

# **КУРС: ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ И ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ**

## **ВСТУПЛЕНИЕ К КУРСУ**

## **ТЕМА 1. РАЗМНОЖЕНИЕ ЖИВОТНЫХ И ВОСПРОИЗВОДСТВО НАСЕЛЕНИЯ**

### **ЛЕКЦИЯ 1.1. РЕГУЛИРОВАНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ В ПРИРОДЕ**

**2017-2018**

# Вступление: задачи курса

## План лекции 1.1.

- 1. Экологическое равновесие и динамика популяций в природе**
- 2. Биотический потенциал и сопротивление среды**
- 3. Регулирование численности популяций в природе**
- 4. Две стратегии размножения популяций ( $r$ -стратегия и  $K$ -стратегия)**

# **Вступление: задачи курса**

**Мальтус:** «Задача настоящей книги заключается преимущественно в исследовании последствий великого и тесно связанного с человеческой природой закона, действовавшего неизменно со времени происхождения обществ <...> Закон этот состоит в проявляющемся во всех живых существах постоянном стремлении размножаться быстрее, чем это допускается находящимся в их распоряжении количеством пищи <...>

**Единственной границей воспроизводительной способности растений и животных является лишь то обстоятельство, что, размножаясь, они взаимно лишают себя средств к существованию <...> Природа щедрой рукой рассыпала зародыши жизни в обоих царствах, но она бережлива относительно места и пищи для них.**

**Без этой предосторожности одного населения земли было бы достаточно, чтобы в несколько тысячелетий покрыть миллионы миров; но настоятельная необходимость сдерживает эту чрезмерную плодовитость, и человек, наравне с прочими живыми существами, подчинен закону этой необходимости».**

**Воспроизводство населения, т.е. возобновление поколений людей в результате рождений и смертей – частный случай размножения биологических популяций. Миру природы хорошо известны и миграции.**

**Размножение и миграции в природе подчинены биологическим законам.**

**С появлением человеческого общества оба эти процесса приобретают новое качество, они становятся социальными и теперь управляются социальными законами.**

Изучением социальных регуляторов размножения и динамики человеческих популяций в их взаимодействии с природной и социальной средой занимается **наука демография.**

Демография – наука о закономерностях воспроизводства населения, его миграции и особенностях их проявления на различных этапах общественного развития.

Демографическая энциклопедия

**Демография – наука о взаимодействии человеческих популяций в процессе их размножения и роста с природной и социальной средой**

**КАКОЕ МЕСТО В СИСТЕМЕ  
ДЕМОГРАФИЧЕСКИХ  
ЗНАНИЙ  
ЗАНИМАЕТ НАШ КУРС?**



## Структура демографического знания по этапам исследования:

**Демоскопия** - получение исходной информации, переписи, текущий учет и пр.

**Демометрия** - количественная обработка собранной информации, ее превращение в систему корректных показателей

**Демология** - анализ показателей и их динамики, описание ситуации, выявление закономерностей, моделирование, прогнозирование и т.п.

**Демософия** - объяснение тенденций, выявление причинно-следственных связей демографических и других процессов, протекающих в природе и обществе; **демографическая философия**

**В ходе нашего курса мы немного коснемся всех основных звеньев демографического знания, но основное внимание будет сосредоточено на последнем звене – *ДЕМОСОФИИ*.**

**В курсе объединены *эмпирическая* часть – знакомство с фактами демографической истории – и *теоретическая* часть – истолкование этих фактов и их обобщение, поиски закономерных тенденций, прокладывающих себе путь через море случайности.**

# Лекция 1.1.

## РЕГУЛИРОВАНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ В ПРИРОДЕ

# **1. Экологическое равновесие и динамика популяций в природе**

Все живые организмы на Земле существуют в рамках **биотических сообществ** (биоценозов), каждое из которых представляет собой совокупность популяций растений, животных и микроорганизмов, населяющих определенную территорию (биотоп) и взаимодействующих между собой. Возможны разные виды взаимодействия, например, конкуренция за одни и те же ресурсы, взаимодействия хищника и жертвы, паразита и хозяина, симбиоз, когда один вид не может жить без другого.

Биоценоз в единстве с биотопом, с которым он обменивается веществом и энергией, образует **экологическую систему** (биогеоценоз).

**Популяции** (на средневековой латыни *populatio*, от латинского *populus* - народ, население; англ. *population*, фр. *population*) – это группы особей одного вида, обитающие и воспроизводящие себя в течение большого числа поколений на определенной территории, отделенные от других популяций того же вида и являющаяся частью данного биотического сообщества.

Биотические сообщества функционируют как **единое целое**, как система более высокого уровня, чем входящие в него популяции. Как правило, биотические сообщества отличаются высокой устойчивостью, позволяющей им на протяжении длительного времени сохраняться и поддерживать свою внутреннюю структуру, несмотря на постоянные довольно значительные (хотя и не безграничные) изменения внешних условий.

**Состояние устойчивости биотического сообщества, при котором структура, численность и взаимодействие всех входящих в него популяций остаются более или менее постоянными и к которому сообщество неизменно возвращается в случае отклонения от него, называется *экологическим равновесием.***



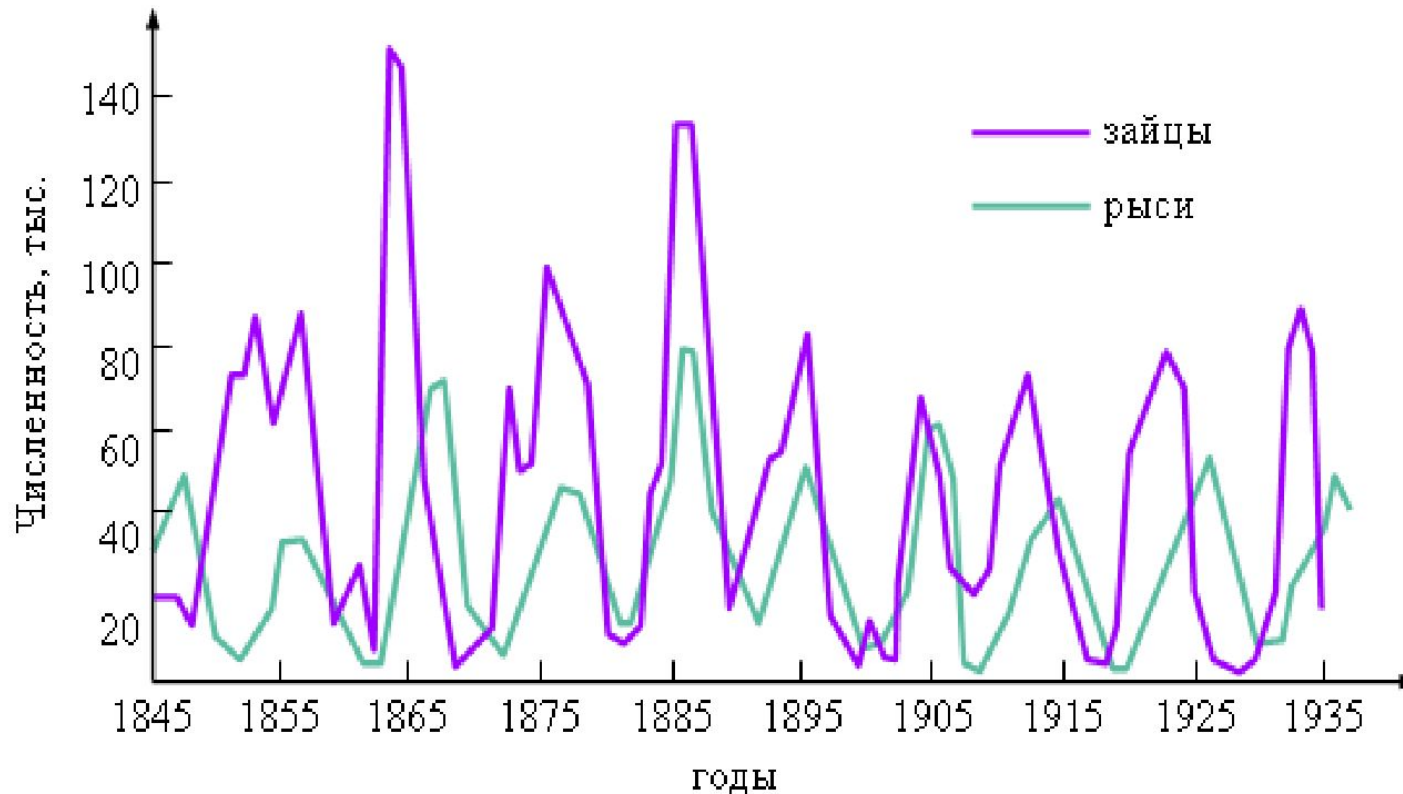
**Динамика численности популяций** –  
один из ключевых факторов  
поддержания или нарушения  
экологического равновесия.

**В этом смысле можно говорить об  
*оптимальной численности*  
популяций, при которой соотношение  
популяций внутри биотического  
сообщества остается идеально  
сбалансированным.**

**В действительности численность популяций в природе **никогда не бывает оптимальной** и никогда не остается неизменной. Как правило, она испытывает колебания, иногда большие, иногда меньшие. Численность крупных млекопитающих и птиц с высокой выживаемостью, низкой плодовитостью и развитой заботой о потомстве может изменяться в разы, мелких грызунов – в сотни раз, насекомых – в тысячи и даже миллионы раз.**

## Пример естественных колебаний популяций в природе

*«Для популяций некоторых долгоживущих организмов ...характерны упорядоченные колебания... Подъемы и спады чередуются у них с такой точностью, что величину популяции можно предсказать на несколько лет вперед. Например, популяции рыси в Канаде достигают максимума примерно через каждые 10 лет, причем цикл колебаний их численности следует за циклом их основной жертвы – зайца-беляка».*

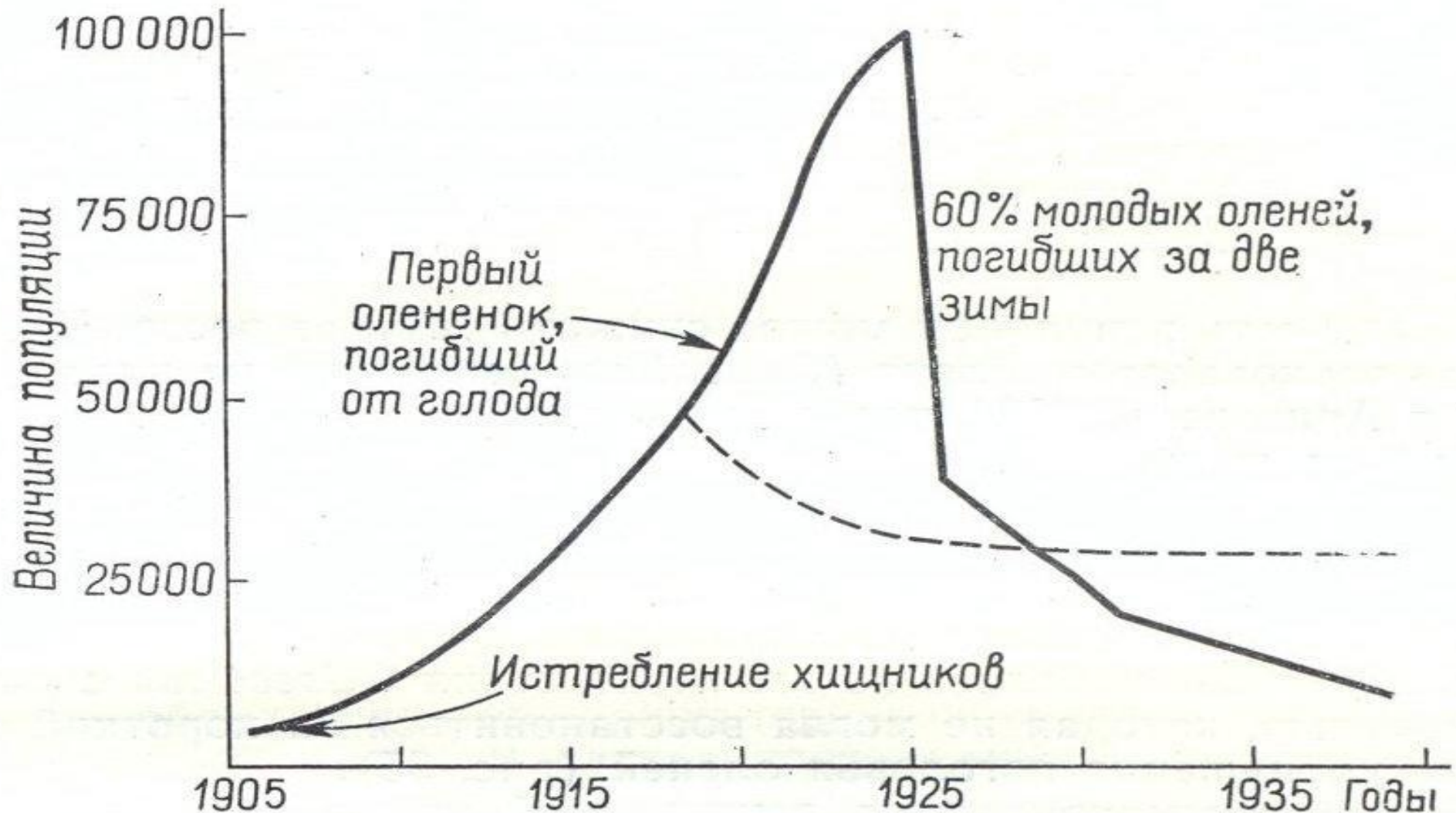


**Циклические колебания численности зайца-беляка и рыси в районе Гудзонова залива в Канаде по данным заготовки пушнины Гудзон-Бэй Компани.**

## Пример вмешательства человека

*«Численность чернохвостого оленя (*Odocoileus hemionus*) на плато Кайбаб в Аризоне (США) после запрещения охоты и уничтожения хищников (пумы, койота) очень быстро возросла. Когда предельные возможности среды были использованы, животные стали умирать от голода. После резкого падения численности популяции поголовье долго не восстанавливалось: 15 лет спустя оно еще составляло всего 10% от прежнего максимального уровня. Причина такого отставания заключалась во взаимодействии *Odocoileus* с растительностью, которая не могла восстановиться за короткий срок после уменьшения поголовья оленей».*

# Влияние истребления хищников на величину популяции оленя на плато Кайбаб в Аризоне. Пунктир – возможная динамика популяции, если бы хищники не были истреблены



**Колебание численности популяций – закон природы. Но при этом биотические сообщества сохраняют свою устойчивость.**

**Как достигается этот результат?**

**Какие механизмы регулируют столь разнообразную и обусловленную разными причинами динамику численности популяций таким образом, что экологическое равновесие сохраняется на протяжении весьма длительных периодов?**

## **2. Биотический потенциал и сопротивление среды**

Давно известно, что возможности размножения популяций всех видов очень велики. Как писал еще Дарвин, «любое органическое существо численно возрастает естественным путем с такой большой скоростью, что, не подвергаясь оно истреблению, потомство одной пары очень скоро заняло бы всю землю. ...Считается, что из всех известных животных наименьшая воспроизводительная способность у слона, и я старался вычислить минимальную скорость естественного возрастания его численности; он начинает плодиться, всего вероятнее, в 13-летнем возрасте и плодится до 90 лет, принося за это время не более шести детенышей, а живет до ста лет; если это так, то по истечении 740-750 лет от одной пары получилось бы около 19 миллионов живых слонов. ...Мы с уверенностью можем утверждать, что все растения и животные имеют тенденцию численно возрастать в геометрической прогрессии...».



**Реальные примеры.** «Когда домашнюю овцу завезли на Тасманию, ее популяция увеличилась от менее чем 200 тыс. особей в 1820 г. до более чем 2 млн. в 1850 г. Это десятикратное увеличение за 30 лет эквивалентно ежегодному увеличению на 8% ( $\lambda = 1,08$ ). В 1937 г. на остров Протекшн (штат Вашингтон) привезли двух самцов и шесть самок обыкновенного фазана; через 5 лет численность взрослых особей достигла 1325. Это увеличение численности в 166 раз соответствует ежегодному приросту на 180% ( $\lambda = 2,80$ ).

Даже у такого вида как калифорнийский морской слон, популяция которого была практически уничтожена охотниками в XIX веке, численность увеличилась с 20 особей в 1890 г. до 30000 в 1970 ( $\lambda = 1,096$ ). Если такая скорость роста не производит впечатления на читателя, то можно добавить, что еще сто лет такого неограниченного роста, и популяция морских слонов достигла бы 27 млн. особей и вытеснила бы с пляжей Южной Калифорнии любителей морских купаний. Вслед за этим животные быстро завоевали бы пляжи Флориды и Нью-Джерси. К концу века по берегам всего западного полушария обитали бы морские слоны – миллиард особей!»

**Способность вида к размножению может быть описана с помощью понятия биотического, или воспроизводственного (*reproductive*), потенциала. Оно было введено в 1925 г. американским экологом Р. Чепменом.**

*Royal Norton Chapman, 1889-1939.*

**"*The inherent power of organisms to reproduce and survive*" (Chapman, R. N., *Animal Ecology with Special Reference to Insects. Burgess Book Inc., Minneapolis. 1925, pp.158-161*).**

**"*It is a sort of algebraic sum of the number of young produced at each reproduction, number of reproductions over a period of time, sex ratio of the species, and their general ability to survive under given physical conditions.*" (Chapman, R. N. *Animal Ecology. McGraw-Hill, New York, 1931*).**

Хотя биотический потенциал определен Чапменом не строго, его можно трактовать как меру способности популяции к росту, соответствующую максимальным биологически возможным константам размножения (рождаемости и продолжительности жизни) в нелимитированной среде.

В нелимитированной среде разница между рождаемостью и смертностью  $r = b - m$  была бы постоянной и максимально возможной ( $r = r_{max}$ ), а популяция росла бы в геометрической прогрессии со знаменателем прогрессии  $r_{max}$ , который и можно считать мерой биотического потенциала.

$$P_t = P_0 r^t; \quad P_t = P_0 e^{rt} \text{ (} e \text{ – основание натурального логарифма).}$$

Ситуация с овцами на Тасмании или с кроликами в Австралии – исключительная, искусственно созданная людьми. Как правило, **нелимитированной среды в природе, не бывает**, а рост в геометрической прогрессии если и возможен, то лишь непродолжительное время.

*«За исключением ситуаций, когда плотность низка,  $r_{max}$  не является мерой действительной скорости роста популяции... Действительная скорость роста обычно оказывается ниже этого уровня из-за ограниченности пищи, пространства и убежищ».*

Ни одна популяция не растет в соответствии с темпом  $r_{max}$ , а имеет некий фактический темп роста  $r_{факт}$  причем  $r_{факт} \ll r_{max}$ .

Более того, если рассматривать длительные промежутки времени при устойчивых, сложившихся экосистемах, то популяции, как правило, вообще не растут, сколь бы высоким биотическим потенциалом они не обладали. Иначе говоря, даже при огромных различиях в биотическом потенциале ( $r_{max}$ ) разных видов,  $r_{факт}$  у них оказываются в среднем примерно одинаковыми и близкими к нулю.

По-видимому, существует какой-то механизм, который ограничивает рост численности популяций, препятствуя реализации их биотического потенциала. Этот механизм обусловлен тем, что **ни одна популяция не существует изолированно**, каждая взаимодействует с другими популяциями растений и животных, которые представляют по отношению к ней внешнюю среду. Чрезмерное размножение одной популяции затрагивает «интересы» всех остальных, которые и оказывают ей сопротивление. Это и означает, что среда «лимитирована».

**Все происходит так, как если бы популяции постоянно пытались реализовать свой высокий биотический потенциал, а сопротивление среды неизменно пресекало все такие попытки.**

Для того, чтобы описать рост популяции с данным биотическим потенциалом в лимитированной среде, предположим, что существует некая предельная численность популяции  $K$ , по достижении которой сопротивление среды становится непреодолимым. Скорость размножения ( $r_{\text{факт}}$ ) определяется биотическим потенциалом ( $r_{\text{макс}}$ ) только в начальный момент, а затем начинает убывать, наталкиваясь на сопротивление среды, возрастающее по мере приближения к  $K$ , так что каждое следующее  $r$  меньше предыдущего:

$$r_{\text{факт}} = r_t = r m_t$$

( $m_t = 1$  при  $t=0$ ;  $m_t < 1$  при  $t>0$ ).

Логично предположить, что абсолютное значение коэффициента  $m_t$  убывает пропорционально все время сокращающейся разнице между предельной и фактической численностью популяции.

Например, когда популяция  $P_t$  составляет 10% от предельной популяции  $K$ , величина  $m$  пропорциональна величине  $100\% - 10\% = 90\%$ ; если население выросло до 30%, то, соответственно,  $m$  пропорционально величине  $100\% - 30\% = 70\%$ .

В общем виде, величина  $m$  пропорциональна величине  $(1 - P_t/K)$

$$m_t = (1 - P_t/K)$$

Соответственно

$$r_{\text{факт}} = r_t = r m_t = r(1 - P_t/K),$$

а прирост  $P$  за единицу времени

$$\Delta P_t = P_t r_t = P_t r(1 - P_t/K) \quad (A)$$

По мере того, как фактическая численность популяции приближается к предельной, дробь  $P_t/K$  стремится к единице, а скорость размножения ( $r_{\text{факт}}$ ) – к нулю, численность популяции стабилизируется.



Предположим некоторую популяцию, живущую в условиях, допускающих ее увеличение не более чем в 40 раз, после чего сопротивление среды (недостаток пищи, убежищ и т.п.) приведет к массовой гибели особей и насильственному сокращению численности до предельно возможной, а возможно, и ниже нее (в силу инерционности восстанавливающих процессов – массового падежа, эпидемий и пр.). Биотический потенциал популяции  $r_{max} = 0,015$  в единицу времени.

Сопротивление среды приводит к тому, что популяция растет не в соответствии со своим биотическим потенциалом, а, в силу действия обратных связей, по так называемой **логистической кривой**, которая и соответствует приведенному выше уравнению (А):

$$\Delta P_t = P_t r (1 - P_t / K),$$

Или, в виде дифференциального уравнения:

$$dP/dt = P_t r (1 - P_t / K),$$

известного как **логистическое уравнение** или **уравнение Ферхюльста** по имени предложившего это уравнение бельгийского математика Пьера Франсуа Ферхюльста (1804-1849).

# Логистический рост популяции

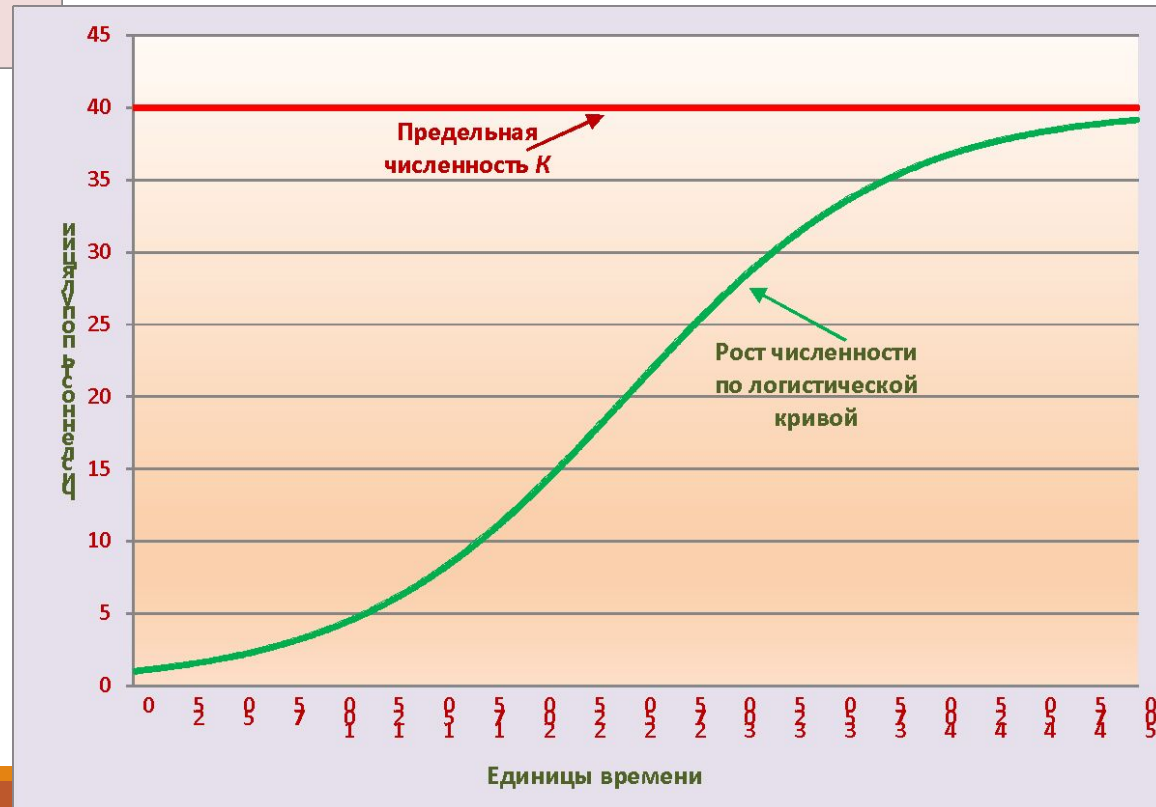
$$(P_0=1, K=40, r_{max} = 0,015)$$

$i$ (единицы времени)	$P_i = P_{i-1} + \Delta P_{i-1}$	$r_{max}$	$P_i/K$	$m_i = 1 - P_i/K$	$r_i = r_{max} m$	$\Delta P_i = P_i r_{max} (1 - P_i/K)$
0	1	0,015	0,025000000	0,975000000	0,014625000	0,014625000
1	1,014625	0,015	0,025365625	0,974634375	0,014619516	0,014833326
2	1,029458	0,015	0,025736458	0,974263542	0,014613953	0,015044456
3	1,044503	0,015	0,026112570	0,973887430	0,014608311	0,015258422
4	1,059761	0,015	0,026494030	0,973505970	0,014602590	0,015475258
5	1,075236	0,015	0,026880912	0,973119088	0,014596786	0,015694997
...	...	...	...	...	...	...
100	4,086291	0,015	0,102157267	0,897842733	0,013467641	0,055032696
...	...	...	...	...	...	...
300	27,77128	0,015	0,694282046	0,305717954	0,004585769	0,127352692
...	...	...	...	...	...	...
500	39,15646	0,015	0,978911592	0,021088408	0,000316326	0,012386212

Биотический потенциал ( $r_{max}$ )  
и фактический темп роста  
популяции при гипотезе  
логистического роста ( $r_{факт}$ )



Сопротивление среды  
приводит к неуклонному  
замедлению фактической  
скорости роста популяции,  
а в конечном счете, к его  
прекращению.

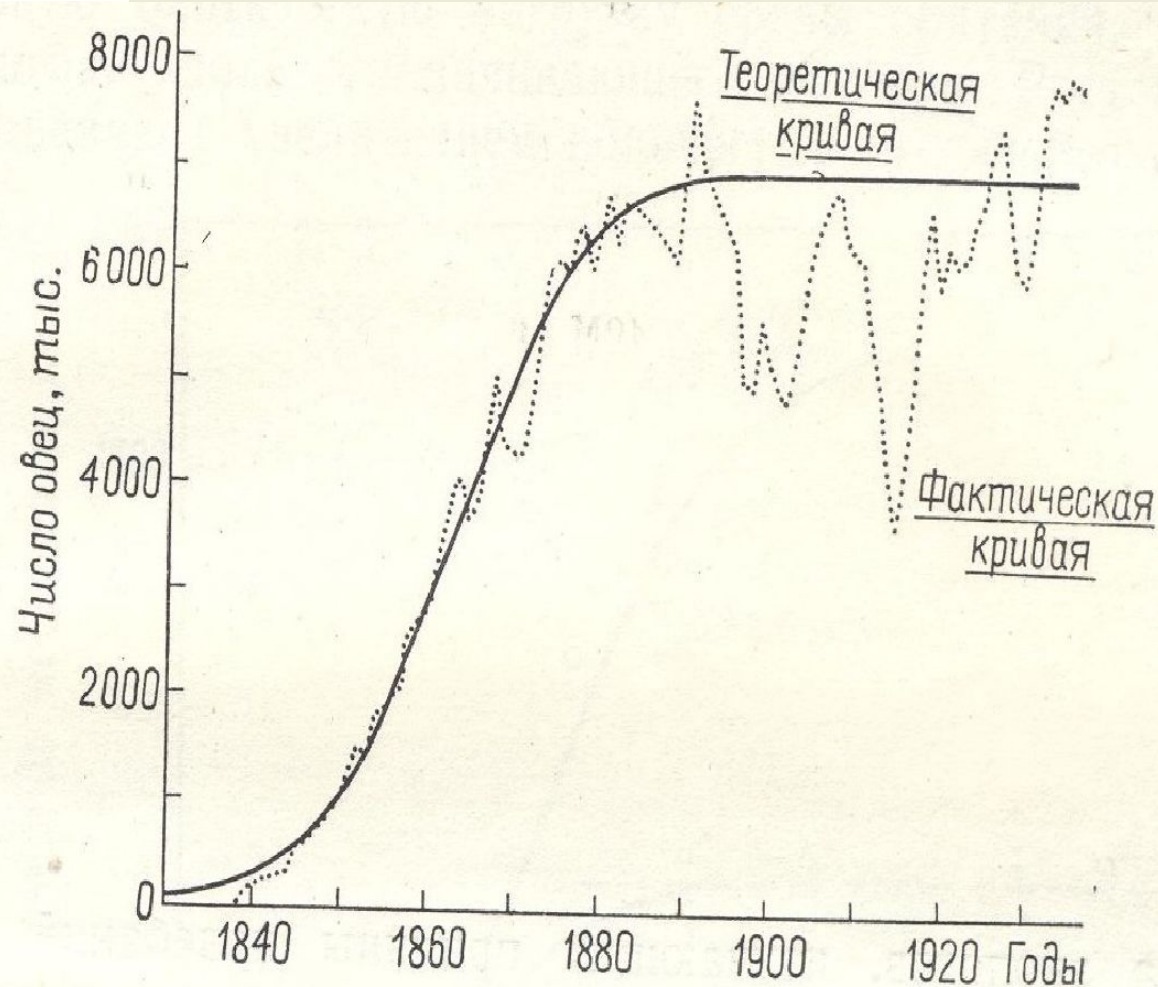


**Логистическая кривая** – это идеальная модель роста популяции в лимитированной среде, в действительности рост никогда не бывает таким гладким, подвержен большим или меньшим колебаниям, хотя бы потому, что существуют факторы сопротивления среды, не зависящие от плотности популяций и случайные, с точки зрения внутренней логики их динамики.

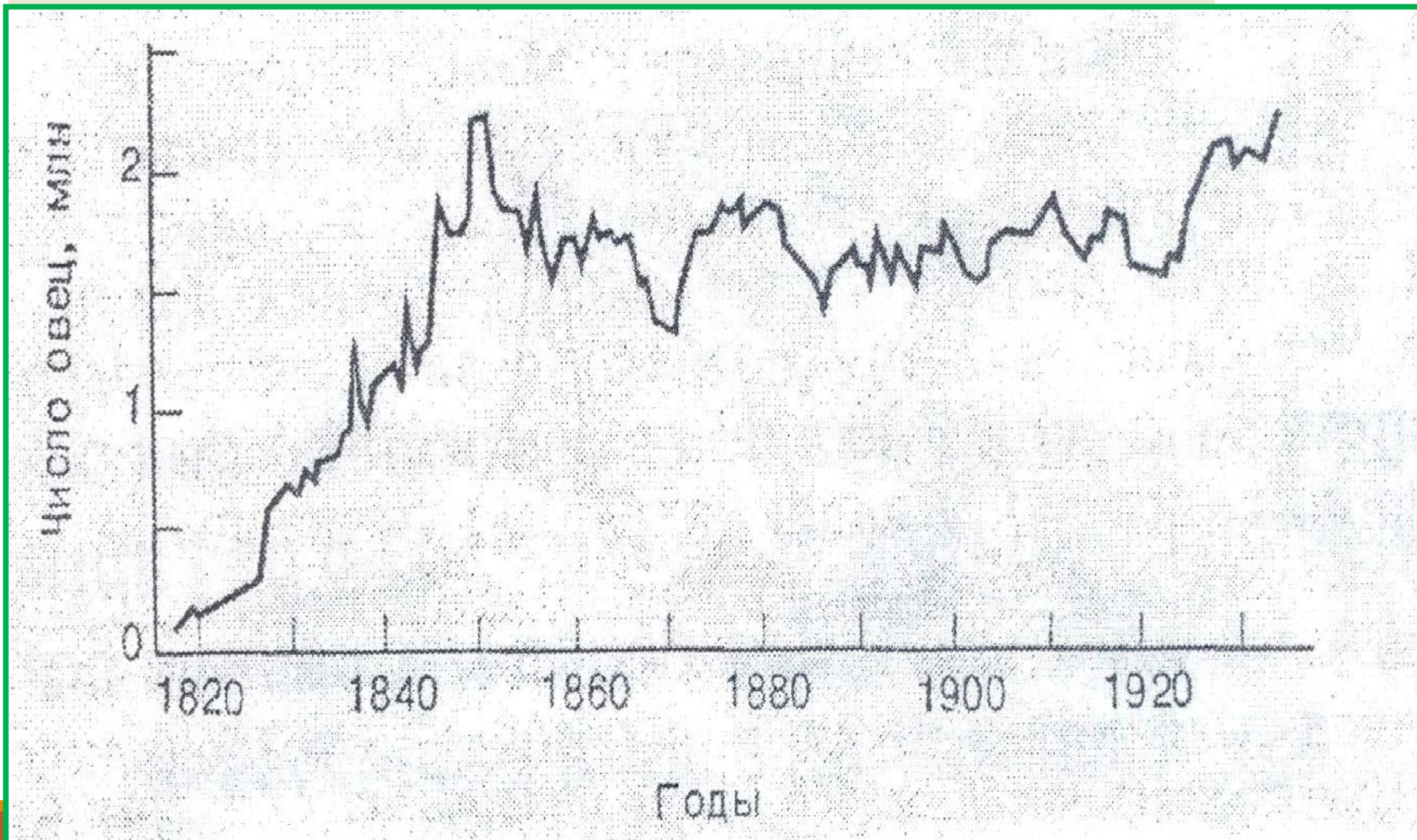
Динамика

численности очень многих популяций с тем или иным приближением следует логистическому закону, в результате чего эта численность меняется сравнительно мало и остается достаточно близкой к предельной численности  $K$ .

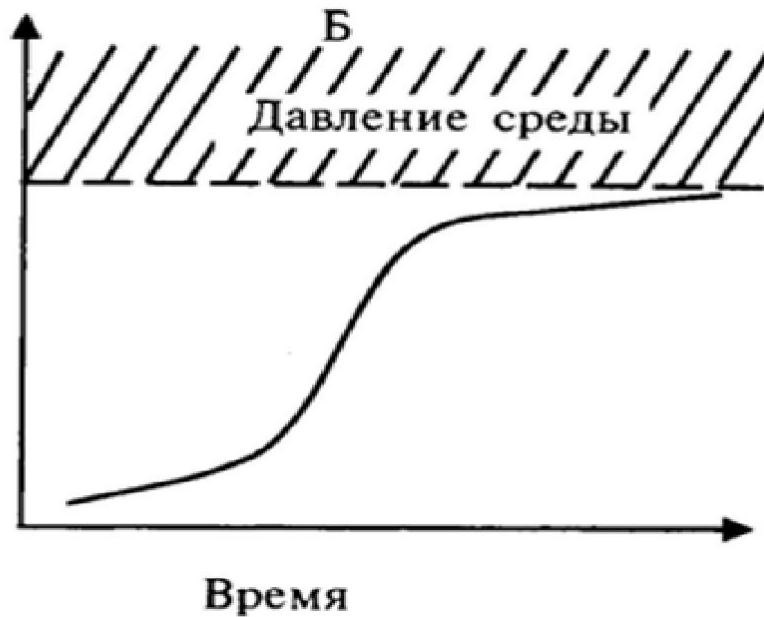
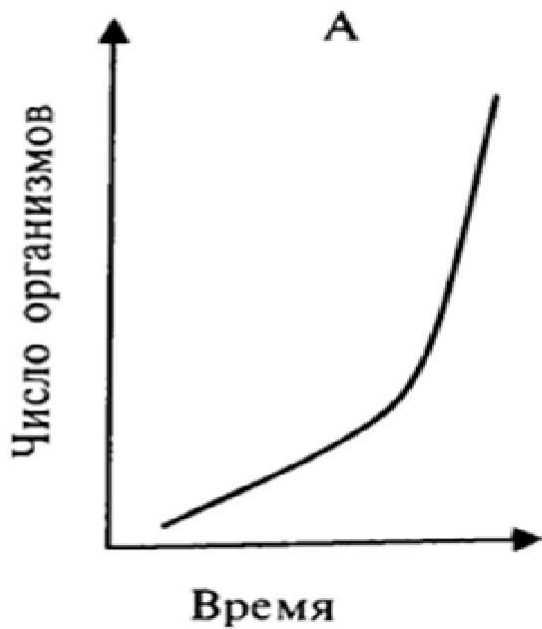
Рост популяции овец на юге Австралии – теоретическая логистическая модель и фактическая кривая.



# Колебания численности овец на острове Тасмания после их завоза в начале XIX века

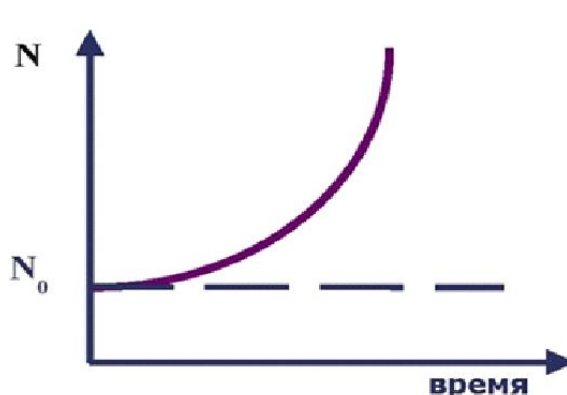


Таким образом, динамика численности популяций зависит, с одной стороны, от их **способности к размножению**, которая всегда очень велика, с другой стороны, – **от сопротивления среды**, которое ограничивает размножение популяции, приводя его темпы в приблизительное соответствие с требованиями биотического сообщества как целого.

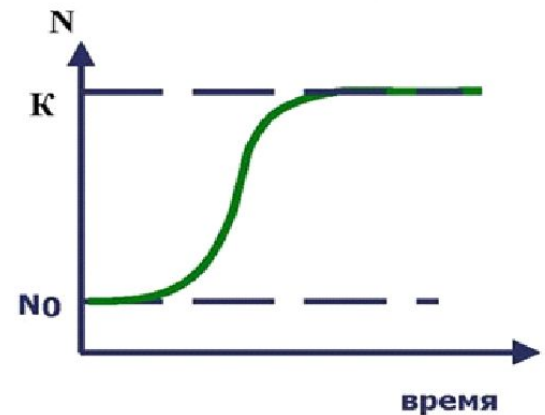


**Давление среды «пригибает» кривую роста популяции книзу и превращает экспоненциальную кривую в логистическую**

- Динамика популяций



J-образная кривая роста численности (экспоненциальная)



S-образная кривая роста численности (логистическая)



Сопротивление среды проявляется в разных факторах, которые обычно подразделяют на **зависящие** и **не зависящие** от плотности популяции.

Факторы, **не зависящие от плотности** (климат, солнечная активность, человеческая деятельность и т. п.), могут сильно влиять на численность популяции, вызывать ее колебания, например сезонные, препятствовать или способствовать ее росту.

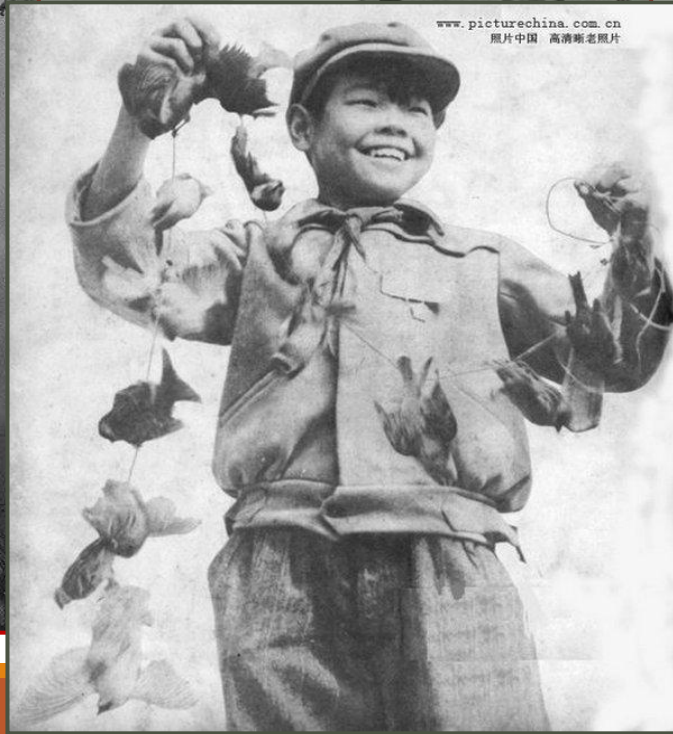
Но долговременная устойчивость численности популяции (несмотря на колебания) в рамках естественных экосистем, ее равновесие со средой, как правило, поддерживается благодаря действию факторов, **зависящих от плотности**. Именно повышение плотности популяции животных на данной территории может привести к снижению обеспеченности их кормом, что в свою очередь способно вызвать снижение рождаемости и повышение смертности.

**При этом «влияние той или иной популяции простирается до экологически отдаленных частей сообщества через ее конкурентов, хищников и жертв. Насекомоядные птицы не поедают деревья, но они поедают многих насекомых, которые кормятся листьями или опыляют цветки. Поедая насекомых-опылителей, птицы косвенным образом воздействуют на число производимых деревом плодов, на количество пищи, доступной животным, которые питаются плодами и проростками, на хищников и паразитов этих животных и так далее».**

**В марте 1958 г. на VIII съезде Коммунистической партии Китая Мао Цзедун призвал к массовому уничтожению воробьев, считалось, что от воробьёв за год терялся такой объём зерна, которого бы хватило, чтобы прокормить 35 миллионов человек.**

**Воробей не может пробыть в воздухе больше 15 минут. Огромное количество людей должны были кричать, бить в тазы и барабаны, размахивать шестами и тряпками, стоя на крышах домов — чтобы напугать воробьёв и не дать им укрытия. Было истреблено около 2 млрд воробьев.**

**В результате расплодились гусеницы и саранча, поедающие побеги, и через год урожаи резко уменьшились. В 1959 г. в стране начался голод (правда, возможно, не только из-за воробьев), и в марте 1960 г. Мао Цзедун призвал прекратить уничтожение воробьев.**



www.picturechina.com.cn  
照片中国 高清晰老照片



大家都来打麻雀

Биотическое сообщество функционирует как **саморегулирующаяся система**, в которой автоматически поддерживается равновесие всех входящих в него популяций разных видов. Давление популяции на среду, став достаточно сильным, порождает реакции **отрицательной обратной связи**, которые и приостанавливают дальнейший рост ее численности и даже приводят к ее сокращению.

**Этот автоматизм достигается за счет существования устойчивых отношений между видами, которые определяются, прежде всего, их местом в трофических (пищевых) цепях - отношения хищника и жертвы, паразита и хозяина, конкуренции за ресурсы и пр.**

# **3. Механизмы регулирования численности популяций в природе**

**Механизмы регулирующего воздействия зависящих от плотности факторов на численности популяций в природе многообразны.**

**Самый очевидный – повышение смертности , когда разросшаяся популяция наталкивается на прямой недостаток пищи, что приводит к гибели большей части популяции. Иногда это сопровождается массовым исходом особей из популяции (нашествия саранчи, леммингов, белок), которые в результате погибают в массовых количествах.**



**Но в природе имеется и множество других регуляторов, которые включаются при повышении плотности .**

***«Существует некая, различная для каждого вида средняя плотность популяции, при которой неотвратно приходит в действие таинственный регуляторный механизм, который через посредство надпочечников и гипофиза сначала подавляет, а затем полностью прекращает воспроизведение».***

Такие реакции ведут к «пониженной выживаемости и резким нарушениям размножения при высоких плотностях популяции, **даже если количество пищи, воды и число мест для устройства гнезда превышает потребности.** Стресс, создаваемый перенаселенностью, ведет к ряду аномальных физиологических симптомов, совокупность которых известна под названием «общий адаптационный синдром» и к которым относятся сокращение размножения, замедление роста, задержка полового созревания, повышенная смертность зародышей, пониженная лактация и повышенная восприимчивость к болезням».

Еще один тип реакций связан с миграциями, точнее, с **расселением** (миграциями у животных называют перемещения, при которых они возвращаются на свою родину для размножения). Расселение – это отделение части популяции, которое приводит к расширению ареала ее обитания.

*«Способность к расселению определяет шансы вида на выживание не в меньшей степени, чем способность к размножению и продолжительность жизни особи».*

**Так или иначе, но разнообразные регуляторы динамики численности популяций, тем или иным способом, приводят к тому, что даже при наличии очень резких колебаний, в долгосрочном плане эта численность, так же, как и соотношение численностей популяций всех видов внутри биотического сообщества сохраняют относительную устойчивость, обеспечивающую необходимое экологическое равновесие.**

Следует подчеркнуть, что речь идет не об устойчивости популяций, а об устойчивости всего сообщества, которая во многом зависит от его сложности и разнообразия.

«Чем сложнее экосистемы, тем сильнее в них тенденция к устойчивости, то есть ко всем большей независимости от внешних воздействий. Это стремление к стабильности именуется **гомеостазом**. Его можно сравнить с постепенным образованием у наиболее развитых животных **внутренней среды**, состав которой остается постоянным, несмотря на изменения внешней среды».

**Гомеостазом** называется свойство сложных систем сохранять относительную динамическую устойчивость параметров состава и функций и противостоять возмущениям со стороны внешней среды за счет автономности и стабильности их внутренней организации.

*Это понятие введено американским физиологом Уолтер Кенноном (Walter B. Cannon) в 1932 в книге «The Wisdom of the Body» («Мудрость организма»). Он понимал под гомеостазом (греч. *homois* - подобный, одинаковый и *stasis* - неподвижный, состояние) «координированные физиологические процессы, которые поддерживают большинство устойчивых состояний организма». В дальнейшем этот термин распространился на способность динамически сохранять постоянство своего внутреннего состояния любой открытой системы.*

До сих пор речь шла об устойчивости биотических сообществ. Гомеостатическая природа поддержания этой устойчивости общепризнана.

**С гомеостатическим регулированием численности популяций в природе дело обстоит сложнее.**

В демографической литературе широко распространено представление о том, что такое регулирование существует. Типичная формулировка: «гомеостаз важнейшая сила, определяющая динамику популяций животных».

**Это утверждение небесспорно.**

Мы видели, что динамика численности популяций в решающей степени определяется факторами, зависящими от плотности, и никто из демографов, а тем более, экологов этого не отрицает. Зависимость от плотности, в свою очередь, означает, что рост популяций ограничен лимитирующими факторами среды. Чрезмерно размножившаяся популяция наталкивается на внешние барьеры – недостаток корма, убежищ, территории - и расплачивается за свою экспансию гибелью, иногда в огромных количествах, своих членов. Это – элемент самоорганизации **экологического сообщества**, но, с точки зрения популяций, - это **не** самоорганизация, в данном случае они выступают как пассивный объект **внешнего регулирования**.

**В чем же тогда проявляется гомеостаз популяции?**



Равновесие со средой большинства популяций достигается ценой гибели большей части потомства после превышения предела плотности – разве это можно назвать независимостью от среды и увидеть в этом упреждение в результате действия отрицательных обратных связей?

Правда, мы видели, что существуют и такие регуляторы численности популяций, которые как бы заранее тормозят ее рост. Однако это тоже – не упреждение, а ответ на уже состоявшееся повышение плотности, проявления стресса, угнетения организмов.

Такие реакции можно рассматривать в одном ряду с повышением смертности, и в этом случае в них нет ничего гомеостатического.

**Существует гипотеза британского биолога В. Уинн-Эдвардса о «групповом» естественном отборе, «в том, что касается динамики популяции, гораздо более важном, чем отбор на индивидуальном уровне». Эта гипотеза предполагает существование в природе, «по аналогии с человеческим опытом» какой-то зависящей от плотности конвенции..., основанной на доступных ресурсах пищи, и "искусственно" предотвращающей рост интенсивности их эксплуатации выше оптимального уровня».**

**«Эти гомеостатические конвенции ограничивают плотность популяции таким уровнем, при котором пищевые ресурсы могут сохраняться без превышения лимита».**

**Появление гипотезы Уинн-Эдвардса положило начало полемике между ним и Д. Лэком, в которой Лэк утверждал, что регуляция динамики популяций, даже если ее не сводить к регуляции смертностью, происходит на организменном уровне, в то время как Уинн-Эдвардс настаивал на надорганизменной регуляции. Среди биологов и экологов и сейчас нет полного единодушия в отношении этой гипотезы, однако большинство все же склоняется к тому, что ее следует отвергнуть, так как естественный отбор повышает приспособленность отдельных особей, а не популяций.**

**Для демографов эта полемика важна, потому что она помогает лучше понять принципиальные различия между регулированием численности популяций в природе и в обществе.**

**Другое дело, что в процессе эволюции возникают виды, все менее зависящие от изменений внешней среды и потому не нуждающиеся в огромном, но почти полностью растрачиваемом биотическом потенциале. Например, температура тела пресмыкающихся зависит от температуры окружающей среды, а млекопитающих не зависит (классический пример гомеостаза), что делает их гораздо менее чувствительными к изменению внешних условий. К этому же ведут и многие другие эволюционные приобретения млекопитающих.**

**Поэтому они не нуждаются в огромной плодовитости рыб или насекомых, нарастание роли защитных гомеостатических механизмов здесь налицо.**

**Организмы «с короткой продолжительностью жизни и с высокой репродуктивной способностью более чувствительны к кратковременным флуктуациям среды; численность их популяций нередко увеличивается или уменьшается в сотни и даже тысячи раз за несколько дней или недель», тогда как «популяции крупных растений и животных с большой продолжительностью жизни и, медленным размножением сравнительно нечувствительны к изменяющимся условиям среды вследствие заложенных в них способностей к гомеостазу».**

*Р. Риклефс. Основы общей экологии, М., 1979*

**Здесь речь идет о гомеостазе организмов, а не популяций.**

## 4. Две стратегии размножения популяций ( $r$ -стратегия и $K$ -стратегия)

По мере продвижения по эволюционной лестнице увеличивается защищенность организмов, а значит и их популяций, от неблагоприятных воздействий среды, а это, в свою очередь, создает предпосылки для изменения стратегии ответа популяций на сопротивление среды.

Американские экологи Роберт МакАртур и Эдвард Уилсон в 1967 г. Ввели представление о двух видах стратегий размножения, которые они называли **r-стратегией** и **K-стратегией** (r и K – параметры уравнения Ферхюльста).

## *r-стратегия*

Поведение популяции ориентировано на **максимальную реализацию ее биотического потенциала ( $r_{\text{макс}}$ )** без оглядки на пределы, которые ставит внешняя среда, и заведомо предполагает массовую гибель потомства и взрослых особей после того, как эти пределы будут превышены. Эта стратегия получила название *r-стратегии*.

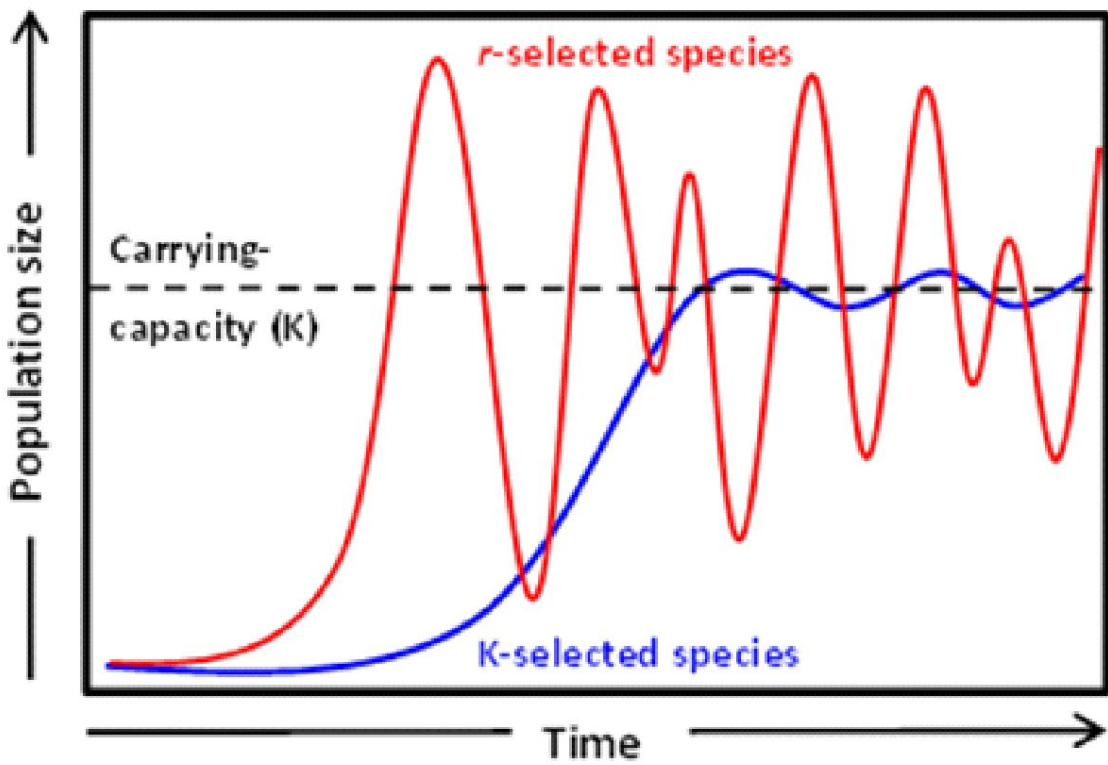
При такой стратегии популяция как бы стремится к тому, чтобы побыстрее воспользоваться возникшими на короткое время благоприятными условиями, ведет себя конъюнктурно, поэтому *r-стратегию* иногда называют *оппортунистической*.



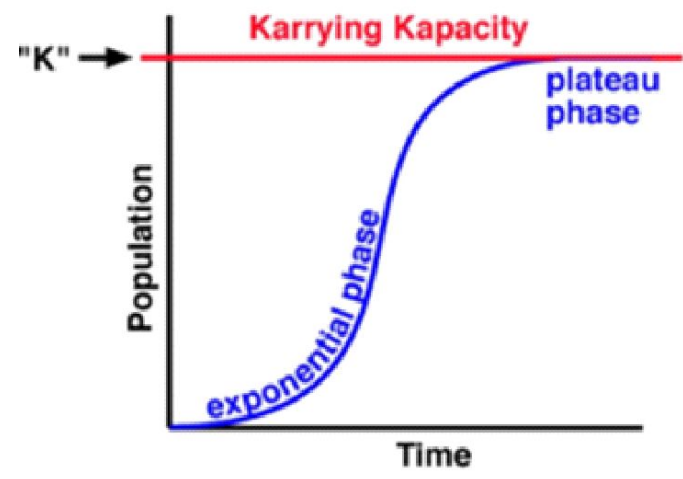
## **K-стратегия**

Поведение популяции ориентировано на соблюдение предела роста  $K$ , по мере приближения к которому скорость роста популяции замедляется, благодаря чему достигается относительная устойчивость численности популяции согласованной с возможностями внешней среды.

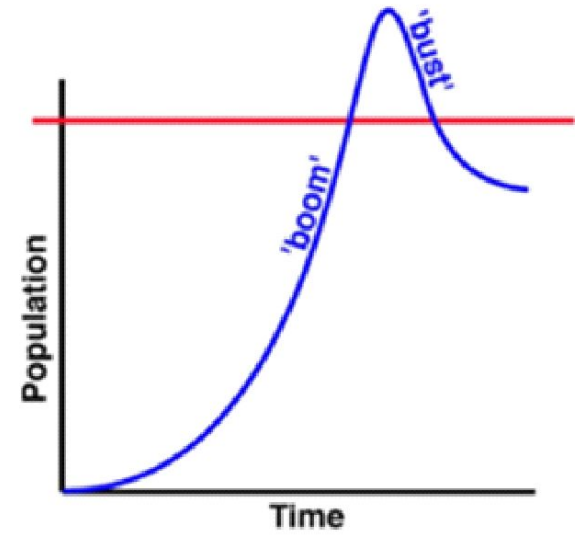
Такая стратегия получила название **K-стратегии** (равновесная, упреждающая стратегия).



Две стратегии размножения:  
*r*-стратегия и  
 K-стратегия



**K-species**



**r-species**

# Характеристики популяций, придерживающихся r-стратегии и K-стратегии

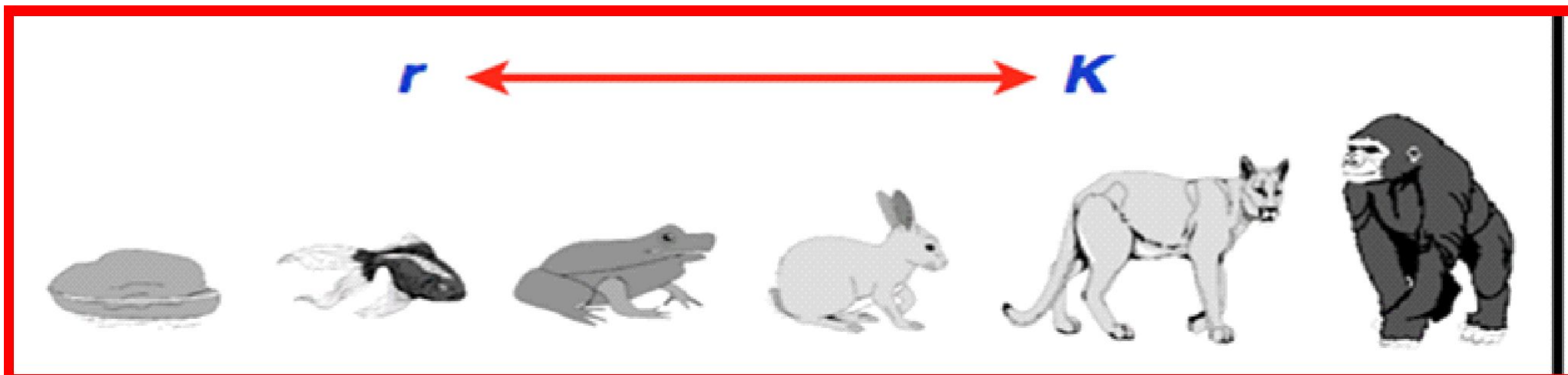
r-стратегия	K-стратегия
Неустойчивое равновесие с окружающей средой	Устойчивое равновесие с окружающей средой
Изменчивая численность, может быть больше K	Устойчивая численность, обычно близкая к K
Резкие и в ряде случаев регулярные циклы роста и сокращения	Плавные, слабо выраженные и нерегулярные циклы роста и сокращения
Малые размеры тела	Крупные размеры тела
Короткая жизнь	Долгая жизнь
Непродолжительное вынашивание	Продолжительное вынашивание
Многочисленный приплод	Штучный приплод
Короткие интервалы между рожденьями	Длительные интервалы между рожденьями
Малая длина поколения	Большая длина поколения
Высокий потенциал роста	Низкий потенциал роста
Быстрое и широкое расселение	Медленное расселение

**В реальности ни одна популяция в природе не придерживается  $K$ -стратегии в чистом виде, в их динамике всегда присутствуют и элементы  $r$ -стратегии.**

**В то же время в биологической эволюции прослеживается тенденция к усилению элементов  $K$ -стратегии. У видов, находящихся на более высоких ступенях эволюционной лестницы, большую роль играют внутренние регуляторы динамики популяций, их численность становится более устойчивой, амплитуда колебаний сокращается. Их численность может изменяться в разы, но не в сотни раз, тем более не в тысячи и даже миллионы раз, что наблюдается у многих насекомых и ракообразных.**

Усиление в процессе эволюции элементов *K*-стратегии означает ослабление «бремени размножения», которое тяготеет над жизнью вида, иными словами, говорит о **повышении экономичности размножения** вида, а значит, и его способности использовать жизненные ресурсы, которые все в меньшей степени расходуются на физическое производство потомства, благодаря чему становится возможным рост сложности организации и функционирования организмов и их сообществ.

# Стратегии размножения и забота о потомстве



500 000 000  
в год

8 000 в  
год

200  
в год

12  
в год

2  
в год

1  
за 5 лет

Устрицы - **пример r-стратегии**. Они откладывают 500 миллионов оплодотворенных яиц в год и не проявляют никакой заботы о потомстве.

Крупные приматы - **пример K-стратегии**. Они рожают одного детеныша раз в пять лет, но проявляют активную заботу о потомстве.

## Контрольные вопросы для семинарских занятий

1. Определите предмет науки демографии
2. Охарактеризуйте структуру демографического знания
3. В чем принципиальное различие размножения популяций в природе и воспроизводства населения?
4. Что такое «экологическое равновесие»?
5. Что такое «биотический потенциал» и как он реализуется?
6. Как вы понимаете выражение «лимитирующая среда»?
7. Приведите примеры факторов динамики популяций, зависящих и не зависящих от ее плотности и механизмов их действия.
8. Что такое «экологический гомеостаз»?
9. Какие вы знаете две трактовки гомеостатических механизмов регуляции численности популяций в природе? Чем они различаются?
10. Что такое  $r$ -стратегия и  $K$ -стратегия? Как меняется соотношение этих стратегий в ходе эволюции? В чем заключается преимущество  $K$ -стратегии?

## Рекомендуемая литература

### Основная

- Бродский А.К. *Общая экология. Учебник. М. Издательский центр «Академия», 2010. Гл. 8 и 9.*
- Вишневский А.Г. *Воспроизводство населения и общество. История, современность, взгляд в будущее М., Финансы и статистика, 1982. Раздел 1.2 (Демоскоп Weekly, Читальный зал)*

### Дополнительная

- Докинз Р. *Эгоистичный ген. М., АСТ:CORPUS, 2013, гл. 7.*
- Лэк Д. *Численность животных и ее регуляция в природе. М., 1957.*
- Пианка Э. *Эволюционная экология. М., 1981. с. 128-141.*
- Риклефс Р. *Основы общей экологии. М., 1979. Гл. 13. Рост и регуляция численности популяций.*
- Сови А. *Общая теория населения. М.: Прогресс, 1977. Т. 1. Экономика и рост населения. Гл . 1. Немного из экологии животных.*
- Lee Ronald D. *Population Dynamics of Humans and Other Animals // Demography, Vol. 24, No. 4 (Nov. 1987): 443-465.*