



**МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФГБОУ ВО «КАЗАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
ФАКУЛЬТЕТ ЛЕСНОГО ХОЗЯЙСТВА И ЭКОЛОГИИ**

**Р.З. Гибадуллин
А.Х. Губейдуллина
С.Г. Глушко
В.Ю.Виноградов**

ЭКОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

Учебное пособие

Казань – 2019 год



УДК 504.05/06
ББК 20.1
С 89

Рекомендовано к изданию

учебно – методическим советом факультета лесного хозяйства и экологии
 КГАУ

(протокол № 6 от 13.05.2019 г.)

Рецензенты:

Кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники и физиологии
 растений Казанского Федерального университета Н.Б. Прохоренко.

Кандидат сельскохозяйственных наук, доцент Казанского государственного
 аграрного университета И.К. Сингатуллин.

Гибадуллин Р.З.

С 89. Экология животных: Учебное пособие / Р.З. Гибадуллин, А.Х.
 Губейдуллина, С.Г. Глушко, В.Ю. Виноградов. – Казань: Казанский ГАУ,
 2019. – 96 с.

ISBN

Учебное пособие разработано в соответствии с программой общего
 экологического образования. В учебном пособии рассмотрены вопросы
 взаимодействия живых организмов и их популяций со средой обитания, их
 жизненные формы, типы питания, жилища, миграции, биоритмы и пути
 приспособления к воздействию факторов среды.

Данное учебное пособие предназначено для студентов вузов,
 аспирантов и преподавателей.

УДК 504.05/06
ББК 20.1

ISBN.....

© Гибадуллин Р.З., 2019
 © Губейдуллина А.Х., 2019
 © Глушко С.Г., 2019
 © Виноградов В.Ю., 2019

СОДЕРЖАНИЕ

	Введение	4
1	Экосистема	8
2	Популяционная экология	29
4	Конкуренция	45
5	Популяция в экологии у животных. Популяционные циклы в системе хищник-жертва	53
6	Поведенческая экология	85
	Глоссарий	89
	Литература	93

ВВЕДЕНИЕ

Экология животных – это наука о взаимодействии живых организмов со средой их обитания. Классическая экология выросла из биологии. Экология животных – это междисциплинарная наука, которая образовалась на стыке зоологии, экологии и географии. Взаимоотношения организма с окружающей средой. Уровнем организации живого, на котором возможно наблюдать взаимодействия с косной средой, считают популяцию организмов определенного вида. Нам интересно как один вид взаимодействует с окружающей средой, если выразить это одним словом – аутэкология? Противоположным понятием аутэкологии является синэкология. Синэкология показывает нам, как несколько видов взаимодействуют друг с другом. Последний термин в основном согласуется с областью экологии сообщества. Сообщество - это совокупность взаимодействующих популяций, занимающих определенную территорию, живой компонент экосистемы. Сообщество функционирует как развивающаяся или не постоянная единица с различными трофическими уровнями, через него проходит поток энергии и совершается круговорот питательных веществ. Мы считаем, что экосистема состоит из двух компонентов. Один из них органический — это населяющий ее биоценоз, другой — неорганический, то есть биотоп, дающий своеобразную площадку биоценозу.[4]

Обсуждение понятия аутоэкологии является рассмотрением концепции ниши, в смысле места которое занимает вид в системе. Эта концепция проверена временем за долгую историю экологии, а сам термин стал со временем приобретать различные значения, их мы рассмотрим ниже. В самом общем смысле, однако, мы можем думать о нише населения, как о том, как члены этой популяции взаимодействуют со своей средой, как биотической, так и абиотической. Другими словами, термин «ниша» означает, где организмы живут и что они там делают?

Рассмотрение взаимодействия организмов с окружающей их средой начинается с изучения того, как специфические фенотипические характеристики членов популяции позволяют им существовать в определенной среде. Окружающая среда создает множество условий для организма: например, они должны иметь возможность получать и удерживать достаточное количество воды, выдерживать высокие или низкие температуры и получать достаточное количество питательных веществ для выживания. Многолетние исследования показали, что на уровне виды и даже популяции живые организмы часто точно подстраиваются под конкретные условия среды, в которых они живут. В последние годы все более точные подходы и инструменты позволили получить чрезвычайно подробное понимание физиологических основ функционирования организма.

Животные и, в некотором смысле, быстрорастущие растения - также могут влиять на то, как они взаимодействуют с окружающей средой посредством поведенческих средств. Например, животные могут выбирать среду обитания, в которой они проживают, и, таким образом, могут в определенной степени определять среду, которую они изменяют на протяжении всей своей жизни, а в определенном смысле и после на протяжении некоторого времени. Многие организмы перемещаются со своего места рождения на определенном этапе жизни. Хотя для растений и некоторых животных расселение является пассивным, другие виды активно выбирают, где поселиться. Поведение, конечно, является ключевым компонентом того, как большинство животных взаимодействует со своей средой. Почти все аспекты естественной истории животных имеют компонент поведения.

У большинства растений относительно небольшая способность влиять на условия окружающей среды, с которыми они контактируют. Но у растений часто есть еще один вариант, отличный от животных, а именно: они часто демонстрируют способность к существенной фенотипической пластичностью, что позволяет растению изменять свой фенотип в выгодном

для себя виде, чтобы лучше соответствовать окружающей среде. Ученые давно отметили эту способность в растениях, а зоологи стали сравнительно недавно осознавать, что многие виды животных также проявляют адаптивную фенотипическую пластичность.

Организмы животных приспосабливаются по-другому, нежели растения формируя свой жизненный цикл - то, что некоторые зарубежные авторы называют «жизненной историей», - к конкретной среде, в которой они живут. Таким образом, виды в средах с обильными ресурсами и широко распространенными угрозами могут иметь короткое время генерации и раннее размножение. И наоборот, в средах, где ресурсы более скудны, но угрозы не столь серьезны, более успешная стратегия может состоять в том, чтобы отложить репродукцию и вложиться в борьбу за ресурсы, задерживая репродукцию и в конечном счете производя меньше, но лучше подготовленное к жизни потомство.

Ни один вид не встречается во всем мире во всех экологических нишах. Поведенческие и физиологические возможности вида определяют, где вид может и где не может произойти, развиваться и размножаться. За последние несколько лет прогресс в области технологий дистанционного зондирования дал возможность визуализировать распределение условий окружающей среды с большой точностью на больших пространственных масштабах. В сочетании с мониторингом о встречах видов и, в идеале, понимая физиологические возможности видов, эти подходы к географическим информационным системам открыли новые перспективы для понимания того, как и почему приживаются те или иные виды и где они приживаются. Эти подходы также имеют большое значение для прогнозирования того, как виды будут реагировать на быстро меняющиеся условия окружающей среды. Разумеется, распределение вида - это не только функция его физиологических возможностей и других аспектов его экологии. Скорее, география и история Земли также важны. Вид не может занимать территорию, в которой у него никогда не было возможности ее

колонизировать, побеждая конкурентов и расширяя свой ареал. Следовательно, биологические и исторические факторы объединяются для определения географического ареала любого вида.

В объединении с пониманием того, как организмы взаимодействуют с окружающей их средой - это концепция адаптации, идея о том, что естественный отбор сформировал характеристики популяций так, чтобы они хорошо соответствовали конкретным обстоятельствам в их окружающей среде. Разумеется, это не означает, что организмы оптимально адаптированы к их текущим условиям, и что каждая характеристика, представленная сообществом индивидуумов, представляет собой адаптацию для некоторых аспектов окружающей среды. Напротив, естественный отбор является лишь одним из многих процессов, которые влияют на то, как индивидуумы развиваются. В некоторых случаях преобладают процессы, отличные от естественного отбора, что приводит к тому, что популяции менее приспособлены к их текущим условиям.[1]

Экологов все больше интересует эволюционная шкала времени. С одной стороны, стало ясно, что во многих случаях мы можем понять текущее состояние видов и целых сообществ только путем рассмотрения их в развитии. Виды не являются чистыми листами, которые должны быть сформованы путем выбора в оптимальной конфигурации для их среды. Скорее, они имеют исторически начальный момент, и отбор может работать для изменения видов.

Аналогичным образом, сообщества также имеют историю своего развития. Текущее состояние сообщества является результатом того, что виды смогли добраться до данной местности и как эти виды приспособились к этой местности. Методы включения эволюционной информации в виде филогении (или эволюционных деревьев) в настоящее время широко используются и становятся все более информативными. Эволюционные биологи ясно продемонстрировали за последние несколько десятилетий, что эволюционные изменения могут происходить очень быстро. Следовательно,

популяции могут достаточно быстро адаптироваться. За сравнительно короткое время мы можем наблюдать последствия даже в экологическом масштабе. Игнорируя этот факт, можно оказаться в не предсказуемой и опасной ситуации.

Эволюция важна в следующем отношении. Компонентами экологических взаимодействий являются виды. Изучение видообразования - как возникают новые виды - уже давно является областью эволюционных биологов, но в последние годы стало ясно, что экология может сыграть важную роль в определении темпов видообразования. В частности, концепция экологического видообразования - идея о том, что видообразование тесно связана с окружающими условиями, своего рода экологической диверсией - получила большую развитие у нескорых авторов. Следовательно, и в этом отношении экологическая и эволюционная перспективы тесно переплетаются. Наконец, в более крупных временных масштабах некоторые группы организмов сильно различаются, производя не только большое количество видов, но и занимая самые разнообразные экологические ниши. Некоторые ученые считают это явление, известное как адаптация, ответственно за большое жизненное разнообразие

1 ЭКОСИСТЕМА

Основные понятия

Акклиматизация — это расселение животных в подходящую для них экосистему, ученые способствуют тому, что бы животные привыкли к своему новому дому.

Реаклиматизация — это восстановление вымерших на определенной территории видов животных.

Конкуренция — отрицательные межпопуляционные взаимодействия, возникающие вследствие ограниченности ресурса(ов). Выражается в снижении выживаемости, плодовитости и скорости популяционного роста в

результате использования ресурса или непосредственного взаимодействия с особями другого вида.

Аменсализм – это такая форма биотических отношений, при которой одна популяция имеет отрицательные последствия взаимодействия, тогда как другая не испытывает ни положительных, ни отрицательных последствий.

Паразитами называют животных, питающихся за счет живых хозяев и одновременно использующих их для постоянного, либо временного обитания.

Хищниками называют животных, питающихся другими животными, которых они ловят, умерщвляют и потребляют за более-менее короткий промежуток времени.

Комменсализм – форма взаимоотношений между двумя видами организмов, когда один вид пользуется деятельностью другого, предоставляющего ему пищу, либо жилище.

Нейтрализм – форма биотических отношений, когда сосуществующие виды не оказывают друг на друга ни положительного, ни отрицательного воздействия.

Консументы – это организмы, которые употребляют готовые органические вещества, созданные продуцентами.

Продуценты - организмы, которые способны производить органические вещества из неорганических веществ. Первым звеном пищевой цепи являются продуценты.

Редуценты – это организмы, которые разрушают остатки живых существ и превращают органические ткани в неорганические.

Пастбищные пищевые цепи (цепи выедания или потребления) начинаются с живых автотрофов-продуцентов (первый трофический уровень), затем идут консументы первого порядка, питающиеся продуцентами (второй трофический уровень); консументы второго порядка, питающиеся консументами первого порядка (третий трофический уровень) и Детритные пищевые цепи (цепи разложения) начинаются с мертвой органики (детрита),

которую потребляют животные или микроорганизмы, которыми в свою очередь питаются другие животные – консументы разных порядков.

Пищевые сети - пищевые цепи в реальности не изолированы одна от другой, а многократно соединяются и разветвляются, образуются пищевые сети.

Экосистемы являются основным компонентом общего изучения экологии, который включает взаимодействие животных, растений и микроорганизмов с их конкретной физической областью обитания. Они, как правило, подразделяются на три категории: водные, наземные и водно-болотные. Примеры экосистем включают пустыню, лес, прерию, тундру, коралловый риф, степь и тропический лес, существуют также городские экосистемы, которые в значительной степени населены людьми. Их изучение важно для понимания того, как работает экология животного мира в целом.

Экологическое сообщество состоит из всех различных групп организмов, взаимодействующих в рассматриваемом районе. Примеры сообществ: это коралловый риф, где существуют многочисленные популяции рыб, ракообразных и кораллов и их взаимодействия между собой или цветочный горшок с почвенными микроорганизмами, простейшими, растением и так же их взаимодействия между собой. Экологи пытаются описать на уровне сообщества, как различные отношения, такие как хищничество и конкуренция влияют на организацию и развитие на этом уровне.

Сообщества отличаются друг от друга как минимум двумя характеристиками: составом и разнообразием. Если проблему сообщества можно решить банальным списком различных видов в сообществе то с разнообразием придется заглянуть глубже в суть сообщества, чем просто перечислить состав. Поскольку разнообразие включает в себя как число видов, так и относительное обилие различных видов.

Диапазон распространения вида основан на его толерантности к таким абиотическим факторам в окружающей среде, как температура, свет, наличие воды, соленость и так далее. Определение диапазона толерантности вида, мы

строим из способности вида выживать и размножаться под определенным градиентом условия окружающей среды, в результате чего получается колоколообразная кривая (рис.1). Если мы объединим несколько видов на одном графике, то формируется сообщество, поскольку их диапазоны допусков просто перекрываются (рис.2).

Справедливости ради надо сказать, что существуют и другие модели, такие как интерактивная модель, для объяснения сообщества большинство экологов поддерживали ее много лет, потому что она основывает свою гипотезу не только на видовых признаках как реакции на абиотические факторы, но также и на биотические факторы.

Каждый вид играет свою роль в сообществе, ест или его едят, живут и размножаются. Они занимают определенные позиции, как в пространственном смысле, так и в функциональном смысле. Среда обитания - это пространство, в которой живет организм и воспроизводит себе подобных, в то время как экологическая ниша - это функциональная роль организма в его сообществе, включая его среду обитания, а также взаимодействие с другими организмами. Ниша включает в себя все, например, ресурсы, необходимые организму для удовлетворения его потребностей в энергии, питательных веществах и выживании и все аспекты реализации роли вида в системе, например, экологические особенности, необходимые для охоты или защиты от охотников. Организм живет с окружающей средой, создавая многообразные связи и поэтому так трудно вникнуть в одну нишу и описать ее целиком, чаще достаточно сосредоточить наблюдения только на некоторых ее аспектах. Поскольку на нишу организма влияют одновременно абиотические факторы, такие как климат и среда обитания и биотические факторы, такие как конкуренты, паразиты и хищники, как правило, рассматривают два типа ниш отдельно фундаментальные ниши и реализованные ниши.[10] Фундаментальная ниша организма включает в себя все условия, при которых он потенциально может

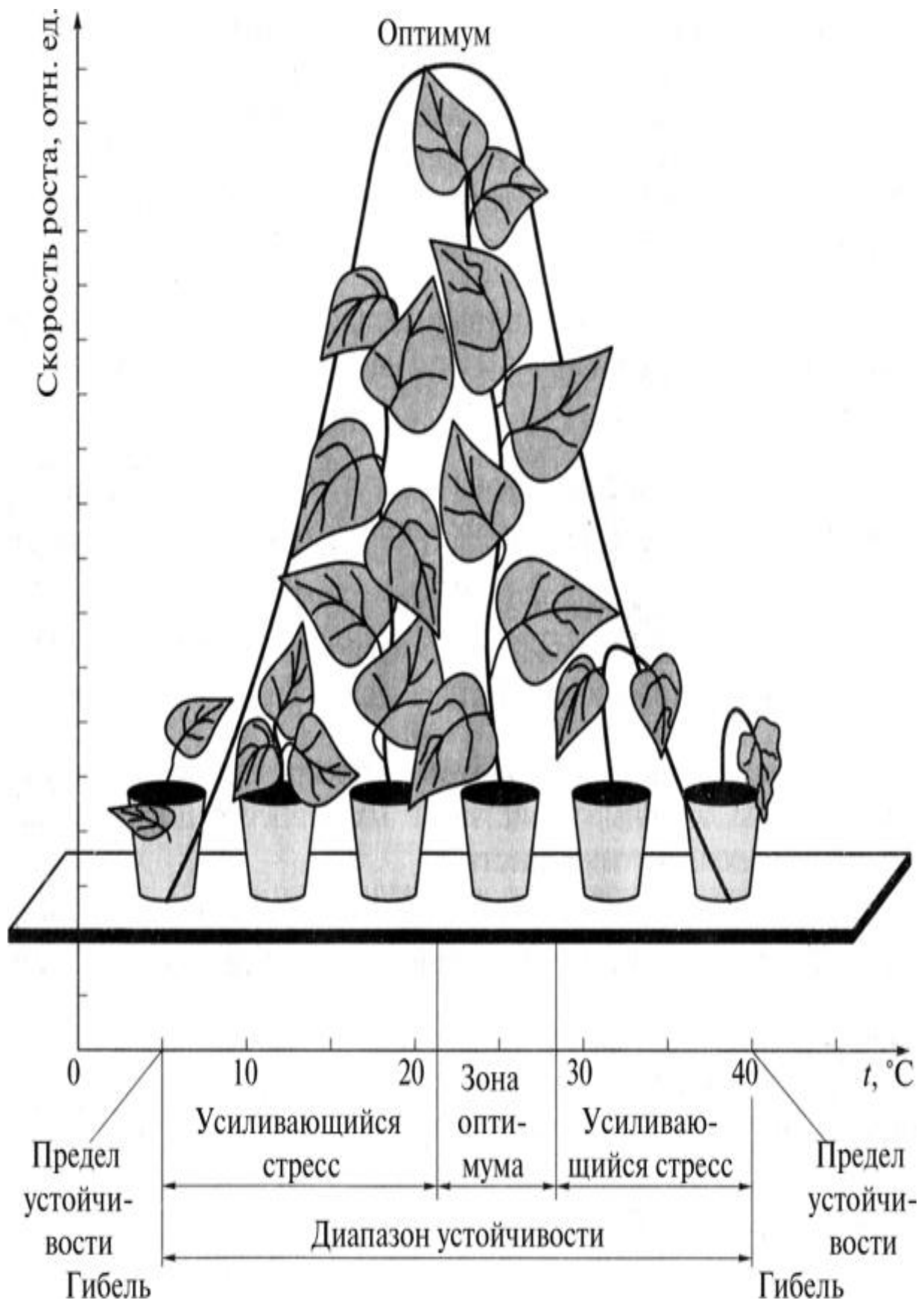


Рис. 1. Влияние температуры на рост растения.

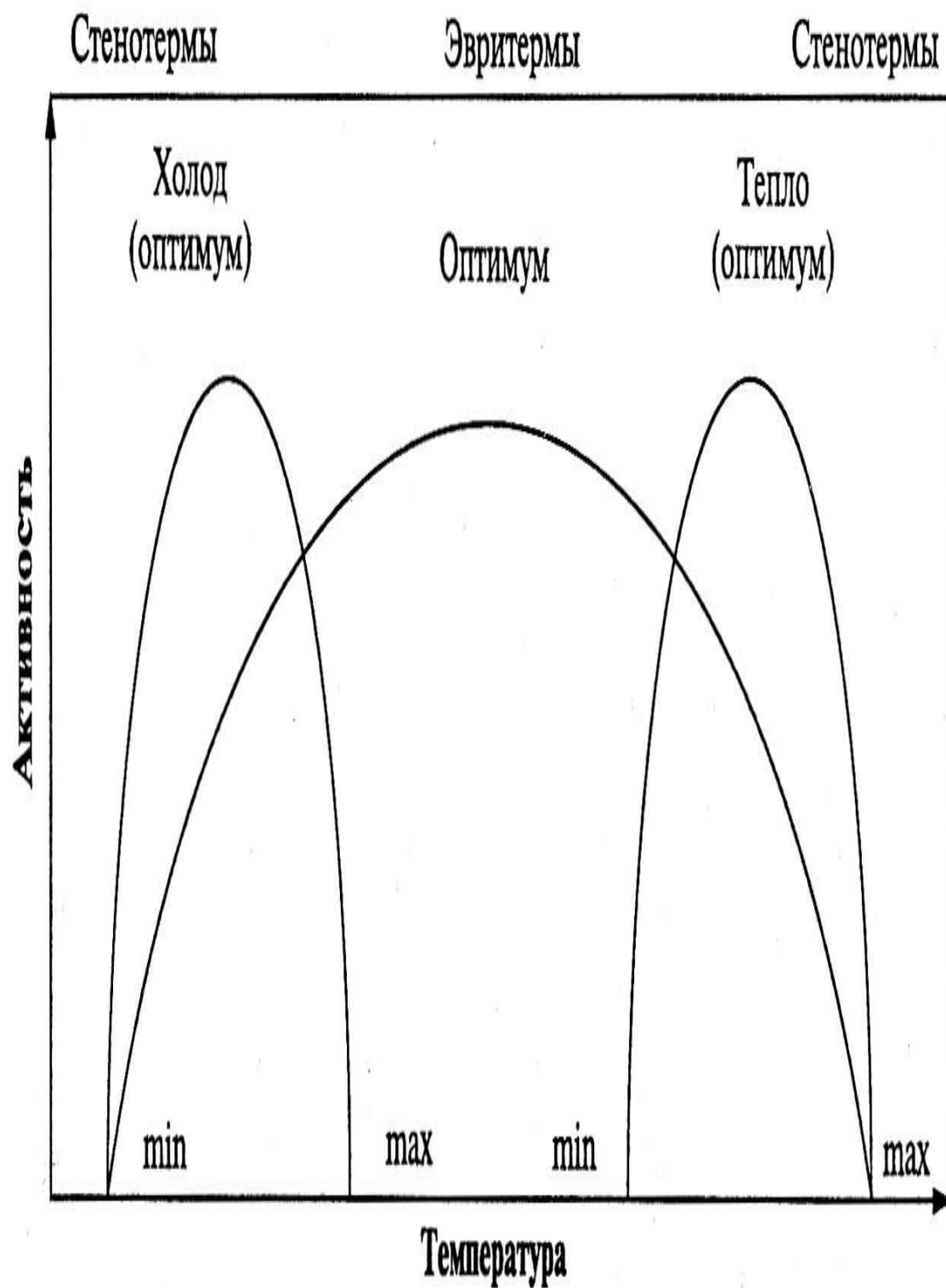


Рис. 2. Диапазон активности эвритермных и стенотермных организмов

выжить себе подобных, а реализованная ниша - это совокупность условий, при которых она существует в природе.

Конкуренция за ресурсы, хищник - добыча, паразит - хозяин и другие типы взаимодействий видов интегрируются в систему динамично взаимодействующих популяций. Если виды взаимодействуют по типу конкуренции, то в результате мы будем наблюдать снижение численности обоих видов; при хищничестве - хищник увеличивается, а добыча уменьшается; при паразитизме - паразит увеличивается, хозяин уменьшается; при комменсализме - один увеличивается, другой не затрагивается; при мутуализме - увеличение обоих видов. Как видим, конкуренция за ограниченные ресурсы между двумя видами имеет отрицательное влияние на численность популяции обоих видов. В хищничестве и паразитизме ожидается, что обилие хищников и паразитов увеличится за счет хищников и паразитов, поскольку хищники питаются добычей, а паразиты получают питательные вещества от хозяина. В комменсализм один вид приносит пользу, а другой не вредит. В мутуализме два вида помогают друг другу и оба вида получают выгоду.

Межвидовая конкуренция возникает, когда представители разных видов пытаются использовать один и то же ресурс как свет, влагу, или питательные вещества который в лимитированном виде поставляются в систему, или когда их ниши перекрывают друг друга (Рис. 4). Если это неограниченно, никакой конкуренции не было бы (Рис. 3). Конкуренция приводит к нескольким возможным результатам. Одна из них - исчезновение одного из конкурентов. На следующих графиках показано этот сценарий (Рис 3, 4). Конкурирующие виды, что бы ни вымереть, должны измениться, или более научно, их ниши должны адаптироваться. В свете принципа конкурентного исключения, согласно которому ни один из двух видов не может одновременно занимать одну и ту же нишу, либо один из видов вымрет, либо оба поменяют свои ниши. Один из вариантов нишевого сдвига, или разделение ниш - это разделение ресурсов. Разделение ресурсов снижает

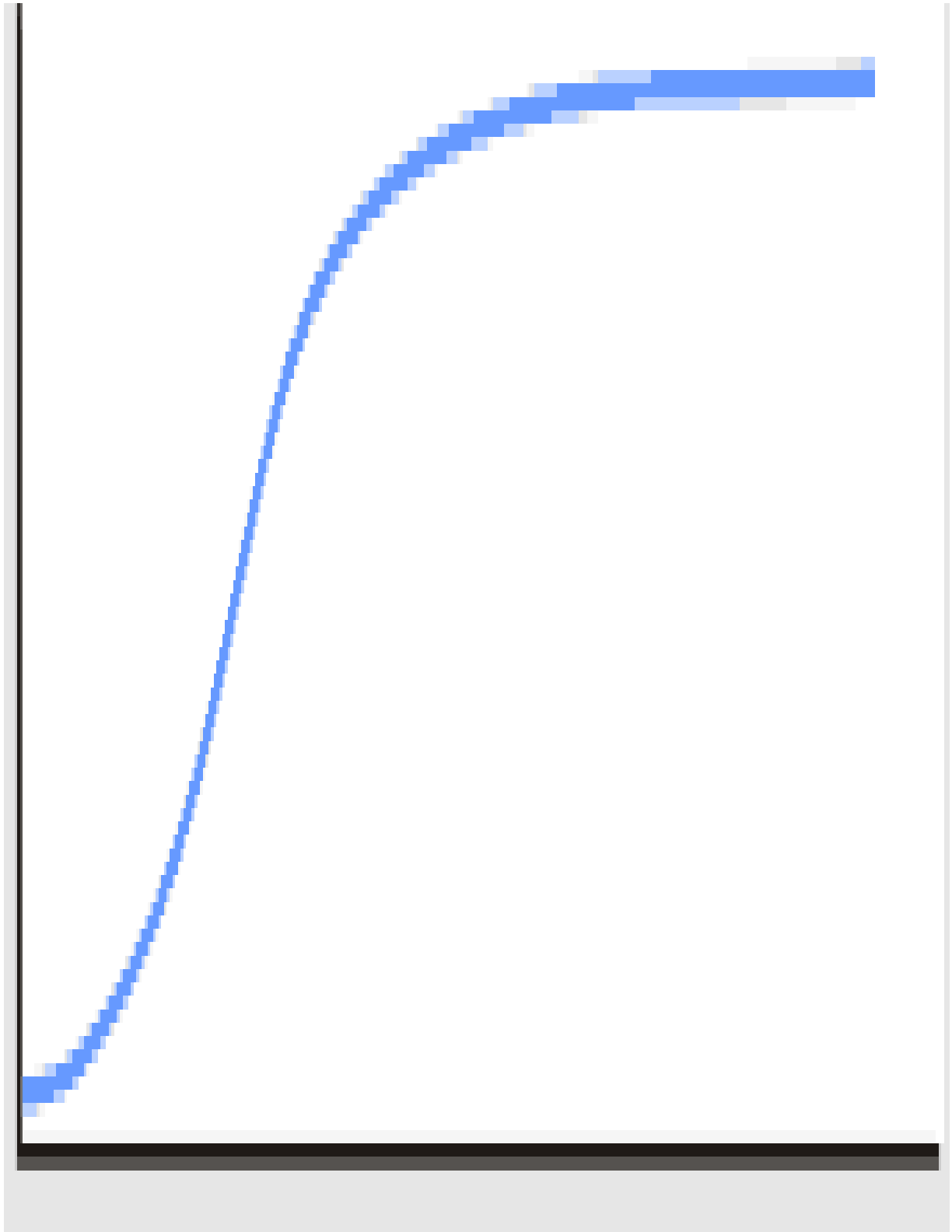


Рис. 3. Конкуренции нет.

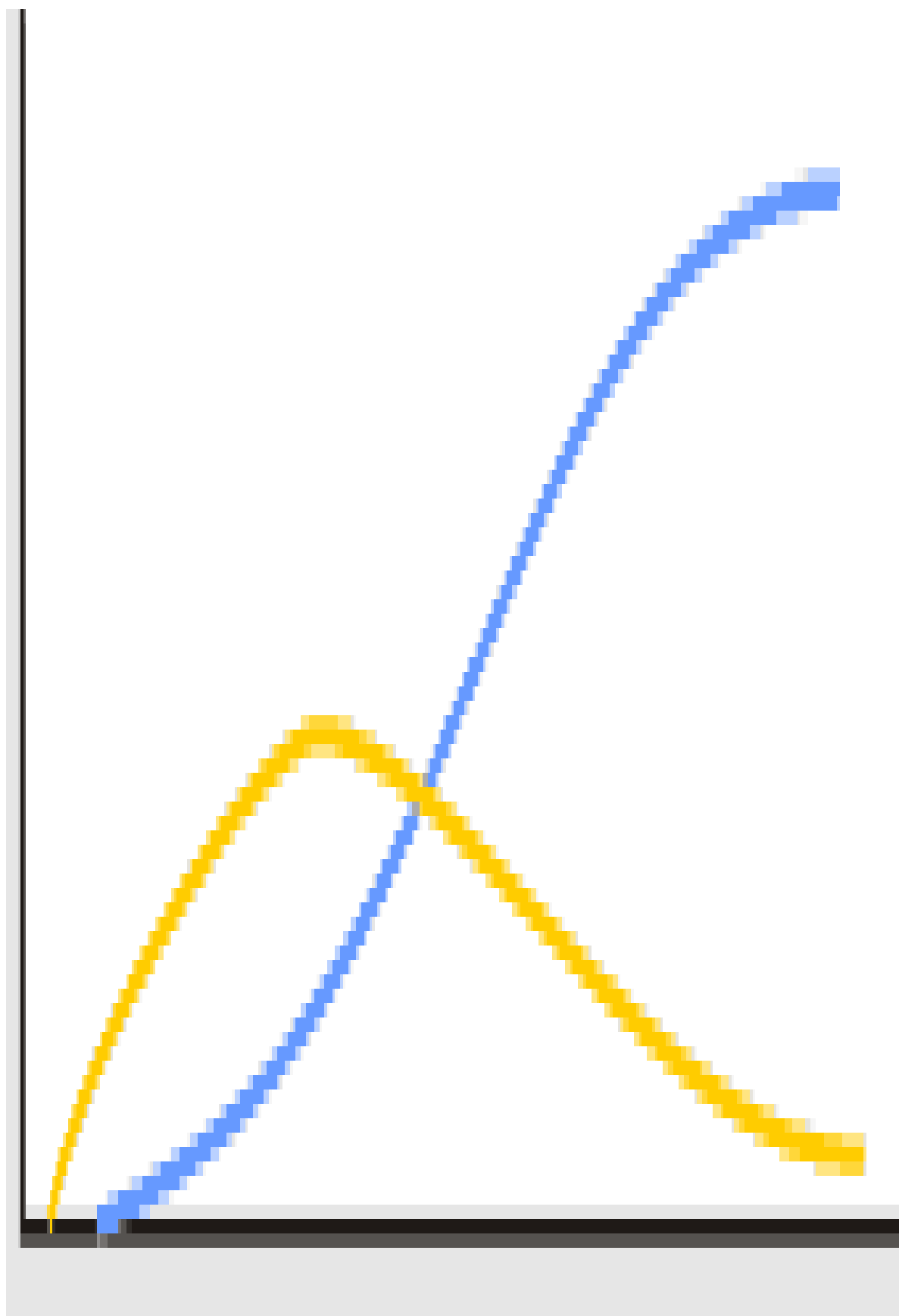


Рис. 4. Межвидовая конкуренция, или когда их ниши перекрываются.

конкуренцию между двумя видами, и это более заметно, чем другие тонкие формы нишевого разделения.

Размер клюва птиц, питающихся семенами, как правило, имеют одинаковый промежуточный размер, что позволяет им питаться более широким по размерам спектром семян. Там, где они встречаются, выбор благоприятствовал расхождению в размере клюва, потому что размер клюва влияет на виды семян, которые можно есть. Другими словами, конкуренция привела к ресурсу разбиение. Тенденция к тому, чтобы характеристики были более расходящимися, когда популяции принадлежат к одному и тому же сообществу, чем когда они живут отдельно, называется смещением характера. И он часто используется в качестве доказательства того, что конкуренция и разделение ресурсов имели место.

В хищничестве один организм, называемый хищником, питается другим, называемым добычей. В общем смысле, не должно быть никакого спора о том, что отношения между лисой и зайцем – это хищничество. Но каково отношение, которое травоядные лоси питаются деревьями и кустарниками? Этот может быть немного удивительно, но в более широком смысле хищные потребители включают не только животные, но также и травоядные, которые питаются растениями. Путем наблюдений исследователи выявили закономерность взаимодействия между популяциями хищника и добычи, циклы флуктуаций, где один движет другим и наоборот. Популяция добычи увеличивается по мере уменьшения хищника, так как меньше добычи съедается. При переноске емкость окружающей среды, количество добычи достигает своей вершины и перестает расти. Хищники теперь обеспечены большим количеством добычи, чтобы питаться, поэтому численность их увеличивается, в то время как численность добычи уменьшается. Опять же, увеличенное число хищников изменит популяцию жертвы, численность добычи снижается. Популяция хищников всегда меньше, чем у добычи, и она колеблется тоже за добычей, но с отставанием. Большинство циклов популяции хищник - жертва похожи на то, что мы

обсуждали, вероятно, с большим количеством разработок динамики и кривых. Однако их взаимодействие включает в себя больше, чем просто циклы популяции, имеются другие виды поведения и стратегий, такие как защита жертв и другое.

Симбиотические отношения, или симбиоз - это те, в которых члены двух популяций взаимодействуют очень тесно. Как показано выше, существуют три типа симбиотических отношений и, кстати, по крайней мере, один вид извлекает выгоду из таких отношений, в то время как другой страдает или остается без изменений или пользы. Рассмотрим паразитизм. Паразитизм напоминает хищничество тем, что организм, называемый паразитом, получает питание от другого организма, который называется хозяином так же, как хищник получает питание от своей добычи. Паразиты появляются во всех царствах жизни. В группу часто упоминаемых, паразитов можно включить вирусы ВИЧ, бактерии стрептококковой инфекции, протисты малярии, грибы ржавчины, растения омела и животные пиявки. Далее комменсализм - это симбиотические отношения, в которых один вид получает выгоду, а другой - ни пользы, ни вреда. Хорошо известны случаи, когда один вид обеспечивает среда обитания или средство передвижения для другого. Пример комменсализм животных: ракушки прикрепляются к спинам китов и раковинам подковообразных крабов, что бы получить дом и на транспорт. Реморы рыбы, которые прикрепляются к брюху акулы с помощью модифицированного спинного плавника, действующего как присоска. Пример комменсализм растений: эпифиты растут в ветвях дерева, чтобы получать свет их корни получают питательные вещества и воду из воздуха. Мутуализм - это симбиотические отношения, в которых выигрывают оба вида. Во многих случаях мутуалистических отношения помогают организмам добывать пищу или избегать хищничества. Как и в случае с паразитизмом, можно найти примеры мутуализма во всех царствах. Человек и бактерии: человек не может синтезировать витамины сами по себе, но может извлечь выгоду из некоторых бактерий, обитающие в

кишечном тракте, которые производят витамины.[2] Между тем, бактерии при этом обеспечены едой. Термиты и простейшие: термиты полагаются на простейших в своем кишечном тракте для переваривания древесины. Таким образом, мы видим, симбиотические отношения действительно происходят между видами, но три модели, которые мы предоставили, может быть, не достаточно что бы все естественные формы симбиоза. Мы просто на этом этапе идем не углубляясь.

Экосистема расширяет сообщество, вовлекая также абиотическую среду, то есть физико-химическую среду. Поток энергии и круговорот питательных веществ являются важными аспектами в понимании того, как функционируют экосистемы. Экосистема часто включает в себя циклы и потоки, которые включают в себя десятки живых существ, а также неживых материй, не очень похоже на то, когда мы говорим о популяциях и сообществах, где организмы изучаются независимо, а взаимодействия бывают только между не более чем двумя участниками. Экологи акцентируют внимание не только на органических живых существах экосистемы, но и на тех жизненно важных неорганических условиях и материалах, необходимых для выживания живых существ.

Абиотические компоненты - это такие физические и химические факторы экосистемы как свет, температура, атмосферные газы: азот, кислород, углекислый газ являются наиболее важными, вода, ветер, почва. Эти специфические абиотические факторы представляют: геологическое, географическое, гидрологическое и климатологическое бытие конкретной экосистемы. Вода, которая в то же время является важным элементом жизни и среды. Пример потребностей растений в воде. Как мы все знаем, вода необходима для жизни, и все организмы зависят от нее, чтобы выжить в особенности в пустынной местности. Растения можно разделить на 3 группы в зависимости от их потребности в воде. Гидрофиты - растения, которые растут в воде, например, кувшинки и камыш. Мезофиты - растения со средней потребностью в воде, например, розы, душистый горошек.

Ксерофиты - растения, растущие в сухих условиях, где они часто испытывают нехватку воды, например, кактусы и суккуленты часто. Адаптация растений к выживанию без воды включает в себя обратные ритмы устьиц, затонувшие устьица, толстые кутикулы, мелкие листья или отсутствие листьев и наличие хранилищ воды в тканях.

Воздух, который дает кислород, азот, и углекислый газ живым видам и распространяет спор. Почва - источник питательных веществ и физической поддержки. Соленость, азот и содержание фосфора - способность удерживать воду, и поддерживать тургор тканей. Температура, которая не должна превысить некоторые крайности. Свет, который обеспечивает энергией экосистему через фотосинтез. Стихийные бедствия также можно считать абиотическими.

Организмы являются биотическими компонентами экосистемы. В экосистемах классифицируются живые существа по тому, как они получают свою пищу. Автотрофы производят самостоятельно органические вещества для себя и других членов системы, поэтому их называют производителями. Существует в основном два вида автотрофов, хемоавтотрофов и фотоавтотрофов. Хемоавтотрофов бактерии, которые получают энергию за счет окисляющие неорганические соединения, такие как аммиак, нитриты и сульфиды, и они используют эту энергию синтезировать углеводы. Фотосинтезаторы, такие как водоросли и зеленые растения, которые производят большую часть органических питательных веществ для биосферы. Гетеротрофы как потребители, которые не в состоянии производить, постоянно ищут источник органические питательные вещества из других источников. Травоядные, такие как жираф, животные, которые пасутся прямо на растения или водоросли. Плотоядные, как волк питаются другими животными; птицы, которые питаются насекомыми хищники, как и ястребы, питающиеся птицами. Всеядные - это животные, которые питаются растениями и животными, как люди.

Редуценты организмы, которые полагаются на деструкцию, разлагая частицы органического вещества, для усвоения. Дождевые черви и некоторые жуки, термиты и личинки - все это детритофаги. Не фотосинтетические бактерии и грибы являются разлагателями, которые осуществляют разложения, распада мертвого органического вещества, включая отходы животного происхождения. Редуценты и детритофаги выполняют очень ценную услугу в круговороте веществ, выпустив неорганические вещества, ранее поглощенные растениями в новый оборот.

Все нуждается в энергии для движения, живые существа не являются исключением. Солнце является основным источником энергии для каждой экосистемы. Энергетический поток экосистемы начинается с момента фотосинтеза, захвата солнечного света и преобразования его в запас органическое соединение, такие как глюкоза, которая сохраняет тепло и энергию для последующего использования и заканчивается, когда энергия будет израсходована или выпущена в окружающую среду в метаболических процессах. Передача энергии от одного организм к другому происходит при помощи пищевой связей, каждый из организмов, находясь на определенной ступени этой связи, получает лишь небольшой процент от общей энергии. Определенное количество энергии выделяется в кале или выделяется с мочой и потом. Часть ассимилированной энергии, использованной в клетчатом дыхании выделяться в виде тепла. Сохранённая часть энергии преобразуется в увеличенную массу тела или в дополнительное потомство. Протекание всех этих процессов показано на рис.5.

Приблизительно от 1% до 2% солнечной энергии, которая падает на растение, преобразуется в пищу или другой органический материал. Первичная продуктивность - это термин, используемый для описания количества органического вещества которое экосистема производит, приняв солнечную энергию в условиях данной географической области в течение определенного периода времени. Пример первичной производительности: тропических лесах и в болотах - между 1500 и 3000 грамм органического

материала на квадратный метр в год. Соответствующие показатели для других систем: умеренные леса, от 1100 до 1500 грамм; сухие пустыни - 200 грамм; для таких высокопродуктивных сообществ как, коралловые рифы и поля сахарного тростника, цифры могут колебаться от 10 до 25 грамм в день, для сопоставимых годовых урожаев 3600 до 9100 грамм. Валовая первичная продуктивность - общее количество органического вещества, которое производится всеми автотрофами в экосистеме, в том числе используемыми самими автотрофами.

Это образовано благодаря процессу фотосинтеза, который осуществляется с помощью зеленых растений, водорослей и некоторых микроорганизм. Чистая первичная продуктивность, с другой стороны, определяется как общее количество энергии, фиксированный в единицу времени минус количество энергии, затраченной метаболической деятельности фотосинтетические организмы в сообществе, обозначающие количество органического вещества, производимого автотрофами, доступное для гетеротрофов.

Теперь мы рассмотрим, что происходит с энергией, хранящейся в автотрофной биомассе. Биомасса - это чистый вес всех организмов, живущих в экосистеме, который увеличивается в результате его чистого производства. Вторичная продуктивность определяется как скорость накопления биомассы гетеротрофами (травоядные, плотоядные и вредители). Смотри иллюстрацию потока энергии на рис. 5 вторичная производительность - это только та часть, которая используется для увеличения массы тела и воспитания потомства. Пищевые сети относятся к сложным кормовым отношениям, которые существуют среди организмов в естественных условиях экосистемы. Однако океанская пищевая сеть, показанная ниже (рис.6) - это просто паутина, которая начинается с зеленого растения, или производителя.

Поток энергии в пищевой цепи

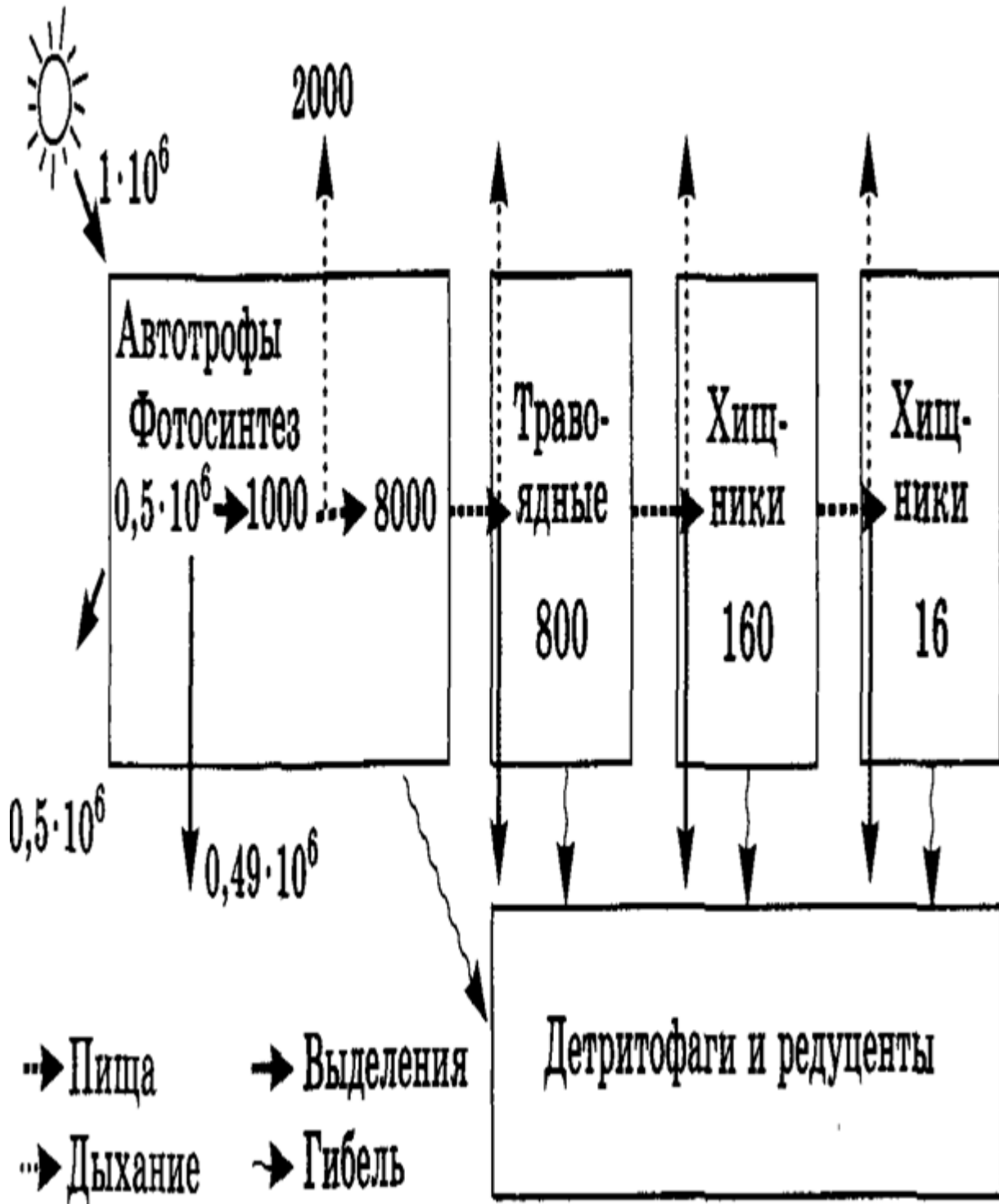


Рис.5 Передача энергии от одного организм к другому.

Эта сеть пища океана показанная на рисунке выше и иллюстрирует, что криль и другой травоядный планктон питаются дальше фитопланктон; рыбы питаются крилем, но на самом деле они всеядны, потому что они также питаются планктоном; кальмар охотится на рыбу для еды, питаясь планктоном через некоторое время.

Эти травоядные и всеядные животные обеспечивают энергию и питательные вещества для различных хищников, таких как тюлени, киты и белые медведи на конец. Другой вид пищевой сети, называемый детритной пищевой сетью, показан на рис. 7 ниже. Это еда участвует в процессах разложения, и многое другое занимается абиотическими компонентами экосистемы. Детритная пищевая цепь, основанная на опаде листьев березы в мелкое озеро на западе Татарстана или на опаде мангового дерева в мелководный водоем, например на юге Флориды. Пищевой сети разложения по образцу детрита в пищевых цепях, которые основаны на листья дерева (опад), которые попадают в мелководные водоемы. Бактерии и грибы, участвующие в процессе распада являются редуцентами, но они могут быть пищей для других детритов. Обратите внимание, что детриты не обязательно бактерии или грибки, они также могут быть крупными падальщиками, такими как раки, крабы и креветки, которые питаются мертвыми организмами, а также их отброшенными частями.

В пищевой сети есть производители и потребители. Производители - это те, кто способен синтезировать пищу для себя, как фитопланктон; а все остальные являются потребителями, которые полагаются на производителей прямо или косвенно живут на них. Среди этих потребителей, несколько могут быть различных уровней. Первичные потребители, или травоядные, питаются непосредственно зелеными растениями; вторичный потребители, плотоядные и паразиты, питаются в свою очередь травоядными. Редуценты или детриты расщепляют органические вещества, накопленные в телах других организмов. Все эти уровни, если мы свяжем, их друг с другом по прямой линии, в зависимости от того, кто ест, то у нас получится пищевая

цепочка. В пищевые цепи выбраны однополосные пищевые отношения в серии среди организмов из более сложной пищевой сети, как показано далее: фитопланктон - криль - рыба - тюлень – кит.

Такие цепочки, которые говорят, кто кого ест, называются пищевыми цепочками. А трофический уровень - это все организмы, которые питаются на определенном уровне в пищевой цепи. В паутине еды, который дали на рис. 8 начало участка, идущего снизу вверх, растения или фитопланктон первичен – это производители (первый трофический уровень), первые травоядные, которые питаются ими, а именно зайцы или травоядные планктоны являются первичными потребителями (второй трофический уровень), а следующая группа животные являются вторичными потребителями (третий трофический уровень). Часто, когда мы говорим о трофических уровнях, мы думаем о такой пирамиде, которая демонстрирует четыре трофических уровня. Показанная на рисунке пирамида изменения биомассы на каждом уровне трофической цепи, по пропорциональности сегментов соответствует потоку энергии с соблюдением пропорции, то есть площади сегментов нарисованы так, что пропорции соблюдаются. На уровне растений биоэколог фиксирует около 1% солнечной энергии, это падает на его зеленые части. Последовательные члены пищевой цепи, в свою очередь, превращаются в собственные тела около 10% энергии, доступной в организмах, которыми они питаются. Помимо пирамид биомассы, существуют также экологические пирамиды чисел и энергии, более или менее в той же впечатляющей конструкции. На основании большинства пищевых сетей, просто представьте количество растений, которые должны быть выращены, чтобы поддержать всех потребителей.

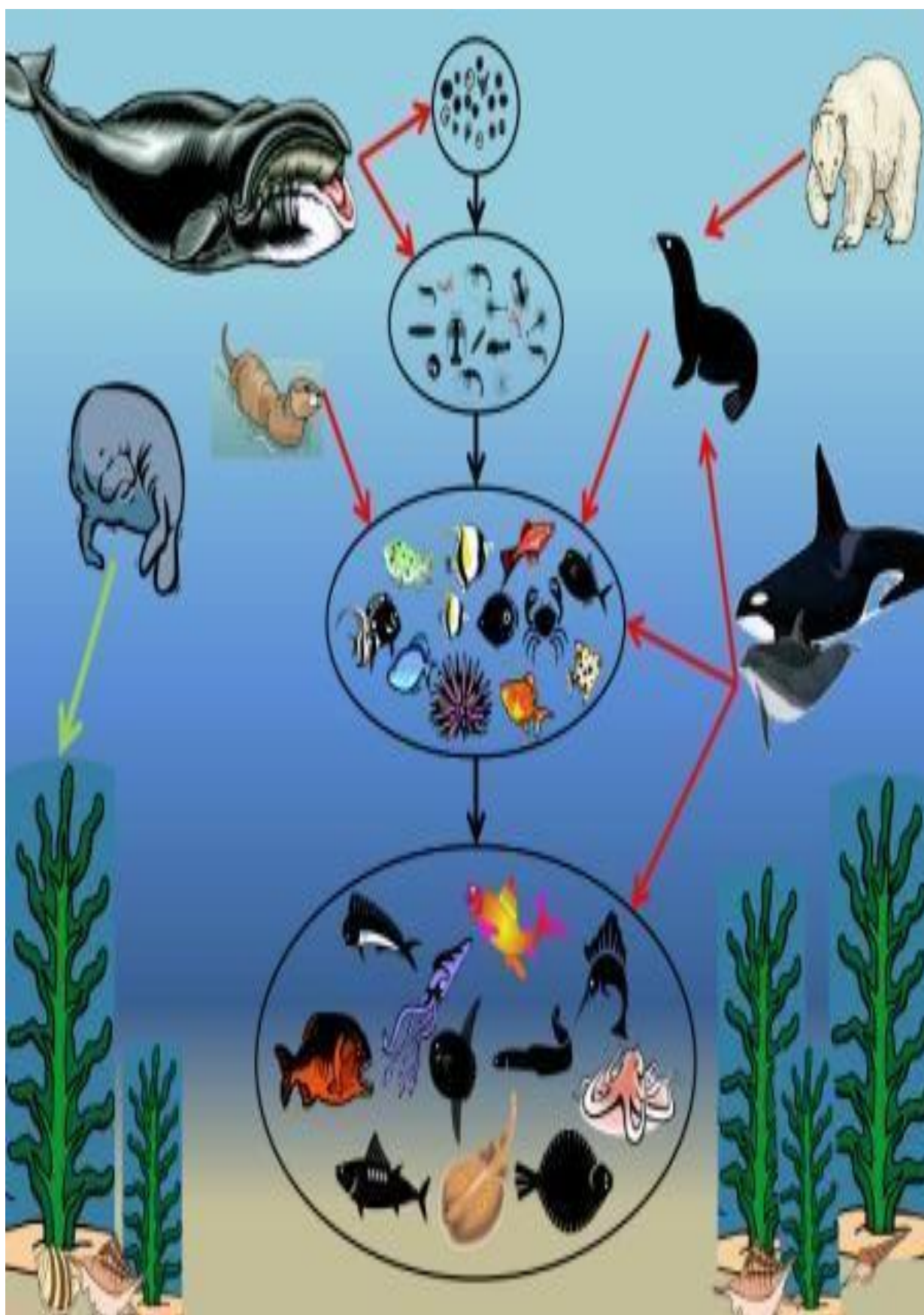


Рис. 6. Океан. Пищевая сеть.

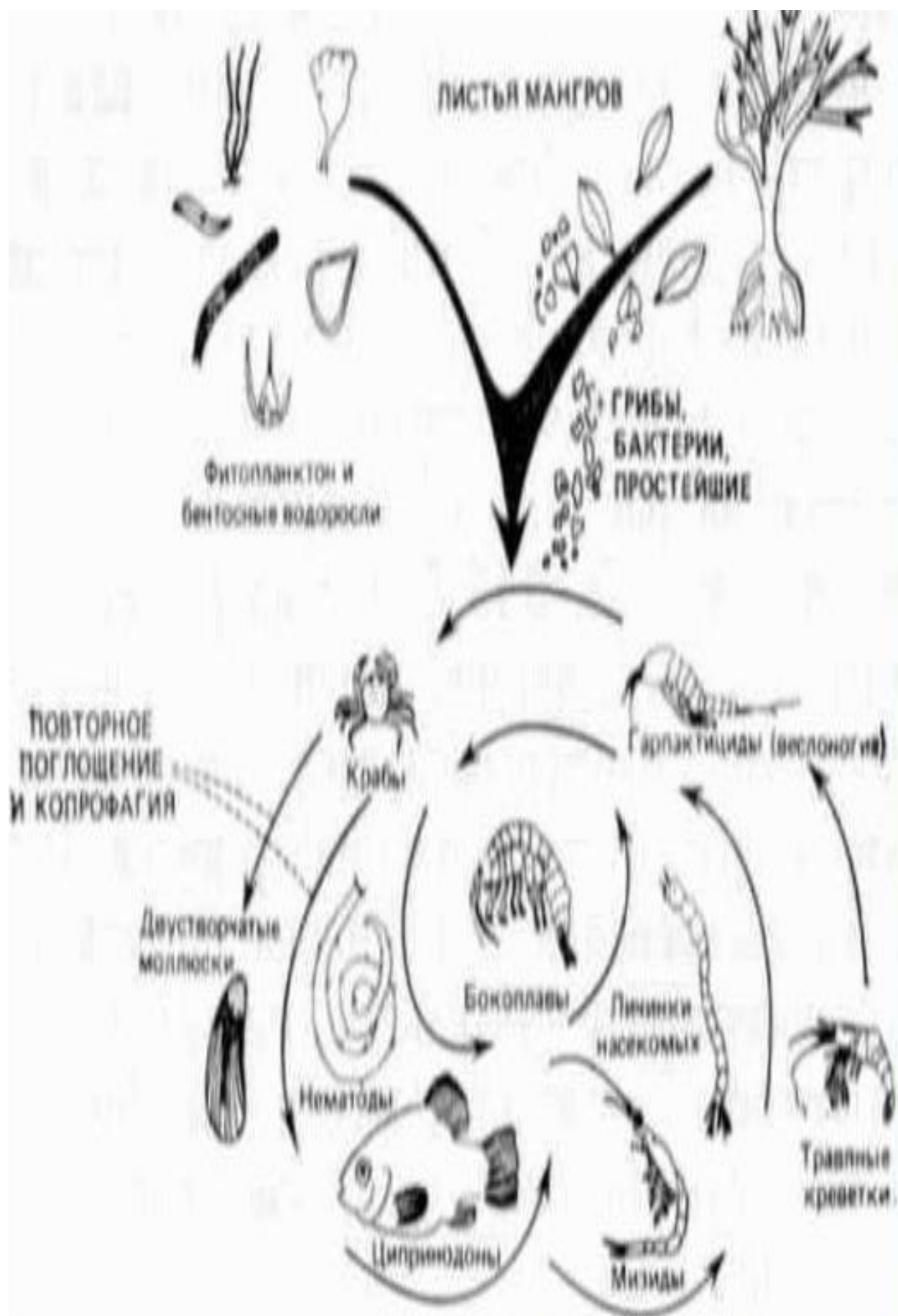


Рис. 7. Детритная пищевая цепь.

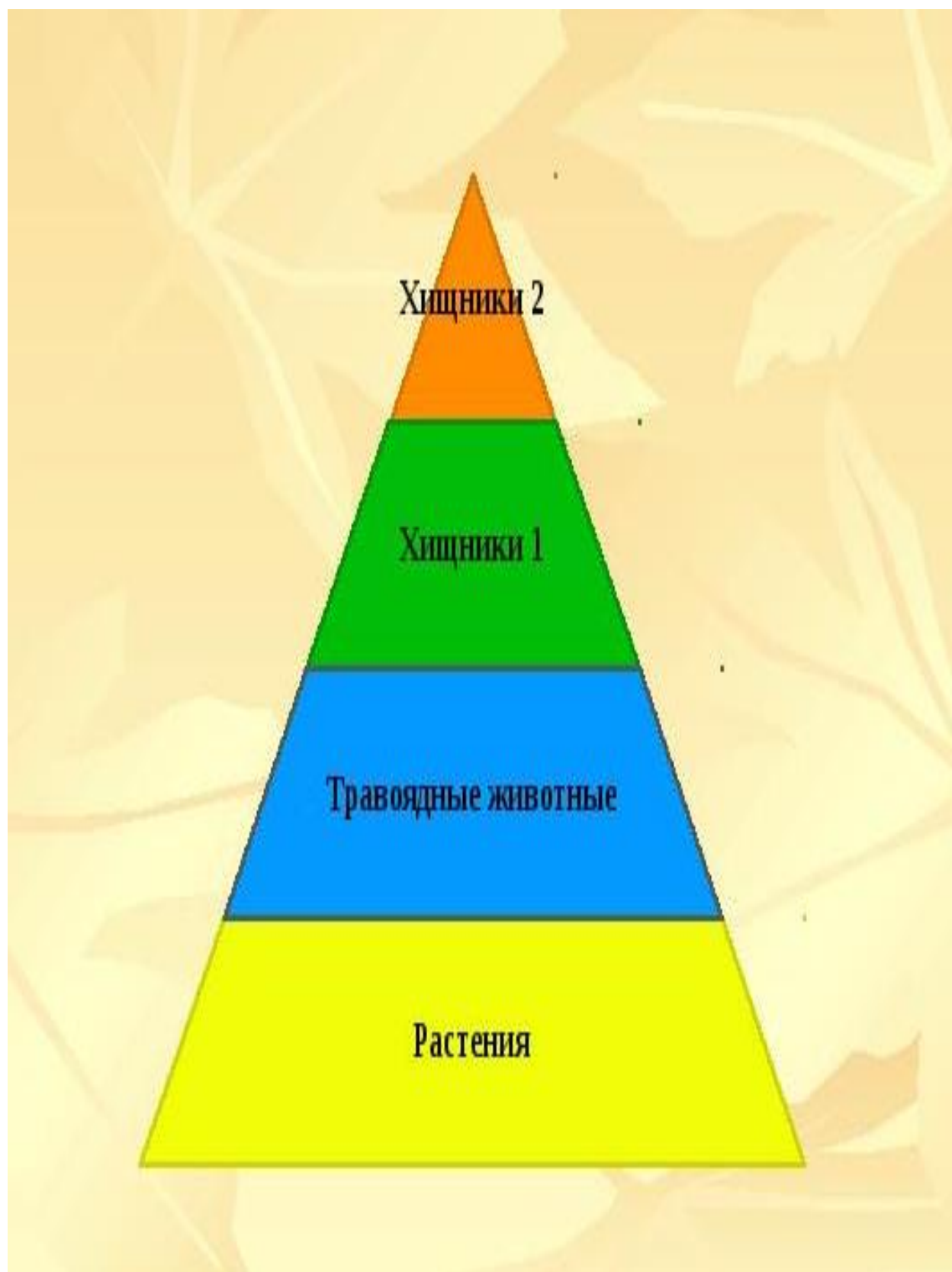


Рис. 8. Пищевая пирамида.

Вопросы для контроля.

1. Объяснять элементарные основы экологии и ее компонентов.
2. Объясните различные взаимосвязи, влияющие на экологическое сообщество.
3. Объясните различные типы компонентов экосистемы и опишите их состояние.
4. Опишите уровни потока энергии в экосистеме.
5. Экологическое сообщество. Дать понятие, определения и привести примеры.
6. Что такое среда обитания и экологическая ниша?
7. Взаимодействия и конкуренция среди живых организмов.
8. Приведите примеры межвидовой конкуренции.
9. Приведите примеры, когда ниши перекрываются.
10. Компоненты экосистемы.
11. Первичная производительность и вторичная производительность.
12. Опишите передачу энергии от одного организм к другому.
13. Что такое пищевые сети и трофические уровни? Приведите примеры.
14. Детритная пищевая цепь.

2. ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ

Основные понятия

Популяция — это совокупность особей одного вида, которая обладает общим генофондом и занимает определенную территорию. В современной экологии популяция рассматривается как элементарная единица процесса микроэволюции, которая способна реагировать на изменения среды перестройкой своего генофонда.

Вид - это сложная биологическая система, состоящая из группировок организмов - популяций, обладающих характерными особенностями строения, физиологии и поведения. Такие внутривидовые группировки являются генетической единицей вида, а изменения их обуславливают эволюцию данного вида, т. е. популяции служат элементарными эволюционирующими структурами.

Элементарная (локальная) популяция - это совокупность особей вида, занимающих какой-то небольшой участок однородной площади. Количество элементарных популяций, на которые распадается вид, зависит от разнообразности условий в биогеоценозе: чем они однообразнее, тем меньше элементарных популяций, и наоборот.

Экология животных является важной областью исследований для ученых. Этот интерес включает изучение животных, а именно как они относятся друг к другу, а также то, как они относятся к окружающей среде. Существуют различные формы экологии животных. Изучая эту информацию, вы узнаете больше о том, что делает этих животных процветающими или то, что потенциально сдерживает их развитие. В экологии животных, много факторов, большинство из которых вызваны человеком. Посмотрим водную экологию. Посмотрите на озера, береговые линии и даже жизнь морских животных, вы увидите, сколько вреда окружающей среде и этим животным человечество причинило. Животные в попытке приспособиться к этому радикально изменили свою экологию. Вот несколько примеров того, как окружающая среда и взаимодействие человека изменили сферу деятельности многих животных. Коралловые рифы прекратили свое существование во многих морских районах, где присутствие человека наносит ущерб экосистемам и местам обитания животных. В арктических регионах тающий лед ограничивает продолжительность жизни белых медведей, для которых делают лед, является их домом. Дополнительно, морские львы и другая морская жизнь которые используют лед для того чтобы отдохнуть не в

состоянии сделать это. Плотины и другие изменения водных путей повредили экологии животных по всему миру, животные больше не могут добраться до нужного им источника воды. Обезлесение в местах обитания привело к тому, что многие виды потеряли единственные места для жизни и исчезли с лица земли. Разрастающиеся города также выталкивают животных все дальше и дальше из их естественной среды обитания. Жизнь животных во многом изменилась. Цель ученых – выяснить, что происходит и почему это происходит именно так. Вызывает беспокойство, когда виды животных вымирают или не могут развиваться естественным путем из-за резких изменений в их образ жизни и территориях их проживания. Изучая экологию животных, ученые надеются лучше понять что на самом деле происходит, и какой эффект это будет иметь в краткосрочной и в долгосрочной перспективе.

Популяция это совокупность особей одного вида, которые живут вместе в регионе. Популяционная экология – это изучение популяций (особенно численности населения) и того, как они меняться со временем. Решающее значение для этого исследования имеют различные взаимодействия между популяцией и ее ресурсами. Население может уменьшаться, потому что ему не хватает ресурсов, или оно может уменьшаться, потому что оно является добычей по отношению к другому виду, численность которого увеличивается. Население ограничено своими ресурсами в их способность к росту. Максимальная численность популяции для данного вида в данной окружающей среде называется пропускной способностью. По мере приближения населения к его пропускной способности, наступает переполненность. Переполненность означает, что существует меньше ресурсов для отдельных особей в популяции, и это приводит к снижению рождаемости. Популяция с этими признаками называется плотностью зависимой. Конечно, большинство популяций в какой-то степени зависят от плотности, но некоторые растут

почтиэкспоненциально, и они, по сути, не зависят от плотности. Экологические модели, которые фокусируются по одному виду и соответствующей несущей способности представлены модели одного вида. Альтернативно, многовидовые или общинные модели сосредоточены на взаимодействии конкретных видов. Популяционной экология представляет большой философский интерес.

Плотность популяции-это количество особей определенного вида на единицу площади или объема, и распределение особей - это характер их расселения в пределах этого района. Они незаменимые переменные для экологов, чтобы проанализировать и обнаружить картину распространения определенного вида в пределах определенной области и времени. Рассмотрим расчет средней плотности населения в любой современной стране, но мы очень хорошо знаем, что большинство людей живут в городах, где количество людей на единицу площади значительно выше, чем в стране. Поэтому, основывая экологические модели населения исключительно по плотности, могут вводить в заблуждение.[8] Плотность и распределение популяции изменяется со временем из-за абиотических факторов, а также биотических факторы. Абиотические факторы, которые могут оказывать влияние на население, включает температуру, осадки, тип почвы и т. д.; биотические факторы-это те, которые связаны с другими живыми существами. Например, определенный вид растения проникает только в определенную территорию и очень вероятно повлияет на этой территории и распределение на ней популяции животного, питающегося это только этим растением. В таких случаях, ограничивающими факторами являются те, которые способны определить живет ли организм в данном районе.

Пример ограничивающего фактора. В районах, где температура почвы большее время года остается ниже нуля, и вода почвы будет в замороженном виде, что не доступно для высших растений, эта линия будет пределом роста деревьев. Деревья не могут расти выше границы леса, потому что вода остается в замороженном состоянии при низкой температуре. В этом случае

температура является ограничивающим фактором для плотности и распределения дерева.

Размер популяции - это количество особей в популяции. Точно так же, как плотность и распределение, численность населения колеблется со временем. Но какие факторы повлиять на будущую численность населения? Как правило, существует четыре источника вклада в колебания численности населения, рождаемости (коэффициент рождаемости), смертности (коэффициент смертности), иммиграции и эмиграция. Как каждый из них изменяет численность населения, показано ниже на рис. 9 и 10. Обычно принято считать, что размеры иммиграция и эмиграция примерно равны, и поэтому нужно только учитывать рождаемость и смертность.

Теоретически существуют две различные и простые модели роста, или математические модели для роста населения. В первом случае только один репродуктивный шанс предоставляется членам населения на протяжении всей жизни. Как только миссия выполнена, они умирают. Много насекомых и однолетние растения размножаются таким способом. В другой модели участники испытывают много репродуктивных событий на протяжении всей жизни. Большинство позвоночных и деревьев имеют такую структуру воспроизведения. Выраженные в математических уравнениях и графиках, эти две модели роста можно назвать экспоненциальный рост и логарифмический рост соответственно. Мы не собираемся писать уравнения здесь, достаточно взглянуть на приведенные ниже графики на рис. 11. Фаза задержки, в которой рост медленный, потому что база населения мала и Экспоненциальной фазы роста, в которой рост ускоряется, то есть, темпы роста самого растет. Стабильная фаза равновесия, в которой мало роста, потому что рождения и смерти примерно равны. Фактически, поскольку население постоянно подвергается воздействию и формируется его окружающей средой, биотически или абиотически, модели роста реального мира более сложны и запутанны.

Модели роста населения требуют предположения, что все члены населения идентичны. Однако особи находятся на разных стадиях жизни. В данный период время, одни рождаются, другие умирают. Рассмотрев число индивидуумов в различных возрастных классах; пре-воспроизводственный, воспроизводственный, и пост-репродуктивная можно прийти к выводу, что Недолго живущие организмы быстро растут, с коротким промежутком между поколениями, а долгоживущие организмы, медленно увеличиваются и имеют длительный промежуток между поколениями. Возрастная пирамида - сравнение процентных долей населения в разных возрастных группах, пирамид с широкой базой молодых предполагает рост населения(рис.12). Пирамиды с узким основанием молодых и даже коэффициенты, предполагают, снижение или старение населения и отражают меняющуюся динамику населения. Кривая роста населения показывает чистый результат рождений, смертей и рассеяния. Обычно это от трех до пяти фаз. Большинство организмов показывают 3 участка: участок запаздывания, экспоненциальный участок роста, и фазовое равновесие:

1) фаза замедление роста, поскольку процесс роста и размножения потомства занимает время;

2) экспоненциальная фаза роста характеризуется большим количеством организмов, подвергающихся воспроизводству, так, что население начнет увеличиваться на очень быстром темпе; рождаемость превышает смертность;

3) равновесная фаза характеризуется рождаемостью и смертностью, которые равны единице, население перестанет расти и достигнет относительно стабильной численности.

Темпы прироста населения. Чистый результат рождений, смертей и рассеяния может принимать различные формы:

1) экспоненциальная форма роста - плотность. Увеличивается в геометрической форме до того как население исчерпывает некоторые ресурсы или сталкивается с некоторыми другими ограничениями;

2) сигмовидной рост - ограничивающие факторы в результате скученности оказывать негативную обратную связь, которая уменьшает скорость роста все больше и больше по мере увеличения плотности. Если ограничение линейно пропорционально плотности, форма роста будет кривая с симметричным сигмоидом (гладкая монотонно возрастающая нелинейная функция) выравниванием плотности по достижению пропускную способность. Пропускная способность представляет максимально устойчивую плотность.

Существуют различные факторы, влияющие на численность населения: рождаемость, смертность, иммиграция и эмиграция и т. д. Рождаемость относится к приросту. Смертности относится к убыли. Эмиграция происходит, когда особи из одной популяции вида присоединяются к другой популяции того же вида. Эмиграция происходит, когда отдельные лица покидают население. Внутренние темпы роста населения отражаются формулой $(P) = (\text{рождаемость} + \text{иммиграция}) - (\text{смертность} + \text{эмиграция})$. Нулевой прирост населения происходит, когда рождаемость и иммиграция в долгосрочной перспективе уравниваются смертностью и эмиграцией.

Все виды организмов обладают большой способностью к размножению. Теоретическая кривая роста отражает прирост населения при максимальных темпах прироста на одного человека в идеальных условиях. Без ограничений численность любого населения будет увеличиваться в геометрической прогрессии. До тех пор, пока рождаемость остается даже немного выше, чем смертность, население будет расти экспоненциально.

Коэффициент рождаемости - это число особей в популяции по размножению, рождение птенцов или вылупление яиц черепахи или прораствание семян растений или спор грибов. Это обычно выражается как число рождённых детёнышей на 1000 особе в год. Абсолютная, физиологическая или максимальная natalности относится к теоретическому максимальному производству новых особей в идеальных условиях.

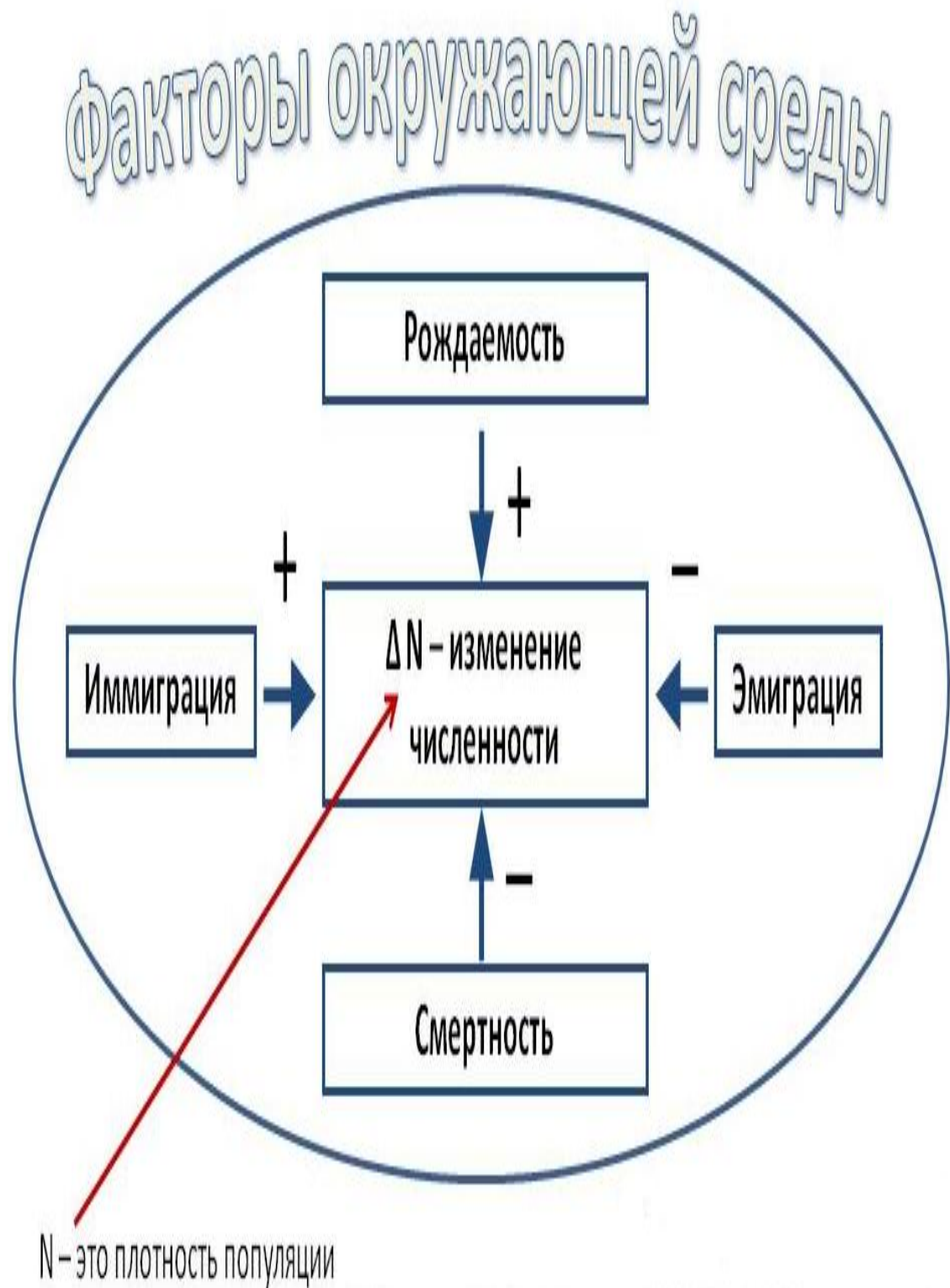


Рис. 9. Факторы, определяющие численность.

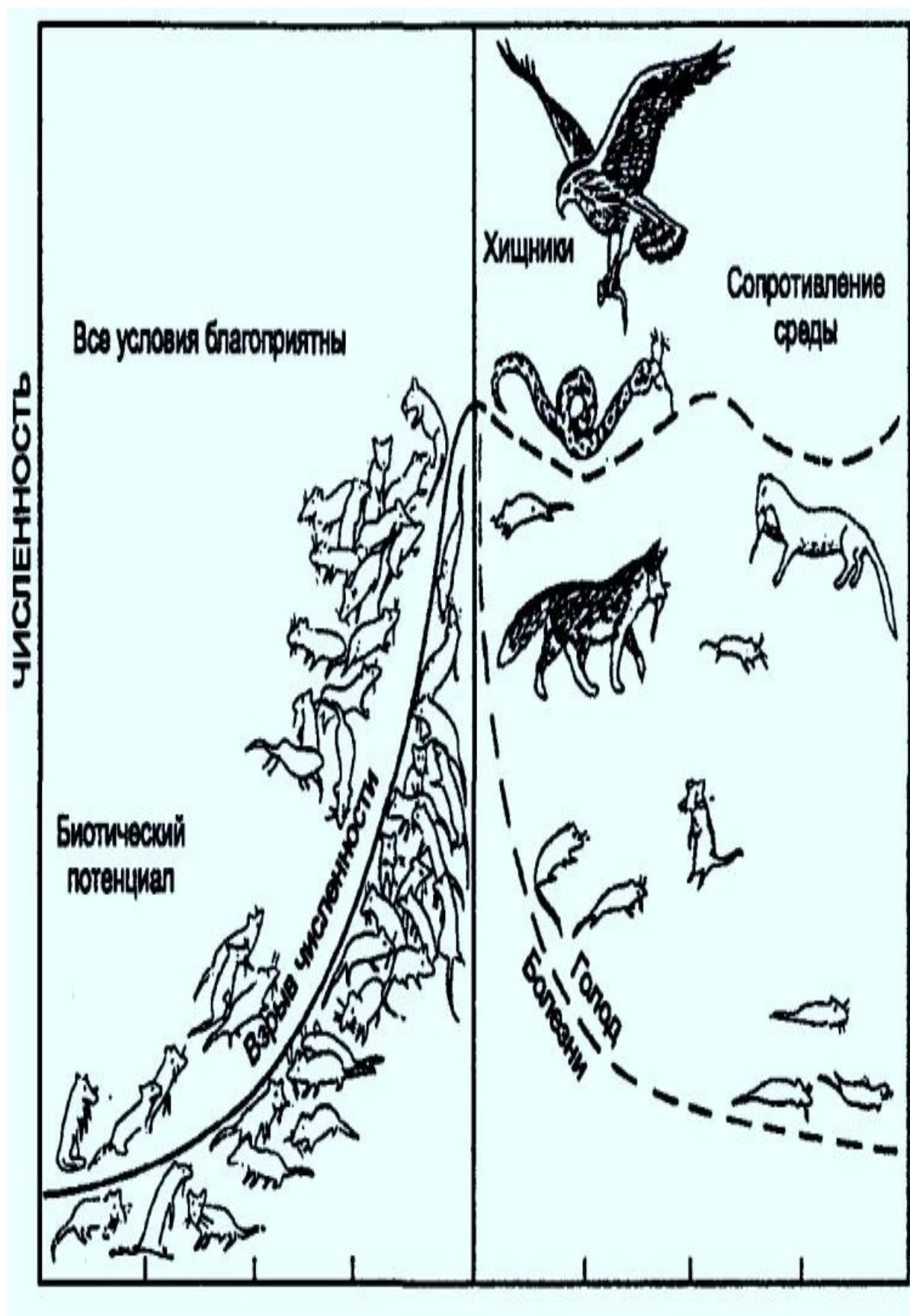


Рис. 10. Факторы, влияющие на численность.

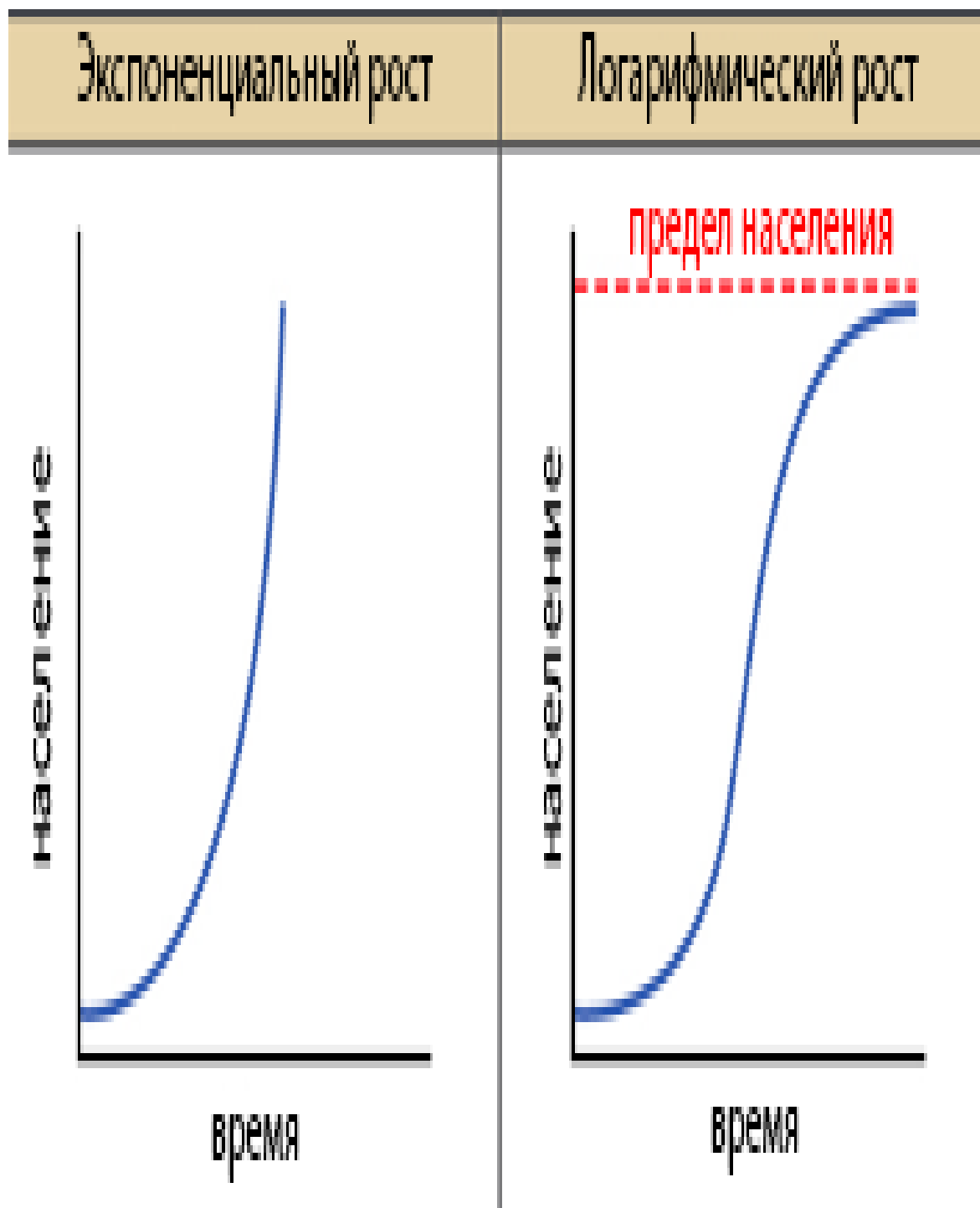


Рис.11. Экспоненциальный рост и логарифмический рост.

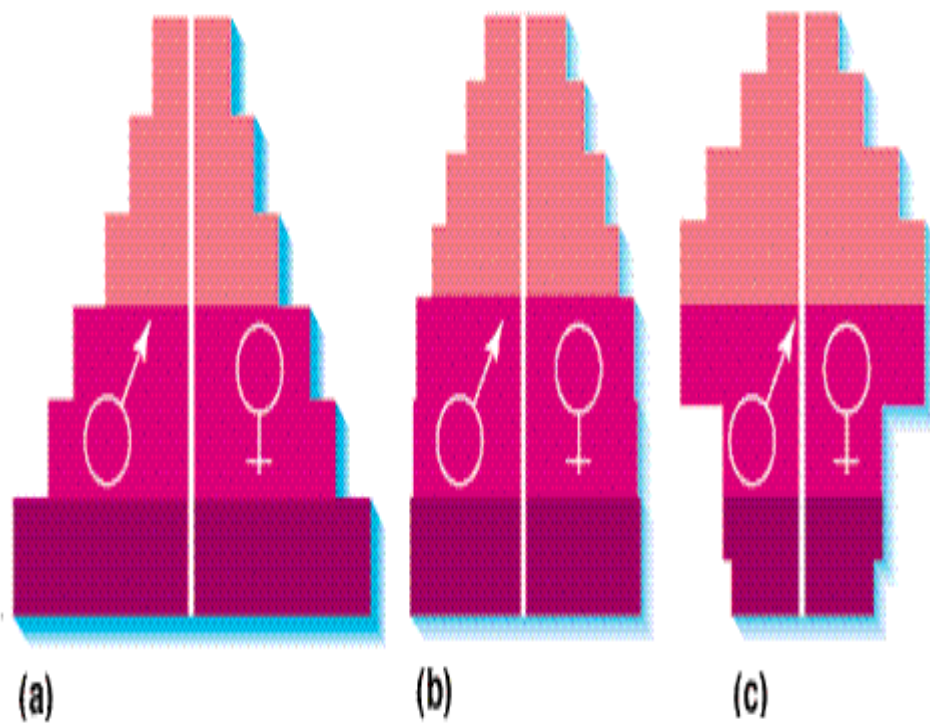


Рис.12. возрастная пирамида.

Но это никогда не реализуется из-за сопротивления окружающей среды, таких как наличие продуктов питания, места и т. д. Фактическая рождаемость достигается в существующих условиях, что намного меньше, чем абсолютная рождаемость. Более высокий показатель реализованной рождаемости увеличивает численность и плотность населения.[3]

Уровень смертности - это уровень, при котором индивиды умирают или погибают. Это противоположность natalности. Уровень смертности обычно выражается как число смертей на 1000 особей в год. Самый низкий уровень смертности для данного вида в наиболее благоприятных условиях называется потенциальной смертностью, в то время как фактический уровень смертности, наблюдаемый в существующих условиях, называется реализованной смертностью. Реализованная смертность снижает численность и плотность популяции. Процентное отношение рождаемости к смертности, выраженное в процентах, называется жизненным индексом. Жизненный индекс определяет нормальные темпы роста населения.

Относительное обилие организмов различных возрастных групп в популяции называется возрастное распределение популяции. Что касается распределения по возрасту, то существует три вида населения:

- 1) быстро растущее население - это население, которое имеет высокий уровень рождаемости и низкий уровень смертности, так в популяции больше молодых особей.
- 2) стационарное население - это население, которое имеет равные показатели рождаемости и смертности, поэтому население показывает ноль рост населения.
- 3) уменьшающееся население - это население, которое имеет более высокий уровень смертности, чем рождаемость, поэтому в популяции больше пожилых индивидуумов.

Примерами абиотических факторов, влияющих на численность популяции.

Вода. Условия водно-болотных угодий, таких как мелководье, где высокая урожайность, анаэробные субстраты обеспечивают соответствующее условия для важных физических, биологических и химических процессов. Из-за этих процессов водно-болотные угодья играть жизненно важную роль в глобальных циклах питательных веществ и элементов. Скорость диффузии углекислого газа и кислорода примерно в 10 000 раз медленнее в воде, чем в воздухе. Когда почвы становятся затопленными, они быстро теряют кислород и превращаются в низко-концентрированный по кислороду субстрат (гипоксическая среда - с меньше чем $2 \text{ мг O}_2 \text{ л}^{-1}$). Окружающая среда окончательно будет полностью бескислородной средой, где анаэробные бактерии процветают среди корней. Вода также влияет на спектральный состав и количество света, отражающегося от поверхности воды и

Водные растения проявляют широкий спектр морфологических и физиологических адаптаций, которые позволяют им выживать, конкурировать и диверсифицировать в этой среде. Например, корни и стебли формируют большие воздушные пространства (аэренхима) которые регулируют эффективное транспортирование газов (например, CO_2 и O_2), используемые при дыхании и фотосинтезе. В осушенной почве, микроорганизмы используют кислород при дыхании. В водных средах, анаэробных микроорганизмы почвы используют нитрат, ионы марганца, железные ионы, сульфат, углекислый газ и некоторые органических компонентов. Активность почвенных микроорганизмов и химический состав воды снижается, как и окислительно-восстановительные потенциалы воды. Например, углекислый газ превращается в метан (CH_4) метаногенными бактериями. Среда соленой воды, в которой галофиты специализировали физиологические приспособления, как развитие специальных органов для вывода соли, осморегуляцию и физиологически необходимую концентрацию их внутри, например, соли NaCl , чтобы жить в устье реки, солоноватые, или океанической окружающей среде. Физиология рыб также

специально приспособлена для борьбы с высоким уровнем соли через осморегуляцию. Их жабры формируют электрохимические градиенты, которые посредничают экскрецию соли внутри соленой среды и поглощение пресной воды.

Гравитационные силы Земли. На форму и энергию Земли в значительной степени влияют гравитационные силы. На большем масштаб, распределение гравитационных сил на Земле неравномерны и влияют на форму и движение тектонических плит, а также оказывает влияние на геоморфологические процессы, такие как горообразования и эрозии. Эти силы управляют многими геофизическими свойствами и распределениями экологических биомов по всей Земле. В масштабе организма, гравитационные силы обеспечивают направленные сигналы для роста растений и грибов (гравитропизм), ориентирующие сигналы для животных миграции и влияние на биомеханику, и размеры животных. Экологические особенности, такие как распределение биомассы, в деревьях в процессе роста подвержено механическому разрушению как гравитационные силы влияют на положение и структуру ветвей и листьев. Сердечно-сосудистая системы всех животных функционально приспособлена к преодолению давления и к изменяющимся гравитационным силам, в соответствии с особенностями организмов (например, рост, размер, форма) и их поведения (например, дайвинг, бег, полет), а также занимаемой средой обитания (например, вода, жаркие пустыни, холодная тундра).

Давление. Климатическое и осмотическое давление накладывает физиологические ограничения на организмы, такие как полет и дыхание на больших высотах или погружение в глубины океана. Эти ограничения влияют на вертикальные границы экосистем в биосфере, как организмы физиологически адаптированы к атмосферным и осмотическим перепадам давления воды. Уровни кислорода, например, уменьшаются с повышением давления и являются ограничивающим фактором для жизни на больших высотах. Транспорт воды через деревья, другой важный экофизиологический

параметр, где градиенты осмотического давления учитывается. Давление воды в глубинах океанов требует, чтобы организмы адаптировались к этим условиям. Например, млекопитающие, такие как киты, дельфины и тюлени, специально приспособленные к перепадам давления воды. Различные виды рыб адаптировались к глубоководному давлению с помощью специализированного белка.

Ветер и турбулентные силы. Архитектура соцветий в травах подвержена физическим давлениям ветра и сформировано силами естественного отбора, облегчая опыление ветром у анемофилных растений. Турбулентные силы в воздухе и воде оказывают значительное влияние на окружающую среду и экосистему. В планетарном масштабе экосистемы подвержены воздействию циркуляции закономерности глобальных пассатов. Пассат это ветер, дующий между тропиками круглый год. В Северном полушарии - с северо-востока, в Южном - с юго-восточного направления. Сила ветра и турбулентные силы, которые он создает, могут влиять на тепловые, питательные и биохимические характеристики экосистем. Например, ветер, проносящийся над поверхностью озера, создает турбулентность, влияя на профиль окружающей среды, создавая термически слоистые зоны, частично управляющих тем, как будет структурирована водная экология рыб, водорослей и других элементов системы. Скорость ветра и завихрение также оказывают влияние на энергетический бюджет растений и животных. Скорость ветра, температура и содержание влаги может варьироваться по мере того, как ветры перемещаются по горизонту.

Пожары. Растения преобразуют углекислый газ в биомассу и выделяют кислород в атмосферу.[6] Примерно 350 миллионов лет назад (около девонского периода) начался процесс фотосинтеза. Концентрация кислорода атмосферы выше 17% позволяет происходить горению. При горении выделяет CO_2 и огонь превращает топливо в золу и смолу. Пожар является значительным экологическим параметром, который вызывает много вопросов, связанных с его контролем некоторых показателей системы.

Вопрос огня в отношении экологии изучается в течение длительного времени. Лесные пожары создают экологические мозаики, структурируя экосистему, например, по возрасту или виду. Лесные пожары могут стимулировать развитие травяных биоценозов. Измененное состояние почвенного питания и свободная структура полога открывает новые экологические ниши для всходов. Большинство экосистем адаптированы к циклам природных пожаров. Некоторые виды не могут прорасти до тех пор, пока их семена не пройдут воздействие высокой температуры, возможной только при пожаре. Это очень важный, фундаментальный процесс обновления экосистемы по всей планете, который мы до недавнего времени действительно не понимали. Биохимики теперь знают молекулярные триггеры, запускающие этот процесс. Умирающее растение создаёт химическое послание для следующего поколения, сообщая дремлющим семенам, что настало время для того, чтобы вырасти. Эти другие белки вместе с каррикином и KAI2 генерируют сигнал, заставляющий семена прорасти в нужном месте и в должное время, после лесного пожара. В растениях через естественный отбор один из членов этого семейства ферментов был каким-то образом задействован для связывания именно с этой молекулой дыма и пепла и генерирования сигнала. Вероятно, KAI2 сформировался, когда растительные экосистемы начали процветать на Земле, и огонь стал очень важной частью экосистемы, позволяющей высвобождать питательные вещества, скрытые в умирающих и мертвых растениях. Некоторые соединения дыма также способствуют прорастанию семян, огонь играет важную роль в устойчивости экосистем. Это объясняет, как растительные экосистемы лесов и лугов само обновляются.[5]

Водные беспозвоночные являются важной частью пищевой цепочки. Много рыбы питается водорослями и бактериями, которые находятся на нижнем конце пищевой цепочки. Некоторые едят листья и другие органические вещества, попадающие в воду. Из-за их изобилия и положения в водной пищевой цепи, бентос (совокупность организмов, обитающих на

грунте и в грунте дна водоемов) играет важную роль в естественном потоке энергии и питательных веществ. По мере того как бентос умирает, он распадается, оставляя после себя питательные вещества, которые повторно используются водными растениями и другими животными в пищевой цепи. В отличие от рыб, бентос не может двигаться самостоятельно, поэтому он менее способен избежать последствий осаждения. Поэтому, бентос может дать надежную информацию о качестве воды в водоемах. Биомониторинг является анализом биологических реакций для оценки изменений в окружающей среде. Поэтому беспозвоночных наиболее часто используются в качестве видов – индикаторов и возможно это самый чувствительный инструмент теперь доступный для быстрого и точного обнаружения изменения в водных экосистемах.

Экологи должны понимать процессы, которые приводят к наблюдаемым закономерностям. Это обеспечит фундамент для исследования процессов, происходящих при экологических нагрузках, приводящих к изменениям в сообществе, как структурным, так и функциональным. Многие параметры будут определять картину распределения беспозвоночных в пресных водах.

Вопросы для контроля.

1. Укажите и объясните термин рост населения.
2. Дайте определение и поясните термин возрастное распределение.
3. Укажите и объясните термин размер популяции.
4. Опишите модель роста.
5. Как оценить размер популяции. Приведите два различных метода.
4. Определите, демонстрирует ли популяция экспоненциальный рост.
5. Как оценить пропускную способность популяции.
6. Объясняйте факторы, влияющих на популяцию животных.
7. Объясните рождаемость и смертность в структуре роста животных.

8. Объяснить иммиграцию и эмиграцию животных, и влияние на распределение конкретное животное.

9. Изложите и объясните факторы, влияющие на позвоночных в воде.

3. КОНКУРЕНЦИЯ

Основные понятия

Конкуренция - взаимоотношения организмов одного и того же или разных видов при сравнении, в ходе которых они соревнуются за одни и те же средства существования и условия размножения.

Внутривидовая конкуренция - это борьба между особями одного вида.

Аллелопатии. Химические взаимодействия растений через продукты их обмена веществ получили название. Подобные способы влияния друг на друга свойственны и животным.

Диффузная конкуренция. Биоценозы содержат в каждой группе организмов значительное число потенциальных или частичных конкурентов, состоящих в динамических отношениях друг с другом. Вид может не иметь также сильных соперников, но испытывать небольшое влияние со стороны каждого из многих других, частично использующих его ресурсы.

Каннибализм, т. е. поедание себе подобных, наиболее развит у хищных рыб: щук, окуней, корюшки, трески, наваги и др. В условиях обостренной конкуренции за пищу или воду каннибализм проявляется иногда и у нехищных животных.

Экологии популяций (синэкология) мутуалистические и конкурентные отношения представляют собой основную сущность внутривидовых связей и изучение роли этих взаимоотношений в пределах вида, многообразия и специфики их форм.

Прямые связи возникают при непосредственном контакте организмов.

Косвенные связи представляют собой влияние видов друг на друга через среду обитания или путем воздействия на третьи виды.

Территориальные животные - животные, которые защищают определенную территорию от вторжения представителей того же вида (иногда также других, особенно родственных видов).

Формы конкурентного взаимодействия могут быть самыми различными: от прямой физической борьбы до мирного совместного существования. Тем не менее, если два вида с одинаковыми экологическими потребностями оказываются в одном сообществе, рано или поздно один конкурент вытесняет другого. Это одно из наиболее общих экологических правил, которое получило название закона конкурентного исключения, и было сформулировано Г. Ф. Гаузе.[9] В упрощенной форме оно звучит как «два конкурирующих вида вместе не уживаются». Конкуренция - это взаимоотношения видов со сходными экологическими требованиями существующих за счет общих ресурсов, имеющих в недостатке. Когда такие виды обитают совместно, каждый из них находится в невыгодном положении, так как присутствие другого вида уменьшает возможности в овладении пищей, убежищами и прочими средствами к существованию, которыми располагает местообитание. Конкуренция - единственная форма экологических отношений, отрицательно сказывающаяся на обоих взаимодействующих партнерах. Конкуренция - одна из многих взаимодействующих биотических и абиотических факторов, влияющие на структуру сообщества. Конкуренция среди членов одного и того же вида называется внутривидовой конкуренцией, а конкуренция между особями разных видов известны как межвидовая конкуренция. Конкуренция не всегда прямолинейна и может происходить как прямым, так и косвенным образом. Согласно принципу конкурентного исключения, виды, менее приспособленные к борьбе за ресурсы, вынуждены либо адаптироваться, либо вымереть. Согласно эволюционной теории, это соперничество внутри и между видами за ресурсы играет важную роль в естественном отборе.

Следующие термины описывают механизмы, с помощью которых происходит конкуренция, которая в целом может делиться на прямую и косвенную. Эти механизмы в равной степени применимы к внутривидовой и межвидовой конкуренции. Соревнование самец-самец у благородного оленя во время гона является примером конкурентного вмешательства видов. Конкуренция происходит непосредственно между индивидами через агрессию и т. д. когда отдельные индивиды вмешиваются за фураж, выживание, воспроизводство, или среду обитания.

Косвенно происходит конкуренция через общий ограничивающий ресурс, который действует как промежуточный фактор. Например, использование ресурсов истощает их количество, доступное другим. Также косвенно происходит конкуренция между двумя видами, на которых охотится один и тот же хищник. Например, виды А и В являются добычей хищника С. Вид А вызовет уменьшение вида В, потому что увеличение А увеличит количество хищников С, которые в свою очередь будут охотиться больше видов В.

Внутривидовая конкуренция возникает, когда представители одного вида борются за те же ресурсы в экосистеме. Например, два дерева, растущие близко друг к другу, будут конкурировать за свет, воду и питательные вещества в почве. Поэтому, получая меньше ресурсов, они обычно будут развиваться хуже, чем, если бы росли сами по себе. Хотя в этой ситуации это может быть, более полезно думать о доступности ресурсов, чем о конкуренции. Приспособления к такой окружающей среде включает в себя рост выше конкурента. Конкретный прогноз конкуренцией модели заключается в том, что все виды в такой ситуации будут высокие, или развитие большей корневой системы, где конкретный прогноз конкуренцией модели заключается в том, что все виды в системе будут проникать очень глубоко в почву корневой системой. Реальный вопрос заключается в том, подтверждаются ли эти предсказания нашими наблюдениями в мире природы.

Межвидовая конкуренция может возникать, когда у особей двух отдельных видов есть ограничение ресурс в той же области. Если ресурс не может поддерживать обе популяции, то снижается плодовитость, рост или выживание могут привести, по крайней мере, к развитию одного вида. Межвидовая конкуренция имеет потенциал для изменения популяций, сообществ и эволюции взаимодействующих видов. Примером среди животных может быть случай гепардов и львов; поскольку оба вида питаются аналогичной добычей, они негативно влияют на присутствие друг друга, потому что они будут иметь меньше еды, однако они все еще проживают совместно, несмотря на предсказание, которое в процессе конкуренции должно вытеснить один другого. На самом деле, львы иногда крадут добычу, гепарда. Потенциал конкуренции также проявляется в том, что конкуренты могут убивать друг друга. В Южной Калифорнии койоты часто убивают и едят серых лис и рысей, при этом делят одну и ту же стабильную добычу, мелких млекопитающих. Конкуренция наблюдается между особями, популяциями и видами, но мало доказательства того, что конкуренция была движущей силой в эволюции больших групп. Млекопитающие жили рядом с рептилиями на протяжении многих миллионов лет, но не смогли получить конкурентное преимущество, пока динозавры не вымерли.[1]

В эволюционных контекстах конкуренция связана с концепцией теории отбора r/K , которая относится к выбору черт, которые способствуют успеху в конкретных условиях. Теория берет начало из работы по биогеографии Р. Макартура и Э. Уилсона 1967 года. В теории отбора r/K выдвигаются гипотезы о том, что селективные давления управляют эволюцией в одном из двух стереотипных направлений: R-или K-выбор. Эти термины, r и K , получены из стандарта экологической алгебры, как показано в уравнение динамики населения:

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

где:

r - темп роста населения (N),

K - пропускная способность, экологическая обстановка.

Как правило, R - выбранные виды эксплуатируют пустые ниши и производят много потомство, у каждого относительно низкая вероятность дожить до совершеннолетия. В отличие от, K - выбранные виды являются сильными конкурентами в переполненных нишах и вкладывают больше средств во многоменьше потомство, каждый из которых имеет относительно высокую вероятность дожить до совершеннолетия.

Ограниченный запас, по крайней мере, одного ресурса (например, продовольствия, воды и территории) приведет к конкуренции как внутри видов, так и между ними и это является важной темой в экологии, особенно в области экологии сообщества. Конкуренция является одним из многих взаимодействующих факторы, влияющие на структуру сообщества. Конкуренция среди представителей одного вида известна как внутривидовая конкуренция, в то время как конкуренция между особями разных видов известен как межвидовая конкуренция. Конкуренция не всегда проста, и может происходить как прямым, так и косвенным образом. Животные, которые защищают территории, таким образом, называются

территориальными. Территориальные животные - животные, которые защищают определенную территорию от вторжения представителей того же вида (иногда также других, особенно родственных видов). Территориальные животные защищают участки, содержащие гнездо, логово или место спаривания и достаточное количество пищи ресурсы для себя и своих потомков. Защита редко принимает форму открытых боев. Обычно очень заметный факт, который может быть визуальным, как яркая расцветка или слуховой, как в большинстве песен птиц или обонятельный, посредством химических сигналов. Многие территориальные млекопитающие используют запаховую маркировку, чтобы сигнализировать о границах своей территории. Метка могут быть нанесены мочеиспусканием, дефекацией или растиранием частей тела, на которых есть специализированные пахучие железы против субстрата. Например, собаки и другие запах-метка псов мочеиспусканием и дефекацией, запах-метка кошек трущихся о предметы, так же, как распыление мочи котами. Многие полуобезьяны использовать территориальная маркировка. Наиболее обыкновенно, территориальная маркировка, используемая животными для того чтобы определить их территория, путем размещения сильно-пахучие химические вещества, часто это протеины несущие, как главные мочевыделительные протеины, стабильные во времени.

Территории могут принадлежать отдельному индивиду, паре или группе. Территориальность не является фиксированной свойство вида: например, Малиновки защищают территории как пары в период размножения и как индивидуумы в течение зимы, в то время как некоторые нектароядные защищают территории только ввремя утренних часов, когда растения богаты нектаром. У видов, не образующих парных связей, женские территории часто являются независимыми в том смысле, что мужчины защищают территории только от других самцов и самки только против других самок; в этом случае, если вид полигинный, одна мужская территория, вероятно, будет содержать несколько женских территорий.

Довольно часто защищаются территории, которые дают только один ресурс. Например, Европейские Дрозды могут защищать кормовые территории, которые находятся далеко от их гнезд.

Территориальность проявляется только у меньшинства видов. Чаще всего у животных будет область, которую он обычно использует, но не обязательно защищает; это называется его зона обитания. Диапазоны различных групп часто перекрываются, а в областях перекрытия группы, как правило, избегают друг друга, а не стремятся друг друга изгнать. Поведенческие экологи утверждают, что распределение пищи определяет, будет ли вид занимать ту или иную территорию. Территориальность возникнет там, где есть сфокусированный ресурс, обеспечивающий достаточную для индивидуума или группы потребность в этом ресурсе в пределах границы ареала и которая может быть защищена без слишком больших усилий.

Многие птицы, особенно морские, хотя и гнездятся плотными сообществами, тем не менее, территориальны в том, что они защищают свое гнездование на расстоянии, которое они могут достичь. Это необходимо для предотвращения нападения на собственных птенцов или гнездового материала со стороны соседей. Обычно это формирует примерно шестиугольную фигуру расстоянию между гнездами. В результате территориального поведения подобный шестиугольный интервал получают водные беспозвоночные. Территориальность наименее вероятна у насекомоядных птиц, где питание обильное. Стрижи редко защищают территорию больше гнезда. И наоборот, крупные одиночные или парные хищники, такие как медведи, требуют обширную охраняемую территорию для обеспечения их продовольствием. Эта территориальность только разрушится, когда есть избыток пищи, например, когда медведи гризли питаются мигрирующим лососем.

Вопросы для контроля.

1. Определите конкуренцию?
2. Перечислите факторы, которые способствуют конкуренции между организмами.
3. Перечислите ресурсы, которые способствуют конкуренции между организмами.
4. Поясните внутривидовую конкуренцию.
5. Поясните межвидовую конкуренцию.
6. Разъяснение принципа конкурентного исключения
7. Объясните стратегии эволюции.
8. Сформулируйте теорию выбора формул.
9. Объясните эволюционные стратегии и сформулируйте формулу R / K теории отбора.

4. ПОПУЛЯЦИЯ В ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ

Основные понятия

Популяция - это все организмы, которые принадлежат к одному и тому же виду и живут в одном и том же географический район.

Популяция в популяционной генетике - это набор организмов, в которых любая пара членов может размножаться вместе.

Контроль популяции-то практика искусственного изменения размера любой популяции животных, кроме людей.

Популяция-это все организмы, которые принадлежат к одному и тому же виду и живут в одном и том же географический район. Площадь, используемая для определения популяции, такова, что межпородное размножениевозможно между любой парой в пределах района и более вероятно, чем скрещивание с особями из других районов. Обычно

размножение значительно более распространено в пределах района, чем за пределами. В популяционной генетике популяция – это набор организмов, в которых любая пара членов может размножаться вместе. Это означает, что все члены принадлежат к одному виду и живут рядом друг с другом.

Мировая человеческая популяция. По последним оценкам переписи населения, численность населения мира достигает 6,9 миллиардов. Согласно документам переписи населения, население мира достигло 6,5 миллиардов 2006 года. В 1999 году, когда численность населения мира достигла 6 миллиардов человек. Это было примерно через 12 лет после того, как население мира достигло 5 миллиардов в 1987 году, и через 6 лет после в 1993 году население достигло 5,5 миллиарда человек. Население некоторых стран, таких как Нигерия и Китай не имеет точной цифры, поэтому существует значительная погрешность в оценки. Время, необходимое для каждого миллиарда людей, которые будут добавлены к существующему населению мира, сокращается.[10]

Рост населения значительно увеличился по мере того, как промышленная революция набирала темпы с 1700 года. За последние 50 лет наблюдался еще более быстрый рост темпов прироста населения благодаря достижениям в области медицины и существенному повышению производительности сельского хозяйства, в частности начало 1960-х годов, когда была сделана зеленая революция. По прогнозам отдела Организации Объединенных Наций, в 2055 году численность населения мира превысит 10 миллиардов человек. В будущем, ожидается, что мировое население достигнет пика роста, оттуда оно начнет сокращаться из-за экономических причин, проблемы со здоровьем, истощение земель и экологическая опасность. Есть вероятность 85%, что население мира перестанет расти до конца века. Там есть вероятность 60%, что население мира не превысит 10 миллиардов человек до 2100 года, и около 15% вероятности того, что население мира в конце века будет ниже, чем сегодня. Для разных регионов дата и размер пика численности населения будут различаться значительно. В

последние годы отмечается демографическая структура менее развитых регионов мира путем постепенного снижения рождаемости после более раннего резкого снижения смертности. Этот переход от высокой рождаемости и смертности к низкой рождаемости и смертности часто называют демографические изменения.[5]

Популяцией называют группу особей одного вида, находящихся во взаимодействии между собой и совместно населяющих определенную территорию. Согласно определению С. С. Шварца, популяция - это элементарная группировка организмов определенного вида, обладающая всеми необходимыми условиями для поддержания своей численности длительное время в постоянно изменяющихся условиях среды.

Слово "популяция" происходит от латинского *populus* - народ, население. Популяциям свойственен рост, развитие, способность поддерживать существование в постоянно меняющихся условиях, т. е. популяции обладают определенными генетическими и экологическими характеристиками.

Особи, составляющие популяцию, могут иметь различные типы пространственного распределения, выражающие их реакции на благоприятные и неблагоприятные физические условия или конкурентные отношения. Знание типа распределения организмов очень важно при оценке плотности популяции методом выборки. Состояние и функционирование популяции зависит как от общей численности популяции, так и от пространственного размещения особей. Различают случайное, равномерное и групповое распределение особей и их групп. Рассмотрим пример, в котором с помощью математической обработки результатов экспериментов можно определить характер распределения особей в популяции. Под выборкой мы будем понимать серию экспериментов по оценке плотности популяции. Обозначим количество выборок n . Если через m обозначить среднее число особей в каждой выборке, то дисперсию s^2 , с

помощью которой можно судить о характере пространственного распределения особей, определяют по формуле

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

Где:

s^2 - мера рассеяния, или отклонения, значений x от среднего m (дисперсия);

x - число особей в каждом эксперименте.

Предположим, мы провели 3 серии экспериментов ($n = 3$), данные этих экспериментов приведены в таблице.

n	x	$m = \frac{x_1 + x_2 + x_3}{3}$	(m-x)	(m-x) ²	(m-x) ²	s ²
1	50		0	0		
2	40	50	-10	100	200	100
3	60		10	100		

В случае равномерного распределения s^2 равна нулю, поскольку число особей в каждом выборе постоянно и равно среднему. При случайном распределении среднее m и дисперсия s^2 равны (при достаточном количестве выборок n). При групповом распределении дисперсия s^2 выше среднего, и

разница между ними тем больше, чем сильнее тенденция организмов к образованию скоплений. В нашем случае $s^2 > m$, мы имеем групповое распределение особей. Равномерное распределение особей встречается в природе крайне редко. Оно чаще связано с острой конкуренцией между разными особями. Такой тип распределения характерен, например, для хищных рыб и колюшек с их территориальным инстинктом. Пример равномерного распределения дает также пластинчатожаберный моллюск, живущий на песчаных пляжах по берегам Ла-Манша. Случайное распределение встречается только в однородной среде и у видов, не обнаруживающих склонности к скоплению. Первоначально распределение мучного хрущака в муке совершенно случайное.

Распределение группами - гораздо более распространенное. Группы в свою очередь могут распределяться случайно или образовывать скопления. Особенно хорошо изучено пространственное размещение деревьев в лесу. Если деревья в лесу состоят из одной породы, то вначале они обычно распределяются скоплениями, и только со временем их размещение становится более равномерным, а густота в результате внутривидовой конкуренции уменьшается.

Таким равномерным пространственным распределением отличаются, например, сосновые и буковые леса. В смешанных растительных сообществах подавляемые виды обычно образуют "букеты" (групповое распределение), а доминирующие виды имеют равномерное распределение. Численность популяции - это общее количество особей на данной территории или в данном объеме.

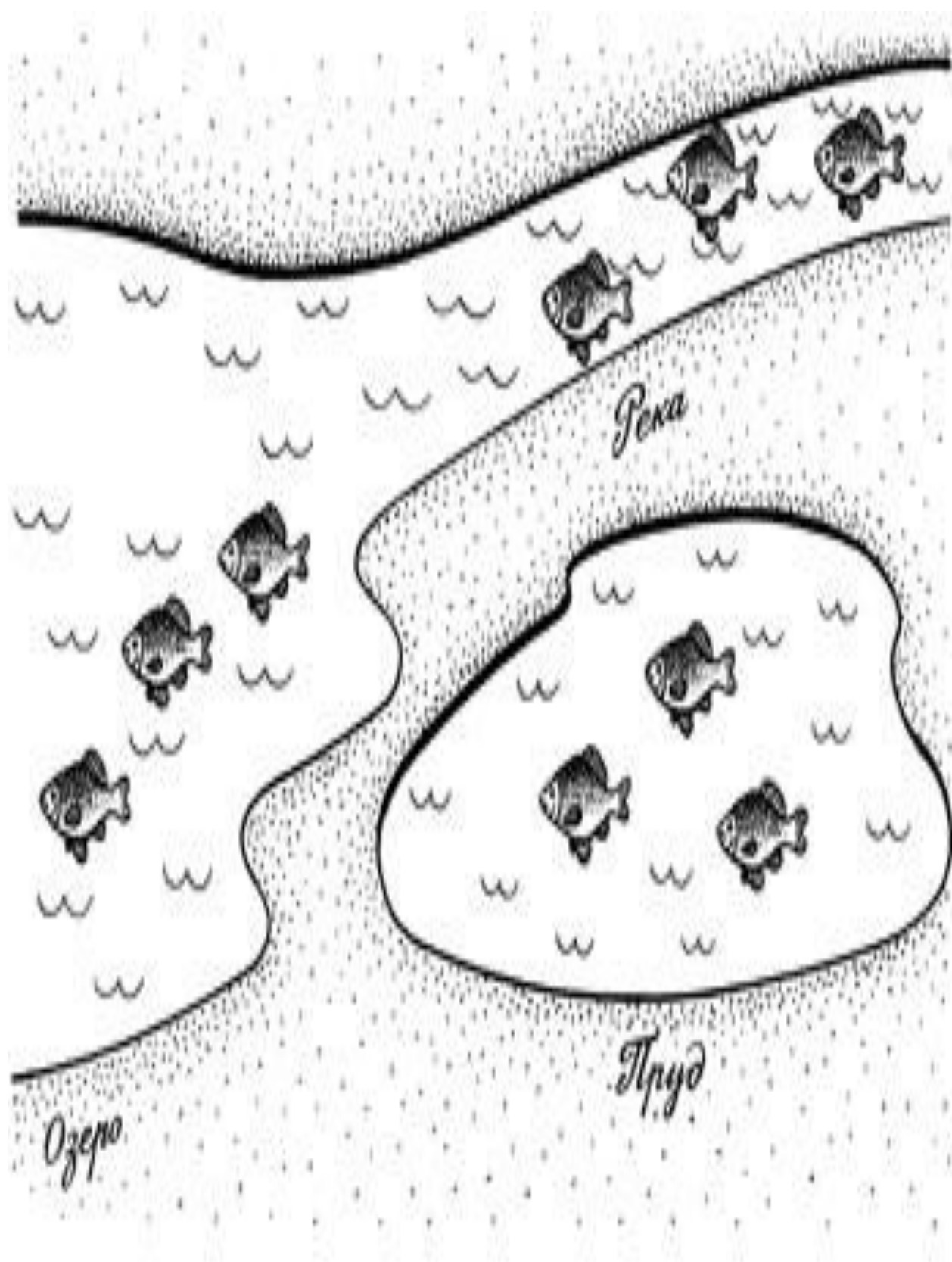


Рис. 13. Популяции карасей

Оно никогда не бывает постоянно и зависит от соотношения интенсивности размножения (плодовитости) и смертности. В процессе размножения происходит рост популяции, смертность же приводит к сокращению ее численности. Плотность популяции определяется количеством особей (либо биомассой) на единице площади или в единице объема, занимаемого популяцией. Например, 150 растений сосны на 1 га или 0,5 г циклопов в 1 м³ воды характеризуют плотность популяции этих видов.

Рождаемость - число новых особей, появившихся в единицу времени в результате размножения. В живых организмах заложена огромная возможность к размножению. Подсчитано, что бактерии делятся каждые 20 мин. При таком темпе одна клетка за 36 часов может дать потомство, которое покроет сплошным слоем всю нашу планету. Один одуванчик менее чем за 10 лет способен заселить своими потомками земной шар, если все семена прорастут. В действительности же такая громадная плодовитость организмов никогда не реализуется. Смертность - это количество особей, погибших за определенный период. Различают три типа смертности. Первый тип характеризуется смертностью, одинаковой во всех возрастах; второй тип отличается повышенной гибелью особей на ранних стадиях развития; третий тип характеризуется повышенной гибелью взрослых (старых) особей.

Прирост популяции - разница между рождаемостью и смертностью; прирост может быть как положительным, так и отрицательным. Прирост населения в Санкт-Петербурге в 1990 г. составил -1,4 (рождаемость 10,8; смертность 12,2 чел. на 1000 человек), в 1993 г. он составил -10,8 (рождаемость 6,6; смертность 17,4), а в 1996 г. величина прироста составила -7,5 (рождаемость осталась 6,6; а смертность уменьшилась до 14,2). Темп роста - средний прирост за единицу времени.



Рис. 14. Пустынная саранча (*Schistocerca gregaria*) в западной части Индии в полете просто заслоняет солнце.

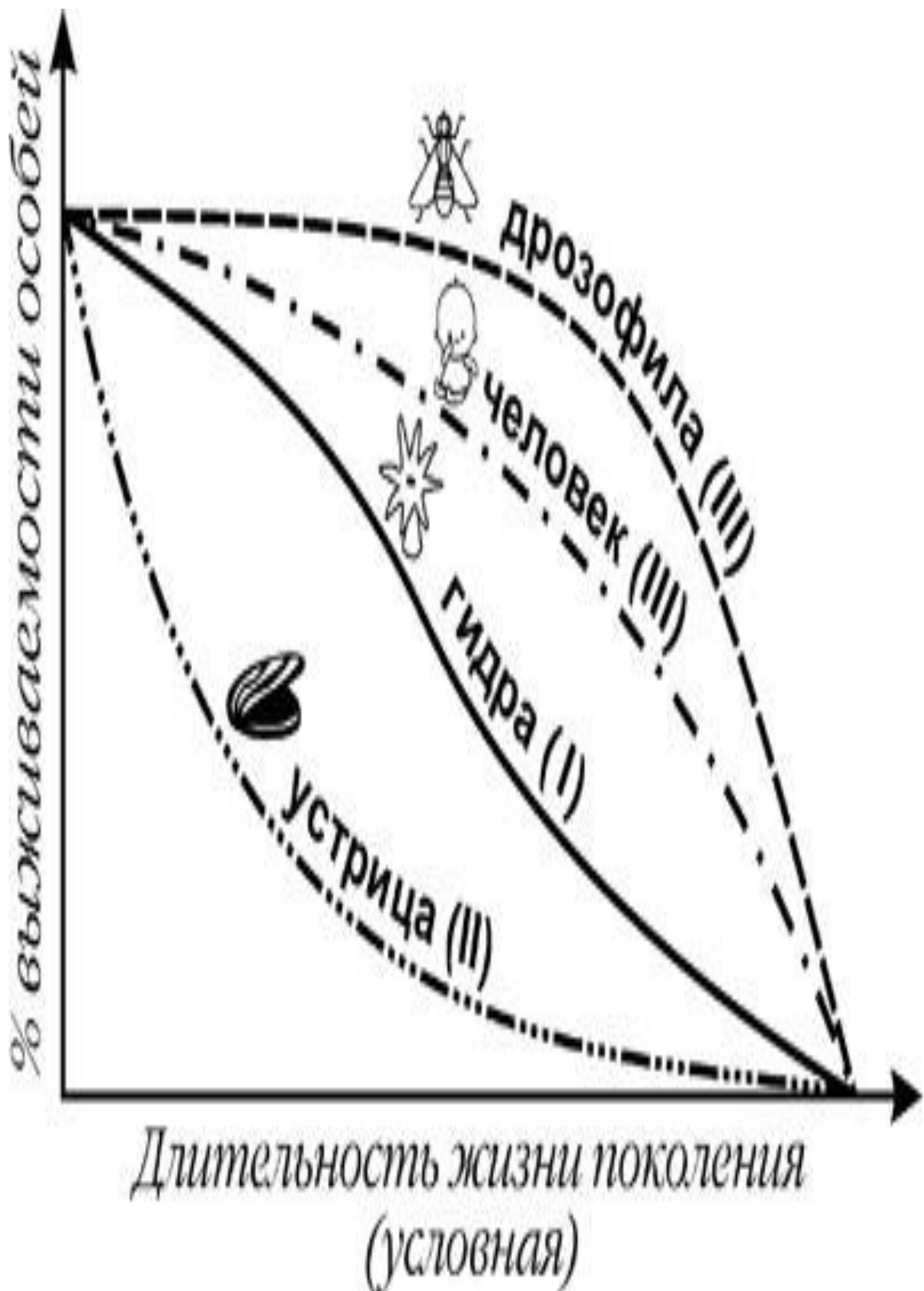


Рис. 15. Кривые выживаемости (смертности) (по Э. Макфедьену)

Если обозначить через R_0 среднее число потомков, достигших репродуктивного возраста, производимых одной особью данного вида за всю жизнь (чистая скорость размножения), то при $R_0 > 1$ популяция растущая; $R_0 = 1$ популяция стабильная; $R_0 < 1$ популяция сокращающаяся. Половая и возрастная структура популяции. Половая структура отражает соотношение полов популяции; этот показатель особенно важен для видов с преобладающим половым размножением. Возраст и условия наступления половой зрелости самцов и самок оказывают существенное влияние на поддержание численности популяции. Самцы и самки нередко по-разному проявляют себя в сообществе через своеобразие питания, ритмы жизни и поведение. Например, самки многих комаров, некоторых клещей и мошек являются кровососущими, самцы же питаются нектаром. Из-за своих сравнительно малых размеров самка куницы оказывается более всеядной по сравнению с самцом, в рационе которого преобладают белки и крупные птицы. Возрастная структура отражает не только соотношение различных возрастных групп в популяции, но и то, как меняется это соотношение в разные сезоны года, при смене биогеоценозов, какова скорость обновления популяции и какова взаимодействие возрастных групп с окружающей средой. Существует множество классификаций живых организмов по возрасту. Например, Г. А. Новиков выделяет пять возрастных групп животных: новорожденные - до момента созревания; молодые - подрастающие особи, еще не достигшие половой зрелости; полувзрослые - близкие к половой зрелости; взрослые - половозрелые животные, которые размножаются или физиологически способны к этому; старые - переставшие размножаться особи.[1]

Обычно в популяции присутствуют все возрастные группы, между ними наблюдаются постепенные переходы, и регулярное возобновление обеспечивает поддержание оптимального уровня численности. Иногда это соотношение может быть нарушено: сокращение численности какой-то

возрастной группы может привести к деградации популяции или, наоборот, к чрезмерному ее увеличению. Количественное соотношение возрастных групп может служить индикатором состояния популяции, и ее будущего в биогеоценозе. Примеры основных типов возрастных пирамид приведены на рис. 16. Человеческую популяцию также можно охарактеризовать половозрастной структурой. Чем сложнее половозрастная структура, тем выше приспособительные возможности популяции.

Несколько слов о таком важном показателе популяции, как средняя продолжительность жизни. Рассмотрим его на примере человеческой популяции. Ученые считают, что предельная видовая продолжительность человеческой жизни 110-120 лет. Однако в действительности, в результате воздействия различных экологических и социально-экономических факторов, она значительно ниже, хотя и имеет тенденцию к повышению. Существуют подтверждения того, что в Древнем Риме и Древней Греции средняя продолжительность жизни составляла всего 25 лет. В средние века она поднялась до 30 лет. В России на рубеже XIX и XX вв. - до 32 лет. В наши дни по мере развития цивилизации средняя продолжительность жизни в мире возрастает, прежде всего, благодаря снижению младенческой и детской смертности. В 1950 г. для мира в целом она составляла 50 лет, а в 1990 г. - 63 года.

Популяционный цикл в зоологии - это явление, когда популяции растут и падают в предсказуемый период времени. Есть некоторые виды, где численность популяции разумно предсказуемые модели изменений, хотя полные причины демографических циклов является одним из основных нерешенные экологические проблемы. Существует ряд факторов, влияющих на изменение численности населения такие, как наличие пищи, хищников, болезней и климата.

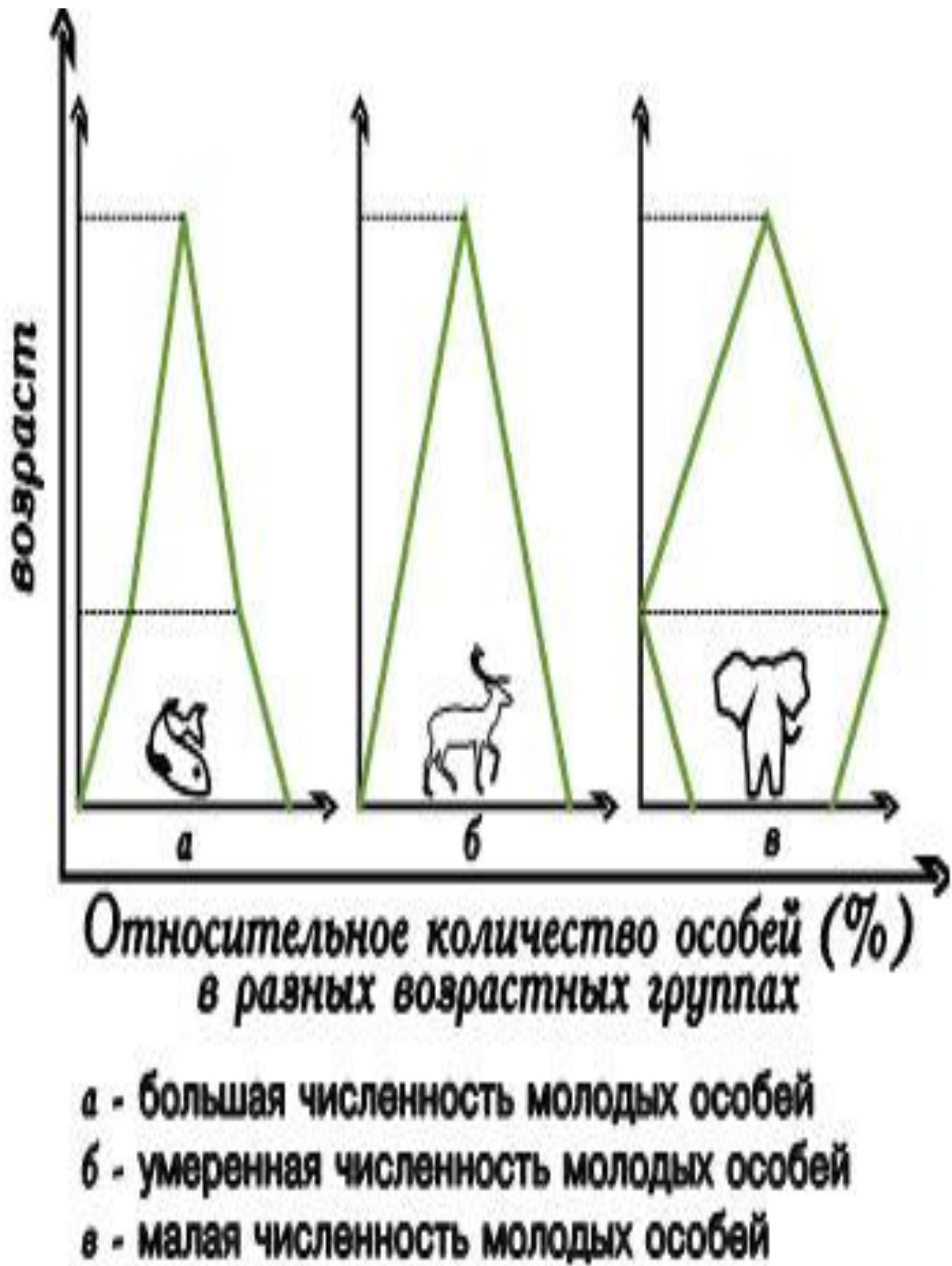


Рис. 16. Основные типы возрастных пирамид.

Контроль популяции-это практика искусственного изменения размера любой популяции животных, кроме людей. Обычно он относится к акту ограничения размера популяции животных, так что она остается управляемым, в отличие от акта защиты вида от чрезмерных вымираний, которое называют биологией сохранения.

Нашествия полёвок, мышей и саранчи известны человечеству еще с библейских времён. Аристотель оставил описание «расцвета и падения» мышиной популяции, которое могло быть с успехом написано не две тысячи лет назад, а вчера.

Описанное Аристотелем нашествие грызунов было бедствием, сравнимым с чумой. Мыши чудовищно размножились, уничтожили урожай и свою собственную «пищевую базу» и, в конце концов, исчезли, как сквозь землю провалились. Подобные «вспышки» случаются при благоприятном стечении обстоятельств и в наше время. Популяция грызунов вырастает до чудовищных размеров; опустошение, производимое ими, можно и сейчас сравнить с опустошением, которое производит чума. Но не каждое увеличение численности мышей или полёвок ведет к взрыву; напротив, такие взрывы случаются довольно редко. Численность популяции постоянно колеблется. У некоторых животных, например у полёвок, наблюдается периодическое чередование подъемов и спадов; период «подъем - спад» называется популяционным циклом. Один цикл следует за другим с такой же неумолимостью, как день следует за ночью. В определённых условиях на гребне цикла количество грызунов вдруг резко возрастает и наступает перенаселенность, имеющая катастрофические последствия. Чрезмерно высокая плотность популяции наносит серьёзный ущерб среде обитания. Эти циклы наблюдаются у различных видов полёвок: короткохвостой европейской, рыжей скандинавской и пенсильванской, живущих в США, а также европейских и североамериканских леммингов. Циклы полёвок и леммингов длятся четыре года, за этот срок количество грызунов возрастает

от ничтожного до максимального, затем падает почти до нуля, и начинается новый цикл.

Европейская полёвка. Подъём и спад в жизни биологического вида. Особенно хорошо изучены циклы двух видов грызунов: короткохвостой полёвки, живущей в Англии, и лемминга, живущего на Аляске. Рыжая полёвка отличается от короткохвостой более яркой окраской и длинным хвостом. Хвост у нее сверху темный, снизу светлый.

В начале цикла плотность популяции очень мала: от десяти до двадцати особей на каждый акр территории. В первый год плотность растёт медленно, к концу года на одном акре живут не больше тридцати зверушек. Во второй год прирост столь же невелик, через два года количество полёвок на одном акре колеблется от 60 до 70 особей. И тут вдруг происходит резкий скачок: на третьем году число полёвок может вырасти до 200—300 на один акр и даже больше. Этот уровень держится весь третий год и может захватить начало четвертого. Затем количество грызунов резко идет на убыль. Но бывает, что плотность полёвок возрастает до фантастических цифр: от 500, 600 до 1000 особей на один акр. Локальное вымирание в том и другом случае наступает, как правило, внезапно и осенью; весной плотность популяции опять ничтожна — начинается новый цикл.

Во время этой популяционной катастрофы и после нее поле (местообитание полёвок) являет собой скорбное зрелище: земля лежит вытопанная, изрытая, безжизненная, напоминая поле сражения, покинутое его участниками. Мёртвая, подточенная трава снимается, как ворс с побитого молью ковра, жухлый, поблёкший дёрн легко отстает от земли. Горностаи (окраска летняя) тащат полевку в расщелину старой стены, где у него нора. Молодые деревца, у которых съедены корни, легко можно вытащить из земли, словно подпорки для гороха. Всюду мышинные норки и лазы, отчего поверхность земли становится пористой, точно пчелиные соты. Уцелевших зверьков (залог нового, очередного расцвета популяции) не видно почти нигде.

С гибелью грызунов земля, освобожденная от избытка ртов и когтей, начинает возрождаться. Заново вырастает густой зеленый травяной покров, обеспечивая полёвкам, занятым выводением потомства, кров и пищу. Новому поколению полёвок живется вольготно. Канули в прошлое ужасы перенаселенности: скученность, толчея, ссоры с соседями; исчезли причины, порождающие стресс. Но на первых порах полёвки размножаются медленно.

В начале цикла растительный покров еще жидок, и полёвкам негде прятаться от своих врагов: лисиц, горностаев, ласок, сов, кошек и ястребов, что, конечно, тормозит рост популяции. Но и густая растительность не может спасти от проворного хищника вроде ласки, которой доступны подземные жилища полёвок; она уничтожает так много полёвок, что не только оттягивает срок массового размножения грызунов на этой стадии, но временно уменьшает численность популяции. Но хищничество само по себе не может долго сдерживать рост популяции.[8] Резкий скачок в численности грызунов произойдёт обязательно, и ни ласка, ни какой-либо другой хищник не могут его предотвратить.

Расцвет популяции.Одной активностью хищников нельзя, однако, объяснить, почему на первых порах размножение идет так медленно. Причина, по-видимому, кроется в самих полёвках: сказываются последствия жизни в условиях перенаселенности, когда то и дело создаются стрессовые ситуации. Для проверки этой гипотезы проводились различные опыты, которые пока не подтвердили её, но и не опровергли. Тем не менее, эта гипотеза очень заманчива: полёвки, возможно, как и люди, не выдерживают темпов жизни на гребне популяции и под гнетом постоянных забот и лишений оказываются физически сломленными.

Каковы бы ни были причины этой начальной задержки, мало-помалу полёвок становится все больше. Уцелевшие самки в этот первый сезон дают два потомства и погибают: полёвки редко живут две зимы. Молодые самочки первого помёта тоже могут успеть в первый год нового цикла обзавестись семьями. Обычно они рожают детёнышей осенью, хотя бывают случаи и

зимнего помёта. В течение второго года полёвки продолжают плодиться. На третьем году полёвок уже очень много, их количество почти достигло максимума. Однако катастрофа в третий год полёвкам не угрожает. Она разразится в следующем, четвертом году. Возникает вопрос: почему в третий год полёвки еще благоденствуют? Ответа пока ещё нет. Но с большой долей вероятности можно предположить, что в третий год полёвки причиняют своему местообитанию ущерб, последствия которого скажутся через полгода - год.

Угасание популяции. Катастрофа неизбежна, следует ли она за нормальным приростом популяции или за взрывом, и, естественно, многие экологи пытаются найти ее причины. Были проведены многочисленные исследования, но никто еще не дал удовлетворительного объяснения.

Лесная мышь ночное животное. Она боится даже яркого лунного света. Питается орехами, дикими плодами, семенами и луковицами.

Было время, когда главными виновниками локальной гибели полёвок считались хищники, поскольку их численность колеблется пропорционально росту и убыли популяции грызунов. Но теперь выяснилось, что хищничество только одна из многих причин. Хищники бессильны сдержать простой рост популяции, где же им справиться с полчищами животных. Хищник съедает не больше того, что ему необходимо; убивая свои жертвы, он производит больший вред, когда грызунов мало, чем когда их несчетное множество. 10 убитых полёвок из 20 - очень большой урон; 10 из 200 - почти неощутимая потеря.

Гибель популяции пытались объяснить вспышками эпидемии. Но во время мора ни разу еще не удалось обнаружить никакого возбудителя болезни, никакого заболевания у полёвок. Пожалуй, самое убедительное объяснение (над ним следует задуматься) гибель пищевых ресурсов и естественного укрытия: на своей территории полёвки под корень выедают траву, уничтожают весь растительный покров, в котором можно спрятаться от хищников. В этот период полёвки едят любую пищу, на которую раньше и

не глядели: стебли тростника, кору и корни деревьев. И, естественно, они становятся лёгкой добычей для хищников. Правда, наблюдались случаи, когда катастрофа наступала даже там, где было еще достаточно съедобной травы. Но, возможно, эта трава не могла обеспечить полёвкам полноценного питания. Она росла на сильно потравленной земле и из-за нехватки минеральных веществ могла обладать низкими питательными свойствами, подобно растениям тундры или торфяных болот.

Во время массовой гибели полёвок всегда выживают небольшие колонии грызунов, обитающие на участках с густой сочной травой — островках благоденствия среди запустения. Немногие счастливчики, чья земля не подверглась жестокой потраве и сохранила способность поддерживать жизнь. Общество благоденствия. Интересно проследить, как реагируют на эти циклы полёвок хищники, промышляющие полёвками. В период малочисленности полёвок на четырехстах или даже на пятистах акрах обитает всего одна пара болотных сов; когда численность популяции достигает верхнего предела, на той же территории живет десять пар. В момент популяционной катастрофы здесь насчитывается уже сорок и больше пар. Одни птицы родились на этой земле и на ней остались, поскольку численность полёвок шла вверх, остальные (этих, пожалуй, большинство) прилетели из других мест. Что привело их сюда в самый подходящий момент, до сих пор остаётся загадкой. Чем больше полевков, тем больше птенцов выводят совы. Когда популяция мышей гибнет, совы снимаются со своих гнёзд и улетают в другие края. Остаётся ровно столько, сколько может прокормиться.

Пустельги, луни, канюки и неясыти - хищники, постоянно обитающие в одном месте, в период расцвета мышиной популяции выкармливают всех вылупившихся птенцов (в голодный год много птенцов гибнет). Хищные птицы, которые обычно охотятся по окраинам мышинового ареала, теперь летают надо всей территорией, которая стала как бы «ничейной землей», а точнее, общей. Старые границы утратили силу. В такое время можно увидеть

сидящих рядом ястребов и сов, сытых до того, что из их клювов свисают мышинные хвостики. Орлы тоже в это время охотно питаются полёвками. На уступе возле орлиного гнезда можно заметить мертвых и живых полёвок. Ласка промышляет мышами и полёвками. Она очень мала, и мышам нет от нее спасения даже в собственной норке.

Наземные хищники, например лисицы, тоже участвуют в общем пиршестве. В такое время лисица может удовлетворить свою ежедневную потребность в пище (один фунт) целиком за счет полёвок. В обычное время лисица уничтожает за год до 2000 полёвок - это довольно высокая цифра, но 16 полёвок в день - рекорд. Копашащиеся в траве птенцы болотной совы, еще не умеющие летать, - легкая добыча для лисиц. Но всё-таки главная их пища во время перенаселенности полёвки. Горностаи и ласки в момент популяционного взрыва также питаются почти исключительно полёвками. Ласка в пору изобилия производит на свет дополнительное потомство; горностаи же в силу физиологических особенностей размножаются только раз в год, сколько бы пищи вокруг ни было. Гибель популяции полёвок по-разному действует на этих хищников. Ласка может проникать в подземные норы полёвок, горностаи для этого слишком велики, и он первый страдает от надвигающейся катастрофы. Горностаи покидают местообитание, когда число полёвок на один акр падает до 45; ласка может существовать, когда остается всего 18 полёвок. Ласка постоянный обитатель этой экосистемы, горностаи временный. Так ведут себя хищники во время популяционной катастрофы: одни покидают родные места, другие перемещаются.

Когда раны земли начинают залечиваться, число полёвок опять возрастает и повторяется новый цикл.

Существует много разновидностей леммингов. Лемминги - это полёвки, живущие в арктической тундре, опоясывающей земной шар выше зоны лесов. И всем им свойственна цикличность популяции. Их цикл, как и у полёвок, равняется четырём годам, имеет свой гребень и спад. Но лемминги с приближением катастрофы покидают местообитание, а не ждут гибели на

родной земле, утратившей способность поддерживать жизнь. Так ведут себя лемминги Скандинавии; в те годы, когда их количество достигает критической цифры, они массами эмигрируют. Бурые лемминги Аляски остаются умирать на земле отцов: им просто некуда переселяться. Неудивительно, что полчища зверьков, влекомых куда-то неведомой силой, издавна поражали воображение людей: народное творчество сложило о них легенды. Лемминги бегут от голодной смерти на опустошённой земле в поисках новых пастбищ, а вовсе не в поисках давно забытого пути, ведущего на дно моря, в Атлантиду. Многие из того, что написано о походах леммингов, соответствует действительности. Они и правда идут сквозь преграды и веси, переваливают через горные хребты. Многие тонут в ручьях и реках, падают с круч в море. Но эти походы леммингов вызваны не тягой к самоубийству, и не морская пучина влечет их. Они ищут новое местообитание. Уходят из родных мест, по-видимому, не все лемминги: несколько семей должны остаться, иначе новый цикл не начался бы. Многие лемминги гибнут от голода и в лапах хищников. Но миграция леммингов такое внушительное зрелище, что оно заслоняет от внимания наблюдателя их гибель точно так, как массовое вымирание полёвок заслоняет одиночный уход этих грызунов из района бедствия.

Бурые лемминги живут на пустынных болотистых берегах Аляски и ведут круглый год активный образ жизни. Из-за короткого лета растения тундры завершают жизненный цикл в семь - десять недель, и леммингам приходится на весь год растягивать летний урожай трав. Жизненный цикл популяции леммингов. Брачная пора у леммингов начинается в июне, во время таяния снега. Самки носят детенышей три недели и две недели выкармливают. Как только осенью выпадает снег, брачные игры опять начинаются. Зимой лемминги могут дать два, три и даже четыре потомства; популяция увеличивается стократ, потому что снежный покров надежно защищает леммингов от хищников.

Когда снег растает, появляется множество хищников: поморники, белые и, возможно, болотные совы. Теперь леммингам негде прятаться: снега нет, а трава съедена вся под корень. Лемминги начинают гибнуть массами. Вскоре их остается совсем мало. Тем временем вырастает новый травяной покров — надёжное укрытие от хищников. И охотиться на леммингов становится все труднее. Когда количество животных достигает максимума, на одном акре может быть до 15 леммингов; после катастрофы остается всего один лемминг на 10 акров. Это, конечно, не значит, что лемминг живёт в одиночестве на участке в 10 акров. Эта цифра означает плотность грызунов на определённой территории. Если оградить поле площадью 1000 акров, на нем окажется 100 леммингов: одно семейство здесь, другое там, третье где-то еще, а между ними десятки акров необитаемой пустоши. Уцелевшие семьи занимают, так сказать, плацдармы, откуда начнется расселение новых поколений леммингов.

Бывает, что хищники губят половину популяции леммингов; значит, они действительно играют немалую роль в подготовке катастрофы, после которой остается в живых меньше десяти леммингов из каждой тысячи. Простое местообитание. Циклы леммингов и полёвок имеют одно общее свойство: они начинаются и завершаются в условиях простого местообитания, где растений и животных совсем мало. Такие циклы невозможны в сложных экосистемах с богатой флорой и фауной. Простое местообитание создается либо самой природой, либо человеком. Прибрежная тундра Аляски — биогеоценоз, созданный природой; растительность там представлена всего четырьмя видами трав и осокой.

Скудной растительностью кормится два вида травоядных млекопитающих: бурый лемминг, обычный в этих местах, и копытный лемминг, встречающийся редко. Грызуны служат пищей всего трем видам хищников: белой сове, поморнику и болотной сове, — крошечная труппа на огромной сцене с бедными декорациями.

В Англии популяционные циклы полевов повторяются в условиях простого местообитания, созданного в основном рукой человека: горные склоны, где пасутся овцы; грубые пастбища; огромной протяженности молодые посадки хвойных деревьев. В более сложных экосистемах у полевов другая схема жизни, без циклов. Простым считается не то местообитание, где бедные, каменистые почвы, а то, где животный и растительный мир однообразен. В этом смысле земля, на которой растут деревья одного вида, пашня, засеянная монокультурой, например пшеницей или кукурузой, пастбище, где ходят отары овец, - простое местообитание. В нем нет разнообразия видов. В силу этого любой сельскохозяйственный вредитель, облюбовавший такую экосистему, может в очень короткий срок нанести ей непоправимый урон. На пути вредителя нет «несъедобных» преград. Когда полчища мышей и полёвок вторгаются в районы экологически простые, но экономически очень важные (поля, сады, луга), остановить их движение бывает очень трудно.

Нашествия грызунов в странах Востока и Запада. На бывшей территории СССР, особенно в европейской части, большой вред сельскому хозяйству приносит уже упомянутый вид - европейская пашенная полёвка (*Microtus arvalis*). В 1932 году двадцать пять миллионов акров посевной площади подверглись нашествию грызунов. Русские ученые заметили одну особенность: в местообитании иногда сосуществуют два или несколько видов полёвок. Вид *arvalis* занимает более влажные участки, вид *socialis* более сухие. *Arvalis* дает популяционный взрыв в годы повышенной влажности, *socialis* - в засушливые. Там, где бок о бок живут несколько видов, каждый занимает наиболее подходящую для себя территорию и использует её наилучшим образом. Это создаёт не одну, а много проблем, поскольку приходится иметь дело с животными, ведущими разный образ жизни.[7]

Америка, как и Европа, не может похвастать большими успехами в борьбе с грызунами, вредящими сельскому хозяйству. В 1926 году в

Калифорнии нашествию полёвок и домовых мышей подверглось поле кукурузы и ячменя площадью 11000 акров, распаханное на месте осушенного озера. К ноябрю грызуны уничтожили весь урожай и двинулись в поисках пищи дальше. На протяжении 17 миль вдоль шоссе тянулась цепочка мышиных трупиков - одна мёртвая мышка на каждый ярд. В разгар мышиного нашествия на один акр приходилось 80 000 мышей, то есть 17 мышей на один квадратный ярд. Плотность поистине неслыханная.

Популяционные взрывы. Такие взрывы можно наблюдать, разумеется, не только у животных с циклической схемой жизни. Они постоянно случаются у многих насекомых, а также у животных гораздо более крупных, чем насекомые или мыши. Причины таких взрывов в каждом случае разные, но все они, как правило, сводятся к одному: то вид попадает в особенно благоприятные условия, то вдруг появится много пищи, то станет легко прятаться от врага, то нарушится экологическое равновесие в пользу этого вида. А бывает и особенно редкая удача — стечение всех этих обстоятельств.

Рост численности оленей на плато Кайбаб с 4000 голов до 100 000 за восемнадцать лет объясняется главным образом вмешательством человека, уничтожившего на этом плато почти всех хищников. Человек беспощадно убивал пум, волков, койотов, рыжую рысь и в конце концов нарушил природное равновесие в пользу оленей.

Некоторые виды птиц, обитающие в северной Европе, периодически улетают из своих лесов в леса Англии и других европейских стран. Клесты, ореховки и шуры, которые питаются еловыми и сосновыми семенами, быстро размножаются в родных лесах в годы изобилия шишек. Наступает голодный год, и птицы улетают из родных мест в чужие края. Так же ведёт себя, питающаяся ягодами, свиристель. В неурожайный год свиристель покидает северные леса в поисках ягодных урочищ. Клест и свиристель улетают обычно в Англию, ореховки и дубоносы в другие европейские страны. Не все клесты возвращаются обратно: если новое место им понравилось, они по весне начинают вить гнезда и выводят птенцов.

Саранча еще один пример мигрирующего животного. Ее перелёты были известны людям три тысячи лет назад. Пока саранче живется привольно, она и не думает улетать; когда же популяция вдруг возрастает, начинается массовый перелёт саранчи в другие края. В наши дни делаются попытки контролировать нашествия саранчи. С вредителем борются не во время нашествия, а когда саранча еще не покинула родных мест, свою «взлётную площадку».

Европейская рыжая белка живет в сосновых и еловых лесах. Рыжая белка, живущая в Финляндии, в год урожая шишек сильно размножается. В неурожайный год белки не ждут голодной смерти, а расстаются со своими лесами и уходят туда, где много еды. На новом месте в первый же год большого урожая шишек количество белок опять сильно возрастает. Наблюдения показывают, что хороший урожай еловых шишек бывает после теплого сухого лета; за годом урожая еловых шишек следует год урожая сосновых. На протяжении шестнадцати лет выпало семь лет урожайных, семь обычных и два года неурожайных. В период изобилия белки очень расплодились, а как только шишек уменьшилось, начали покидать свои места. Финны попробовали регулировать численность белок: за год перед началом миграции было отстреляно полтора миллиона белок. Подобные колебания численности белок наблюдаются также в зоне лесов других стран.

Иногда невозможно объяснить, почему так сильно колеблется численность животных, обитающих в каком-то определенном месте. В отчетах американской пушной комиссии о количестве убитых енотов на берегах Гудзона за несколько десятилетий приводятся следующие цифры. Ежегодный отстрел енотов в среднем равнялся 4000 голов. Но в 1875 году эта цифра вдруг удвоилась, в 1897 году было убито опять 8000 енотов, а в 1899 году даже 14 000. Меньше всего погибло енотов в 1867 году, когда охотники сдали только 2400 шкурок. Нет сомнения, что эти цифры отражают не меткость охотников, а резкие колебания численности енотов. Но объяснить причину этих подъемов и спадов популяции пока не удастся.

Существует периодические циклы во взаимодействие между добычей с хищником. Как численность добычи расширяется, появляется больше пищи, доступной для хищников. По мере того как оно вступают в контракт, меньше еды доступной для хищников, оказывает влияние на численность их популяции. На рисунке 13 показаны изменения численности зайца и рыси. Рост численности зайца совпадает с годами обильной пищевой базы. Изменяются популяции хищников по отношению к обилию добычи. Некоторые из наиболее заметных примеров популяционных изменений происходят у видов, которые испытывают большие, циклические колебания численности. Довольно часто эти циклы сосуществуют с популяционными циклами другие виды в том же месте. Например, лисы охотятся на полевков, куропаток и зайцев. Исследования этих видов продемонстрировали связанную популяцию циклы в каждом из видов добычи, с пиками численности каждые 3-4 года. Что движет этими циклами? Рябчики, зайцы и полевки питаются растительностью, и наличие их предпочтительной пищи будет влияние на численность населения каждого из них. Доступность продуктов питания действует как восходящий контроль, который влияет на численность населения. В годы, когда их предпочитаемые виды еды обильны, населенности будут расти. Когда предпочитаемая еда недостаточна, индивидуумы должны выбрать более менее подходящее пропитание, как альтернативу желательной еде, что бы предотвратить голод. Они растут медленнее, размножаются меньше, и популяции сокращаются. Когда у полевков пик роста популяций и конкуренция за пищу наиболее сильны, они переходят на крайний вид пищи, например кору, и сдвиг в кормодобывательном поведении совпадает с убылью населения. У рябчика и зайца популяционный цикл сопоставим с таковым у полевков, это позволяет предположить, что наличие пищи играет роль в регулировании популяций этих травоядных.

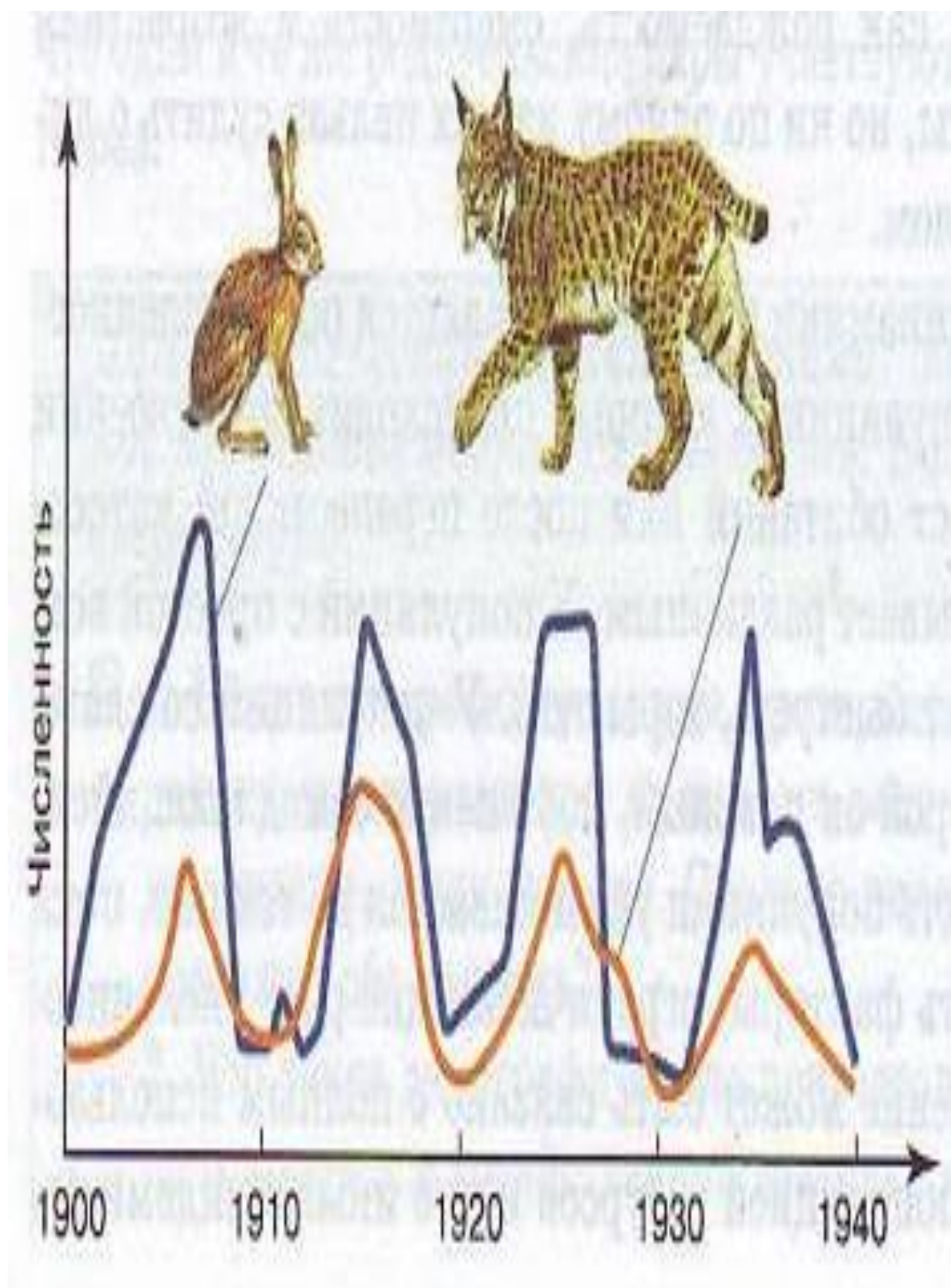


Рис. 13. Взаимосвязь циклических колебаний в системе «жертва – хищник» на примере взаимоотношений зайца и рыси.

Лисы предпочитают потреблять полевков и других мелких грызунов, но иногда едят тетеревов и зайцев, когда полевки менее многочисленны. Можно было бы ожидать, что численность лисиц в популяции увеличится по мере того как наличие их предпочитаемой еды увеличивается, и изучения демонстрировали что это, в действительности, так и происходит. Популяции совы циклически изменяются аналогичным образом, тесно вслед за обилием полевков. По мере увеличения популяций хищников они создают большую нагрузку на популяции жертв и действуют сверху вниз как контролирующий фактор, толкающий их к состоянию упадка. Таким образом, наличие ресурсов и давление хищничества влияет на размер популяций добычи. Мы не можем легко определить степень каждый из этих элементов управления популяционными циклами в бореальном лесу, потому что это система не поддается лабораторным экспериментам, но исследования показывают, что пища и хищничество работают, чтобы регулировать численность населения. Пример экспериментальных исследований популяции зайца.

Средняя плотность зайцев увеличилась в условиях дополнительного изменения питания и хищничества. Плотность резко увеличилась, когда и пища, и хищничество были изменены. Полевые эксперименты направлены на изучение влияния продовольственного изобилия и хищничества на популяцию зайца. Установили пробные площади в нетронутом лесу. Три участка служили контролем. Исследователи использовали оставшиеся участки для тестирования эффектов доступности ресурсов, хищничества и взаимодействие обоих факторов на популяциях зайца. Они снабдили два квартала дополнительным питанием в течение всего эксперимента для проверки эффекта доступности ресурсов. Специальными загородками исключили из хищников ястребов и сов. Обработали оставшиеся два блока удобрением для увеличения обилия растений. Из двух блоков исключения хищника один содержал дополнительное питание для изучения влияния наличия ресурсов и хищнического давления. Пищевые добавки обеспечивали более высокое качество питательных веществ, чем растения, растущие в

лесу. На каждый из этих участков отлавливали, помечали и выпускали зайцев дважды в год: в марте, до наступления сезона размножения, а также в октябре, с наступлением зимы. Далее следили за популяциями зайцев на пробных участках в течение нескольких лет, наблюдая демографические циклы, в котором население достигло максимума и минимума. После математической обработки, полученных данных, обнаружили, что площадки с дополнительным питанием увеличили плотность зайца в три раза, тогда как удобрение увеличилось биомасса растений на обработанных участках, но не соответствовала приросту зайцев. Этот вывод позволяет предложить, чтобы качество ресурсов, а не доступность ресурсов, фактор повышающий прирост популяции зайцев. Хищник увеличил среднюю плотность зайцев в два раза, что поддерживало идею о том, что популяции зайцев также контролируются хищничеством. Самая поразительная находка исследования получена тай, где исключили хищников поставку дополнительного продовольствия. Этот блок испытал 10-кратное увеличение плотность зайца относительно контроля. Исследователи обнаружили, что повышенная плотность зайцы были обусловлены как более высокой выживаемостью, так и размножением на изучаемых участках.

Моделирование взаимодействия хищник - жертва. Популяции хищников и жертв циклически изменяются во времени, поскольку хищники уменьшают количество добычи. Отсутствие пищевых ресурсов в свою очередь уменьшают численность хищников, а отсутствие хищнического давления позволяет популяции жертв восстанавливаться. Чтобы выжить и размножаться, виды должны получить достаточные продовольственные ресурсы, в то время как они должны одновременно избегать ситуации стать пищей для хищника. Исследование численности зайца выше демонстрирует роль, как избегания хищников, так и наличия продовольствия в численности населения. В компромиссе между приемом пищи и избеганием хищников нелегко разобраться в полевых условиях, и экологи обратились к

математическим моделям, чтобы лучше понять кормовое поведение и динамику модели хищник – добыча.

Модели предоставляют полезный инструмент, чтобы помочь экологам населения понять факторы это влияет на динамику численности населения. Они были особенно полезны в понимании и прогнозирование циклов популяций хищник-жертва. Хотя модели значительно упрощают фактические условия, они демонстрируют, что при определенных обстоятельствах популяции хищников и жертв могут осцилляции во времени (рис. 14) аналогично наблюдаемым моделям, в описанных популяциях выше. Система Лотки – Вольтерра имеет равновесное состояние, когда число жертв и хищников постоянно. Отклонение от этого состояния приводит к колебаниям численности жертв и хищников, аналогичным колебаниям гармонического осциллятора, которое описывается приведенной ниже системой уравнений.

$$\begin{cases} \dot{X} = (\alpha - cy)x \\ \dot{Y} = (-\beta + dx)y \end{cases}$$



Рис. 14. Модель Лотки – Вольтерра.

Немногие системы колеблются в циклическом порядке, описанном до сих пор. В реальности хищник - добыча системы сложные, они часто включают нескольких хищников и несколько типов добычи. В идеальных условиях вид добывает продукты питания на регулярной основе. Это обеспечивает преимущество вида с наименьшими затратами. Когда предпочтительных продуктов мало, организмы должны переключиться на другие, менее желательные альтернативы. Это трудно предсказать, в какой момент организм должен совершить этот сдвиг. Это зависит от многих факторы, включая относительное изобилие каждого из продуктов питания, потенциальные затраты, связанные с каждой пищей, и другие факторы, такие как риск воздействия хищников во время еды.

Рассмотрим систему полевка - лиса, описанную выше. Полевки предпочитают потреблять растительную пищу, но они будут обращаться к коре деревьев, когда их предпочтительной пищи становится недостаточной. Кора содержит плохое качество питательных веществ, чем злаки и разнотравье. Кроме того, полевки должны рисковать в открытом пространстве подходить к деревьям, чтобы питаться корой, делая их более уязвимыми для хищничества лис, которые легче добывают свою добычу на виду. Только когда предпочтительные продукты очень трудно найти, как это происходит во время пиков численности.

До сих пор мы фокусировались на взаимодействии травоядных с растениями и хищников с добычей, но есть отношения паразит – хозяин, которые также играют важную роль в регуляции численности своих хозяев. Туляремия - инфекционная болезнь с природной очаговостью, клинически характеризуется интоксикацией, лихорадкой и поражением лимфатических узлов. Бактерии туляремии, которые вызывают туляремию, обычно встречаются как у полевок, так и у зайцев. В бореальном лесу полевки служат хозяином вида для бактерии туляремии и не проявляют симптомы болезни; однако другие виды, такие как зайцы, проявляют симптомы туляремии при заражении. Инфекция этими бактериями может

сыграть определенную роль в популяционных циклах этих видов, хотя в настоящее время нам не хватает данных, демонстрирующих причинную связь. Однако было показано, что другие паразиты влияют на общую пищевую сеть. Эктопаразитклещ, который вызывает саркоптозу лис, уменьшает численность лис в сообществе примерно 70%. Обнаружено, что снижена численность лисиц популяция не влияла, численность полевков продолжала колебаться, как и раньше. Однако это сокращение численности лисиц привело к увеличению численности зайцев. Болезни снижают со стороны лисы контроля.

Есть паразиты со сложными жизненными циклами, которые требуют двух хозяев. В некоторых из этих систем добыча функционирует как промежуточные хозяева для паразита, с хищниками, действующими в качестве основных хозяев. Паразиты могут управление поведением промежуточного элемента, чтобы сделать передачу на основной элемент более коротким. Эти изменения обычно происходят, когда паразит находится на стадии своего жизненного цикла, когда он может успешно заразить большее количество особей. Поведенческие изменения, которые часто способствуют передаче паразитов. В результате паразиты могут изменить размеры популяций жертв во время тяжелой инвазии. Виды взаимодействий происходят на многих уровнях, как часть сложной, динамической системы в экологии сообщества. Хищники, добыча, растения и паразиты влияют на изменение численности популяции в течение времени. Простые системы могут претерпевать большие циклические изменения, но сообщества с более сложными пищевыми сетями, вероятно, будут испытывать более тонкие сдвиги в ответ на изменения нагрузки паразитов, давление хищников и травоядных. Рассмотрим, однако, что люди повлияли на многие экологические сообщества путем удаления хищников или снижения доступности ресурсов. Как такие изменения влияют на колебания численности населения в остальной части сообщества?

Эволюция происходит в обстановке, которая обычно включает в себя взаимодействие с другими организмами. Для описания такой эволюции необходима структура, включающая в себя одновременное взаимодействующих видов. Здесь предлагается формальная структура для этой цели, расширение от микроскопических взаимодействий между индивидуумами -непосредственная причина естественного выбора, через мезоскопическую динамику населенности ответственную за управление заменой одного мутантного фенотипа другим, к макроскопическому процессу фенотипической эволюции, возникающему от многих таких замен. Процесс коэволюции, который следует из этого, иллюстрируется системы хищник-жертва. С не более чем качественной информацией об эволюционной динамике, некоторые основные свойства коэволюции хищник-жертва становятся очевидными. Более детальное понимание требует уточнения эволюционной динамики. Две модели для этой цели в общих чертах, один из наших собственных исследований стохастического процесса мутации и отбора и другие из количественной генетики. Большая часть интереса к коэволюции заключалась в том, чтобы охарактеризовать свойства неподвижных точек, в которых не происходит дальнейшей фенотипической эволюции. Анализ стабильности рассматривает неподвижные точки эволюционно-динамических систем и сделанные выводы об асимптотическом состоянии эволюции скорее отличаются от таковых теоретико-игровых методов. Эти различия становятся особенно важными, когда эволюция затрагивает более одного вида.

Вопросы для контроля.

1. Определить популяцию и популяционную генетику.
2. Объясните контроль численности населения.
3. Определить популяционный цикл.

4. Перечислите четыре фактора, которые вызывают или способствуют демографическому циклу.
5. Объяснить популяционный цикл у некоторых видов животных.
6. Объясните отношения между хищниками и добычей.
7. Объясните циклы численности населения в бореальном лесу.
8. Объяснить моделирование взаимодействия хищник - жертва с использованием моделей.
9. Объяснить взаимодействие хозяина и паразита на примере бактерий.
10. Обсудите в полном объеме роль кормовой базы с использованием системы полевки – лисы.

6. ПОВЕДЕНЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ

Основные понятия

Поведенческая экология является изучением экологических и эволюционных основ поведения животных и роли поведения в адаптации животного к окружающей среде (как внутренние, так и внешние).

Популяция - это все организмы, которые принадлежат к одному и тому же виду и живут в одном и том же географический район.

Популяция в популяционной генетике - это набор организмов, в которых любая пара членов может размножаться вместе.

Контроль популяции - то практика искусственного изменения размера любой популяции животных, кроме людей.

Поведенческая экология появилась из этологии, которая являясь основополагающей в изучении поведения животных, очертила четыре причины поведения. Если у организма есть черта, которая обеспечивает ему избирательное преимущество, или имеет адаптивный в новых условиях естественного отбора преимущество, скорее всего, будет благоприятствовать

распространению вида. Адаптивное значение, поэтому относится к полезным качествам, с точки зрения повышения выживаемости и воспроизводства. Например, поведение в полете неоднократно эволюционировало у рептилий (птерозавров), птиц, многих насекомых и млекопитающие (летучие мыши) благодаря своему адаптивному значению для многих видов, полет имеет потенциал, чтобы увеличить способность животного спастись от хищников и быстро перемещаться в среде обитания, среди прочего, тем самым увеличивая шансы организма на выживание и воспроизведение. Во всех случаях организм, адаптирующийся к полету, должен был иметь эти поведенческие и анатомические изменения. Перья у птиц первоначально развивались для терморегуляции и тогда превратились в средство полет из-за переданных преимуществ. Гипотеза эволюции полета насекомых, например, была проверена через крыло манипуляционные эксперименты. Эмпирические наблюдения, которые соответствуют поставленным условиям и свидетельствовали, например, можно предположить, что когда птицы не рискуют быть съеденными, они могут потерять способность летать, поскольку конструкция функциональных крыльев является «дорогостоящей для производства» и полет заберите много энергии, которая может быть использована для увеличения производства потомства или выживания. Тенденция многих островных нелетающих птицы, таких как пингвин и ныне вымерший дронтов, демонстрируют отсутствие естественных хищников.

Непосредственная причинность делится на два фактора: онтогенетический и механистический. Онтогенетические факторы-это вся сумма опыта на протяжении всей жизни индивида от эмбриона до смерти. Следовательно, включенные факторы изучают генетические факторы, порождающие поведение в людях. Механистическими факторами, как следует из названия, являются процессы, которые порождают такое поведение, как влияние гормонов на поведение и нейронной основы поведение.

Поведенческая экология, наряду с другими областями эволюционной биологии, включила ряд техник, которые были заимствованы из теории оптимизации. Оптимизация – это понятие предусматривающее стратегии, которые предлагают самую высокую отдачу животному, учитывая все различные факторы и ограничения, стоящие перед животным. Одним из простейших способов достижения оптимального решения является сделать анализ затрат/выгод. Рассматривая преимущества поведения и затраты поведение, можно увидеть, что если затраты перевешивают выгоды, то поведение не будет развиваться и наоборот. Здесь также важна концепция компромисса. Это потому, что это редко платит животному, чтобы максимально инвестировать в какое-либо поведение. Например, количество времени у хладнокровных животных, таких как ящерицы, время переваривания пищи ограничивается температурой своего тела. Пищеварительная эффективность ящерицы также увеличивается с повышением температуры тела. Ящерицы увеличивают температуру тела, греясь на солнце. Однако время, проведенное греясь, уменьшает количество времени для добычи корма. Греться также увеличивает риск быть обнаруженным хищником. Таким образом, оптимальное время греться является результатом времени необходимо достаточно согреться, чтобы осуществлять свою деятельность, например, добывать продовольствие. Этот пример показывает, как поиск пищи ограничен необходимостью греться (внутреннее ограничение) и хищничеством (внешнее ограничение).

Часто цитируемая гипотеза поведенческой экологии известна как гипотеза сокращения выводка. Гипотеза Лэка предполагает эволюционное и экологическое объяснение того, почему птицы откладывают серию яиц с асинхронной задержкой, приводящей к птенцам смешанного возраста и веса. Этот расплод является экологическим страхованием, которое позволяет большинству птиц выжить в бедные годы и когда еда в изобилии. [3]

В конечном счете, поведение подвержено естественному отбору, как и любой другой признак. Поэтому животные, которые используют оптимальные поведенческие стратегии, характерные для их среды, как правило, оставляют большее количество потомства, чем их неоптимальными горбачей. Животные, которые оставляют больше количество потомства, чем другие из их собственного вида, как говорят, имеют большую приспособленность. Однако, окружающая среда меняется с течением времени. То, что может быть хорошим поведением сегодня, может быть не лучшим поведением через 10 000 лет или даже через 10 лет. Поведение животных и продолжает меняться в зависимости от окружающей среды.

Ценность социального поведения частично зависит от социального поведения соседей животного. Например, чем больше вероятность того, что соперник отступит от угрозы, тем больше ценность мужской особи и способность избавиться от угрозы. Однако чем больше вероятность того, что соперник нападет в случае угрозы, тем менее полезно угрожать другим самцам. Когда популяция демонстрирует ряд социальных поведений, такие как это, он может развивать стабильный шаблон поведения, известный как эволюционно устойчивая стратегия. Короче говоря, эволюционная теория утверждает, что только та стратегии, при которой популяция, не может быть "захвачена" какой-либо альтернативной (мутантной) стратегией, будет эволюционно устойчивая стратегия. Таким образом, поддерживается в популяции. Таким образом, на эволюцию поведения влияют как физическая среда и взаимодействия между другими особями.

Вопросы для контроля.

1. Что изучает Поведенческая экология?
2. Гипотеза Лэка. Приведите примеры.
3. Какие поведенческие стратегии вы знаете.
4. Поясните внутривидовую конкуренцию.
5. Ценность социального поведения.

ГЛОССАРИЙ

Раздел 1.

Акклиматизация – это расселение животных в подходящую для них экосистему, ученые способствуют тому, чтобы животные привыкли к своему новому дому.

Реаклиматизация – это восстановление вымерших на определенной территории видов животных.

Конкуренция – отрицательные межпопуляционные взаимодействия, возникающие вследствие ограниченности ресурса(ов).

Аменсализм – это такая форма биотических отношений, при которой одна популяция имеет отрицательные последствия взаимодействия, тогда как другая не испытывает ни положительных, ни отрицательных последствий.

Хищниками называют животных, питающихся другими животными, которых они ловят, умерщвляют и потребляют за более-менее короткий промежуток времени.

Комменсализм – форма взаимоотношений между двумя видами организмов, когда один вид пользуется деятельностью другого, предоставляющего ему пищу, либо жилище.

Нейтрализм – форма биотических отношений, когда сосуществующие виды не оказывают друг на друга ни положительного, ни отрицательного воздействия.

Консументы – это организмы, которые употребляют готовые органические вещества, созданные продуцентами.

Продуценты – организмы, которые способны производить органические вещества из неорганических веществ.

Редуценты – это организмы, которые разрушают остатки живых существ и превращают органические ткани в неорганические.

Раздел 2.

Популяция — это совокупность особей одного вида, которая обладает общим генофондом и занимает определенную территорию.

Вид — это сложная биологическая система, состоящая из группировок организмов — популяций, обладающих характерными особенностями строения, физиологии и поведения.

Элементарная (локальная) популяция - это совокупность особей вида, занимающих какой-то небольшой участок однородной площади.

Конкуренция – взаимоотношения организмов одного и того же или разных видов при сравнении, в ходе которых они соревнуются за одни и те же средства существования и условия размножения.

Внутривидовая конкуренция – это борьба между особями одного вида.

Аллелопатии. Химические взаимодействия растений через продукты их обмена веществ получили название. Подобные способы влияния друг на друга свойственны и животным.

Раздел 3.

Диффузная конкуренция. Биоценозы содержат в каждой группе организмов значительное число потенциальных или частичных конкурентов, состоящих в динамических отношениях друг с другом.

Каннибализм - поедание себе подобных.

Экологии популяций (синэкология) - взаимоотношений в пределах вида, многообразия и специфики их форм.

Прямые связи — возникают при непосредственном контакте организмов.

Косвенные связи — представляют собой влияние видов друг на друга через среду обитания или путем воздействия на третьи виды.

Территориальные животные — животные, которые защищают определенную территорию от вторжения представителей того же вида.

Раздел 4.

Смещение. Ситуация, когда два вида более различны в географических точках, где они пересекаются, чем между точками, где они встречаются отдельно.

Сообщество. Совокупность взаимодействующих популяций, занимающих определенную территорию, живой компонент экосистемы. Сообщество функционирует как динамическая единица с различными трофическими уровнями, через него проходит поток энергии и совершается круговорот питательных веществ.

Популяция – это все организмы, которые принадлежат к одному и тому же виду и живут в одном и том же географический район.

Популяция в популяционной генетике - это набор организмов, в которых любая пара членов может размножаться вместе.

Контроль популяции – то практика искусственного изменения размера любой популяции животных, кроме людей.

Раздел 5.

Фотосинтетические пути. Растения обладают три альтернативных фотосинтетических процессов.

Ресурсы. Аспекты окружающей среды, которые потребляются в процессе роста и за что растения конкурируют.

Эмболия (или кавитация, вторжение). Засорение водных транспортных средств и пузырьками воздуха в ксилеме (клеток вода-транспортировки), вызывая снижение водного транспорта и, возможно, гибели растений.

Раздел 6.

Биогеоценоз. Исторически сложившаяся природная система биотических и абиотических факторов среды. Таким образом, луг, лес, болото, пруд мы можем назвать биогеоценозами. А вот аквариум, каплю воды, пробирку с растущими в ней микробами биогеоценозами называть нельзя - это экосистемы.

Структура. Под структурой сообщества обычно понимают соотношение различных групп организмов, различающихся по систематическому положению, по роли, которую они играют в процессах обмена и круговорота веществ, по месту в пищевой цепи и так далее. Таким образом, структура сообщества включает в себя ряд компонентов, таких как видовая, морфологическая и трофическая структура.

Поведенческая экология является изучением экологических и эволюционных основ поведения животных и роли поведения в адаптации животного к окружающей среде (как внутренние, так и внешние).

Популяция - это все организмы, которые принадлежат к одному и тому же виду и живут в одном и том же географическом районе.

Популяция в популяционной генетике - это набор организмов, в которых любая пара членов может размножаться вместе.

Контроль популяции - то практика искусственного изменения размера любой популяции животных, кроме людей.

Литература использованная

- 1 Бигон М. и др. Экология. Особи, популяции и сообщества. - М.: Мир, 1989, в 2-х тт.
- 2 Быков Б.А. Экологический словарь - Алма-Ата: Наука, 1983 - с.216
- 3 Бродский, А.К. Общая экология / А.К.Бродский. – М.: Издательский центр «Академия», 2007. - 256 с.
- 4 Гиляров А.М. Популяционная экология. – М.: Изд-во МГУ, 1990.
- 5 Горохов, В.Л. Экология: Учебное пособие /В.Л.Горохов, Л.М.Кузнецов, А.Ю. Шмыков. – СПб.: «Издательский дом Герда», 2005. – 688с.
- 6 Ж. Пол Джиллер, Структура сообществ и экологическая ниша, М., «Мир», 1988 г., с. 18-19.
- 7 Миркин Б.М., Наумова Л.Г.
Основы общей экологии. Учебник– М.: Мир, 2013.
- 6 Одум Ю. Экология: в 2-х т. – М.: Мир, 1986.т.2. – 376
- 9 Природа моделей и модели природы / Под ред. Д. М. Гвишиани, И. Б. Новика, С. А. Пегова. – М.: Мысль, 1986. – С. 41
- 10 Реймерс Н.Ф. Природопользование: Словарь-справочник.-М.: Мысль, 1990. - 637

Литература для самостоятельного изучения

- 1 Бигон, М. Экология. Особи, популяції і соціальства / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. – М.: Мир, 1989. – т. 1. – 667 с.; т.2 – 477 с.
- 2 Большаков, В.Н. Экология / В.Н. Большаков, В.В. Качак, В.Г. Коберниченко и др. / Под.ред. Г.В. Тягумова, Ю.Г. Ярошенко. – М.: Логос, 2005. – 504 с.
- 3 Бродский А.К. Краткий курс общей экологии. /А. К. Бродский - учеб.пособие для ВУЗов.- СПб.: «Деан», 2012.- 224 с.
- 4 Бродский А.К. Общая экология: Учебник для студентов вузов. М.: Изд. Центр «Академия», 2006. - 256 с. Рекомендован Минобр. РФ в качестве учебника для бакалавров, магистров и студентов вузов.
- 5 Бродский, А.К. Общая экология / А.К.Бродский. – М.:Издательский центр «Академия», 2007. - 256 с.
- 6 Воронков Н.А. Экология: общая, социальная, прикладная. Учебник для студентов вузов. М.: Агар, 2006. – 424 с. Рекомендован Минобр. РФ в качестве учебника для студентов вузов.
- 7 Воронков, Н.А. Экология общая, специальная, прикладная / Н.А.Воронков. – М.: Агар, 2000. – 424с.
- 8 Горохов, В.Л. Экология: Учебное пособие /В.Л.Горохов, Л.М.Кузнецов, А.Ю.Шмыков. – СПб.: «Издательский дом Герда», 2005. – 688с.
- 9 Грин, Н. Биология: В 3-х т. / Н.Грин, У.Стаут, Д. Тейлор. / Пер. с англ. Под ред. Р. Сопера. – М.: Мир, 1993.
- 10 Дажо, Р. Основы экологии. – М.: Изд-во «Прогресс», 1975. – 416с.
- 11 Джиллер П. Г. Структура сообществ и экологическая ниша. /П. Г. Джиллер - М.: Мир, 2012.- 184 с
- 12 Коробкин В.И. Экология: Учебник для студентов вузов/ В.И. Коробкин, Л.В. Передельский. -6-е изд., доп. И перераб.- Ростов н/Д:

- Феникс, 2007.- 575с. Лауреат Всеросс. конкурса по созд. новых учебников по общим естественнонауч. дисциплин. для
- 13 Николайкин Н.И., Николайкина Н.Е., Мелехова О.П. Экорлогия. 2-е изд. Учебник для вузов. М.: Дрофа, 2008. – 624 с. Рекомендован Минобр. РФ в качестве учебника для студентов технич. вузов.
 - 14 Общая экология: Учебник для вузов /Автор-составитель А.С. Степановских. – М.: Юнити-Дана, 2000. – 510 с
 - 15 Одум, Ю. Экология /Ю.Одум. – М.: Мир. 1986. – т.1. – 328 с.
 - 16 Чернова Н. М. Экология. /Н. М. Чернова - М.: Просвещение, 2011 – 342с.
 - 17 Шилов, И. А. Экология /И.А.Шилов. – М.: Высш. шк., 2000. – 512 с.
 - 18 Экология / под ред. В. В. Денисова. – М.: МарТ, 2006. – 768 с.
 - 19 Экология. Под ред. проф.В.В.Денисова. Ростов-н/Д.: ИКЦ «МарТ», 2006. – 768 с.
 - 20 Экология: Учебник для студентов высш. и сред.учеб. заведений, обуч. по техн. спец. и направлениям/Л.И.Цветкова, М.И.Алексеев, Ф.В.Карамзинов и др.; под общ. ред. Л.И.Цветковой. М.: АСБВ; СПб.: Химиздат, 2007.- 550 с.

Радик Зифарович Гибадуллин
Алсу Харисовна Губейдуллина
Сергей Геннадьевич Глушко
Василий Юрьевич Виноградов

Учебное пособие

ЭКОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

Формат 60x84/16
Подписано к печати 28.06.2019г.
Печать офсетная. Усл. п.л. 6,00
Заказ _____
Тираж _____

Издательство КГАУ/420015, г.Казань, ул.Карла Маркса, д.65
Лицензия на издательскую деятельность код 221 ИД №06342 от 28.11.2001г.
Отпечатано в типографии КГАУ
420015 г.Казань, ул.карла Маркса, д.65
Казанский государственный аграрный университет