой смертность до определенного возраста низкая, а затем быстро возрастает. Такой тип характерен для имаго многих насекомых, для некоторых ящериц, барана Далла, африканских копытных, вероятно, для большинства млекопитающих, в том числе и человека;

2-й тип – свидетельствует об относительном постоянстве смертности всех возрастов. Этот тип свойственен преимущественно птицам, но встречается и у других животных, например, у гидры, некоторых ящериц, бородавочника;

3-й тип – очень высокая смертность в раннем возрасте, так называемый тип устрицы (*Ostrea*). Характерен для организмов с большой плодовитостью и отсутствием заботы о потомстве, к числу которых относятся практически все морские и пресноводные беспозвоночные, рыбы, а также большинство насекомых, если рассматривать не имаго, а весь онтогенез.

Разность между рождаемостью и смертностью есть некий результирующий параметр, который определяет реальную динамику численности у данной популяции. Популяция может находиться в состоянии динамического равновесия, если естественная убыль особей равна их возобновлению. Существенно то, что **антропогенные воздействия** на популяцию могут изменять как рождаемость, так и смертность (например, увеличивать смертность особей данного вида).

Величина прироста популяции за единицу времени в расчете на одну особь представляет **скорость роста популяции**. По мере роста популяции происходит снижение доступных каждой особи ресурсов среды. При истощении ресурсов рост популяции тормозится и в конце концов прекращается. Рост популяции разных видов может быть описан различными уравнениями.

Разные виды организмов имеют различную смертность в том или ином возрасте, и поэтому возрастная кривая смертности у них варьирует. Вымирание народившегося поколения может быть экспоненциальным, если смертность не изменяется с возрастом: такая кривая характерна для бактерий и некоторых птиц. Другим организмам свойственно резкое увеличение смертности в старших возрастах. Примером может служить человек. Наконец, у многих организмов наибольшая смертность падает на ранний возраст.

У многих насекомых, которые выводятся один раз в год и живут не более года, последовательные поколения не перекрываются. У большинства других видов, живущих дольше или размножающихся несколько раз в год, поколения

перекрываются и, следовательно, популяция имеет определенную возрастную структуру. Для каждой возрастной группы характерна своя скорость размножения и вымирания, которые при неизменных внешних условиях довольно постоянны. Численные соотношения между различными группами влияют на величины рождаемости и смертности для популяции в целом и определяют скорость ее обновления. При идеальных условиях, когда ресурсы среды ничем не ограничены, скорость роста популяции максимальна и постоянна. Эту скорость часто называют **биотическим потенциалом**, она характеризует внутреннюю потенциальную способность данной популяции к росту. Рост некоторых лабораторных популяций (насекомых, грызунов, др.) приближается к этому максимуму. В природе условия среды ограничивают скорость роста, разность между теоретической и действительной скоростями служит мерой «сопротивления среды».

Кроме рассмотренных характеристик – рождаемости, смертности, скорости роста на величину популяцию **влияют эмиграция, иммиграция и общая миграция**. В большинстве случаев эмиграция и иммиграция уравновешивают друг друга; однако массовые перемещения особей в том и другом направлении сильно влияют на структуру популяции. Эффект перемещения зависит в свою очередь от состояния популяции: если популяция находится на грани вымирания, массовая иммиграция может предотвратить её гибель; если же численность популяции велика, массовая эмиграция может привести к ее катастрофическому сокращению.

Миграция – это особый случай перемещения особей, когда почти вся популяция на время уходит из определенного района. Сезонные или суточные миграции позволяют организмам использовать оптимальные условия среды в таких местах, где они не могли бы жить постоянно. Перебираясь с места на место вслед за перемещением оптимальных условий, такие виды могут сохранять высокую активность, поддерживать большую плотность популяции и в те периоды, когда немигрирующие виды переходят в неактивное состояние (в состоянии диапаузы или зимней спячки).

В общем виде зависимость изменения численности популяций в единицу времени (ΔN) от динамических характеристик выглядит так:

$$\Delta N = (b + im) - (d + em),$$

где b – рождаемость, d – смертность, im – иммиграция, em – эмиграция.

2 Способы регуляции численности популяции.

В динамике численности популяций большую роль играют межвидовые отношения, что издавна вызывало у экологов большой интерес и способствовало разработке теорий взаимоотношений конкурирующих видов, хищника и жертвы, паразита и хозяина.

Вольтерра проанализировал взаимоотношения между конкурирующими видами, разработал математическую модель в системе **жертва – хищник**. Пользуясь уравнениями, предложенными Вольтеррой, можно определять

условия, при которых устанавливается равновесие между плотностями популяций жертвы и хищника, то есть система жертва – хищник становится стабильной.

Лотки предложил математическую модель взаимодействия животных в системе **паразит – хозяин**, показал, что истребление особей хозяина паразитами является функцией численности не только паразитов, но и хозяев. Лотки сделал заключение, что той или иной численности хозяина соответствует определенная численность паразита. По мере возрастания плотности популяции хозяина увеличивается плотность популяции паразита. Повышение же численности паразита приводит к снижению численности хозяина, а последнее опять снижает количество паразитов. И так волна за волной происходят периодические колебания численности популяций хозяина и паразита с небольшими отклонениями от какого-то оптимального уровня. Здесь действует динамическая саморегулирующаяся система.

Изучение хищничества, паразитизма как факторов, регулирующих численность популяций, влияющих на их величину, показывает, что отрицательное влияние хищников, паразитов обычно не велико, если оба вида – хищник и его жертва, хозяин и паразит – **существуют совместно уже на протяжении длительного времени**. Известно много ярких примеров, касающихся паразитизма. Так, у коренных жителей Африки выработался относительный иммунитет к малярии, и это обеспечивает выживание как паразита – малярийного плазмодия, так и хозяина – человека.

Трипаносома, вызывающая сонную болезнь у человека, живет в крови своих основных хозяев – крупных травоядных животных, не причиняя им вреда. Заражение человека лентецами в обычных условиях не приводит к смерти. Однако в любом из этих случаев установившееся тонкое равновесие может быть нарушено в результате каких-то изменений в экосистеме или иных событий. Серьезные последствия возникают, в частности, когда хищник и жертва (или паразит и хозяин) встречаются друг с другом впервые. Если экосистема, в которую они входят, будет выведена из равновесия, хищники и паразиты могут вызвать резкие изменения численности популяции.

В природе действуют другие факторы, влияющие на динамику численности популяций. Связано это со следующими причинами. Для некоторых видов решающее значение **имеют физические факторы**. В особенности это относится к мелким организмам с коротким жизненным циклом и высокой интенсивностью обмена (на единицу массы тела). Численность особей в популяциях могут лимитировать такие факторы, как нехватка природных ресурсов (например, пищи или мест, пригодных для размножения), недоступность этих ресурсов при данной способности животного к передвижению, поискам (если, например, подходящие кормовые растения слишком рассредоточены в пространстве) и недостаток времени для размножения (короткий влажный сезон, короткий день, например, в Арктике).

Численность популяций растительноядных насекомых в пустыне ограничивается **количеством пищи**, доступной в течение короткого вегетационного периода (с наступлением засухи кормовые растения исчезают).

Численность данных видов насекомых зависит и от свойственной им скорости размножения, длительности благоприятного сезона.

У более крупных организмов жизненные циклы более продолжительны, их численность и биомасса более четко **отражают величину потока энергии**. Размеры их популяций определяются не столько физической средой, сколько взаимодействием между отдельными особями или взаимоотношениями их с конкурентами, хищниками и паразитами. Это не значит, что подобные факторы совсем не влияют на мелкие организмы – они просто не играют столь решающей роли для них.

Из внутренних факторов на величину популяции могут оказывать влияние **различные физиологические или поведенческие факторы**, а иногда те и другие одновременно. К физиологическим факторам относится, в частности, стресс. Если, например, плотность популяции какого-нибудь грызуна чрезмерно возрастает, то животные чаще встречаются между собой. Возникают драки, условия жизни в целом становятся более напряженными (стрессовыми), и это ведет к увеличению надпочечников; связанное с этим нарушение гормонального баланса отрицательно сказывается на спаривании и размножении; кроме того, при скученности возрастает смертность.

К поведенческим регуляторным механизмам относятся **территориальность и отношения доминирования (иерархия особей в группе)**. Обе эти особенности поведения способствуют более экономному использованию пищевых ресурсов; пища распределяется в первую очередь между сильнейшими членами популяции, что ведет к ограничению числа особей, участвующих в размножении.

Любой фактор как регулятор численности популяций – лимитирующий или благоприятный – является либо **независимым от плотности (НП)**, либо **зависимым от плотности (ЗП)**. Влияние факторов ЗП может быть прямым, то есть усиливаться с увеличением плотности, и обратным. Факторы, для которых характерно прямое влияние, еще называют «управляющими плотностью» (в частности, это один из главных механизмов, предотвращающих перенаселение). Как правило, НП – абиотические факторы (климатические, химические, физические и т. п.), ЗП – биотические факторы (конкуренция, паразиты, патогенные организмы, влияние эндо- и экзометаболитов). НП-факторы могут вызывать драматические изменения плотности, смещение уровня емкости экологической ниши. Роль НП-факторов более выражена в нестабильных системах, а ЗП-факторов – в стабильных. Одновременное действие НП- и ЗП-факторов обнаружено при изучении динамики популяций моллюска Астаеа, живущего на камнях в литоральной зоне морей. Динамика популяции этого моллюска регулируется, главным образом, ее плотностью (ЗП). Однако известны случаи увеличения смертности после суровых зим (НП), когда разрушается субстрат, на котором оседают моллюски, что является основной причиной смертности.

Структурно-функциональная организация популяций в пространстве и во времени осуществляется в значительной степени путем внутрипопуляционного саморегулирования. В последние десятилетия выявлен ряд взаимосвязей

плотности популяций и индивидуальных показателей, которые имеют общебиологическое значение и могут быть использованы при сравнительной оценке уровня устойчивости (приспособленности) популяций разных видов. К числу таких взаимосвязей можно отнести следующие:

- 1) средняя плотность популяции коррелирует с продолжительностью жизни особи. Чем меньше продолжительность жизни, тем выше средняя плотность популяции и размах колебаний плотности во времени;
- 2) средняя плотность популяции падает с увеличением массы тела особи;
- 3) площадь индивидуального участка увеличивается с увеличением массы тела особи и уровня, занимаемого исследуемым видом в трофической пирамиде сообщества.

Перечисленные взаимосвязи свидетельствуют о том, что на популяционном уровне происходит постоянное формирование приспособленности в процессе взаимодействия факторов среды и генетической гетерогенности популяций.

Таким образом, колебания численности природных популяций («волны жизни»), их величина, обусловлены сложным взаимодействием факторов – естественного темпа размножения того или иного вида, «сопротивления» среды, отношениями между хищником и жертвой, паразитом и хозяином, физиологической и поведенческой реакцией на перенаселенность, в целом, многими воздействиями со стороны как живой, так и неживой природы. В итоге, регуляция численности популяций осуществляется факторами внешней среды и внутрипопуляционными факторами, преимущественно через рождаемость и смертность, представляя собой результат взаимодействия их со всеми условиями существования.

«Волны жизни» резко осложняют **планирование эксплуатации данной популяции**, поскольку ежегодное изъятие (отстрел, промысел) одного и того же числа особей может означать, что в один год будет изъято, скажем, лишь 5 % особей, а в другой год, когда численность популяции упадет в 10 раз, – 50 % особей от существующего состава популяции. Кроме того, колебания численности призывают человека увеличить минимальную теоретически допустимую численность популяции.

Популяции животных, растений, грибов и микроорганизмов обладают способностью к естественному регулированию численности, то есть при более или менее значительных колебаниях они остаются в состоянии динамического равновесия, на каком-то уровне между верхним и нижним пределами.

Это обеспечивается действием специфических приспособительных механизмов, основанных на том, что поступление энергии, необходимой для выживания популяции, не превышает некоторого уровня и обеспечивает, таким образом, размеры данной популяции.

Способность популяции поддерживать устойчивость благодаря способности к саморегулированию через собственные регулирующие механизмы называется **гомеостазом популяции**. Так, рост численности популяции приводит к истощению запасов пищи, за которым следует снижение рождаемости организмов, увеличение их смертности (отрицательные связи), а,

следовательно, и снижение численности. Последнее, в свою очередь, увеличивает запасы пищи, что вызывает рост рождаемости и численности популяции (положительные связи). Равновесное состояние популяции (состояние динамического равновесия) является кратковременным и достигается за счет быстрого чередования положительных и отрицательных обратных связей.

Для оптимизации отношений человека с природой важно учитывать численность популяции, принимать во внимание то, что на численность популяции может повлиять истощение нужных ей ресурсов из-за сокращения кормовой базы, конкуренция со стороны домашних животных, вытаптывание почвы и ухудшение ее аэрации, снижение кислорода в воде при загрязнении и евтрофировании.

Человек может искусственно регулировать численность популяций, например, животных путем запрещения охоты или ограничения ее сроков на некоторые виды, ввода лицензий. Это уже дало положительные результаты – предотвратило от истребления ряд видов, в частности, дося, бобра, зубра. Ведя борьбу с вредителями сельского и лесного хозяйств, опасными для жизни видами, человек ограничивает численность их популяций.

В целом, численность популяции, скорость ее роста (в более общем смысле – скорость ее изменения, динамика численности) являются весьма лабильными параметрами, высокочувствительными к воздействию абиотических, биотических, антропоических факторов. Поэтому человек должен хорошо представлять все особенности той популяции, которая эксплуатируется, чтобы обеспечить воспроизводство, стабильное длительное ее существование. Сложность этой задачи увеличивается в силу многочисленных связей между популяциями разных видов, населяющих одну территорию.

3 Связь особенностей динамики популяции с различными типами популяционных стратегий.

Выделенные С.А. Северцовым в начале 40-х годов XX века на основе анализа обширного фактического материала основные типы динамики населения популяций птиц и млекопитающих, фактически показали возможность существования **ограниченного числа жизненных стратегий** (экологических стратегий), позволяющих популяции устойчиво существовать в окружающей среде.

Ещё в 1938 г. выдающийся геоботаник Л.Г. Раменский выделял три основных типа «стратегии жизни», так называемые фитоценоотипы растений – **виолентов, пациентов и эксплерентов**.

Позднее Д. Грайм (1979) предложил различать следующие основные стратегии жизни у растений:

конкурентную (конкурентоспособные виды, достигающие высокой плотности популяции в оптимальных местообитаниях; аналогия с виолентами Л.Г. Раменского);

стресс-толерантную (устойчивые к неблагоприятным факторам, но малопродуктивные виды, заселяющие менее благоприятные местообитания; менее корректная аналогия с пациентами);

рудеральную (виды, отличающиеся высоким репродуктивным потенциалом и быстрым ростом, но малой конкурентоспособностью, легко захватывающие нарушенные местообитания; аналогичны эксплерентам Л.Г. Раменского).

Одна из самых известных теоретических концепций стратегий жизни – подразделение организмов на **«г – стратегов»** и **«К – стратегов»**:

г-стратегию принято называть «отбором на количество» – теоретически показано, что при низкой плотности популяций и высокой доступности ресурсов, в «свободной от конкурентов» среде отбор благоприятствует видам с высоким репродуктивным потенциалом (здесь г соответствует репродуктивному потенциалу в моделях динамики популяции), вероятно, г-стратеги соответствуют эксплерентам Л.Г. Раменского и/или рудеральным видам Д. Грайма;

К-стратегию принято называть «отбором на качество»; при высокой плотности популяций и ограниченной доступности ресурсов, в «заполненной конкурентами» среде отбор благоприятствует видам с низким потенциалом роста, но высокой способностью конкурировать за ресурсы, повышенной способностью к адаптации и устойчивости (здесь К соответствует «предельной ёмкости среды» в логистической модели динамики популяции), вероятно, К-стратеги соответствуют стресс-толерантам Д. Грайма.

Ещё одна теоретическая (гипотетическая) модель отражает четыре стратегических пути распределения получаемой организмом (популяцией) энергии между тремя основными видами жизнедеятельности:

- 1) затратами энергии на размножение;
- 2) затратами энергии на конкуренцию за общие ресурсы с другими видами (- -);
- 3) затратами энергии на избегание хищников и другие взаимодействия типа (-; +).

«Естественный отбор, этот бескомпромиссный мастер навязывать функции, требует, чтобы все организмы нашли оптимальное соотношение между расходами на выживание в будущем (...затраты энергии на развитие репродуктивных структур, спаривание, продуцирование семян, яиц, молоди, заботу о потомстве) и расходами на выживание в настоящем (...затраты на компенсацию неблагоприятных экологических факторов, таких как конкуренция за ресурс, хищничество и паразитизм, резкие колебания абиотических факторов».

На практике отнесение конкретного вида растений или животных к определенному типу «стратегии жизни» наталкивается на многочисленные трудности. Тем не менее, как отмечает И.А. Шилов (1997), «в (предлагаемых различными учеными) экологических стратегиях растений и животных обнаруживается большое сходство, что говорит об общности наиболее фундаментальных экологических основ динамики популяций в разных группах живых организмов».

ЛЕКЦИЯ 9

Принципы управления популяцией

1 Задачи управления популяциями.

2 Особенности управления популяциями ресурсных, редких и нежелательных видов.

3 Планы управления популяциями, принципы их формирования и реализации.

1 Задачи управления популяциями.

В настоящее время важной является проблема управления популяциями разных видов организмов.

Основной целью является, по мнению С.С. Шварца, – разработка методов управления популяциями диких животных для обеспечения максимального и, по возможности, стабильного размера добычи, при сохранении оптимальной структуры и численности, эксплуатируемых популяций, а так же сохранение и увеличение численности редких (исчезающих) видов.

Серьезной задачей в деле развития и применение методов управления популяциями **в этой связи выступает правильное охотничье-экологическое образование охотников, егерей, работников лесоохраны и охотоведов.** Во внедрении в сознание людей рациональных методов ведения охотничьего хозяйства и использования популяции зверей и птиц мы видим будущее природопользования и охоты, как его составной части в нашей стране.

Управление популяциями в охотничьем хозяйстве – задача специальной **прикладной науки биотехнии.** Познание же механизмов динамики популяций и микропопуляций, а, следовательно, экологических основ управления ими – дело экологии.

Знать закономерности динамики численности популяций видов и на этой основе предвидеть, как будет развиваться популяция в тех или иных условиях обитания – это та необходимая часть познаний, без которой невозможно строить управление эксплуатируемыми популяциями охотничьих зверей и птиц. Знание причин и механизмов динамики численности позволяет видеть те рычаги, с помощью которых можно вносить коррективы, целесообразные для популяций и охотничьего хозяйства в процессе естественной динамики численности, чтобы получить максимальный хозяйственный эффект. Биотехния разрабатывает технологию такого воздействия для конкретной экологической ситуации в природе.

При разработке методов управления экологическими системами используют общие принципы теории управления и методы системного анализа. Их применение к экологическим системам жестко ограничено.

Методы из теории управления могут быть адекватными, если учитывать их принципиальными особенностями, характеризующиеся явлениями запаздывания, кумулятивными эффектами, порогами в проявлении реакции, большим числом переменных, нелинейными зависимостями, изменением силы и направления

взаимосвязи между ними на разных фазах изменения их состояния.

Методы системного анализа – это модели, показывающие ту или иную степень адекватности реального процесса изменения состояния экологической системы. Считают, чем больше особенностей изучаемой системы находят свое отражение в модели, тем ближе эта модель к действительности, но сложная модель имеет много степеней логической свободы.

Модели поведения экологических систем могут быть математические и качественные. При использовании любой модели необходимо изучать степень правдоподобия. В большинстве известных случаев результаты моделирования эксплуатации популяций охотничьих животных не совпадают с реальными ситуациями в природных популяциях при тех же режимах. Это происходит вследствие того, что в моделях не учитывается роль важных внутривидовых механизмов регуляции численности.

Системный анализ может оказаться бессодержательным по отношению к природным процессам, если не известны законы перехода экологической системы из одного состояния в другое.

Для моделирования и решения задач управления эксплуатируемыми популяциями необходимо иметь:

Исчерпывающие сведения об управляемом объекте;

Информацию о среде, в которой объект функционирует;

Строго сформулированные требования к тому состоянию объекта, которое должно быть достигнуто в процессе управления;

Сведения о качестве процесса управления, то есть о некоторых количественных и качественных показателях, которые могут быть максимизированы или минимизированы;

Данные об ограничениях, которые не могут быть нарушены в процессе управления.

Однако наши знания о функционировании экологических систем никогда не будут достаточно полными.

При разработке стратегии и тактики управления усилия должны быть направлены, с одной стороны, на снижение степени неопределенности получаемой информации, с другой, – на разработку методов извлечения из нее полезной части.

2 Особенности управления популяциями ресурсных, редких и нежелательных видов.

Проблема управления природными популяциями организмов стоит перед человеком и в той или иной мере решается на протяжении всей истории существования самого человека как биосоциального вида. При этом, характер воздействия на популяции всецело определяется значимостью этих популяций для человека, определяемой условно **как «полезность» или «вредоносность»**.

В число первых, если из рассмотрения исключить культивируемые человеком организмы, попадают те виды, жизнедеятельность которых обеспечивает, чаще всего косвенно, благоприятные условия для жизнедеятельности самого человека или повышения продуктивности организмов, непосредственно используемых человеком. Сюда относятся, в менее явной форме,

видовые популяции, участвующие в процессах регенерации почвы, воды и воздуха, а в более явной форме, – популяции опылителей культурных растений, хищников, паразитов, паразитоидов и патогенов -- регуляторов численности популяций, конкурирующих с человеком за источники используемой органики или снижающих продуктивность «окультуренных» видов.

Популяции же видов-конкурентов человека и культивируемых человеком организмов составляют вторую группу – «вредоносных». Степень значимости таких «вредителей» для человека легко понять, если учесть, что, например, мировые потери урожая культурных растений от вредных организмов составляют около 10 %.

Стремление человека научиться управлять дикой фауной и, в первую очередь, **наиболее ценными видами вполне естественно**. Оптимизация всех уровней дикой природы, её охрана, получение максимальной продуктивности от эксплуатации диких животных - вот постоянная задача, стоящая перед всеми экологами-охотоведами. Человек не оставляет без внимания объекты дикой фауны и прежде всего наиболее ценные виды охотничьих животных.

Управление популяциями прежде всего предполагает сознательное вмешательство человека в воспроизводственные процессы охотничьих животных с целью получения через рациональный промысел оптимально возможного количества необходимой продукции при условии сохранения сбалансированной численности и среды обитания эксплуатируемых животных.

Другими словами, управление популяциями **предполагает оптимизацию воспроизводственных процессов на всех уровнях** путём изучения с целью устранения нивелирования или учёта неблагоприятных факторов внешней среды, поддержку оптимальной численности популяции при условии сохранения баланса между численностью и ресурсами лимитирующих кормов, снижение уровня смертности, учёт численности и охрану, и через нормирование добычи получение максимальной продуктивности.

Безусловно, к этому процессу следует отнести методы ре- и интродукции охотничьих животных, которые осуществляются с целью повышения видового разнообразия за счёт возможно более полного использования разнообразных кормовых ресурсов и, в конечном итоге, к увеличению продуктивности охотничьих угодий.

Попытки управления дикими животными осуществляются на популяционном уровне, поскольку существование вида возможно **лишь в виде популяции**. Добившись определенных успехов в деле изучения популяций охотничьих животных, до настоящего времени у исследователей остается немало проблем, которые ждут своего решения.

В настоящее время планирование норм добычи чаще всего ведётся не по популяционным признакам в соответствующих границах, а на административном (район, охотничье хозяйство) уровне. Естественно, что административные границы обычно не совпадают с границами популяций, например, тех же лосей. Но выделение географических (макро), экологических и элементарных (микро) популяций наталкивается на большие трудности. Кроме того, «важно не то, что

границы популяции трудно выявить, а то, что исследователь должен иметь четкое представление о соотношении между границами исследуемой им территории и частичной или полной изолированностью обитающих на ней групп животных».

Для видов, ареалы которых занимают огромные территории (лось, лисица, кабан и др.) встает вопрос о выделении популяций территориально, а всякая территория должна иметь границы. Если с островными популяциями все понятно, то для видов, обитающих на протяжении тысяч километров относительно равнинных территорий и не разделенных четкими физическими преградами, этот вопрос остаётся далеко не праздным.

Из опыта ведения охотничьего хозяйства хорошо известно, что чрезмерная численность диких копытных приводила к **деградации растительных ценозов**, а затем к гибели или эмиграциям консументов. Установление баланса между численностью диких копытных и запасами растительных кормов с целью возможно более длительного использования подконтрольной территории является постоянным объектом научных изысканий в части управления популяциями.

Точность учетных данных важна необычайно в вопросе управления популяциями ценных охотничьих животных, промысел которых осуществляется через нормирование добычи. Имеющиеся методики зачастую не гарантируют практически заданную точность учетов и грешат значительными ошибками при практическом применении. Первичные данные этих учетов перепроверить практически невозможно.

Численность – важнейший и, пожалуй, главный показатель в решении вопросов управления популяциями. Без точного знания численности этого сделать невозможно. Методы учета являются здесь важнейшими инструментами, с помощью которых получают желаемые данные.

Продуктивность популяций определяется в основном двумя факторами: **плодовитостью и смертностью животных**. Несмотря на имеющийся значительный материал по этой проблеме, всё ещё остаётся достаточно большое количество нерешённых вопросов. В частности, не было исследований на единообразном материале по изменению плодовитости и смертности у диких копытных в зональном отношении, по влиянию упитанности диких копытных на потенциальную плодовитость и пол эмбрионов, по реализации потенциальной плодовитости в фактическую и о сохранности молодняка у самок лосей с различной потенциальной плодовитостью.

3 Планы управления популяциями, принципы их формирования и реализации.

В настоящее время при анализе механизмов динамики численности многих биологических видов весьма важно специально учитывать роль антропогенных воздействий. Так, для многих интенсивно эксплуатируемых популяций процесс **промыслового изъятия стал обычным атрибутом** биологического цикла, не менее существенным для популяционной динамики, чем процессы естественной смертности или размножения.

Вместе с тем промысловое изъятие осуществляется по другим закономерностям, нежели снижение численности популяции в ходе естественной смертности. Стратегия промысла, осуществляемая людьми, отличается от

«стратегии» воздействия природных факторов, будь то абиогенные воздействия или выедание хищником.

Известно много исследований, где показано, что большинство **существующих способов охоты и промысла** обеспечивают определенную избирательность добычи: взрослые или молодые особи, самцы или самки, здоровые или биологически неполноценные животные добываются в разных соотношениях. Эта избирательность вносит в состав популяции изменения, которые влияют на естественный ход размножения и воспроизводства численности промысловых видов.

Кроме того, интенсивность промысла сама по себе может весьма сложно зависеть от плотности популяции добываемых животных. Так в широко обсуждавшихся примерах колебаний численности взаимодействующих видов заяц–рысь по мнению ряда исследователей определяющую роль играет зависимость отношения охотников к добычи рыси от уровня численности последней.

Для мелких пушных зверей, особенно белки, также оказывается характерна сложная зависимость интенсивности охоты (количества промысляющих охотников) от численности животных в данный охотничий сезон. Охотники ведут интенсивный промысел при большой плотности зверей и практически отказываются от промысла в периоды депрессии численности. Еще более сильно и сложно зависит от численности (плотности) популяций (стад и скоплений) интенсивность рыбного промысла. Именно это является одной из центральных причин хорошо известных трудностей и неудач при получении прогнозов уловов.

Таким образом, при анализе механизмов динамики численности промысловых видов необходимо явно учитывать особенности и результаты их промысла. С другой стороны, изучение законов динамики должно сопровождаться разработкой определенных стратегий промысла, направленных на поддержание популяций на уровне, обеспечивающем максимально возможный устойчивый «урожай», то есть объем продукции, получаемый при изъятии особей.

Задача оптимального управления численностью опромышляемой популяции может решаться путем установления определенной нормы изъятия (отлова, отстрела, выбраковки) из поголовья, регулированием продолжительности и сроков промысла, разрешением или запрещением отдельных способов добычи и, возможно, дифференцировкой характера промысла для различных половых и возрастных групп животных.

Основная цель управления заключается в том, чтобы довести численность популяции до оптимального уровня, определяемого естественной емкостью среды обитания (запасом корма, размером ареала, наличием мест для размножения и подрастания потомства), из года в год сохранять ее размер на этом уровне и за счет наиболее рационального соотношения особей разного пола и возраста добиться наивысшего ежегодного прироста численности опромышляемой части популяции. Решение этой задачи естественно проводить параллельно с построением и анализом математических моделей динамики численности популяции при сопоставлении везде, где это возможно, результатов моделирования с фактическими данными полевых и экспериментальных исследований.

Популяция как единица управления. По мере интенсификации использования живых природных ресурсов планеты и усиления антропо-генного давления даже на прямо не эксплуатируемых видов живых орга-низмов, управление популяциями становится условием эксплуатации и со-хранения живой природы, а также регулирования численности направлен-но подавляемых популяций.

Популяция как единица эксплуатации. А в т о р е г у л я ц и я. Био-логической основой любого неистощимого промыслового изъятия являет-ся присущая любой популяции способность к геометрической прогрессии размножения, обеспечивающая избыток молодых особей. В естественных условиях этот избыток молодых крайне важен. Он обеспечивает, с одной стороны, постоянное давление жизни, ведущее к естественному отбору. С другой стороны, он же (избыток) обеспечивает наиболее полную реализа-цию скрытого наследственного разнообразия, что опять таки способствует интенсификации естественного отбора.

При эксплуатации любого живого природного ресурса избыток мо-лодых оказывается тем резервом, на котором основано любое длительное изъятие особей человеком из природных популяций. Оказывается, что по-пуляция в ответ на изъятие в определенных пределах может заметно уве-личить воспроизводство, например, в результате ускорения полового со-зревания или непосредственного увеличения плодовитости.

Поэтому эксплуатация живых природных ресурсов основана на спо-собности всякой популяции к авторегуляции: в ответ на изъятие части осо-бей в популяции (в определенных пределах и при определенных условиях) может увеличиться темп размножения. Определить эти пределы и эти ус-ловия для каждой из эксплуатируемой популяции – важная задача при-кладной популяционной биологии.

Определение границ эксплуатируемых группировок. Промысловая нагрузка должна распределяться в расчете не на мелкие внутрипопуляционные группировки особей и не вид в целом. Только вы-деление в природе естественных, длительное время существующих неза-висимо друг от друга, достаточно многочисленных и со своими биологиче-скими параметрами групп особей – настоящих природных популяций – по-зволяет организовать неистощимую эксплуатацию живых природных ре-сурсов.

Примеры:

Успешное управление демографическими параметрами эксплуатируемой группировки косуль оказалось возможным на территории, не меньшей 10 тысяч га и при численности взрослых особей в несколько тысяч голов. Группировки меньших размеров и вид в целом управлению не подчинялись (Дёжкин, 1985). Если определять численность вида вообще и только исходя из него вести промысел, результат может быть только один

– истребление, одна за одной, отдельных популяций, нарушение всей внутривидовой структуры и утеря этого вида как промыслового ресурса (эксплуатация ресурсов китообразных, атлантической сельди).

Определение демографических параметров управ-

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

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

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

Не преувеличивая, можно все же сказать, что по отношению к ряду охотничье-промысловых млекопитающих, а также многим рыбам достигнуты положительные результаты, свидетельствующие о возможности длительной неистощимой эксплуатации природных популяций. При этом

важным инструментом управления популяции оказывалось селективное изъятие части особей (определенного пола, возраста, размера, в определенные сроки и т.п.). К сожалению, в ряде случаев селективность изъятия при современных способах добычи оказывается практически недостижимой (кроме сроков и мест охоты).

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

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

Популяция как единица регулирования численности. Концепция

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

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

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

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

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

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

сти составляющих популяцию особей.

Изменение структуры популяции. Реакция популяции на повреждающий фактор будет весьма различной при разной возрастной структуре. В одном случае для гибели популяции будет достаточно одно-разового влияния какого-либо фактора, устраняющего от размножения всех взрослых особей в период сезона размножения. Это возможно по отношению ко многим короткоживущим видам насекомых, мелких птиц и

млекопитающих с сезонным размножением один раз на протяжении жизни. Например, уничтожение или просто устранение от размножения весной всех взрослых бурозубок прекратит существование популяции, так как в это время популяция состоит исключительно из взрослых особей. В то же время даже полное уничтожение майских жуков не приведет к исчезновению популяции, поскольку большая часть популяции хруща существует в виде разновозрастных личинок в разных слоях почвы. Надо также добавить, что практически любая форма эксплуатации природных популяций включает селективное по отношению к разным возрастным группам антропогенное воздействие (сбор или семян, или только проростков, изъятие новорожденных у некоторых ластоногих, только взрослых у птиц и млекопитающих). Это обязательно необходимо учитывать при организации охраны вида.

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

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

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

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

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

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

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

При определении минимальной численности популяции надо иметь в виду, что для решения этой задачи имеет значение не общее число живущих, а число размножающихся особей, то есть эффективная величина популяции, которая обычно составляет 60 – 85% взрослых особей. Она резко колеблется в зависимости от генетического «вклада» размножающихся особей в генофонд следующего поколения, что бывает при сколько-нибудь сложной популяционной структуре. Практически минимальная величина популяции определяется, прежде всего, опасностью проявления отрицательных последствий близкородственного скрещивания - инбридинга. В селекции принимается обычно, что степень инбридинга в одном поколении не должна превышать 2 – 3%, иначе отбор не успевает устранить из популяции неблагоприятные аллели.

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

1%-ного инбридинга (M. Soule, 1980).

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

Другой важный вывод из практики животноводства – заметное снижение плодовитости в небольших по размеру популяциях даже при величине коэффициента инбридинга в 0,5 – 0,6%. Эмпирическое обобщение таково: число поколений до вымирания в результате инбридинга примерно в 1,5 раза больше эффек-

тивной величины популяции, то есть популяция из 10 размножающихся в каждом поколении взрослых животных угаснет через 15 поколений. Например, средний дятел из 15 – 20 пар, изолированных в Южной Швеции, через 10 поколений исчезла без изменения местообитания (Peterson, 1985). Учитывая это, эффективная величина популяции для высших позвоночных животных, обеспечивающая их надежное выживание, не должна быть меньше нескольких сот особей, а для беспозвоночных

– нескольких десятков тысяч особей. Кроме того, теоретические расчеты показывают, что численность особей - основателей популяции имеет меньшее значение для выживания популяции, чем численность поддерживаемой в дальнейшем группы особей. Вывод о том, что численность дли-

тельно поддерживаемой группы важнее численности особей-основателей, крайне важен при практической организации сохранения редких форм в неволе.

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

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

живой природы.

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

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

Во всех этих случаях возникает необходимость биомониторинга – слежения за биологическими объектами. Процессы биомониторинга могут включать слежение за видовым составом природных сообществ и учет появления особей тех или иных видов, состоять в учете тенденций изменений численности особей какого-либо вида и изменения площади его ареала. В последнее время внимание исследователей привлек метод биологического мониторинга, основанный на анализе морфологической изменчивости в природных популяциях. Преимуществом популяционного мониторинга является возможность обнаружения даже незначительных изменений состояния популяции, еще не связанных с существенными нарушениями в жизнеспособности индивидуумов. Улавливаемые изменения в природных популяциях могут быть однозначно интерпретированы с позиции влияния каких-то внешних средовых факторов на уровень онтогенетической стабильности составляющих популяцию особей. Все сказанное свидетельствует о том, что популяция оказывается единицей управления, как при эксплуатации живых природных ресурсов, так и при любом регулировании численности видов, а также при проведении мероприятий по охране любых живых организмов. По существу уже возникла специальная отрасль популяционной биологии – прикладная популяционная биология

2 ПРАКТИЧЕСКИЙ РАЗДЕЛ

2.1 Перечень практических работ

Практическая работа № 1. Размерные показатели популяции животных, растений и грибов.

Практическая работа № 2. Возрастная структура популяции.

Практическая работа № 3. Влияние экологических факторов на параметры популяций.

Практическая работа № 4. Основные динамические характеристики популяции.

Практическая работа № 5. Взаимодействие частей популяции и между популяциями разных видов.

Практическая работа № 6. Управление популяцией.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

ПРАКТИЧЕСКАЯ РАБОТА № 1

РАЗМЕРНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ПОПУЛЯЦИИ ЖИВОТНЫХ, РАСТЕНИЙ И ГРИБОВ

Цель работы: определить основные размерные показатели популяций.

В количественных экологических исследованиях надо достаточно **точно оценивать число организмов**, населяющих единицу пространства (площади, объема). В большинстве случаев это эквивалентно определению численности популяции.

Методы оценки зависят, естественно, **от размеров и образа жизни учитываемых организмов**, а также от размеров обследуемого пространства. Число растений и сидячих или медленно передвигающихся животных можно подсчитать непосредственно или определить процент покрытия поверхности разными видами для сравнения их обилия.

К **прямым объективным методам** относятся те, в которых используются учет по квадратам, прямые наблюдения и фотографирование, а к **косвенным** – методы, основанные на изъятии особей и отлове–выпуске.

Плотность популяции (обилие). Плотность популяции – это число особей данного вида в единице пространства. На суше подсчитывают число организмов в случайно распределенных квадратах.

Частота встречаемости. Это, в сущности, мера вероятности (шансов) обнаружить конкретный вид в случайно заложенном квадрате.

Покрытие. Эта величина показывает, какой процент обследуемой площади занимает данный вид – основаниями его особей или проекциями на землю всех их частей.

При длительной стабильности экологических факторов в популяции осуществляется **стабилизирующий отбор**, препятствующий ее изменчивости.

При стабильных дрейфах значений факторов организмы приспосабливаются к ним либо изменением одного адаптивного признака (движущий отбор), либо изменением в нескольких направлениях (дизруптивный отбор, приводящий к образованию нескольких видов из одного).

Анализ эволюционных процессов показывает, что чем больше **гетерогенность популяции**, тем шире ее экологические кривые и выше ее приспособительные возможности. Поэтому генетическое разнообразие особей популяции чрезвычайно важно для ее устойчивого существования.

Задание 1.

Исследовать влияния ряда экологических факторов на параметры популяции.

В таблице 1 приведены параметры ряда экологических факторов.

| № варианта | Реальный размер популяции | Дисперсия числа потомков | Колебания численности поколений | | | | Отношение числа самцов к числу самок |
|------------|---------------------------|--------------------------|---------------------------------|-----|-----|-----|--------------------------------------|
| | | | 1 | 2 | 3 | 4 | |
| 1 | 30 | 4 | 30 | 20 | 15 | 60 | 1,4 |
| 2 | 40 | 5 | 40 | 30 | 20 | 70 | 2,0 |
| 3 | 50 | 6 | 50 | 40 | 30 | 80 | 1,5 |
| 4 | 60 | 7 | 60 | 50 | 40 | 90 | 0,8 |
| 5 | 70 | 8 | 70 | 60 | 50 | 100 | 0,5 |
| 6 | 80 | 2 | 80 | 70 | 60 | 110 | 1,8 |
| 7 | 90 | 3 | 90 | 80 | 70 | 120 | 1,6 |
| 8 | 100 | 4 | 100 | 90 | 80 | 130 | 0,9 |
| 9 | 110 | 5 | 110 | 100 | 90 | 140 | 1,4 |
| 10 | 120 | 6 | 120 | 110 | 100 | 150 | 0,7 |

Для анализа гетерогенности популяции вводят понятия **эффективного размера популяции**. N_e – это численность идеальной популяции, в которой каждая особь дает равный вклад в общий генофонд нового поколения. В реальной популяции ее численность N всегда превышает N_e по следующим причинам:

1 Колебания числа потомков в семье:

$$N_e = 4N / (2 + \sigma) \quad (1)$$

где σ – дисперсия числа потомков. Например, при $\sigma = 4$ число детей в семье меняется от 0 до 4, а $N_e = 2N/3$.

2 Колебания численности поколений:

$$1/N_e = (1/N_1 + 1/N_2 + \dots + 1/N_m) / m \quad (2)$$

где N_m – численность m -го поколения.

Например, снижение в одном из десяти поколений численности популяции с 1000 до 50 особей приведет к снижению N_e с 1000 до 345.

4 Неравное число самцов N_1 и самок N_2 :

$$1/N_e = 1/(4N_1) + 1/(4N_2) \quad (3)$$

Из уравнения 3 видно, что максимум N_e достигается при $N_1 = N_2$.

4 Инбридинг – близкородственное скрещивание, повышающее вероятность наличия идентичных гетерозиготных участков генов родителей и появления гомозиготных организмов не в результате естественного отбора. Это явление используется селекционерами для закрепления необходимых наследственных признаков при создании новых видов растений и животных. При отсутствии контроля экспериментатора инбридинг ведет к вырождению и гибели популяции,

что подтверждается историей некоторых царствовавших династий.

Для количественной оценки данного явления введено понятие коэффициента инбридинга:

$$(4) \quad f = 1 - (1 - 1/(2N_e))^m$$

где m – число поколений.

Опыт животноводов показал, что плодовитость популяций падает при $f > 0.5$. Решая показательное уравнение (4) при заданном значении f , получим, что число поколений, приводящее популяцию к порогу вымирания, равно $m = 1,5N_e$.

Таким образом, снижение гетерогенности ведет к вымиранию популяции. Однако чрезмерный рост генетического разнообразия популяции приводит к утере популяцией способности генетического адаптирования к изменяющимся условиям окружающей среды.

1 Подсчитать колебания числа потомков (N_e) для Вашей популяции, учитывая колебания числа потомков в семье. Вычислить число поколений, приводящее популяцию к порогу вымирания.

2 Определить коэффициент инбридинга и сделать вывод о жизнеспособности популяции.

3 Подсчитать N_e для Вашей популяции, учитывая неравное число самцов и самок.

Вопросы для самопроверки

1 Методы оценки численности популяции.

2 Численность популяции.

3 Плотность популяции.

4 Гетерогенность популяции.

5 Коэффициент инбридинга.

ПРАКТИЧЕСКАЯ РАБОТА № 2

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ

Цель работы: оценка изменений, происходящих в возрастной структуре популяции костра безостого в зависимости от внесения удобрений и оценка изменений, происходящих в возрастной структуре популяции безвременника в разных горных сообществах.

С возрастом требования особи к среде и устойчивость к отдельным ее факторам закономерно и весьма существенно изменяются. На разных стадиях онтогенеза могут происходить смена сред обитания, изменение типа питания, характера передвижения, общей активности организмов.

Абсолютный, или календарный, возраст организма и его возрастное состояние – понятия не тождественные. Организмы одного календарного возраста могут находиться в разных возрастных состояниях.

Абсолютный возраст (син. – возраст календарный возраст хронологический), интервал времени от зарождения организма (оплодотворение яйцеклетки, начало самостоятельной жизни органа вегетативного размножения или деление материнской одноклеточной особи) до момента наблюдения.

Относительный возраст (или возраст развития) определяется путем установления местоположения объекта в определенном эволюционно-генетическом ряду, в некотором процессе развития, на основании каких-то качественно – количественных признаков.

Возрастной состав популяции представляет собой соотношение особей разных возрастов. Выделяют три экологических возраста:

- 1 предрепродуктивный,
- 2 репродуктивный
- 3 пострепродуктивный.

Длительность каждого из них варьирует в связи с продолжительностью жизни особей.

Задание 1.

Рассмотрите таблицу возрастного состава популяций костра безостого (таблица 1):

Таблица 1 – Возрастная структура популяций костра безостого

| Условие обитания | Среднее число на 0,25 м ² | Наземная масса, г | Возрастной состав популяции | | | | | | | | |
|-----------------------------|--------------------------------------|-------------------|-----------------------------|-----------|----------|----------------------|----------------------|----------------------|-----------|----------------------|----------------------|
| | | | <i>j</i> | <i>jm</i> | <i>v</i> | <i>g₁</i> | <i>g₂</i> | <i>g₃</i> | <i>ss</i> | <i>s₁</i> | <i>s₂</i> |
| Ежегодное удобрение (N и K) | 26,3 | 35 | 0 | 2 | 11 | 4 | 24 | 8 | 34 | 15 | 4 |
| Удобрения не вносят 3 года | 10,4 | 5,6 | 1 | 1 | 4 | 0 | 5 | 24 | 48 | 14 | 4 |

| | | | | | | | | | | | |
|-------------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|----|---|----|
| Удобрения не вносят 10 лет | ? | ? | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 41 | 8 | 50 |
|-------------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|----|---|----|

2 Составьте графики возрастных спектров популяций костра безостого на разных лугах.

3 Вычислите долю особей в прегенеративном состоянии.

Условные обозначения для возрастного состава популяций растений

| Обозначение | Значение |
|----------------------|--|
| <i>p</i> | проросток |
| <i>j</i> | ювенильное растение |
| <i>jm</i> | имматурное растение |
| <i>v</i> | виргильное растение |
| <i>g₁</i> | молодое генеративное растение |
| <i>g₂</i> | средневозрастное генеративное растение |
| <i>g₃</i> | старые генеративные растения |
| <i>ss</i> | субсенильные растения |
| <i>s</i> | сенильные растения |

4 Проанализируйте данные таблицы и ответьте письменно на вопросы:

А) К какому типу относятся возрастные спектры этого вида?

Б) О чем свидетельствует правосторонний спектр возрастной структуры популяции?

В) Как влияет внесение минеральных удобрений на состояние популяции костра безостого на исследованных лугах?

Г) Может ли костр безостый закрепиться в указанных ассоциациях без антропогенного вмешательства?

Д) Какими особенностями длиннокорневищных растений можно объяснить характер их базового спектра?

Задание 2.

Рассмотрите таблицу возрастного состава и численности популяций безвременника (таблица 2):

Таблица 2 – Видовой состав и численность безвременника

| Тип сообщества | Возрастной состав популяции, % | | | | | Число особей на 0,25 м ² | |
|--|--------------------------------|-----------|----------|----------------------|----------|-------------------------------------|----------|
| | <i>j</i> | <i>jm</i> | <i>v</i> | <i>g₁</i> | <i>s</i> | Всего | Взрослых |
| Широколиственные леса нижнего и среднего горных поясов | 31 | 12 | 25 | 32 | – | 3 | 2,1 |
| Среднегорные высокотравные луга (на месте сведенных лесов) | 18 | 16 | 30 | 31 | 5 | 9,2 | 7,5 |
| Низкотравные средне–горные пастбища | 12 | 6 | 49 | 24 | 9 | 0,8 | 0,7 |

| | | | | | | | |
|------------------------------------|----|---|----|----|----|-----|-----|
| Слабо нарушенные высокогорные луга | 17 | 6 | 40 | 27 | 10 | 4,3 | 3,6 |
| Сильно нарушенные и выбитые луга | 54 | 3 | 21 | 15 | 7 | 9,8 | 4,3 |

2 Составьте гистограммы и охарактеризуйте тип возрастных спектров.

3 Проанализируйте таблицу, ответьте письменно на следующие вопросы:

а) В каких условиях в популяциях безвременника заметную роль играет вегетативное размножение и в каких – самоподдержание вида осуществляется исключительно семенным путем?

б) В каких горных поясах и в каких сообществах наиболее благоприятные условия для роста безвременника?

в) Где рационально проводить массовые заготовки сырья безвременника?

г) Как безвременник реагирует на разные формы антропогенных нарушений – вырубку леса, пастьбу, сбой?

Вопросы для самопроверки

1. Что такое возрастная структура популяции?
2. Абсолютный и относительный возраст организма.
3. Сложности определения абсолютного возраста у растений.
4. Структура популяций растений по размеру элементов
5. Использование размерных спектров в качестве характеристики популяций.

ПРАКТИЧЕСКАЯ РАБОТА № 3

ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ПАРАМЕТРЫ ПОПУЛЯЦИЙ

Цель работы: изучение адаптивных реакций животных и растений на воздействие экологических факторов.

Жизнедеятельность любого организма в той или иной степени связана с окружающей его средой. **Окружающая среда** – все, что окружает организм и влияет на его жизнедеятельность. Среда воздействует на организмы прямо или опосредовано при помощи определенных элементов – экологических факторов.

Экологический фактор – это любой элемент среды, оказывающий прямое или косвенное влияние на живые организмы, и на который организмы реагируют приспособительными реакциями.

Факторы среды имеют количественное выражение. По отношению к каждому фактору можно выделить зону оптимума (зону нормальной жизнедеятельности), зону пессимума (зону угнетения) и пределы выносливости организма.

Способность живых организмов переносить количественные колебания действия экологического фактора в той или иной степени называется экологической **валентностью** (толерантностью, устойчивостью, пластичностью). Значения экологического фактора между верхним и нижним пределами выносливости называется **зоной толерантности**.

Виды с широкой зоной толерантности называются **эврибионтными**, с узкой – **стенобионтными**. Набор экологических валентностей по отношению к разным факторам среды составляет **экологический спектр вида**.

Экологический фактор, количественное значение которого выходит за пределы выносливости вида, **называется лимитирующим**. Такой фактор будет ограничивать распространение вида даже в том случае, если все остальные факторы будут благоприятными. Лимитирующие факторы определяют **географический ареал вида**.

Задание 1.

1 Приготовьте поперечные срезы и рассмотрите под микроскопом представленные листья растений. По анатомическому строению листа выделите гелиофиты и сциофиты.

2 Свяжите строение листьев с условиями мест обитания растений. Найдите сходные черты у растений одной экологической группы и черты различий у этих же представителей. Сравните детали строения эпидермы у листьев пижмы и мать–и–мачехи. Объясните, в чем их адаптивность.

3 Составьте и заполните таблицу, внося в нее названия исследованных растений и характеристики отдельных признаков строения листьев: толщины листа, строения эпидермы, губчатой, палисадной, механической ткани.

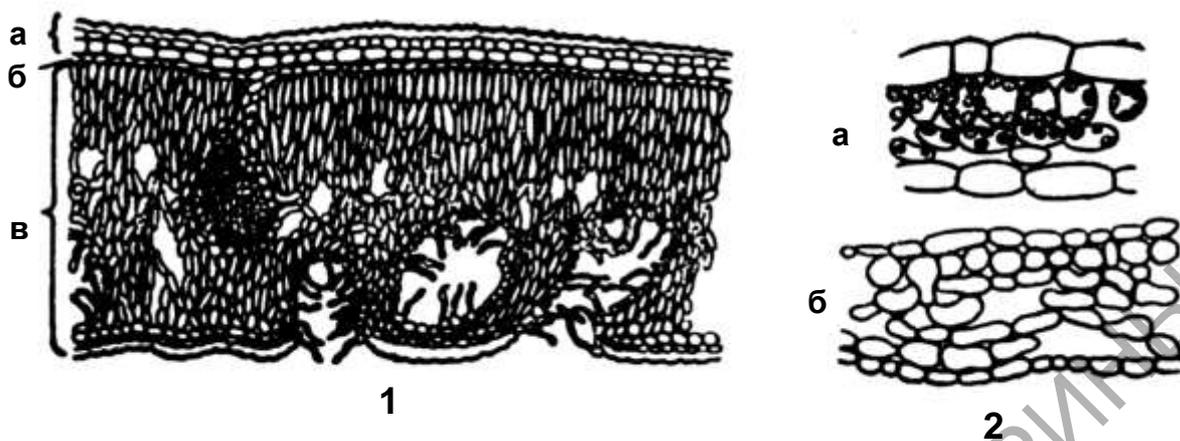


Рисунок – Структура листьев гелиофитов и сциофитов: 1 – участок поперечного среза листа олеандра: (а – двуслойный эпидермис с кутикулой, б – гиподерма, в – изопалисадный мезофилл; углубления нижней стороны листа с устьицами и волосками); 2 – поперечные срезы частей листа кислицы (а) и майника двулистного (б)

4 Зарисуйте представленный рисунок.

5 Ответьте на следующие вопросы и запишите ответы в альбом:

А) Какие особенности строения эпидермиса есть у растений–гелиофитов? Какую экологическую роль они выполняют?

Б) Какие особенности строения эпидермиса есть у растений–сциофитов? Какую экологическую роль они выполняют?

6 Сравните внешний вид теневых и световых листьев сирени, обратите внимание на степень развития жилок, толщину и окраску листа.

Задание 2.

1 Используя данные таблицы постройте столбчатые диаграммы сроков развития *A. absoloni* при различной температуре.

Таблица – Сроки развития *A. absoloni* при различной температуре, сутки

| Температура | Яйцо | Личинка | Протонимфа | Телеонимфа | Всего |
|-------------|------|---------|------------|------------|-------|
| 17–22° С | 2,9 | 2,6 | 1,8 | 1,1 | 8,4 |
| 27° С | 1,7 | 1,1 | 1,1 | 1,0 | 4,8 |

2 Сделайте сравнительный анализ полученного рисунка.

Вопросы для самопроверки

1 Реакция организма и популяции на воздействие экологических факторов.

2 Понятие оптимума организма и популяции.

3 Критическое состояние популяции.

4 Устойчивое состояние популяции.

5 Адаптация на организменном и популяционном уровнях.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

ПРАКТИЧЕСКАЯ РАБОТА № 4

ОСНОВНЫЕ ДИНАМИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОПУЛЯЦИИ

Цель работы: ознакомление с основными динамическими характеристиками популяции.

Рождаемость – это число новых особей, появившихся в результате размножения в единицу времени. Низкая плодовитость характерна для тех видов, которые проявляют большую заботу о потомстве. Рождаемость зависит от скорости полового созревания, число поколений в году, соотношения в популяции самцов – самок. В огромной степени рождаемость в природе определяется обеспеченностью пищей, возможностью выкормить потомство и влиянием природных условий.

Смертность – показатель, отражающий количество погибших в популяции особей за определенный отрезок времени. Она бывает очень высокой и изменяется в зависимости от условий среды, возраста и состояния популяции. У большинства видов смертность в раннем возрасте всегда бывает выше, чем у взрослых особей. Факторы смертности очень разнообразны. Она может быть вызвана влиянием абиотических факторов среды (низкие и высокие температуры, ливневые осадки, град, избыточная или недостаточная влажность), биотическими факторами (отсутствие корма, инфекционные заболевания), антропогенными факторами (загрязнение окружающей среды, уничтожение животных деревьев).

Прирост популяции – это разница между рождаемостью и смертностью, прирост популяции может быть, как положительным, так и отрицательным.

Темп рост популяции – это средний прирост популяции за единицу времени.

Задание 1. Плотность малого суслика до периода спячки составляет A_1 , после сезона спячки составляет A_2 .

Рассчитать смертность во время спячки в популяциях малого суслика. Исходные данные приведены в таблице № 1.

Таблица 1 – Исходные данные для решения задания 1

| № варианта | Популяция | Плотность перед впадением в спячку, A_1 , экз./га | Число выживших, A_2 , экз. |
|------------|-----------|---|------------------------------|
| 1 | первая | 160 | 107 |
| 2 | вторая | 90 | 76 |
| 3 | третья | 180 | 125 |
| 4 | четвертая | 110 | 87 |
| 5 | пятая | 105 | 94 |

Решение задачи

Зависимые от плотности рождаемость и смертность обуславливают регуляцию численности популяции. С увеличением плотности удельная рождаемость со временем снижается, а удельная смертность возрастает.

При расчете особей в популяции сначала определяют число погибших особей по формуле:

$$H = A_1 - A_2,$$

где

H – число погибших особей, экз;

A_1 – плотность перед впадением в спячку, экз/га;

A_2 – число выживших особей, экз.

После этого определяем смертность по формуле:

$$C = H \frac{100}{A_1}$$

где C – смертность, %;

H – число погибших особей, экз;

A_1 – плотность перед впадением в спячку, экз/га.

Полученные результаты занести в таблицу 2.

| Популяция | Плотность перед впадением в спячку, A_1 , экз/га | Число, экз | | Смертность, % |
|-----------|--|------------|----------|---------------|
| | | выживших | погибших | |
| | | | | |

Задание 2.

На территории площадью S общее число дождевых червей составляет K . Необходимо рассчитать плотность популяции на 1 м^2 до и после использования гербицидов. Исходные данные приведены в таблице № 3.

Таблица 3 – Исходные данные для решения задания 2

| № варианта | Общая площадь учетной территории, S , м^2 | Общее число, K , экз. | |
|------------|--|-----------------------------|--------------------------------|
| | | До использования гербицидов | После использования гербицидов |
| 1 | 2,0 | 80 | 35 |
| 2 | 2,5 | 95 | 48 |
| 3 | 1,5 | 68 | 24 |
| 4 | 2,0 | 87 | 39 |
| 5 | 2,2 | 90 | 41 |

Решение задания

Распределение особей по территории, соотношение групп по полу, возрасту, поведенческим особенностям отражает структуру популяции. Она формируется, с одной стороны на основе общих биологических свойств вида, а с другой – под влиянием экологических факторов.

Плотность популяции в расчете на 1 м² определяется по формуле:

$$P = N \frac{K}{S}$$

где

P – плотность популяции, экз/м²;

K – число особей популяции на учетной территории, экз; S – общая площадь всей учетной территории, м².

Полученные результаты занести в таблицу 4.

| Общая площадь учетной территории S, м ² | Общее число, K, экз. | | Плотность популяции, экз/м ² | |
|--|-----------------------------|--------------------------------|---|--------------------------------|
| | До использования гербицидов | После использования гербицидов | До использования гербицидов | После использования гербицидов |
| | | | | |

Задание 3.

На площади охотничьего хозяйства S₁ численность популяции лося составляет A особей. Рассчитать плотность популяции лося в охотничьих хозяйствах. Дать оценку плотности популяции (оптимальная, низкая, высокая, очень высокая), если для лесов среднего качества плотность популяции лося должна быть 3–5 особей на 1000 га. Исходные данные приведены в таблице № 5.

Таблица 5 – Исходные данные для решения задания 3

| № варианта | Площадь охотничьего хозяйства, S ₁ , га | Лесистость, % | Численность лося, особ. |
|------------|--|---------------|-------------------------|
| 1 | 39000 | 73 | 130 |
| 2 | 32000 | 71 | 122 |
| 3 | 37000 | 75 | 120 |
| 4 | 42000 | 76 | 115 |
| 5 | 40000 | 73 | 120 |

Решение задания

1 При расчете плотности популяции сначала определяют площадь охотничьего хозяйства, которая покрыта лесом. Площадь определяется по формуле:

$$S = S_1 \frac{L}{100}$$

где

S – площадь, покрытая лесом, га;

S_1 – площадь охотничьего хозяйства, га;

L – лесистость, %.

2 Плотность популяции после этого определяют по формуле:

$$N = \frac{A}{S} 1000$$

где

N – плотность популяции, особ./1000 га;

A – численность лося, особ.;

S – площадь, покрытая лесом, га.

Полученные результаты занести в таблицу 6.

| Площадь охотничьего хозяйства, S_1 , га | Лесистость, % | Площадь занятая лесом, S , га | Численность лося, особ. | Плотность популяции лося, N , особ./1000 | Оценка плотности |
|---|---------------|---------------------------------|-------------------------|--|------------------|
| | | | | | |
| | | | | | |

Вопросы для самопроверки

1. Динамические показатели популяций.
2. Продолжительность жизни.
3. Динамика роста численности популяции.
4. Экологические стратегии выживания.
5. Регуляция стратегии популяции.

ПРАКТИЧЕСКАЯ РАБОТА № 5

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ЧАСТЕЙ ПОПУЛЯЦИИ И МЕЖДУ ПОПУЛЯЦИЯМИ РАЗНЫХ ВИДОВ

Цель работы: рассмотрение особенностей обитания популяции мучного хрущака, а также оценка степени взаимосвязи и взаимоотношений с другими популяциями.

Организмы, составляющие природные популяции, не существуют **отдельно друг от друга**, а обычно находятся во многообразных сложных взаимоотношениях. Поэтому ученые-экологи всегда уделяют много внимания взаимодействиям популяций разных видов.

Популяции организмов вступают между собой в **самые различные взаимоотношения**, в результате которых происходит положительное или отрицательное влияние одних видов на другие.

Если две популяции сосуществуют на одном и том же местообитании, то присутствие каждой из них может, очевидно, либо способствовать ускорению роста второй, либо замедлять его, но, возможно, скорость роста одной из популяций никак не меняется при наличии второй. Обозначим ускорение роста знаком «+», замедление роста знаком «-», а отсутствие влияния – «0». Тогда получим шесть основных типов межпопуляционных взаимодействий.

Исследования, проведенные во многих регионах, документально подтверждают, что во **фрагментированных ландшафтах** происходит локальное исчезновение видов, изменение состава и обилия аборигенных видов, способствующее внедрению сорняков, и другие формы биотического обеднения среды. Именно поэтому **фрагментация** стала основным предметом исследований и дискуссий в природоохранной биологии.

В некоторых случаях влияние фрагментации на биоразнообразии бросается в глаза, в то время как в других случаях воздействие фрагментации оказывается косвенным и трудноуловимым. **Некоторые эффекты сказываются почти сразу** после начального нарушения, тогда как другие полностью проявляются на протяжении десятилетий, или же еще не достигли своего окончательного выражения.

Вследствие мозаичности средовые характеристики, от которых зависит существование видов, пространственно варьируют, при этом многие виды могут быть представлены в форме **метапопуляций** – систем локальных популяций, связь между которыми поддерживается за счет расселения особей.

Последствия фрагментации проявляются на разных уровнях биологической организации. Это может быть изменение частоты генов в популяции или же изменение распространения видов и экосистем в масштабах континента.

Задание 1.

Рассмотрите таблицу количества жуков мучного хрущака в различные сроки проведения опыта (таблица):

Таблица – Численность жуков мучного хрущака в различные сроки опыта

| Условия опыта и вид жуков | Количество жуков через дней | | | | | | | | | | | | |
|------------------------------|-----------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| | 60 | 120 | 180 | 240 | 300 | 360 | 420 | 480 | 540 | 600 | 660 | 720 | 780 |
| Без паразита | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Tribolium confusum</i> | 16 | 52 | 52 | 42 | 35 | 24 | 15 | 11 | 8 | 3 | 4 | 3 | 0 |
| <i>T. castaneum</i> | 80 | 76 | 70 | 88 | 88 | 92 | 120 | 142 | 210 | 172 | 120 | 64 | 122 |
| С паразитом | | | | | | | | | | | | | |
| <i>T. confusum</i> | 50 | 46 | 42 | 44 | 50 | 70 | 46 | 68 | 52 | 50 | 52 | 46 | 48 |
| <i>T. castaneum</i> | 42 | 120 | 104 | 52 | 8 | 4 | 3 | 3 | 5 | 3 | 2 | 8 | 3 |

2 Начертите график численности жуков двух видов в культуре без паразита.

3 Ответьте письменно на следующие вопросы:

- А) Какой вид более конкурентоспособен при этих условиях?
- Б) Сколько времени жуки могут существовать совместно?
- В) Какие закономерности можно отметить в динамике численности конкурентоспособного вида?

4 Начертите график численности жуков двух видов в культуре с паразитом.

5 Ответьте письменно на следующие вопросы:

- А) Чем можно объяснить ход численности обоих видов при распространении в культуре паразита?
- Б) Каковы особенности кривой численности более конкурентоспособного в этих условиях вида?
- В) Случаен ли ход кривых при стабильной численности популяции?

Вопросы для самопроверки

- 1 Фрагментированность популяции и ее причины.
- 2 Критерии выделения метапопуляций.
- 3 Стресс и его роль в популяции.
- 4 Внутривидовая агрессия и конкуренция и их роль в популяции.
- 5 Иерархия и ее роль в популяции.

ПРАКТИЧЕСКАЯ РАБОТА № 6

УПРАВЛЕНИЕ ПОПУЛЯЦИЕЙ

Цель работы: изучить основные принципы управления популяциями разных видов животных и растений.

При разработке методов управления экологическими системами используют общие принципы теории управления и методы системного анализа. Их применение к экологическим системам жестко ограничено.

Методы из теории управления могут быть адекватными, если учитывать их принципиальными особенностями, характеризующиеся явлениями запаздывания, кумулятивными эффектами, порогами в проявлении реакции, большим числом переменных, нелинейными зависимостями, изменением силы и направления взаимосвязи между ними на разных фазах изменения их состояния.

Методы системного анализа – это модели, показывающие ту или иную степень адекватности реального процесса изменения состояния экологической системы. Считают, чем больше особенностей изучаемой системы находят свое отражение в модели, тем ближе эта модель к действительности, но сложная модель имеет много степеней логической свободы.

Модели поведения экологических систем могут быть математические и качественные. При использовании любой модели необходимо изучать степень правдоподобия. В большинстве известных случаев результаты моделирования эксплуатации популяций охотничьих животных не совпадают с реальными ситуациями в природных популяциях при тех же режимах. Это происходит вследствие того, что в моделях не учитывается роль важных внутрипопуляционных механизмов регуляции численности.

Системный анализ может оказаться бессодержательным по отношению к природным процессам, если не известны законы перехода экологической системы из одного состояния в другое. Для моделирования и решения задач управления эксплуатируемыми популяциями необходимо иметь:

Исчерпывающие сведения об управляемом объекте;

Информацию о среде, в которой объект функционирует;

Строго сформулированные требования к тому состоянию объекта, которое должно быть достигнуто в процессе управления;

Сведения о качестве процесса управления, то есть о некоторых количественных и качественных показателях, которые могут быть максимизированы или минимизированы;

Данные об ограничениях, которые не могут быть нарушены в процессе управления. Однако наши знания о функционировании экологических систем никогда не будут достаточно полными.

При разработке стратегии и тактики управления усилия должны быть направлены, с одной стороны, на снижение степени неопределенности получаемой информации, с другой, – на разработку методов извлечения из нее полезной части.

Задание 1.

Определить нормы добычи охотничьих зверей.

Для рационального использования популяций охотничьих животных необходимо знать их численность и величину ее прироста.

Это позволяет планировать добычу таким образом, чтобы сохранить воспроизводимое поголовье на уровне, позволяющем получить приплод для компенсации хозяйственного изъятия.

Планирование промыслового запаса и есть **нормирование добычи**. **Норматив промыслового запаса** – это количественное выражение численности охотничьих животных, которых можно добыть на территории охотничьего хозяйства, района, области в течение года.

Задача планирования и нормирования добычи находится в компетенции специалистов охотоведов охотничьих хозяйств, а в области – в компетенции управления охотничьего хозяйства.

Используя данные, приведенные в таблице 1 и справочные данные таблиц 2 и 3 определите нормы добычи диких животных, соответственно своему варианту.

Таблица 1 – Варианты заданий

| Вариант | Класс бонитета в хозяйстве | Площадь хозяйства тыс. га | Вид животного | Фактическая численность шт./тыс.га | Норма изъятия, % |
|---------|----------------------------|---------------------------|---------------|------------------------------------|------------------|
| 1 | I | 800 | лось | 17 | 12 |
| 2 | II | 900 | олень | 10 | 10 |
| 3 | III | 1000 | кабан | 6 | 15 |
| 4 | IV | 700 | лось | 2 | 13 |
| 5 | IV | 900 | олень | 3 | 12 |

Таблица 2 – Оптимальная плотность животных по бонитетам, шт./тыс.га

| Вид | Класс бонитета | | | | |
|-------|----------------|----|-----|----|---|
| | I | II | III | IV | V |
| лось | 23 | 8 | 5 | 3 | 1 |
| олень | 30 | 16 | 10 | 5 | 1 |
| кабан | 20 | 12 | 8 | 4 | 1 |

Таблица 3 – Структура популяций разных видов животных и средние нормы добычи

| Вид | Удельный вес самок, % | Величина помета, шт. | Удельный вес сеголетков к началу промысла, % | Норма добычи от осенней численности, % |
|-------|-----------------------|----------------------|--|--|
| лось | 47 | 1,1 | 15–18 | 10–16 |
| олень | 34–44 | 1–2 | 20–28 | 10–15 |

| | | | | |
|-------|----|-----|----|-------|
| кабан | 52 | 6,5 | 50 | 15–20 |
|-------|----|-----|----|-------|

Полученные результаты занесите в таблицу 4

Таблица 4 – Нормы добычи диких животных

| Вид | Класс бонитета в хозяйстве | Оптимальная численность соответствующая бонитету, шт./тыс.га | Фактическая численность шт./тыс.га | Теоретическая норма добычи, % | Возможная предельная добыча за год с площади хозяйства, шт. |
|-------|----------------------------|--|------------------------------------|-------------------------------|---|
| лось | | | | | |
| олень | | | | | |
| кабан | | | | | |

Студентам необходимо научиться нормировать добычу отдельных видов зверей и птиц. Для этого используются данные по бонитировке охотничьих угодий (таблица 2), а также указания преподавателя. Расчет норм добычи заносится в таблицу 4, при этом в качестве справочного материала используются данные таблицы 3.

Пример расчета нормы добычи лося. Был определен средневзвешенный бонитет охотничьих угодий – IV. Оптимальная численность лосей (таблица 2), соответствующая этому бонитету 3 особи на 1000 га угодий. **Фактическая же численность составила по результатам учета 1 лось на 1000 га (эти данные указывает преподаватель для каждого студента).** Площадь хозяйства – 800 тыс. га. Следовательно, фактическая численность лосей в хозяйстве будет 1 лось/ тыс. га x 800 тыс. га = 800 лосей.

Норматив изъятия (таблица 3) равен 10–16 %, для примера возьмем 12 %. Следовательно, из общей численности можно отстрелять 800 лосей x 12% = 96 лосей.

Оптимальная же численность лосей в хозяйстве должна бы быть 3 лось / тыс. га x 800 тыс. га = 2400 лосей.

Таким образом, численность лосей намного ниже оптимальной. В этих условиях надо либо совсем отказаться от промысла, пока численность не достигнет оптимальной или отстреливать менее 12 % в год, чтобы за счет прироста происходило увеличение плотности популяции. Если принят первый вариант, то в последней колонке таблицы 4 записываем «Промысел не производится». В другом варианте, допустим, решили, что промысел будем производить, но в минимальных размерах, так, чтобы через 20 лет численность достигла оптимальной.

Разница между оптимальной и фактической численностью составит:
2400 лосей - 800 лосей = 1600 лосей.

Чтобы ликвидировать эту разницу надо увеличивать каждый год численность популяции лосей: 1600 лосей: 20 лет = 80 лосей, а отсюда норматив изъятия должен быть уменьшен:

96 лосей – 80 лосей = 16 лосей.

Если ежегодно отстреливать по 16 лосей, то через 20 лет численность может достигнуть оптимальной.

Вообще же срок 20 лет очень большой, за это время может произойти качественное изменение угодий, например, уменьшится или увеличится количество молодняка, соответственно изменятся бонитет и оптимальная численность. В связи с этим вряд ли целесообразно организовывать отстрел.

Вопросы для самопроверки

- 1 Задачи управления популяциями.
- 2 Особенности управления популяциями ресурсных видов.
- 3 Особенности управления популяциями редких видов.
- 4 Особенности управления популяциями нежелательных видов.
- 5 Планы управления популяциями, принципы их формирования и реализации.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

3 КОНТРОЛЬ ЗНАНИЙ

3.1 Перечень вопросов к экзамену ПОПУЛЯЦИИ: ЭКОЛОГИЯ И УПРАВЛЕНИЕ

1. Популяционная биология в системе биологических наук. Значение популяционных исследований для прикладной биологии.
2. Популяция. История появления и становления понятия, определения. Эволюционно-генетическое и эколого-демографическое направления в исследовании популяций.
3. Особенности популяций растений и грибов, разных групп животных.
4. Понятия «ценопопуляция» и «элементарная демографическая единица ОДЕ».
5. Критерии выделения популяций у разных групп организмов. Примеры выделения популяций в природе.
6. Представление об элементе (счетной единице) популяции. Морфологическая и фитоценотическая счетные единицы и их использование при изучении популяции растений, имеющих разные типы биоморф.
7. Размер популяции. Общая численность популяции.
8. Подходы к определению ареала популяции у разных групп.
9. Подходы к определению площади популяции у разных групп.
10. Подходы к оценке числа особей в популяции у разных групп.
11. Плотность популяции (средняя, экологическая) и способы ее определения.
12. Факторы, влияющие на величину популяции. Понятие о минимальной и эффективной величине популяции.
13. Пространственное распределение особей по площади: методы изучения, интерпретация полученных кривых распределения.
14. Факторы, определяющие пространственную структуру популяции.
15. Абсолютный и относительный возраст организма. Астрономический и репродуктивный возраст.
16. Возрастные (демографические) пирамиды как средство отображения возрастной структуры популяции.
17. Концепция дискретного описания онтогенеза. Типы онтогенеза растений, его периодизация.
18. Понятие о возрастных группах. Классификация популяций по спектру возрастных состояний.
19. Понятие «базовый спектр»; биологические свойства вида, определяющие характер базового спектра; типы базовых спектров, их полночленность и неполночленность.
20. Особенности возрастных состояний растений разных жизненных форм.
21. Поливариантность развития растений. Классы временной поливариантности развития растений.
22. Общее представление о жизненности (жизненном состоянии) особи;

параметры, ее определяющие. Изменение жизненности особи в ходе онтогенеза. Квазисенильность как проявление крайне низкой жизненности.

23. Методы изучения жизненности особей. Понятие «размерные (или виталитетные) спектры».

24. Оценка жизненного состояния популяции по размерному спектру. Использование размерных спектров в качестве характеристики популяций.

25. Первичное, вторичное и третичное соотношение полов. Возможные причины, вызывающие отклонения в соотношении полов.

26. Современные представления о половом отборе в популяциях.

27. Половая структура популяций высших споровых и семенных растений.

28. Генетическая гетерогенность популяций. Факторы динамики генетической структуры популяций.

29. Современные представления о механизмах, обуславливающих генетическую гетерогенность популяций.

30. Ген и фен. Выделение фенотипов. Применение фенотипов в популяционных исследованиях. Фенетическая структура популяций.

31. Этологическая структура популяций у животных, подходы к ее определению.

32. Типы репродуктивной агрегированности. Моногамия, полигамия, промискуитет, их адаптивная роль. Поведенческие механизмы саморегуляции популяции.

33. Реакция организма и популяции на воздействие основных экологических факторов. Аут- и синэкологическая амплитуда.

34. Причины различий значений амплитуды между организмом и популяцией. Зависимость реакции популяции на воздействие экологических факторов от типа стратегии.

35. Понятие оптимума организма и популяции. Выбор критерия оптимальности.

36. Оценка состояния популяций. Критическое и устойчивое состояние популяции. Адаптация на организменном и популяционном уровнях.

37. Рождаемость, смертность, мгновенная скорость роста. Представление о биотическом потенциале вида.

38. Модели роста численности популяции.

39. Способы регуляции численности популяции. Регуляционизм, стохастизм, концепция саморегуляции. Популяционные циклы.

40. Популяционные стратегии. Классификация типов стратегий (системы Мак-Артура - Уилсона и Раменского - Грайма). Связь особенностей динамики популяции с различными типами популяционных стратегий.

41. Типы самоподдержания популяций у растений. Семенное самоподдержание; потенциальная и реальная (или фактическая) семенная продуктивность, репродуктивное усилие. Факторы, определяющие эти показатели.

42. Вегетативное самоподдержание; типы вегетативного размножения и их роль в самоподдержании популяций. Факторы, определяющие

прохождение процессов вегетативного возобновления популяций.

43. Соотношение семенного и вегетативного размножения при смешанном способе самоподдержания популяции (в зависимости от биотических и абиотических факторов среды и стабильности сообщества).

44. Фрагментированность популяции и ее причины.

45. Возможные модели популяционной структуры (stepping-stone популяции, source-sink популяции, «классические» метапопуляции).

46. Особенности взаимодействия между субпопуляциями в зависимости от типа взаимодействия. Критерии выделения метапопуляций.

47. Основные метапопуляционные модели (модель двух популяций, модель Левина, модель решетки).

48. Внутрипопуляционные взаимодействия у животных. Групповой эффект. Массовый эффект.

49. Стресс, внутривидовая агрессия и конкуренция, иерархия, их роль и последствия.

50. Типы взаимодействий. Классификация типов взаимоотношений.

51. Конкуренция. Виды конкуренции. Понятие о диффузной конкуренции.

52. Комменсализм и мутуализм, их роль для популяций разных групп организмов.

53. Аменсализм. Примеры аменсализма (одностороннее и взаимное отрицательное средообразование, аллелопатия).

54. Паразитизм. Взаимоотношения типа паразит-хозяин, понятия. Адаптации. Примеры паразитизма. Влияние на плотность популяции.

55. Мутуализм. Примеры мутуализма и его роль в формировании структуры популяции.

56. Принципы управления популяцией. Задачи управления популяциями.

57. Мониторинг трендов динамики популяций.

58. Популяция как единица эксплуатации и единица регулирования.

59. Особенности управления популяциями ресурсных, редких и нежелательных видов.

60. Планы управления популяциями, принципы их формирования и реализации.

3.2 Критерии оценок по дисциплине

10 баллов (десять):

- систематизированные, глубокие и полные знания по всем разделам учебной программы, а также по основным вопросам, выходящим за ее пределы;
- точное использование научной терминологии (в том числе на иностранном языке), стилистически грамотное, логически правильное изложение ответа на вопросы;
- безупречное владение инструментарием учебной дисциплины, умение его эффективно использовать в постановке и решении научных и профессиональных задач;
- выраженная способность самостоятельно и творчески решать сложные проблемы в нестандартной ситуации;
- полное и глубокое усвоение основной и дополнительной литературы, рекомендованной учебной программой дисциплины;
- умение ориентироваться в теориях, концепциях и направлениях по изучаемой дисциплине и давать им критическую оценку, использовать научные достижения других дисциплин;
- творческая самостоятельная работа на практических, лабораторных занятиях, активное участие в групповых обсуждениях, высокий уровень культуры исполнения заданий.

9 баллов (девять):

- систематизированные, глубокие и полные знания по всем разделам учебной программы;
- точное использование научной терминологии (в том числе на иностранном языке), стилистически грамотное, логически правильное изложение ответа на вопросы;
- владение инструментарием учебной дисциплины, умение его эффективно использовать в постановке и решении научных и профессиональных задач;
- способность самостоятельно и творчески решать сложные проблемы в нестандартной ситуации в рамках учебной программы;
- полное усвоение основной и дополнительной литературы, рекомендованной учебной программой дисциплины;
- умение ориентироваться в основных теориях, концепциях и направлениях по изучаемой дисциплине и давать им критическую оценку;
- самостоятельная работа на практических, лабораторных занятиях;
- творческое участие в групповых обсуждениях, высокий уровень культуры исполнения заданий.

8 баллов (восемь):

- систематизированные, глубокие и полные знания по всем поставленным вопросам в объеме учебной программы;
- использование научной терминологии, стилистически грамотное, логически правильное изложение ответа на вопросы, умение делать обоснованные выводы;
- владение инструментарием учебной дисциплины (методами комплексного анализа, техникой информационных технологий), умение его использовать в постановке и решении научных и профессиональных задач;
- способность самостоятельно решать сложные проблемы в рамках учебной программы;
- усвоение основной и дополнительной литературы, рекомендованной учебной программой дисциплины;
- умение ориентироваться в основных теориях, концепциях и направлениях по изучаемой дисциплине и давать им критическую оценку с позиций государственной идеологии (по дисциплинам социально-гуманитарного цикла);
- активная самостоятельная работа на практических, лабораторных занятиях, систематическое участие в групповых обсуждениях, высокий уровень культуры исполнения заданий.

7 баллов (семь):

- систематизированные, глубокие и полные знания по всем разделам учебной программы;
- использование научной терминологии (в том числе на иностранном языке), лингвистически и логически правильное изложение ответа на вопросы, умение делать обоснованные выводы;
- владение инструментарием учебной дисциплины, умение его использовать в постановке и решении научных и профессиональных задач;
- усвоение основной и дополнительной литературы, рекомендованной учебной программой дисциплины;
- умение ориентироваться в основных теориях, концепциях и направлениях по изучаемой дисциплине и давать им критическую оценку;
- самостоятельная работа на практических, лабораторных занятиях, участие в групповых обсуждениях, высокий уровень культуры исполнения заданий.

6 баллов (шесть):

- достаточно полные и систематизированные знания в объеме учебной программы;

- использование необходимой научной терминологии, стилистически грамотное, логически правильное изложение ответа на вопросы, умение делать обоснованные выводы;

- владение инструментарием учебной дисциплины, умение его использовать в решении учебных и профессиональных задач;

- способность самостоятельно применять типовые решения в рамках учебной программы;

- усвоение основной литературы, рекомендованной учебной программой дисциплины;

- умение ориентироваться в базовых теориях, концепциях и направлениях по изучаемой дисциплине и давать им сравнительную оценку;

- активная самостоятельная работа на практических, лабораторных занятиях, периодическое участие в групповых обсуждениях, высокий уровень культуры исполнения заданий.

5 баллов (пять):

- достаточные знания в объеме учебной программы;

- использование научной терминологии, стилистически грамотное, логически правильное изложение ответа на вопросы, умение делать выводы;

- владение инструментарием учебной дисциплины, умение его использовать в решении учебных и профессиональных задач;

- способность самостоятельно применять типовые решения в рамках учебной программы;

- усвоение основной литературы, рекомендованной учебной программой дисциплины;

- умение ориентироваться в базовых теориях, концепциях и направлениях по изучаемой дисциплине и давать им сравнительную оценку;

- самостоятельная работа на практических, лабораторных занятиях, участие в групповых обсуждениях, высокий уровень культуры исполнения заданий.

4 балла (четыре), ЗАЧТЕНО:

- достаточный объем знаний в рамках образовательного стандарта;

- усвоение основной литературы, рекомендованной учебной программой дисциплины;

- использование научной терминологии, стилистическое и логическое изложение ответа на вопросы, умение делать выводы без существенных ошибок;

- владение инструментарием учебной дисциплины, умение его использовать в решении стандартных (типовых) задач;

- умение под руководством преподавателя решать стандартные (типовые) задачи;
- умение ориентироваться в основных теориях, концепциях и направлениях по изучаемой дисциплине и давать им оценку;
- работа под руководством преподавателя на практических, лабораторных занятиях, допустимый уровень культуры исполнения заданий.

3 балла (три), НЕЗАЧТЕНО:

- недостаточно полный объем знаний в рамках образовательного стандарта;
- знание части основной литературы, рекомендованной учебной программой дисциплины;
- использование научной терминологии, изложение ответа на вопросы с существенными лингвистическими и логическими ошибками;
- слабое владение инструментарием учебной дисциплины некомпетентность в решении стандартных (типовых) задач;
- неумение ориентироваться в основных теориях, концепциях и направлениях изучаемой дисциплины;
- пассивность на практических и лабораторных занятиях, низкий уровень культуры исполнения заданий.

2 балла (два), НЕЗАЧТЕНО:

- фрагментарные знания в рамках образовательного стандарта;
- знания отдельных литературных источников, рекомендованных учебной программой дисциплины;
- неумение использовать научную терминологию дисциплины, наличие в ответе грубых стилистических и логических ошибок;
- пассивность на практических и лабораторных занятиях, низкий уровень культуры исполнения заданий.

1 балл (один), НЕЗАЧТЕНО:

- отсутствие знаний и компетенций в рамках образовательного стандарта или отказ от ответа.

4 ВСПОМОГАТЕЛЬНЫЙ РАЗДЕЛ

4.1 Учебная программа дисциплины

Файл прилагается

4.2 Перечень рекомендуемой литературы

Основная

1. Алтухов, Ю.П. Генетические процессы в популяциях (3-е перераб. и дополн. изд.). / Ю.П. Алтухов - М.: ИКЦ Академкнига, 2003. - 431 с.
2. Галковская, Г. А. Основы популяционной экологии: Учебное пособие. / Г. А. Галковская. - Мн.: Лексис, 2001. - 232 с.
3. Гиляров, А. М. Популяционная экология / А. М. Гиляров. - М.: Издво МГУ, 1990. - 191 с.
4. Злобин, Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста / Ю. А. Злобин - Сумы: Университетская книга, 2009. - 263 с.
5. Злобин, Ю. А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения / Ю.А. Злобин, В.Г. Скляр, А.А. Клименко - Сумы: Университетская книга, 2013. - 439 с.
6. Марков, М. В. Популяционная биология растений / М.В. Марков - М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. - 387 с.
7. Хански, И. Ускользящий мир: Экологические последствия утраты местообитаний. Пер. с англ. 2-е изд. / И. Хански - М.: Т-во научных изданий КМК, 2015. - 340 с.
8. Яблоков, А. В. Популяционная биология / А. В. Яблоков. - М.: Высшая школа, 1987. - 303 с.
9. Murray, D. L. Population Ecology in Practice / D. L. Murray, V. K. Sandercock - John Wiley & Sons, 2020. - 448 p.
10. Rockwood, L. L. Introduction to Population Ecology, 2nd Edition / L. L. Rockwood - Wiley-Blackwell, 2015. - 378 p.

Перечень дополнительной литературы

1. Бигон, М. Экология. Особи, популяции и сообщества / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. - Т. 1, 2. - М.: Мир, 1989. - Т.1 - 667с.; Т.2 - 477с.
2. Вайнагий, И.В. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности на примере *Potentilla aurea* L. / И. В. Вайнагий. // Раст, ресурсы. - 1973. - Т. 9, Вып. 2. -С. 287-296.
3. Вайнагий, И. В. О методике изучения семенной продуктивности у растений / И. В. Вайнагий // Ботан. журн. - 1974. - Т. 59, № 6. - С. 826-831.
4. Дшух, Я. П. Популяцшна еколопя / Я. П. Дшух. - Кшв: ФТ)соцюцентр. 1998. - 192 с.

5. Заугольнова, Л. Б. Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений / Л. Б. Заугольнова, Л. В. Денисова, С. В. Никитина // Бюл. МОИП. Отд.биол. - 1993. - Т. 98, Вып. 5.- С. 100-108.

6. Заугольнова, Л. Б. Мониторинг фитопопуляций / Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова, А. С. Комаров, П. Г. Ханина // Успехи современной биологии. - 1993- Т. 113, Вып. 4.. - С. 402-414.

7. Злобин, Ю. А. Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений / Ю. А. Злобин. - Казань: КГУ, 1989. - 147 с.

8. Пианка, Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. - М.: Мир, 1981. - 400 с.

9. Солбриг, О. Популяционная биология и эволюция / О. Солбриг, Д. Солбриг. - М.: Мир, 1982. - 488 с.

10. Уиттекер, Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер - М.: Прогресс, 1980. - 326 с.

11. Hanski, I. A. Metapopulation Ecology / I. A. Hanski. - Oxford University Press, Oxford, 1999. - 530 p.

12. Hanski, I. A. Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations / I. A. Hanski, O. E. Gaggiotti. - Academic Press, 2004. - 712 p.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРНИЦЫ

**Учреждение образования
«Гомельский государственный университет имени Франциска Скорины»**

УТВЕРЖДАЮ

Проректор по учебной работе
ГГУ имени Ф. Скорины

_____ И.В. Семченко

_____ 2020

Регистрационный № УД-_____/уч.

ПОПУЛЯЦИИ: ЭКОЛОГИЯ И УПРАВЛЕНИЕ

**Учебная программа учреждения высшего образования по учебной
дисциплине для специальности
1-31 80 01 Биология**

2020 г.

Учебная программа составлена на основе Образовательного стандарта высшего образования второй ступени (магистратура) ОСВО 1-31 80 01-2019, утвержденного постановлением Министерства образования № 81 от 26.06.2019, учебных планов ГГУ имени Ф. Скорины специальности 1-31 80 01 Биология, регистрационные номера G 31-2-01/Д-19 от 09.04.2019 и G 31-2-01/З-19 от 09.04.2020.

СОСТАВИТЕЛЬ:

А.В. Гулаков – доцент кафедры зоологии, физиологии и генетики учреждения образования «Гомельский государственный университет имени Франциска Скорины», кандидат биологических наук, доцент

РЕКОМЕНДОВАНА К УТВЕРЖДЕНИЮ:

Кафедрой зоологии, физиологии и генетики УО «ГГУ им. Ф. Скорины» (протокол № от 2020),

Научно-методическим советом ГГУ имени Ф. Скорины (протокол № 6 от 20.05.2020)

ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА

Цель и задачи учебной дисциплины:

Цель учебной дисциплины – получение студентами глубоких, системных знаний о пространственной, временной и функциональной структуре популяций разных групп организмов – растений, грибов, животных. Представленный материал призван обеспечить достаточный уровень знаний современных специалистов-биологов, которые должны получить не только теоретическую подготовку, но и быть способными применять свои знания на практике.

Задачи учебной дисциплины:

- дать представление о специфике подходов к выделению популяций у разных групп организмов;
- ознакомить с основными статическими и динамическими показателями, характеризующими популяции разных групп организмов;
- охарактеризовать влияние основных экологических факторов на популяции разных групп организмов;
- дать общую характеристику основных процессов самоподдержания популяций разных групп организмов с учетом их специфики;
- охарактеризовать основные типы взаимодействий между частями популяции и между популяциями различных видов.

Место учебной дисциплины в системе подготовки магистра.

Учебная дисциплина относится к компоненту учреждения образования учебного плана и входит учебный модуль «Популяционная биология».

Связи с другими учебными дисциплинами, включая учебные дисциплины компонента учреждения высшего образования, дисциплины специализации.

Учебная программа составлена с учетом межпредметных связей с учебными дисциплинами «Энвйронметология», «Популяционная геномика», «Принципы управления биологическими ресурсами» и др.

Требования к компетенциям:

Освоение учебной дисциплины «Популяции: экология и управление» совместно с учебной дисциплиной «Популяционная геномика» должно обеспечить формирование специализированной компетенции СК-5 «Владеть системой знаний о структуре и организации популяции в аспектах геном-генофонд-организм, применять в профессиональной деятельности современные принципы управления популяциями в целях их охраны и устойчивого использования».

В результате освоения учебной дисциплины обучающийся должен:

знать:

- понятия популяции, ценопопуляции, элементарной демографической единицы, метапопуляции;
- основные статические и динамические показатели популяций разных групп организмов;
- сущность и специфику процессов самоподдержания популяций разных групп организмов;
- основные типы внутри- и межпопуляционных взаимодействий;

уметь:

- выделять популяции, ценопопуляции, элементарные демографические единицы, метапопуляции разных групп организмов в природных условиях;
- определять основные статические и динамические показатели популяций разных групп организмов с учетом их специфики;
- оценивать влияние основных экологических факторов на популяции разных групп организмов; владеть:
- основными подходами к управлению популяциями разных групп организмов.

Структура учебной дисциплины.

Общее количество часов для **магистрантов дневной формы обучения** – 198 (6 академических единиц); аудиторное количество часов – 54, из них: лекции – 18, практические занятия – 12, управляемой самостоятельной работы – 24 часа. Форма отчетности – экзамен.

Общее количество часов для **магистрантов заочной формы обучения** – 108 (3 академические единицы); аудиторное количество часов – 16, из них: лекции – 12, практические занятия – 4. Форма отчетности – экзамен.

СОДЕРЖАНИЕ УЧЕБНОГО МАТЕРИАЛА

Раздел 1. ВВЕДЕНИЕ

Тема 1.1 Популяционная биология в системе биологических наук.

Значение популяционных исследований для прикладной биологии. Популяция. История появления и становления понятия, определения. Эволюционно-генетическое и эколого-демографическое направления в исследовании популяций. Особенности популяций растений и грибов, разных групп животных. Понятия «ценопопуляция» и «элементарная демографическая единица (ЭДЕ)». Критерии выделения популяций у разных групп организмов. Примеры выделения популяций в природе.

Раздел 2. ПОПУЛЯЦИЯ В ПРОСТРАНСТВЕ

Тема 2.1 Размерные показатели популяции растений и грибов.

Представление об элементе (счетной единице) популяции. Морфологическая и фитоценотическая счетные единицы и их использование при изучении популяции растений, имеющих разные типы биоморф. Понятия «особь», «генета», «рамета», «простой индивид», «сложный индивид», «колония», «парциальный куст», «парциальный побег». Размер популяции. Общая численность популяции.

Тема 2.2 Характеристики величины популяций у животных.

Подходы к определению ареала популяции, его площади, оценке числа особей в популяции у разных групп.

Тема 2.3 Плотность популяции.

Плотность популяции (средняя, экологическая) и способы ее определения. Факторы, влияющие на величину популяции. Понятие о минимальной и эффективной величине популяции.

Тема 2.4 Пространственное распределение особей и популяций.

Пространственное распределение особей по площади: случайное, регулярное, групповое (контагиозное) и клинальное; методы изучения, интерпретация полученных кривых распределения. Факторы, определяющие пространственную структуру популяции.

Тема 2.5 Возрастная структура популяции.

Абсолютный и относительный возраст организма. Астрономический и репродуктивный возраст. Возрастные (демографические) пирамиды как средство отображения возрастной структуры популяции.

Сложности определения абсолютного возраста у растений. Концепция дискретного описания онтогенеза. Типы онтогенеза растений, его пе-

риодизация. Понятие о возрастных группах. Классификация популяций по спектру возрастных состояний (инвазионные, нормальные, регрессивные). Понятие «базовый спектр»; биологические свойства вида, определяющие характер базового спектра; типы базовых спектров, их полночленность и неполночленность. Особенности возрастных состояний растений разных жизненных форм. Поливариантность развития растений. Классы временной поливариантности развития растений: ускоренное развитие, замедленное развитие, вторичный покой и реверсия в более молодые возрастные состояния.

Структура популяций растений по размеру элементов. Общее представление о жизненности (жизненном состоянии) особи; параметры, ее определяющие. Изменение жизненности особи в ходе онтогенеза. Квазисенильность как проявление крайне низкой жизненности. Методы изучения жизненности особей. Понятие «размерные (или виталитетные) спектры», оценка жизненного состояния популяции (процветающая, равновесная, деградирующая) по размерному спектру: с помощью усредненных балловых показателей или оценки асимметрии распределения. Использование размерных спектров в качестве характеристики популяций.

Тема 2.6 Половая структура популяций.

Первичное, вторичное и третичное соотношение полов. Возможные причины, вызывающие отклонения в соотношении полов: генетические, онтогенетические, экологические. Современные представления о половом отборе в популяциях. Половая структура популяций высших споровых и семенных растений. Понятие «двудомность», распространенность этого явления среди семенных растений.

Тема 2.7 Генетическая и фенетическая структура популяций.

Генетическая гетерогенность. Факторы динамики генетической структуры популяций. Современные представления о механизмах, обуславливающих генетическую гетерогенность популяций. Ген и фен. Выделение фенов. Применение фенов в популяционных исследованиях. Фенетическая структура популяций.

Тема 2.8 Этологическая структура популяций.

Этологическая структура популяций у животных, подходы к ее определению. Типы репродуктивной агрегированности. Моногамия, полигамия, промискуитет, их адаптивная роль. Поведенческие механизмы саморегуляции популяции.

Раздел 3. ПОПУЛЯЦИЯ ВО ВРЕМЕНИ

Тема 3.1 Влияние экологических факторов на параметры популяций.

Реакция организма и популяции на воздействие основных экологиче-

ских факторов. Аут- и синэкологическая амплитуда. Причины различий значений амплитуды между организмом и популяцией. Зависимость реакции популяции на воздействие экологических факторов от типа стратегии. Понятие оптимума организма и популяции. Выбор критерия оптимальности. Оценка состояния популяций. Критическое и устойчивое состояние популяции. Адаптация на организменном и популяционном уровнях.

Тема 3.2 Основные динамические характеристики популяции.

Рождаемость, смертность, мгновенная скорость роста. Представление о биотическом потенциале вида. Модели роста численности популяции. Способы регуляции численности популяции. Регуляционизм, стохастизм, концепция саморегуляции. Популяционные циклы. Популяционные стратегии. Классификация типов стратегий (системы Мак-Артура - Уилсона и Раменского - Грайма). Связь особенностей динамики популяции с различными типами популяционных стратегий.

Тема 3.3 Самоподдержание популяций у растений.

Типы самоподдержания популяций у растений. Семенное самоподдержание; потенциальная и реальная (или фактическая) семенная продуктивность, репродуктивное усилие. Факторы, определяющие эти показатели; формирование банка семян в почве; развитие всходов; смертность, типы кривых выживания для однолетников и многолетников, формула периода полуизреживания популяции. Вегетативное самоподдержание; типы вегетативного размножения и их роль в самоподдержании популяций. Факторы, определяющие протекание процессов вегетативного возобновления популяций. Соотношение семенного и вегетативного размножения при смешанном способе самоподдержания популяции (в зависимости от биотических и абиотических факторов среды и стабильности сообщества).

Тема 3.4 Взаимодействие частей популяции.

Фрагментированность популяции и ее причины. Возможные модели популяционной структуры (stepping-stone популяции, source-sink популяции, «классические» метапопуляции). Особенности взаимодействия между субпопуляциями в зависимости от типа взаимодействия. Критерии выделения метапопуляций. Основные метапопуляционные модели (модель двух популяций, модель Левина, модель решетки). Внутрипопуляционные взаимодействия у животных. Групповой эффект. Массовый эффект. Стресс, внутривидовая агрессия и конкуренция, иерархия, их роль и последствия.

Тема 3.5 Взаимодействие между популяциями разных видов.

Типы взаимодействий. Классификация типов взаимоотношений (по субъектам, по способам воздействия, по участию среды, по роли среды в питании растений и др.). Конкуренция. Виды конкуренции. Понятие о диффузной конкуренции. Комменсализм и мутуализм, их роль для популяций разных групп организмов. Аменсализм. Примеры аменсализма (одно-

стороннее и взаимное отрицательное средообразование, аллелопатия). Паразитизм. Взаимоотношения типа паразит-хозяин, понятия. Адаптации. Примеры паразитизма. Влияние на плотность популяции. Мутуализм.

Раздел 4. УПРАВЛЕНИЕ ПОПУЛЯЦИЕЙ

Тема 4.1 Принципы управления популяцией.

Задачи управления популяциями. Мониторинг трендов динамики популяций. Популяция как единица эксплуатации и единица регулирования. Особенности управления популяциями ресурсных, редких и нежелательных видов. Планы управления популяциями, принципы их формирования и реализации.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРНИЦЫ

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКАЯ КАРТА ДИСЦИПЛИНЫ
дневной формы получения высшего образования 2 ступени (магистратура)

| Номер раздела, темы, занятия | Название раздела, темы занятия; перечень изучаемых вопросов | Количество аудиторных часов | | | | | Количество часов УСР | Формы контроля знаний |
|------------------------------|--|-----------------------------|----------------------|---------------------|----------------------|------|----------------------|-----------------------|
| | | лекции | практические занятия | семинарские занятия | лабораторные занятия | Иное | | |
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
| 1 | Введение | 2 | | | | | | |
| 1.1 | Популяционная биология в системе биологических наук 1 Значение популяционных исследований для прикладной биологии. 2 Понятия «ценопопуляция» и «элементарная демографическая единица (ЭДЕ)». 3 Примеры выделения популяций в природе. | 2 | | | | | | |
| 2 | Популяция в пространстве | 10 | 6 | | | | 12 | |
| 2.1 | Размерные показатели популяции растений и грибов 1 Представление об элементе (счетной единице) популяции. 2. Понятия «особь», «генета», «рамета», «простой индивид», «сложный индивид», «колония», «парциальный куст», «парциальный побег». 3 Размер популяции. Общая численность популяции. | | | | | | 4 | |
| 2.2 | Характеристики величины популяций у животных 1 Подходы к определению ареала популяции. 2 Подходы к определению числа особей в популяции у разных групп. | 2 | 2 | | | | | Контрольная работа |

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
|-----|--|---|---|---|---|---|---|--------------------|
| 2.3 | Плотность популяции 1 Плотность популяции (средняя, экологическая) и способы ее определения. 2 Факторы, влияющие на величину популяции. 3 Понятие о минимальной и эффективной величине популяции. | 2 | | | | | | |
| 2.4 | Пространственное распределение особей и популяций 1 Пространственное распределение особей по площади. 2 Случайное, регулярное, групповое (контагиозное) и клинальное распределение. 3 Факторы, определяющие пространственную структуру популяции. | | | | | | 4 | |
| 2.5 | Возрастная структура популяции 1 Абсолютный и относительный возраст организма. 2 Сложности определения абсолютного возраста у растений. 3 Структура популяций растений по размеру элементов 4 Использование размерных спектров в качестве характеристики популяций. | 2 | 2 | | | | | Контрольная работа |
| 2.6 | Половая структура популяций 1 Первичное, вторичное и третичное соотношение полов. 2 Современные представления о половом отборе в популяциях. 3 Понятие «двудомность», распространенность этого явления среди семенных растений. | 2 | 2 | | | | | Контрольная работа |
| 2.7 | Генетическая и фенетическая структура популяций 1 Генетическая гетерогенность. 2. Ген и фен. Выделение фенов. 3 Фенетическая структура популяции. | 2 | | | | | | |
| 2.8 | Этологическая структура популяций 1 Этологическая структура популяций у животных. 2 Моногамия, полигамия, промискуитет, их адаптивная роль. 3 Поведенческие механизмы саморегуляции популяции. | | | | | | 4 | |

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
|-----|--|----|----|---|---|---|----|--------------------|
| 3 | Популяция во времени | 4 | 4 | | | | 12 | |
| 3.1 | Влияние экологических факторов на параметры популяций 1 Реакция организма и популяции на воздействие экологических факторов. 2 Понятие оптимума организма и популяции. 3 Критическое и устойчивое состояние популяции. 4 Адаптация на организменном и популяционном уровнях. | 2 | 2 | | | | 4 | Контрольная работа |
| 3.2 | Основные динамические характеристики популяции 1 Рождаемость, смертность, мгновенная скорость роста. 2 Способы регуляции численности популяции. 3 Связь особенностей динамики популяции с различными типами популяционных стратегий. | 2 | 2 | | | | | Контрольная работа |
| 3.3 | Самоподдержание популяций у растений 1 Типы самоподдержания популяций у растений. 2 Вегетативное самоподдержание; типы вегетативного размножения и их роль в самоподдержании популяций растений. 3 Соотношение семенного и вегетативного размножения при смешанном способе самоподдержания популяции | | | | | | 4 | |
| 3.4 | Взаимодействие частей популяции 1 Фрагментированность популяции и ее причины. 2 Критерии выделения метапопуляций. 3 Стресс, внутривидовая агрессия и конкуренция, иерархия, их роль. | | | | | | 4 | |
| 4 | Управление популяцией | 2 | 2 | | | | | |
| 4.1 | Принципы управления популяцией 1 Задачи управления популяциями. 2 Особенности управления популяциями ресурсных, редких и нежелательных видов. 3 Планы управления популяциями, принципы их формирования и реализации. | 2 | 2 | | | | | Контрольная работа |
| | | 18 | 12 | | | | 24 | Экзамен |

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКАЯ КАРТА ДИСЦИПЛИНЫ
заочной формы получения высшего образования 2 степени (магистратура)

| Номер раздела, темы, занятия | Название раздела, темы занятия; перечень изучаемых вопросов | Количество аудиторных часов | | | | | Количество часов УСР | Формы контроля знаний |
|------------------------------|--|-----------------------------|----------------------|---------------------|----------------------|------|----------------------|-----------------------|
| | | лекции | практические занятия | семинарские занятия | лабораторные занятия | Иное | | |
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
| 1 | Введение | 2 | | | | | | |
| 1.1 | Популяционная биология в системе биологических наук 1 Значение популяционных исследований для прикладной биологии. 2 Понятия «ценопопуляция» и «элементарная демографическая единица (ЭДЕ). 3 Примеры выделения популяций в природе. | 2 | | | | | | |
| 2 | Популяция в пространстве | 6 | 2 | | | | | |
| 2.1 | Размерные показатели популяции растений и грибов 1 Представление об элементе (счетной единице) популяции. 2. Понятия «особь», «генета», «рамета», «простой индивид», «сложный индивид», «колония», «парциальный куст», «парциальный побег». 3 Размер популяции. Общая численность популяции. | Самостоятельное изучение | | | | | | |
| 2.2 | Характеристики величины популяций у животных 1 Подходы к определению ареала популяции. 2 Подходы к определению числа особей в популяции у разных групп. | 2 | | | | | | |

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
|-----|--|--------------------------|---|---|---|---|---|--------------------|
| 2.3 | Плотность популяции 1 Плотность популяции (средняя, экологическая) и способы ее определения. 2 Факторы, влияющие на величину популяции. 3 Понятие о минимальной и эффективной величине популяции. | 2 | | | | | | |
| 2.4 | Пространственное распределение особей и популяций 1 Пространственное распределение особей по площади. 2 Случайное, регулярное, групповое (контагиозное) и клинальное распределение. 3 Факторы, определяющие пространственную структуру популяции. | Самостоятельное изучение | | | | | | |
| 2.5 | Возрастная структура популяции 1 Абсолютный и относительный возраст организма. 2 Сложности определения абсолютного возраста у растений. 3 Структура популяций растений по размеру элементов 4 Использование размерных спектров в качестве характеристики популяций. | 2 | 2 | | | | | Контрольная работа |
| 2.6 | Половая структура популяций 1 Первичное, вторичное и третичное соотношение полов. 2 Современные представления о половом отборе в популяциях. 3 Понятие «двудомность», распространенность этого явления среди семенных растений. | Самостоятельное изучение | | | | | | |
| 2.7 | Генетическая и фенетическая структура популяций 1 Генетическая гетерогенность. 2. Ген и фен. Выделение фенов. 3 Фенетическая структура популяции. | Самостоятельное изучение | | | | | | |
| 2.8 | Этологическая структура популяций 1 Этологическая структура популяций у животных. 2 Моногамия, полигамия, промискуитет, их адаптивная роль. 3 Поведенческие механизмы саморегуляции популяции. | Самостоятельное изучение | | | | | | |

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
|-----|--|--------------------------|---|---|---|---|---|--------------------|
| 3 | Популяция во времени | 2 | 2 | | | | | |
| 3.1 | Влияние экологических факторов на параметры популяций 1 Реакция организма и популяции на воздействие экологических факторов. 2 Понятие оптимума организма и популяции. 3 Критическое и устойчивое состояние популяции. 4 Адаптация на организменном и популяционном уровнях. | Самостоятельное изучение | | | | | | |
| 3.2 | Основные динамические характеристики популяции 1 Рождаемость, смертность, мгновенная скорость роста. 2 Способы регуляции численности популяции. 3 Связь особенностей динамики популяции с различными типами популяционных стратегий. | 2 | 2 | | | | | Контрольная работа |
| 3.3 | Самоподдержание популяций у растений 1 Типы самоподдержания популяций у растений. 2 Вегетативное самоподдержание; типы вегетативного размножения и их роль в самоподдержании популяций растений. 3 Соотношение семенного и вегетативного размножения при смешанном способе самоподдержания популяции | Самостоятельное изучение | | | | | | |
| 3.4 | Взаимодействие частей популяции 1 Фрагментированность популяции и ее причины. 2 Критерии выделения метапопуляций. 3 Стресс, внутривидовая агрессия и конкуренция, иерархия, их роль. | Самостоятельное изучение | | | | | | |
| 4 | Управление популяцией | 2 | 2 | | | | | |
| 4.1 | Принципы управления популяцией 1 Задачи управления популяциями. 2 Особенности управления популяциями ресурсных, редких и нежелательных видов. 3 Планы управления популяциями, принципы их формирования и реализации. | 2 | 2 | | | | | Контрольная работа |
| | | 12 | 6 | | | | | Экзамен |

ИНФОРМАЦИОННО-МЕТОДИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Примерная тематика практических занятий

Практическая работа № 1. Размерные показатели популяции животных, растений и грибов.

Практическая работа № 2. Возрастная структура популяции.

Практическая работа № 3. Влияние экологических факторов на параметры популяций.

Практическая работа № 4. Основные динамические характеристики популяции.

Практическая работа № 5. Взаимодействие частей популяции и между популяциями разных видов.

Практическая работа № 6. Управление популяцией.

Примерный перечень заданий для управляемой самостоятельной работы студентов

Раздел 2. Популяция в пространстве

Контроль УСР-1 по темам: Представление об элементе (счетной единице) популяции. Понятия «особь», «генета», «рамета», «простой индивид», «сложный индивид», «колония», «парциальный куст», «парциальный побег». Размер популяции. Общая численность популяции.

Контроль УСР-2 по темам: Пространственное распределение особей по площади. Случайное, регулярное, групповое (контагиозное) и клинальное распределение. Факторы, определяющие пространственную структуру популяции.

Контроль УСР-3 по темам:

Этологическая структура популяций у животных. Моногамия, полигамия, промискуитет, их адаптивная роль. Поведенческие механизмы саморегуляции популяции.

Раздел 3. Популяция во времени

Контроль УСР-4 по темам:

Реакция организма и популяции на воздействие экологических факторов. Понятие оптимума организма и популяции. Критическое и устойчивое состояние популяции. Адаптация на организменном и популяционном уровнях.

Контроль УСР-5 по темам:

Типы самоподдержания популяций у растений. Вегетативное самоподдержание; типы вегетативного размножения и их роль в самоподдержании популяций растений. Соотношение семенного и вегетативного размножения при смешанном способе самоподдержания популяции.

Контроль УСР-6 по темам:

Фрагментированность популяции и ее причины. Критерии выделения метапопуляций. Стресс, внутривидовая агрессия и конкуренция, иерархия, их роль

Рекомендуемые формы проверки знаний

1 Контрольные работы

Рекомендуемые темы контрольных работ

- 1 Определение числа особей в популяции разных групп.
- 2 Оценка абсолютного и относительного возраста организма.
- 3 Первичное, вторичное и третичное соотношение полов в популяции.
- 4 Реакция организма и популяции на воздействие экологических факторов.
- 5 Оценка рождаемости, смертности, мгновенной скорости роста в популяции.
- 6 Особенности управления популяциями ресурсных, редких и нежелательных видов.

Рекомендуемая литература

Основная

1. Алтухов, Ю.П. Генетические процессы в популяциях (3-е перераб. и дополн. изд.). / Ю.П. Алтухов - М.: ИКЦ Академкнига, 2003. - 431 с.
2. Галковская, Г. А. Основы популяционной экологии: Учебное пособие. / Г. А. Галковская. - Мн.: Лексис, 2001. - 232 с.
3. Гиляров, А. М. Популяционная экология / А. М. Гиляров. - М.: Издво МГУ, 1990. - 191 с.
4. Злобин, Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста / Ю. А. Злобин - Сумы: Университетская книга, 2009. - 263 с.
5. Злобин, Ю. А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения / Ю.А. Злобин, В.Г. Скляр, А.А. Клименко - Сумы: Университетская книга, 2013. - 439 с.
6. Марков, М. В. Популяционная биология растений / М.В. Марков - М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. - 387 с.
7. Хански, И. Ускользящий мир: Экологические последствия утраты местообитаний. Пер. с англ. 2-е изд. / И. Хански - М.: Т-во научных изданий КМК, 2015. - 340 с.
8. Яблоков, А. В. Популяционная биология / А. В. Яблоков. - М.: Высшая школа, 1987. - 303 с.
9. Murray, D. L. Population Ecology in Practice / D. L. Murray, V. K. Sandercock - John Wiley & Sons, 2020. - 448 p.
10. Rockwood, L. L. Introduction to Population Ecology, 2nd Edition / L. L. Rockwood - Wiley-Blackwell, 2015. - 378 p.

Перечень дополнительной литературы

1. Бигон, М. Экология. Особи, популяции и сообщества / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. - Т. 1, 2. - М.: Мир, 1989. - Т.1 - 667с.; Т.2 - 477с.
2. Вайнагий, И.В. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности на примере *Potentilla aurea* L. / И. В. Вайнагий. // Раст, ресурсы. - 1973. - Т. 9, Вып. 2. -С. 287-296.
3. Вайнагий, И. В. О методике изучения семенной продуктивности у растений / И. В. Вайнагий // Ботан. журн. - 1974. - Т. 59, № 6. - С. 826-831.
4. Дщух, Я. П. Популяцшна еколопя / Я. П. Дщух. - Кшв: Фт)соццоцентр. 1998. - 192 с.
5. Заугольнова, Л. Б. Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений / Л. Б. Заугольнова, Л. В. Денисова, С. В. Никитина // Бюл. МО-ИП. Отд.биол. - 1993. - Т. 98, Вып. 5.- С. 100-108.
6. Заугольнова, Л. Б. Мониторинг фитопопуляций / Л. Б. Заугольнова, О. В. Смирнова, А. С. Комаров, П. Г. Ханина // Успехи современной биологии. - 1993- Т. 113, Вып. 4.. - С. 402-414.

7. Злобин, Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений / Ю. А. Злобин. - Казань: КГУ, 1989. - 147 с.
8. Пианка, Э. Эволюционная экология / Э. Пианка. - М.: Мир, 1981. - 400 с.
9. Солбриг, О. Популяционная биология и эволюция / О. Солбриг, Д. Солбриг. - М.: Мир, 1982. - 488 с.
10. Уиттекер, Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер - М.: Прогресс, 1980. - 326 с.
11. Hanski, I. A. Metapopulation Ecology / I. A. Hanski. - Oxford University Press, Oxford, 1999. - 530 p.
12. Hanski, I. A. Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations / I. A. Hanski, O. E. Gaggiotti. - Academic Press, 2004. - 712 p.

РЕПОЗИТОРИЙ ГГУ ИМЕНИ Ф. СКОРИНЫ

ПРОТОКОЛ СОГЛАСОВАНИЯ УЧЕБНОЙ ПРОГРАММЫ
 «РАДИАЦИОННАЯ БЕЗОПАСНОСТЬ»
 С ДРУГИМИ ДИСЦИПЛИНАМИ СПЕЦИАЛЬНОСТИ
 1–31 80 01 Биология

| Название дисциплины, с которой требуется согласование | Название кафедры | Предложения об изменениях в содержании учебной программы по изучаемой учебной дисциплине | Решение, принятое кафедрой, разработавшей учебную программу (с указанием даты и номера протокола) |
|---|---|--|---|
| Экология и рациональное природопользование | Кафедра зоологии, физиологии и генетики | Содержание учебной программы одобрить | Рекомендовать к утверждению учебную программу в представленном варианте протокол № __ от __ ____ 202__ г. |
| Зоология | Кафедра зоологии, физиологии и генетики | Содержание учебной программы одобрить | Рекомендовать к утверждению учебную программу в представленном варианте протокол № __ от __ ____ 202__ г. |
| | | | |

ДОПОЛНЕНИЯ И ИЗМЕНЕНИЯ К УЧЕБНОЙ ПРОГРАММЕ
ПО ДИСЦИПЛИНЕ «РАДИАЦИОННАЯ БЕЗОПАСНОСТЬ»

на ____ / ____ учебный год

| № № пп | Дополнения и изменения | Основание |
|--------------|------------------------|-----------|
| | | |

Учебная программа пересмотрена и одобрена на заседании кафедры
Зоологии, физиологии и генетики (протокол № ____ от _____ 201_ г.)

Заведующий кафедрой
д.б.н, профессор _____

Г.Г. Гончаренко

УТВЕРЖДАЮ

Декан биологического факультета

ГГУ имени Ф. Скорины, д.б.н., профессор _____ В.С. Аверин