

# Динамическая структура популяции

# Методы оценки размеров популяции

- При проведении любых количественных экологических исследований важно с большой степенью точности дать оценку численности организмов, населяющих определенную площадь на суше или объем воды или воздуха. Как правило, это равнозначно оценке величины популяции. Выбор метода зависит от размеров и образа жизни организма и площади исследуемой территории. На небольшом участке можно непосредственно подсчитать число или оценить проективное покрытие или обилие растений и прикрепленных или медленно передвигающихся животных. На больших же открытых пространствах для оценки численности быстро передвигающихся животных необходимы косвенные методы учета. В местообитаниях, в которых наблюдение за организмами затруднено вследствие особенностей их поведения и образа жизни, приходится оценивать численность организмов, используя либо метод изъятия, либо метод мечения и повторного отлова. Существуют объективные и субъективные методы оценки численности популяции

# Объективные методы

- **Квадрат.** Если установлено число организмов в пределах некоторого числа квадратов, занимающих известную часть общей площади, то простым умножением можно подсчитать численность организмов на всей территории. Используя этот метод, можно определить следующие три параметра распределения видов.
- 1) **Плотность вида.** Плотность вида - это число организмов определенного данного вида на данной площади, например на  $10 \text{ м}^2$
- При определении плотности подсчитывают число организмов в брошенных случайным образом квадратах. Метод имеет ряд преимуществ, а именно: он точен, позволяет сравнивать различные участки и виды и установить точное значение обилия. Недостатки метода состоят в том, что он требует значительных затрат времени и при пользовании им необходимо четко определить категорию "особь". Например, считать за одно растение всю дернину или каждый побег?

- 2) **Частота вида.** Это вероятность обнаружения определенного вида в пределах любого случайным образом брошенного квадрата в данном районе. Например, если вид встречается в одном из каждых десяти квадратов, то его встречаемость равна 10%. Чтобы получить эту величину, отмечают наличие или отсутствие вида в каждом квадрате, брошенном случайным образом. (Число присутствующих особей не имеет значения.) При использовании этого метода необходимо оговорить размер квадрата, так как это будет влиять на результаты, и, кроме того, условиться о том, какую частоту учитывать: побеговую или корневую? (В случае "побеговой" частоты вид считается присутствующим, если его листья попадают на площадь квадрата, хотя сама особь находится вне его. При "корневой" встречаемости вид считается присутствующим, если его особи укореняются на площади, захваченной квадратом.) Преимущества этого метода в том, что он прост и не требует больших затрат времени. Его применяют в определенных крупномасштабных экосистемах, например в лесных массивах. Недостатки же состоят в том, что на полученное значение частоты влияют размеры квадрата, размеры растения и его пространственное размещение (например, случайное, равномерное или групповое).

- **3) Проективное покрытие вида** показывает, какая часть почвы занята особями данного вида, и дает оценку площади, покрытой этим видом в процентах от общей площади. Его определяют в нескольких случайно выбранных точках путем регистрации покрывающего почву вида, каждый раз субъективно оценивая площадь квадрата, покрытую этим видом, или используя раму со стержнем (рис. 13.13). Этот метод удобен при оценке проективного покрытия растений, особенно травянистых, когда посчитать число особей трудно и не столь важно, как определить проективное покрытие. Однако это достаточно трудоемкий и утомительный метод.

- **Прямое наблюдение.** Прямой подсчет особей применим не только к сидячим или медленно передвигающимся животным, но и ко многим крупным подвижным организмам. К таким, например, как олени, дикие пони и львы, лесные голуби и летучие мыши, в то время когда они покидают место ночлега.
- **Фотографирование.** Прямым подсчетом особей на фотоснимках можно установить размеры популяций крупных млекопитающих и морских птиц, собирающихся на открытых пространствах.

# Косвенные методы

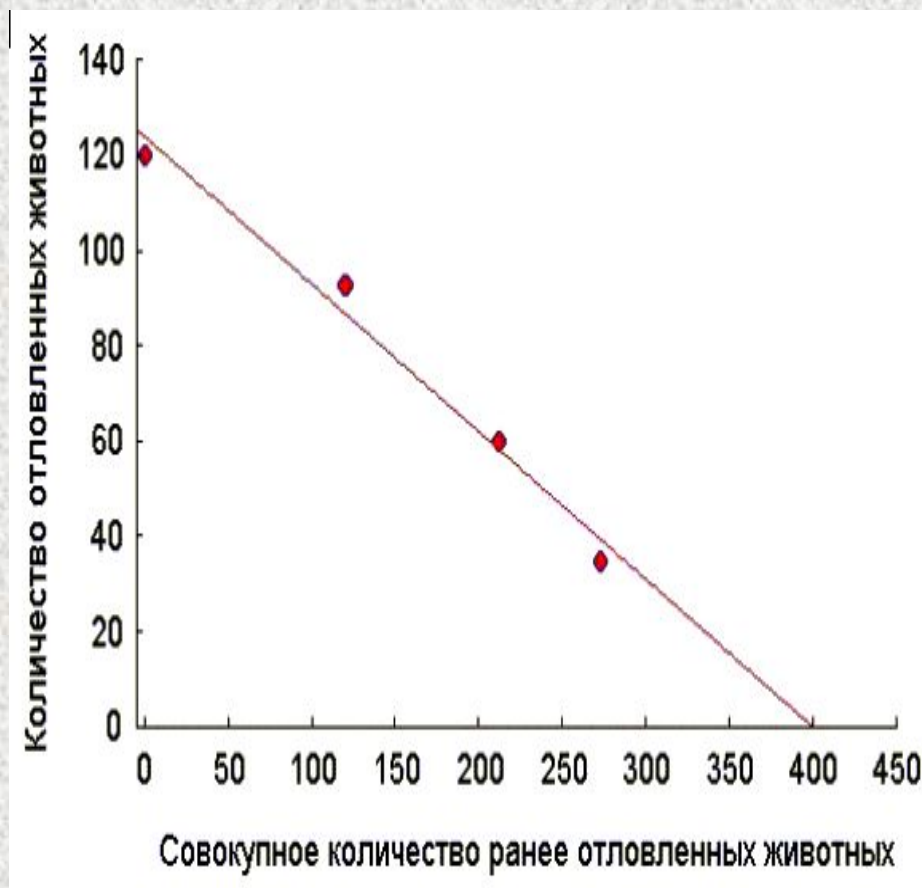
## Метод неселективного изъятия

- В основе использования **метода неселективного изъятия** лежит явление постепенного снижения вероятности встречаемости животного в серии последовательных отловов, вызванное снижением численности популяции в результате изъятия из нее особей.
- Таким образом, при применении данного метода животных отлавливают, подсчитывают их количество и не выпускают до конца исследования. Затем производят еще 3-4 последовательных отлова по аналогичной методике, при этом число отловленных животных постепенно уменьшается, вследствие уменьшения их общего количества на исследуемой территории. Если теперь построить график зависимости числа отловленных животных при каждом отлове от общего числа ранее отловленных, то по нему можно найти оценку исходной численности популяции

# Метод неселективного ИЗЪЯТИЯ

Номер отлова	Количество отловленных животных (Y)	Совокупное количество ранее отловленных животных (X)
1	120	0
2	93	120
3	60	213
4	35	273

:





# Методы мечения, выпуска и повторного отлова

Он заключается в следующем. Отлавливается выборка животных численностью  $M$ , каждое животное метится и выпускается обратно. Спустя некоторое время отлавливается новая выборка животных объемом  $n$  и среди них отмечается количество ранее меченых ( $m$ ). Тогда исходную численность популяции можно оценить по формуле:

$$N = \frac{M(n+1)}{m+1}$$

# Метод многократного отлова и мечения

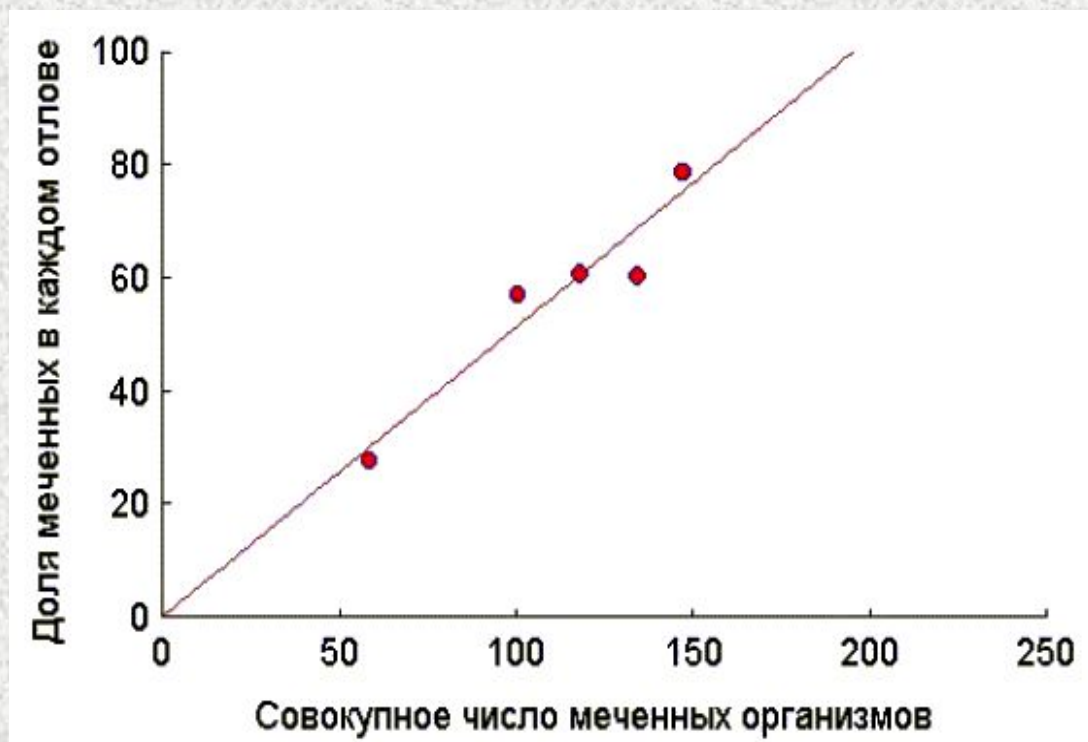
- Оценить численность популяции можно и проводя многократные отловы, при этом производя единообразное мечения всех ранее немеченых животных при каждом последовательном отлове. В этом случае можно ожидать, что с каждым последовательным отловом и мечением в популяции будет расти доля меченых особей вплоть до того момента, когда все особи в данной популяции окажутся с метками. Таким образом, на основании оценки доли меченых особей в популяции (полученной с помощью выборочных данных) в зависимости от совокупного числа всех ранее меченых животных можно найти оценку величины популяции – ее численность, при которой доля меченых животных должна достичь 100 %.

	Номер отловов ( <i>i</i> )					
	1	2	3	4	5	6
<b>Кол-во отловленных (<math>n_i</math>)</b>	<b>58</b>	<b>58</b>	<b>42</b>	<b>41</b>	<b>33</b>	<b>38</b>
<b>Кол-во вновь меченых из числа отловленных (<math>m_i</math>)</b>	<b>-</b>	<b>42</b>	<b>18</b>	<b>16</b>	<b>13</b>	<b>8</b>
<b>Число ранее меченых</b>	<b>-</b>	<b>16</b>	<b>24</b>	<b>25</b>	<b>20</b>	<b>30</b>
<b>Совокупное число ранее меченых (<math>M_i</math>)</b>	<b>-</b>	<b>58</b>	<b>100</b>	<b>118</b>	<b>134</b>	<b>147</b>
<b>Доля ранее меченых среди отловленных (<math>p_i</math>)</b>	<b>-</b>	<b>27,6</b>	<b>57,1</b>	<b>61,0</b>	<b>60,6</b>	<b>78,9</b>

В первый раз отловили 58 животных, всех их пометили и отпустили. Во второй раз также отловили 58 животных, из них 16 имели метки (т.е.  $16 \cdot 100 / 58 = 27,6\%$ ), а 42 пометили впервые. Совокупное число ранее меченых особей, таким образом, составляет 58 особей. В третий раз отловили 42 животных. Меченых из них было 24 (т.е.  $24 \cdot 100 / 42 = 57,1\%$ ), а 18 пометили впервые. Теперь совокупное число меченых особей составляет  $58 + 42 = 100$  особей. И так далее.

Нас интересует значение  $X$ , при котором  $Y = 100$ , т.е. при какой численности все особи в выборке окажутся уже ранее мечеными. Данная величина равна 196 особям. Таким образом, численность данной популяции можно оценить в 196 особей.

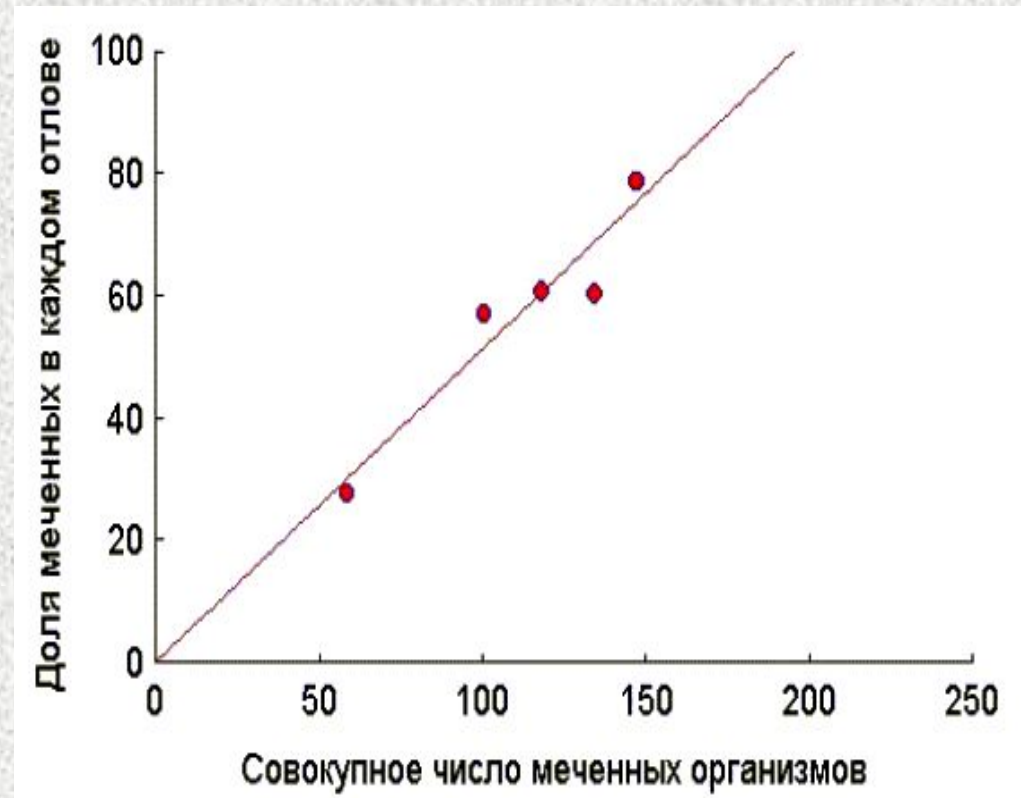
$$Y = 0,1 + 0,51 \cdot X.$$



Если теперь построить уравнение зависимости доли меченых организмов от совокупного числа меченых то полученная зависимость может быть описана уравнением регрессии:

$$Y = 0,1 + 0,51 \cdot X.$$

- Нас интересует значение  $X$ , при котором  $Y = 100$ , т.е. при какой численности все особи в выборке окажутся уже ранее мечеными. Данная величина равна 196 особям. Таким образом, численность данной популяции можно оценить в 196 особей.



# Половая структура популяции

- это соотношение между самцами и самками в популяции. Оно видоспецифично и напрямую зависит от действия различных экологических факторов.
- Самцы и самки, несмотря на то, что относятся к одному виду, имеют разную устойчивость к неблагоприятным экологическим факторам, как в определенные периоды жизненного цикла, так и в целом. Половая структура в популяции, также как и возрастная, не константна и может изменяться с течением времени. Так, в популяциях ондатры в Северной Америке при рождении наблюдается численное равенство между самцами и самками, но через три недели это соотношение равно уже 1,4:1.
- Как правило, самки в популяции преобладают над самцами по числу особей. Это объясняется большей биологической ценностью самок для популяции, по сравнению с самцами, ведь самки потенциальные продолжательницы рода и от них, в первую очередь, зависит поддержание численности в популяции.

- В популяциях копытных соотношение между самками и самцами обычно составляет от 1:2 до 1:5, у приматов — от 1:2 до 1:3.
- В популяциях общественных насекомых, где один самец приходится на сотню, а то и несколько сотен тысяч и даже миллионов самок, например, у некоторых термитов (Isoptera). В таких семьях только одна размножающаяся самка — «царица» — и один оплодотворяющий самец — «царь». Такое соотношение поддерживается непостоянно. В определенные периоды в термитнике бывает довольно много выведшихся крылатых самцов и самок (тысячи особей), которые оставляют свой термитник и разлетаются, чтобы основать новые семьи
- В некоторых же популяциях копытных (например, лось) соотношение между самками и самцами 1:1. В небольших популяциях американских кроликов (*Sylvilagus*) доминируют самцы. Значительная доля самцов в популяции способствует более эффективному отбору производителей самцов и стимулирует рост генетического разнообразия популяции.
- В партеногенитических популяциях ракообразных, насекомых и других животных присутствуют только самки.
- Нужно учитывать, что половая структура свойственна только организмам, которые имеют различия по половым признакам. Для гермафродитных животных (например, виноградная улитка (*Helix pomatia*)) или однодомных растений (например, лещина обыкновенная (*Corylus avellana*)) такую структуру невозможно определить, ведь каждая особь имеет как мужские, так и женские репродуктивные органы.

# Рождаемость

- **Рождаемость** (скорость рождения) — это число особей ( $\Delta N_n$ ), рождающихся в популяции за единицу времени ( $\Delta t$ )

$$P = \Delta N_n / \Delta t$$

- Различают максимальную и фактическую рождаемость; абсолютную и удельную.
- **Максимальная рождаемость** – максимальная реализация возможности рождения при отсутствии лимитирующих факторов среды.
- **Фактическая** (реализованная/экологическая) **рождаемость** – реальная реализация возможностей рождения в условиях лимитирующих факторов.
- **Абсолютная рождаемость** – общее число родившихся.
- **Удельная рождаемость** – среднее изменение численности на особь за определенный интервала времени, отношение рождаемости к исходной численности  $N$

$$b = P/N = \Delta N_n / N \Delta t$$



# Плодовитость

- Способность к размножению (измеряется числом гамет, семян и т.д.). Плодовитость сильно зависит от степени развития заботы о потомстве или обеспеченности яиц питательными материалами
- закономерности рождаемости:
- · большая плодовитость развивается в условиях высокой смертности;
- · у видов, оберегающих и вскармливающих свое потомство, плодовитость понижена;
- · отбор благоприятствует не максимальной плодовитости, а наиболее эффективной в конкретных условиях.

# Смертность

- **Смертность** — способность популяции снижать численность особей в популяции за счет их гибели, причем причина гибели может быть любой (поедание хищниками, гибель от болезней, недостаток корма или естественное старение). Это число особей ( $\Delta Nm$ ), погибших в популяции в единицу времени

$$C = \Delta Nm / \Delta t$$

- Смертность по характеру влияния на численность природных популяций является свойством, противоположным рождаемости.
- Смертность в идеальных условиях, когда нет лимитирующих факторов, является **минимальной** и зависит от потенциальной генетически детерминированной продолжительности жизни особей.

# Смертность

- В реальных условиях среды наблюдается **реализованная, или экологическая смертность**.
- **Абсолютная смертность** выражается числом особей, умерших за единицу времени . Показатель абсолютной смертности, как и в случае с абсолютной рождаемостью, нельзя использовать для сравнения популяций с разной начальной численностью по смертности.
- Для этого абсолютную смертность нужно соотнести с начальной численностью и определить **удельную смертность**, или количество умерших особей за единицу времени в расчете на одну особь, отношение смертности к исходной численности

$$d = C/N = \Delta Nm/N$$

- **Скорость** изменения численности популяции  $\Delta N/\Delta t$
- **Удельная скорость** изменения численности  $r = b - d$
- Если  $b = d$ , то  $r = 0$ , популяция находится в стационарном состоянии
- Если  $b > d$ , то  $r > 0$ , имеем рост численности популяции
- Если  $b < d$ , то  $r < 0$ , имеем снижение численности популяции

# Выживаемость

- Это доля особей, доживших до определенного момента времени
- Зависимость числа выживших особей от времени (или возраста) называют кривыми выживания

# Кривые выживания

- **Кривая типа I** имеет почти линейную форму и характерна для организмов с равномерной смертностью на всех стадиях развития. Такой тип кривой в природе встречается крайне редко и только в оптимальных условиях среды. Однако он характерен для многих рыб, пресмыкающихся, птиц, травянистых многолетних растений, если отсчет ведется от организмов, уже прошедших наиболее уязвимые стадии своего развития.



**Кривая типа II** Она характерна для организмов, которые в основном гибнут на начальных этапах своего развития. Такой тип кривой выживания характерен для многих животных с высокой плодовитостью и отсутствием заботы о потомстве. Повышенная смертность в раннем возрасте характерна для большинства видов растений и пойкилотермных животных (у деревьев до зрелости доживает менее 1 % всходов, у рыб — 1—2 % мальков, у насекомых — менее 0,5 % личинок).

• **Кривая типа III** (Она описывает ситуацию, когда высокая смертность наблюдается в зрелом возрасте.

К кривой типа III приближаются кривые выживания крупных млекопитающих и человека. Высокая выживаемость до старости обычно наблюдается у животных, для которых характерна забота о потомстве или чьи личиночные стадии проходят в благоприятных, мало изменяющихся условиях среды: в почве, древесине, живых организмах.



# Экологические стратегии выживания

- В 1938 г эколог А. Роменский выделил три основные стратегии выживания:
- 1) *виоленты* (силовики) – подавляют конкурентов за счет плодовитости, высокой скорости роста и т.п.;
- 2) *пациенты* (терпеливцы) – выживают в неблагоприятных условиях (растения пустыни);
- 3) *эксплеренты* (заполнители) – виды, способные появляться там, где разрушено коренное сообщество (осина, иван-чай).

*Позже модифицированы с позиций логистической модели*

- **Система Маклиода-Пианки: теория  $r/K$ -отбора** – экологическая теория, определяющая две различные природные стратегии размножения организмов, при определенных обстоятельствах обеспечивающая оптимальную численность вида.



# Динамика роста численности популяций

- 2 основных типа кривых роста численности

## 1. Экспоненциальный рост численности

$$N_t = N_0 e^{rt},$$

$N_t$  – численность популяции в момент времени  $t$ ,

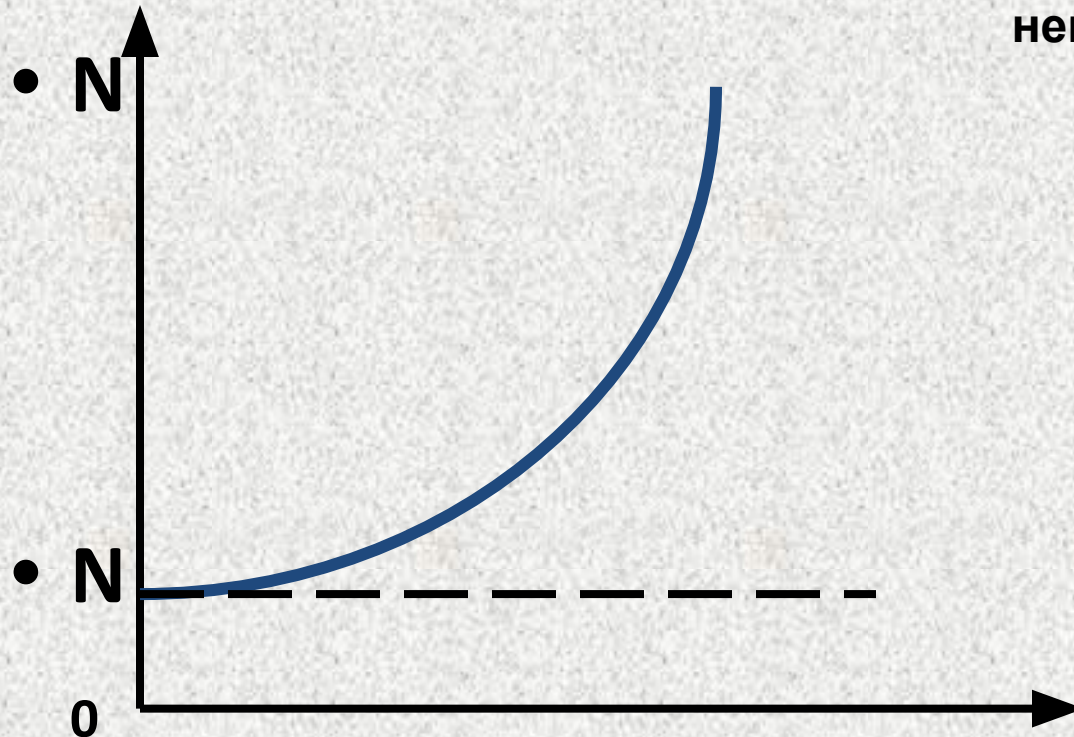
$N_0$  – численность популяции в начальный момент времени  $t_0$ ,

$e$  – основание натурального логарифма,

$r$  – показатель, характеризующий темп размножения особей в данной популяции

# Экспоненциальный рост (J-образная кривая)

Это рост численности особей в  
неизменяющихся условиях



$$\frac{dN}{dt} = (b - d)N = rN,$$

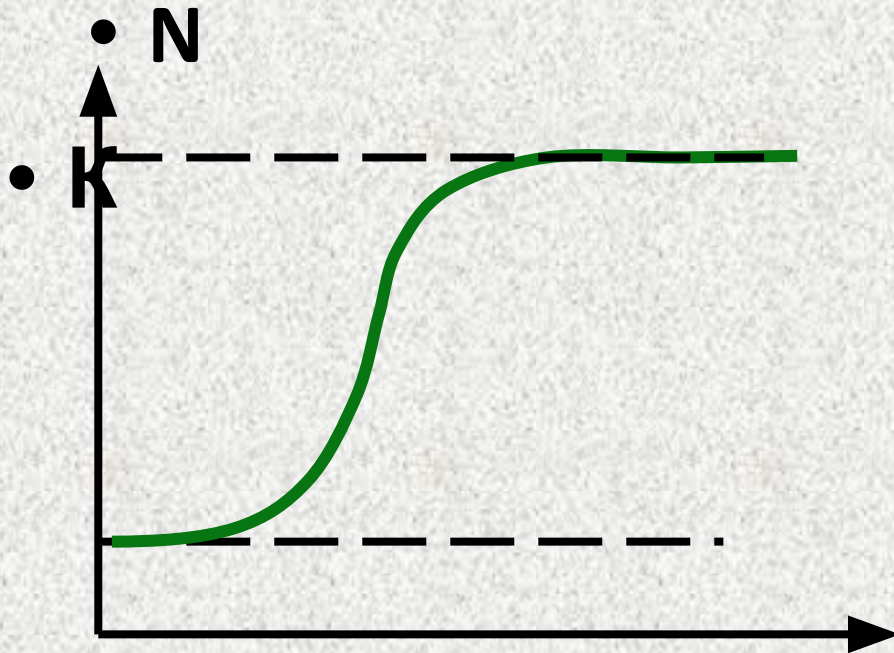
• время

Воздействие экологических факторов на скорость роста популяции может довести численность популяции до стабильной ( $r=0$ ) или ее уменьшить

2. **Логистическая** кривая роста: скорость роста популяции линейно снижается по мере роста численности до 0 при некоторой предельной численности  $K$  (биологическая емкость среды)

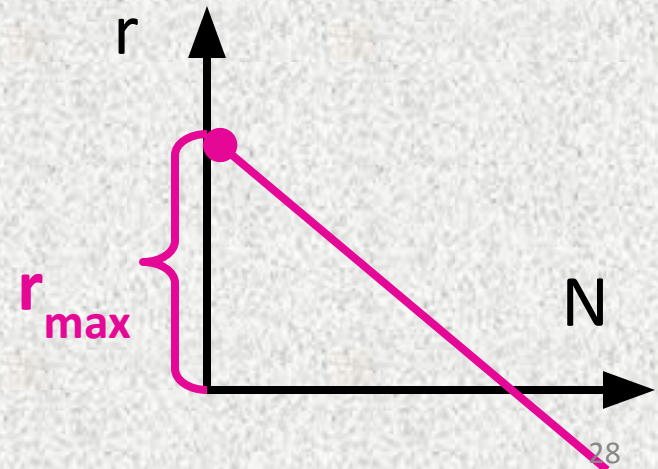
# Логистический рост

При  $N = K$   $r = 0$



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

• время



# K- и r-стратегии популяций



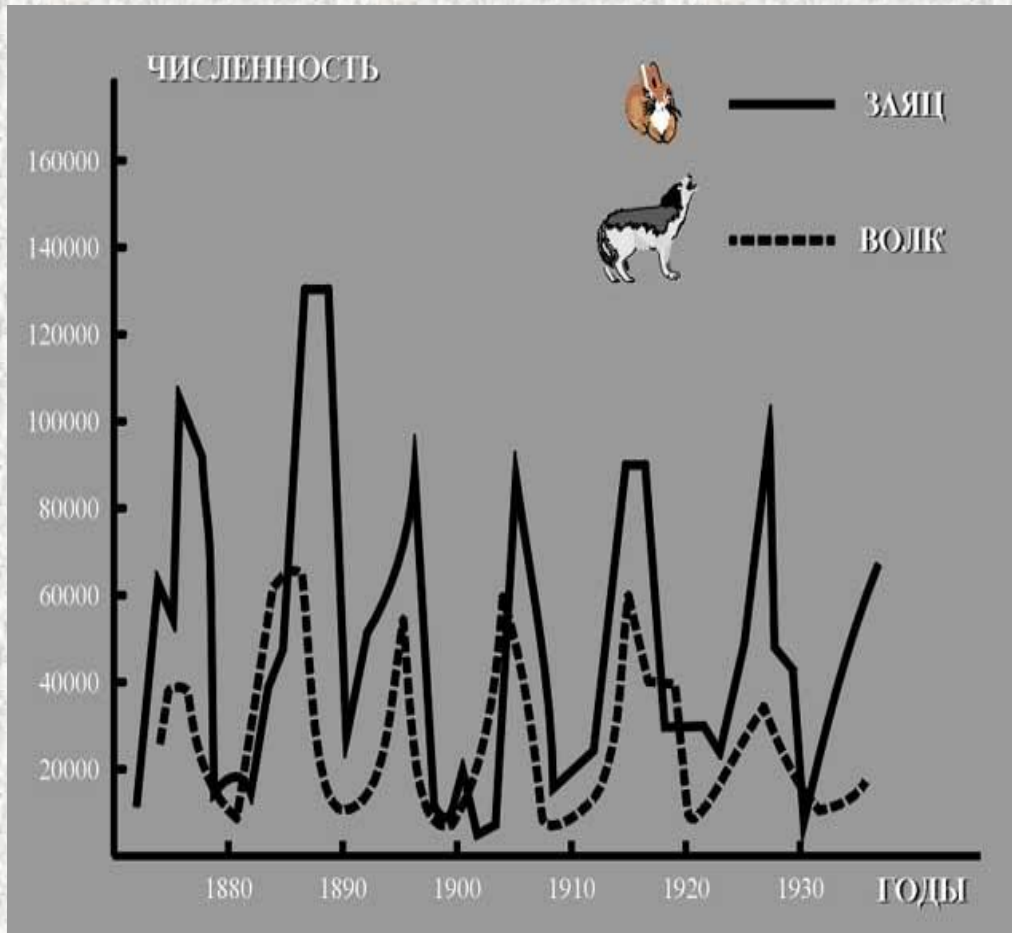
Стабильная динамика.  
**K-стратегия** обеспечивает выживание за счет качественного совершенствования. Равновесные популяции



Нестабильная динамика.  
**r-стратегия** - за счет количественного роста. Оппортунистические популяции.

<b>г-стратегия</b>	<b>К-стратегия</b>
<b>НАПРАВЛЕНА НА:</b>	
Повышение скорости роста популяции – экспоненциальный (повышение плодовитости)	Повышение выживаемости в условиях уже стабилизированной численности - логистический (повышение конкурентоспособности)
<b>ЧИСЛЕННОСТЬ П.</b>	
Очень изменчива, может быть больше емкости среды	Очень близка к емкости среды
<b>МЕСТООБИТАНИЕ</b>	
Изменчивое и (или) непредсказуемое	Постоянное, предсказуемое
<b>СМЕРТНОСТЬ</b>	
Катастрофическая, независящая от плотности популяции	Небольшая, вызванная конкуренцией и зависящая от плотности популяции
<b>РАЗМЕР ПОПУЛЯЦИИ</b>	
Изменчивый во времени, неравновесный	Относительно постоянный, равновесный
<b>КОНКУРЕНЦИЯ</b>	
Слабая	Острая
<b>ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ</b>	
Быстрое развитие	Медленное развитие
Раннее размножение	Позднее размножение
Высокая плодовитость	Низкая плодовитость
Небольшие размеры	Крупные размеры
Единственное размножение	Множественное размножение
Много потомков	Мало потомков
Короткая жизнь (менее 1 года)	Долгая жизнь (более 1 года)
<b>РАССЕЛЕНИЕ</b>	
Широкое и быстрое	Медленное
<b>ПРИМЕРЫ</b>	
Бактерии, водоросли, травянистые растения, головоногие, насекомые, мелкие грызуны	Слоны, бегемоты, киты – крупные животные, человекообразные обезьяны, человек
Переходящая группа характерная для деревьев: долголетие и большая конкурентоспособность, но в то же время большое количество диаспор и широкое их распространение	

# Популяционные волны



- Периодические и непериодические колебания численности популяций под влиянием абиотических и биотических факторов среды называются популяционными волнами

В общем виде численность популяции в некое время  $N$  обычно оценивается по следующей формуле:

$$N_{t1} = N_t + B - D + C - E,$$

$N_{t1}$  – количество особей в момент  $n$ ;  $N_t$  – количество особей в предыдущий момент времени  $t$ ;  $B$  - число особей, родившихся в промежуток времени (рождаемость),  $D$  - число погибших за это же время (смертность),  $C$  - количество иммигрантов (особей, вселяющихся из других мест обитания);  $E$  – количество эмигрантов