

# Два подхода

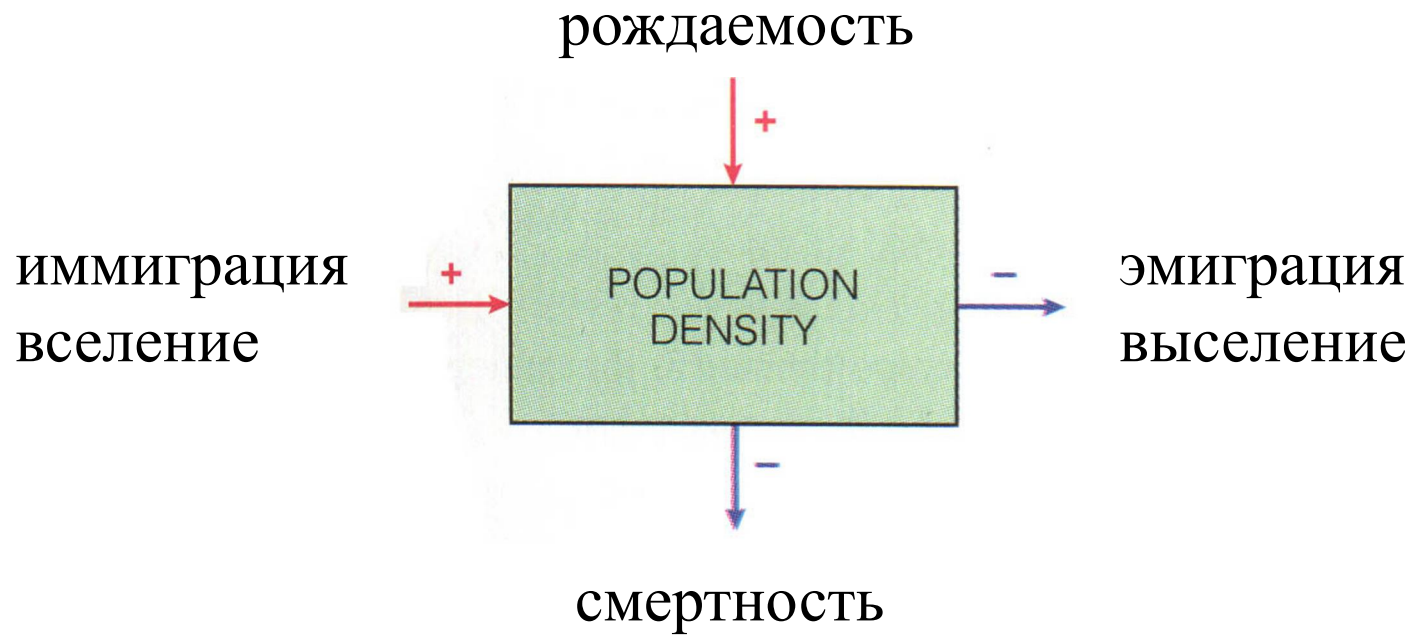
1. Популяция, как население

2. Популяция, как  
интегрированная

биологическая система

- форма существования вида;
- звено в трофических цепях

# Первичные популяционные параметры при подходе к популяции, как к «населению»

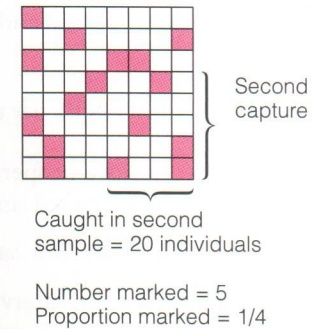
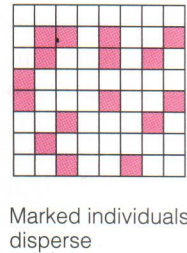
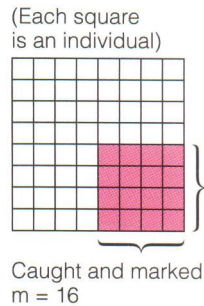


- Плотность разных живых организмов варьирует в диапазоне в 12 порядков
- Мы не можем использовать одни и те же методы
- Как правило мелких животных плотность выше, чем у крупных
- Абсолютная плотность и относительная плотность

# Измерения абсолютной плотности

- **Тотальный подсчет** (перепись населения, подсчеты деревьев или балянусов, поющих самцов птиц, или тюленей на лежбищах, подсчеты по фото)
- **Метод выборок** А) метод квадратов (любой формы известной площади), кубов для почвенных проб; Б) метод повторных поимок

# Метод повторных поимок



Число меченных  
во второй выборке  
Общее число во  
второй выборке

==

Число меченных  
в первой выборке  
Общая численность  
популяции

$$5/20 = 16/N \quad N = 64$$

Метод повторных выборок работает напрямую **только** для «**закрытых**» популяций.

Для «открытых» популяций предложены поправки.

Метод повторных поимок предполагает три

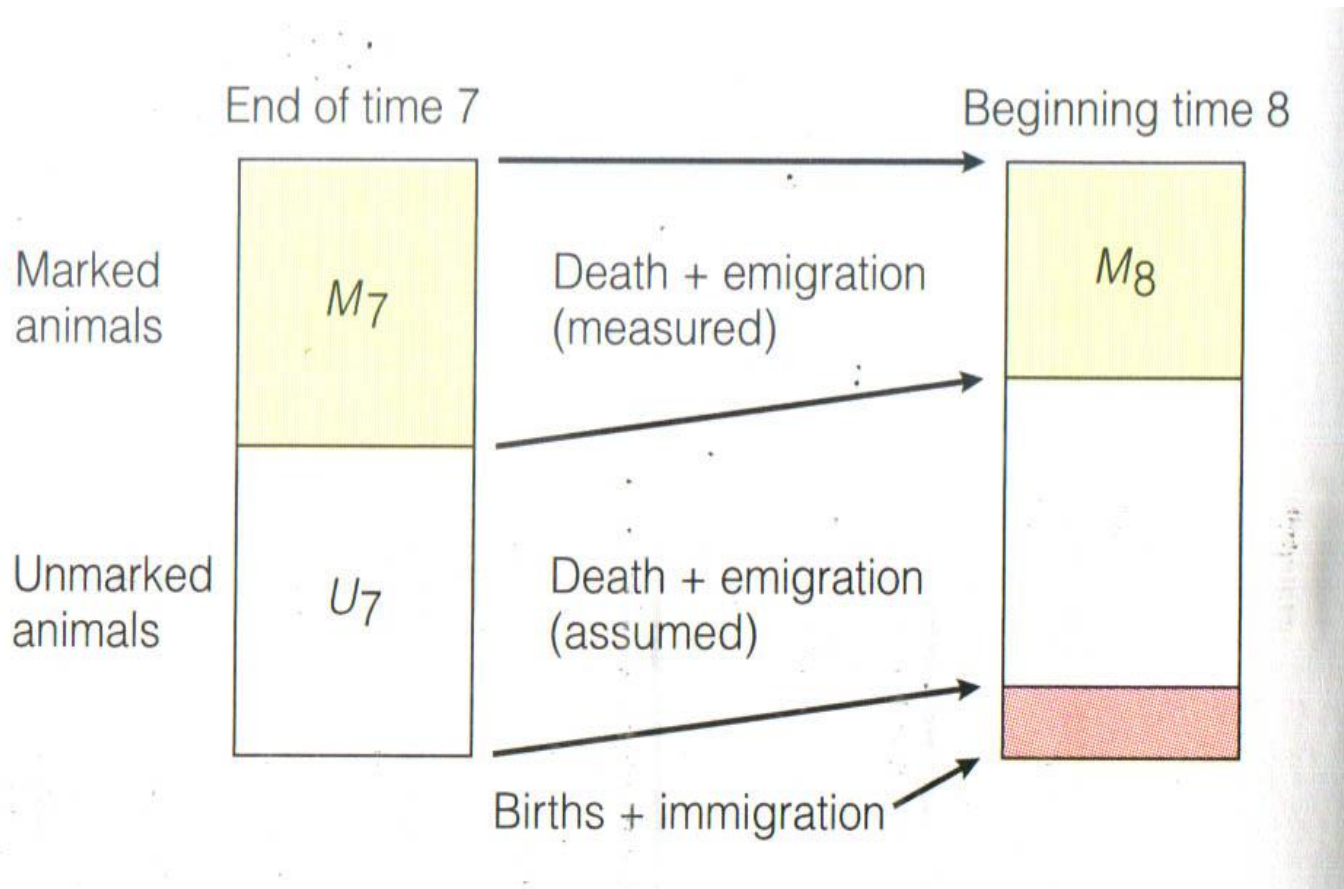
### ДОПУЩЕНИЯ

1. Меченные и не меченные ловятся равновероятно
2. Меченные обладают такой же смертностью, как не меченные.
3. Меченные не теряют меток и их нельзя просмотреть

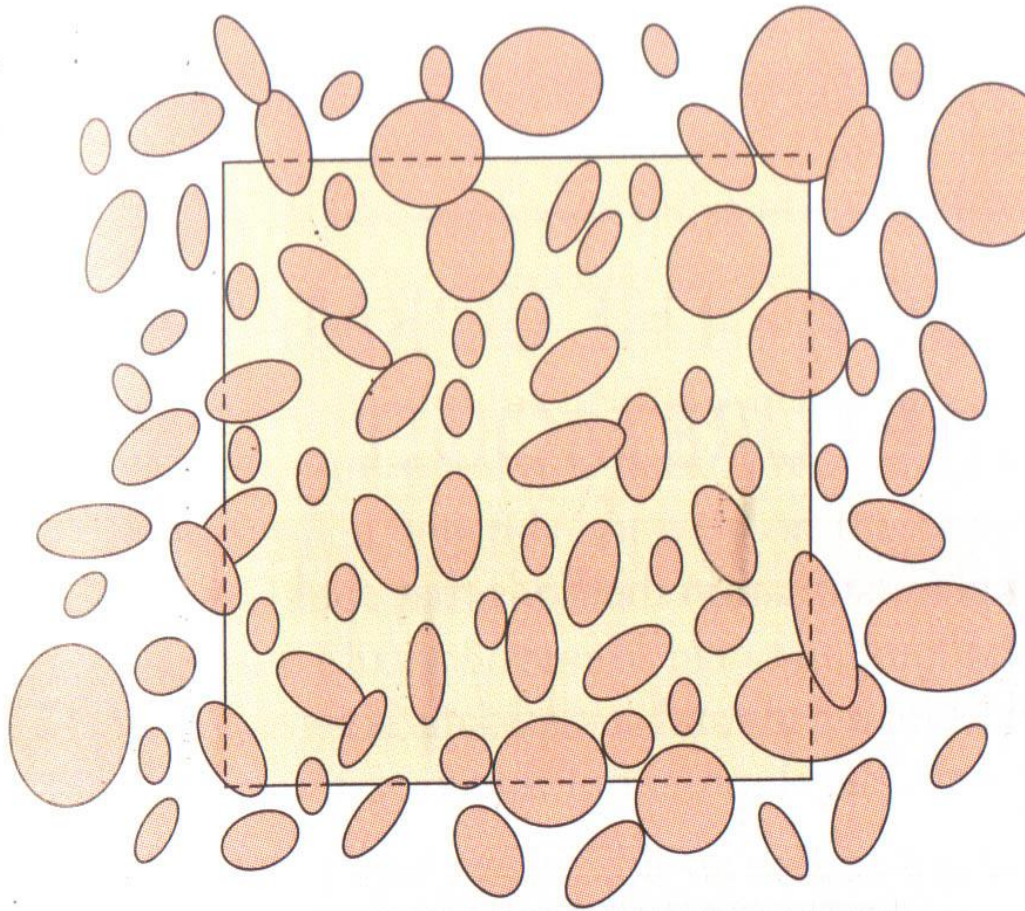
### ТРУДНОСТИ

1. Бывают trap-happy и trap-shy мышки
2. Мечение увеличивает смертность (рыбы, пеструшки)
3. Птицы теряют метки, ловцы их присваивают и пр.

Обычно проводятся повторные оценки численности. Это позволяет оценить динамику популяции (смертность+ дисперсию и рождаемость+вселение одновременно с размером популяции)



# Определение плотности подвижных животных



Эффективный размер  
Площадки с ловушками  
больше, чем ее  
физический размер.  
Нужны поправки  
(Anderson et al., 1983)



# Индексы относительной численности

- Число поимок на определенное число ЛОВУШКОСУТОК (плашки, светоловушки для насекомых, стаканчики для наземных насекомых, стеклянные ловушки для воздушных, забросы планктонных сеток)
- Число экскрементов (зайцы, олени, гусеницы)
- Частота вокализации (песен за 10 мин для птиц, лягушек, сверчков, цикад)
- Записи по добыче пушнины (до 300 лет)
- Улов на единицу промысловых усилий (на 100 ч. траления)

- По числу следов жизнедеятельности (пескожилов, сурков, сусликов по норам; американских серых белок по гнездам)
- По результатам анкетирования (только для значительных изменений численности)
- По проективному покрытию (для модулярных)
- По пищевым способностям (по количеству приманки, съеденному мышами или крысами)
- Учёты птиц на стандартных маршрутах с пересчетными коэффициентами Юр. Сол. Равкина
- Учёты вдоль дорог из транспорта (для птиц и других заметных организмов)

# Рождаемость

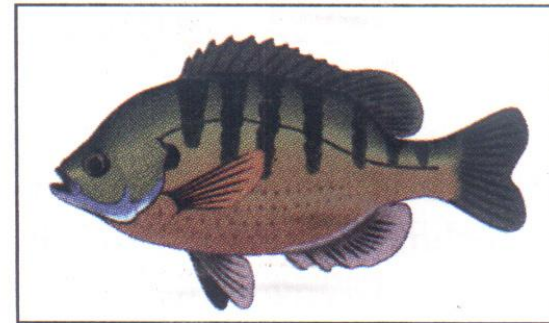
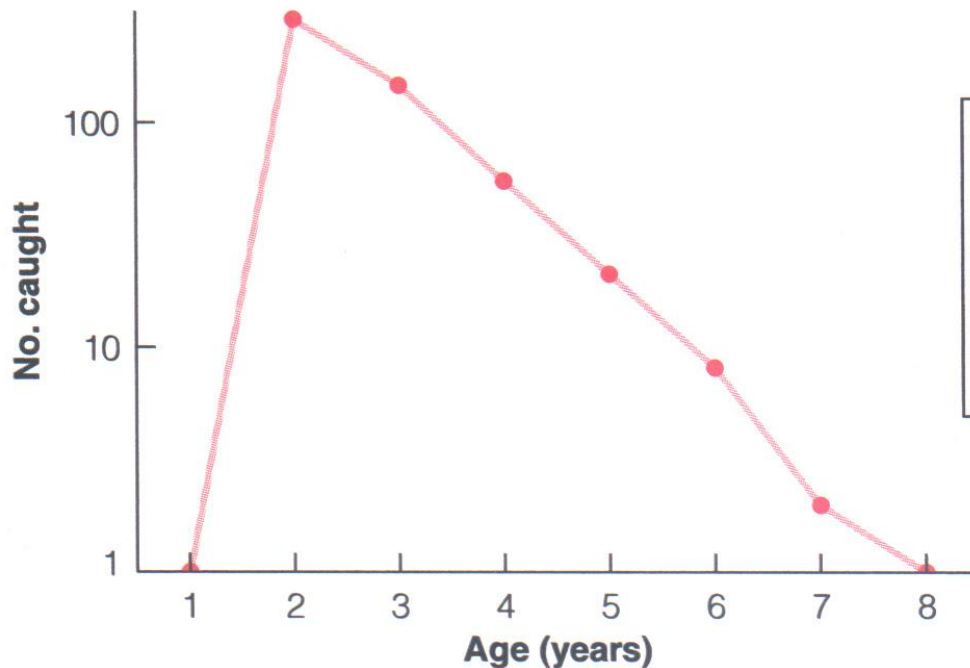
- Надо различать потенциальную плодовитость (potential fecundity) и реализованную плодовитость (продуктивность) (realized fertility)

# Смертность

- Важно не только почему организм умирает (фактор смертности), но и в каком возрасте (понятие о «трейд-оффе» (trade off))
- Следует иметь в виду, что
  - А. Потенциальная продолжительности жизни (Longevity) и реализованная продолжительность жизни (1 год/11 лет у зарянки)
  - Б. Прямая оценка (через мечение) и косвенная оценка смертности. Кривые вылова. (Продуктивность и смертность постоянны)



# Кривая вылова синежаберного солнечника (*Lepomis macrochirus*) в оз. Маскелландж (Индиана) (Ricker, 1958)



$$3\text{-л.}/2\text{-л.}=147/292=0,5$$

$$4\text{-л.}/3\text{-л.}=54/147=0,37$$

# Иммиграция и эмиграция

- Дисперсия (или иммиграция) редко оцениваются
- Либо предполагают, что они равны
- Либо что они близки нулю в островных местообитаниях
- Оба допущения вызывают вопросы
- При изучении дисперсии необходимо меченье, успехи при использовании радиотелеметрии.

Рассмотрим, чем специфичен  
подход нашей отечественной  
ШКОЛЫ

# ANIMAL ECOLOGY

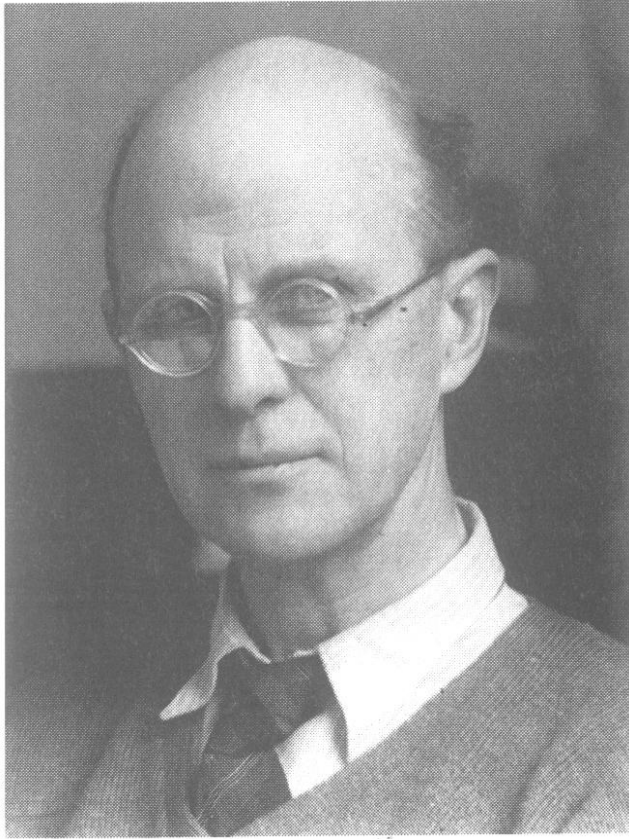
BY

CHARLES ELTON

WITH AN INTRODUCTION BY

JULIAN S. HUXLEY, M.A.

FULLERIAN PROFESSOR OF PHYSIOLOGY, ROYAL INSTITUTION



Charles Elton (1900–1991) *Founder of Animal Ecology,*  
*Oxford University*

LONDON

SIDGWICK & JACKSON, LTD.

1927



# Оптимальная численность



На о. Берленга расплодилось столько кроликов, что невозможно стало разводить огороды. Местные жители завезли кошек. Кошки уничтожили кроликов, а затем сами вымерли от голода. В этом случае было *слишком много* кошек.

О. Тристан-да Кунья заселили крысы.

Местные жители завезли кошек, но крысы всех кошек убили.

В этом случае кошек было *слишком мало*.

# Что же определяет численность популяции?

- *Ограничения сверху*

- Ресурсы (пища, убежища, вода)

Пища – энергетические расходы < энергии поступающей с пищей

- *Ограничения снизу*

- дрейф генов, обеднение генофонда
- Колебание демографической структуры, вероятность выживания старых особей (Щипанов, 2001)

Механизм поддержания  
оптимальной численности (и  
плотности) популяции —  
**популяционный гомеостаз.**

# ГОМЕОСТАЗ

Гомео от *homois* – подобный (гр.),

Стаз от *stasis* – стояние (гр.)

# Принцип гомеостаза заключается в поддержании динамического равновесия со средой

- Регуляция плотности населения
  - а). Поддержание адаптивной пространственной структуры
  - б). Собственно поддержание оптимальной плотности населения
- Поддержание генетической структуры

**Пространственной  
структурой** называется  
размещение особей и  
группировок по отношению к  
элементам ландшафта и к друг  
другу.

# **Поддержание адаптивной пространственной структуры**

- Особи резиденты могут пользоваться преимуществами и привязаны к территории системой знакомых ориентиров.

**Но этого недостаточно**

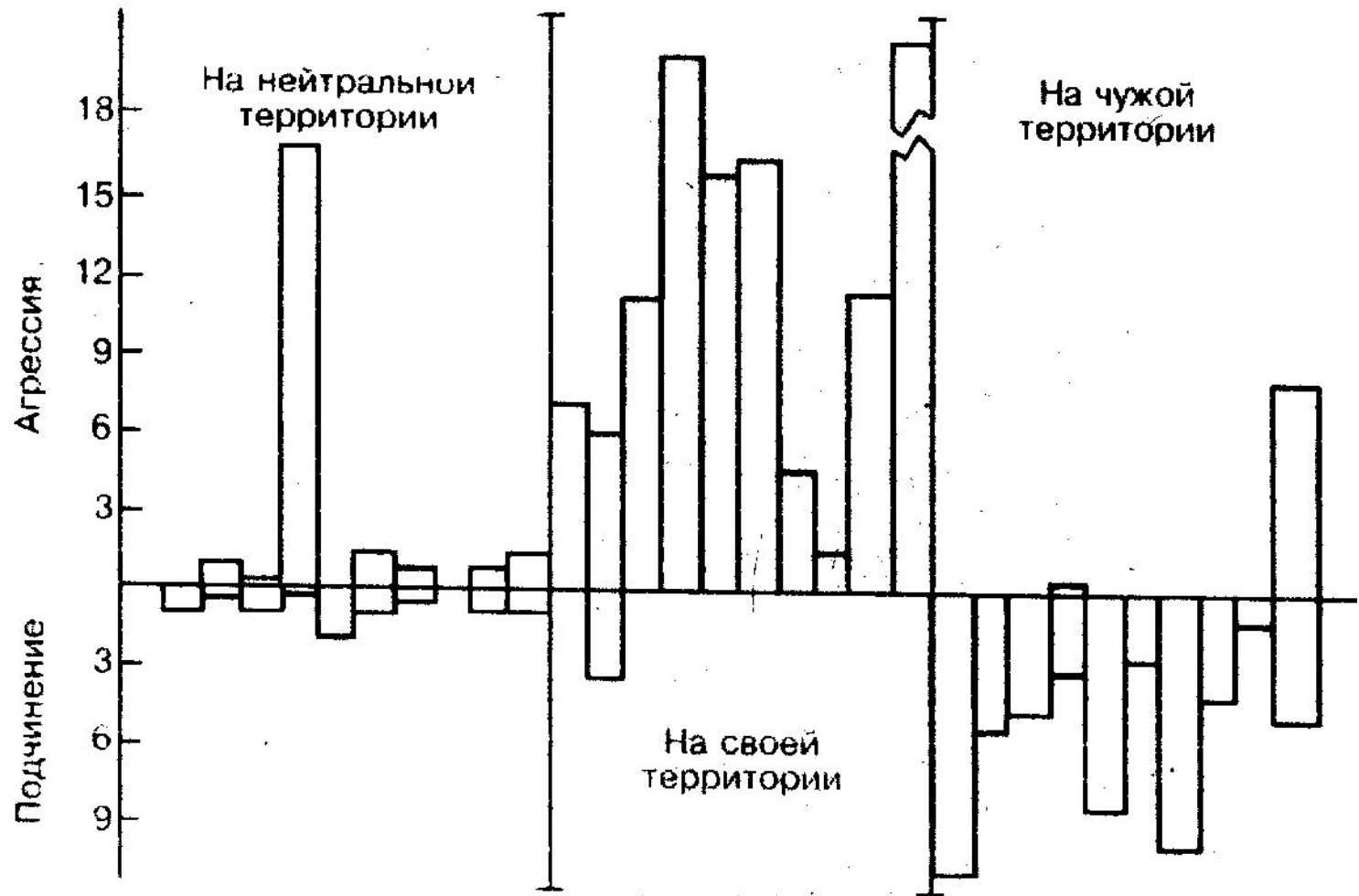
- Каковы механизмы, которые удерживают других животных от проникновения?

# Территориальная агрессия

- Свойственна всем, у кого есть индивидуальные участки, включая беспозвоночных (крабы).
- Погони – маятники (наблюдения за сусликами и др.)
- Эксперименты с мухоловками-пеструшками (Благосклонов, 1962, 1964)
- «Право» резидента, знакомство с территорией важнее физических параметров соперника.

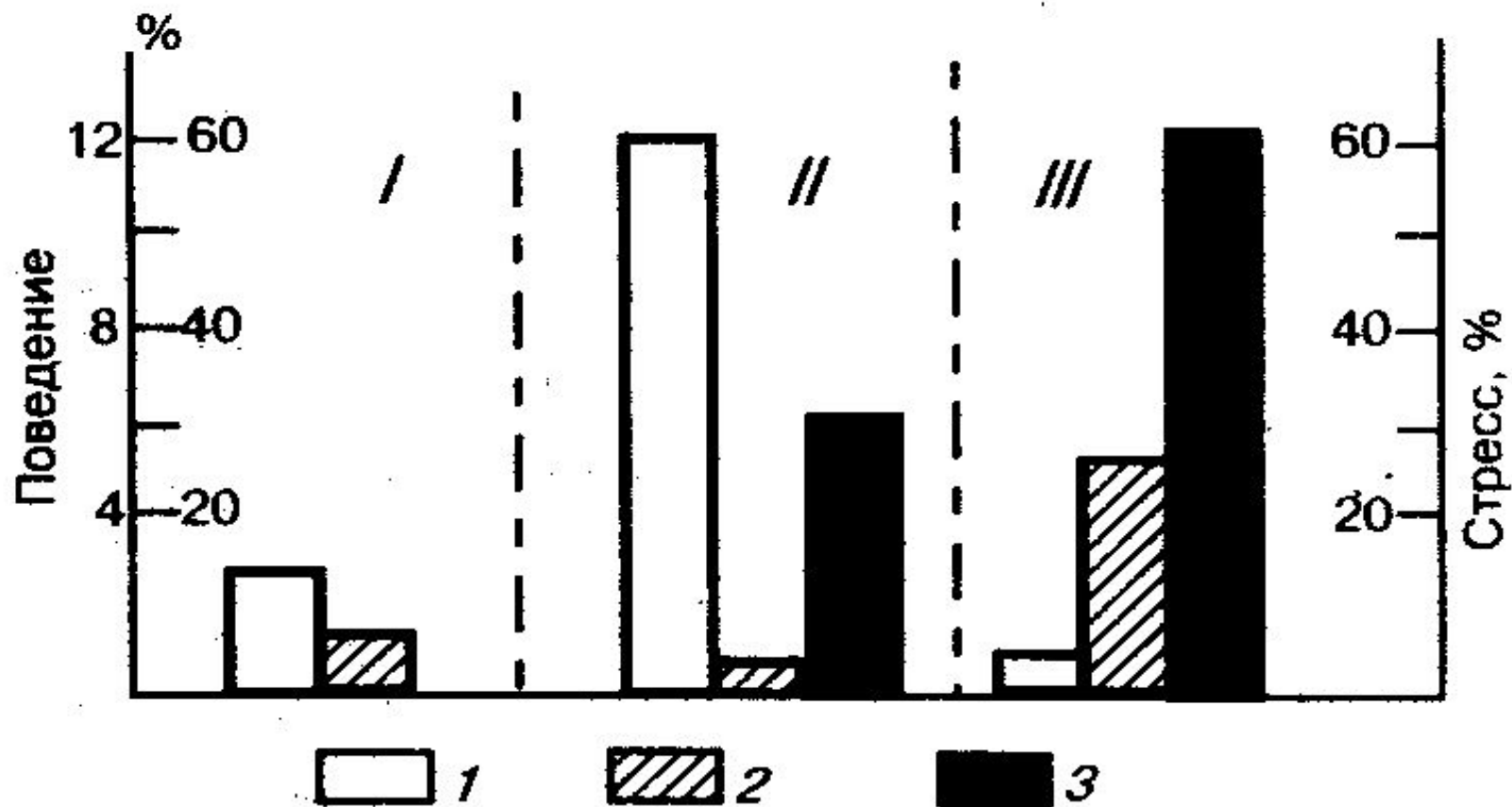
**Общий вывод – «чужаков бьют»**





. Роль знакомства с территорией в проявлении агрессии и подчинения у самцов домовых мышей (по И.А. Шилову, 1977):

**Ось ординат – форма поведения за 1 час, столбик – 1 зверек**



**Роль знакомства с территорией в проявлении агрессии и стресса у самцов домовых мышей (по С.А. Золотареву, 1978):**

1 – агрессия; 2 – подчинение; 3 – уровень стресса

Территория – нейтральная (I), своя (II), чужая (III)

- Биологический смысл победы резидентов – в стабилизации системы участков.
- Механизм этот, по-видимому, прост. По словам Петра Кузьмича Анохина (1958):  
**«ориентировочная реакция – специфическая целостная деятельность, затормаживающая все остальные деятельности».**

# Отклонения от правила

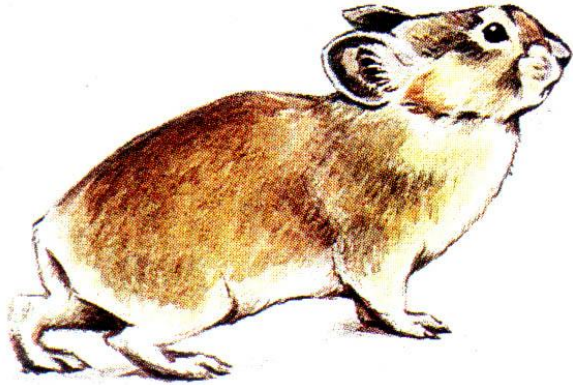
- 1. При длительных сроках столкновения (более 60 мин) исход определяют уже индивидуальные свойства.
- 2. При увеличении числа противников, как правило, суммарная агрессивность падает (трёхиглая колюшка, землеройки), ориентировочный рефлекс у резидента выравнивает шансы.
- 3. У ящериц исход столкновения зависит от температуры соперников.

# Агрессивность прямо влияет на стабильность системы участков



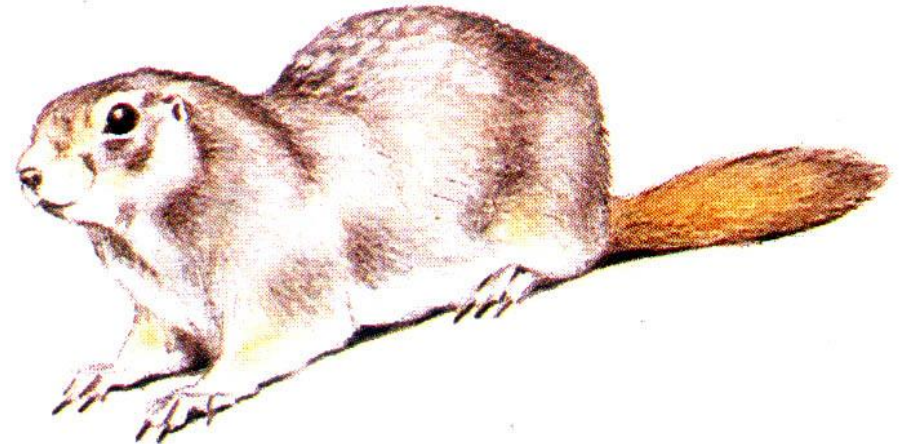
У краснокрылых трупялов расширение территорий идет за счет территорий неагрессивных самцов, которые не нападали на предъявляемое чучело.

# Фармакологическое подавление агрессивности



У территориальных монгольских пищух (*Ochotona pallasi pricei*) в Туве подавлении нейролептиками агрессивности вызывало ослабление охраны и хаотические перемещения.

У длиннохвостого суслика (*Spermophilus undulatus*) подавление агрессивности также вызывало хаотическое перекрывание границ



У монгольских песчанок (*Meriones unguiculatus*) летом семейно-групповой жизни. Подавление агрессивности галоперидолом вызывало перераспределение территорий, изменения в положении в структуре групп.



У полуденных песчанок (*Meriones meridianus*) галоперидол вызывал увеличение контактов, но не вызывал перестройку отношений. У этого вида агрессивность не имеет ведущей роли в поддержании структуры.

## Формы смягчения территориальной агрессивности

- Территориальные демонстрации: позы угрозы (наклон туловища у коралловых рыб, кивание головой у игуанид и пр.)
- Разнообразные формы маркировки



# Маркировка территории

- У коралловых рыб – визуальные метки (яркая окраска, демонстративное поведение)
- У птиц – акустические метки, у многих млекопитающих – обитателей трехмерной среды (ревуны, *Tamiasciurus*, тюлени Уэделла метят подводный участок)
- У большинства млекопитающих – запаховые метки (пометом, мочой, специфическими железами)

# Врожденная негативная реакция на метки

- На территориальные демонстрации у сусликов, круглоголовок и др.
- На песню у птиц (большая синица)
- На запаховые метки у волков (Peters, Mech, 1975)
- Для домашних мышей – запах чужих самцов стрессирующий фактор.

# РЕГУЛЯЦИЯ ПЛОТНОСТИ НАСЕЛЕНИЯ

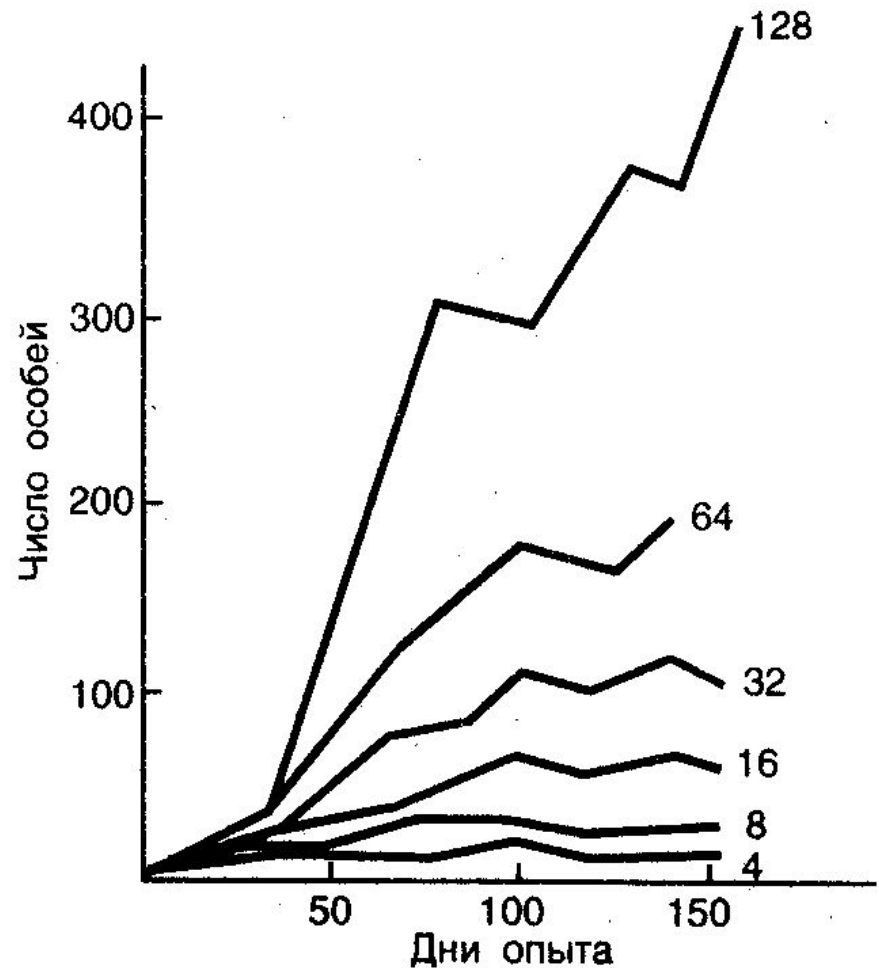
- Функционирование популяций тесно и противоречиво связано с плотностью.
- Две задачи. Оптимальная плотность (desirable density) – Чарльз Элтон 1927. Плотность – динамичный показатель. Так как различные факторы могут смещать популяцию от оптимальной плотности, популяция должна иметь возможность возвращаться в исходное состояние.
- Принцип обратной связи.

# Информация о плотности населения.

- Прямая конкуренция может приводить к неизбежной гибели, нарушить равновесие со средой. Информация о плотности эффективнее, “конкуренция за условные объекты” - территорию или социальный статус (Винн-Эдвардс, 1962).
- Частота конфликтов или встреч с метками.
- Формы сигнализации: хоровое пение - цикад лягушек, воздушные танцы поденок, толкунцев из двукрылых.
- По мнению Вин-Эдвардса, рев у оленей помимо брачных функций дает информацию и о численности.

# Регуляция плодовитости и смертности

Однако это не прямая регуляция количеством пищи, а «вместимость среды». Если заменить половину муки полиэтиленовым порошком — результат тот же.



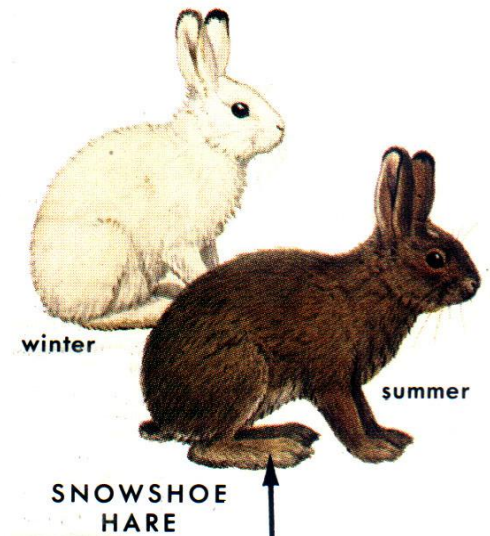
Рост численности мучного хрущака в различных количествах муки (обозначены цифрами у кривых, граммы) при температуре  $27^{\circ}\text{C}$  (по R. Chapman, 1924)

# Зависимость плодовитости и смертности от плотности

- Короеда-типографа количество яиц и выживших личинок снижается при достижении определенной плотности.
- У некоторых рыб снижается выживаемость мальков и темпы роста в зависимости от количества икры
- У глазчатого хальцида *Chalcides ocellatus* при увеличении плотности в 15 раз смертность увеличивалась с 20 до 85 %
- Величина кладки большой синицы и процент вылупившихся птенцов находится в обратной зависимости от плотности.



- У граусов *Lagopus lagopus scoticus* колебания смертности происходят с запаздыванием по отношению к плотности
- Зависимые от плотности смертность и плодовитость характерны для зайцев (*Lepus americanus*, *Lepus europaeus*) и диких кроликов.



- Много данных по грызунам (меняется возраст размножающихся самок в зависимости от плотности)
- Подобные данные есть по выживанию молодых у копытных, размножению койотов, волков



# **Механизмы регуляции**

- **Химическая регуляция**
- **Регуляция через поведение**
- **Регуляция через структуру**

# Химическая регуляция

У головастиков идет дифференциация по темпам роста: одни быстрее, а другие медленней. Показана химическая природа этого явления.

У барбусов в 15-л. аквариумах до 1 см дорастает 15 мальков, затем мелкие гибнут. Но пересадка в другой аквариум или проточная вода снимали этот эффект.

# Регуляция через поведение

- У гуппи начинается каннибализм (это не связано с недостатком корма)
- Птенцы хищных съедают собратьев при недостатке корма или отнимают всю пищу.
- У белых аистов учащаются конфликты с пришельцами, чаще выкидывают птенцов.
- У фазанов в эксперименте предъявление самкам чужих уже вылупившихся птенцов в 9 случаях из 11 прерывало насиживание

# **Регуляция через структуру**

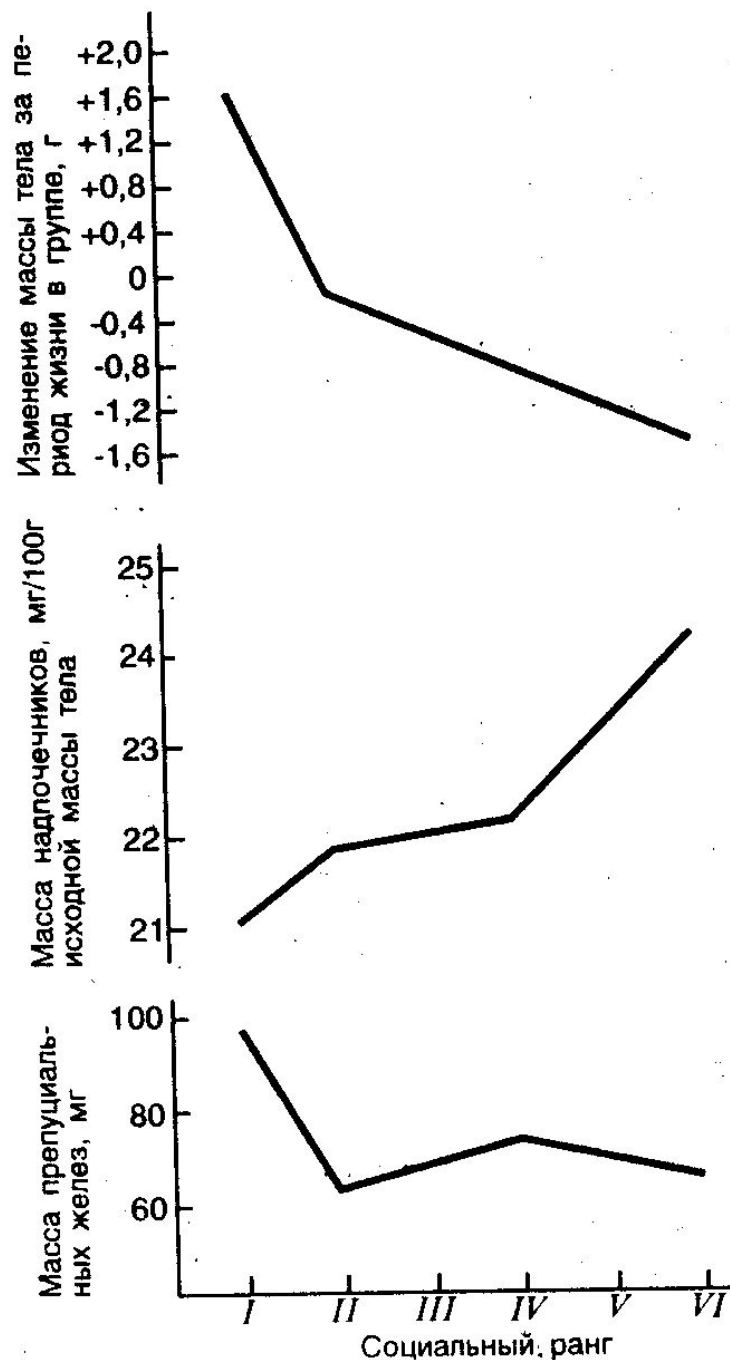
- **Ганс Селье описал общий адаптационный синдром, неспецифическую адаптивную реакцию в ответ на действие угнетающих (стрессирующих) факторов. Реакция напряжения или стресс.**

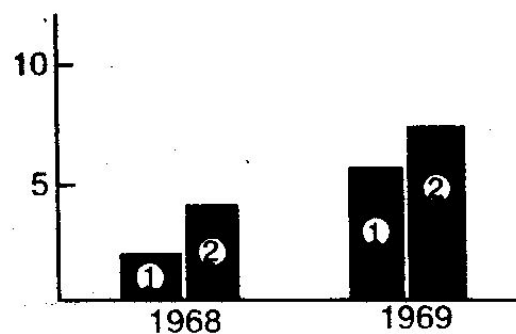
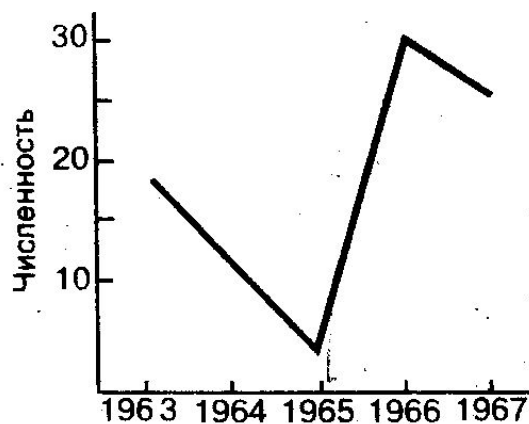
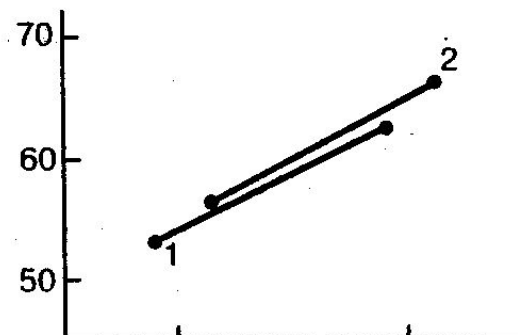
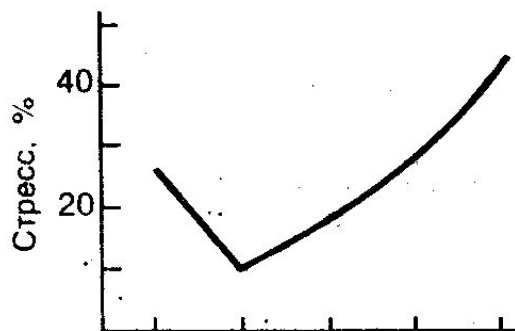
- Селье показал, что стресс ингибирует репродуктивные функции
- Затем это подтвердили Крисчиан и Дэвис (1966) на пенсильванской полевке. Они показали, что есть корреляция изменений численности и относительной массы надпочечников.



В дальнейшем  
Крисчиан  
продолжил работу  
на домашних мышах  
и показал, что  
стресс и смертность  
связаны с рангом  
особи

Соотношение массы надпочечников, препуциальных желез и изменения массы тела с ранговым положением домашних мышей в искусственных популяциях (по J. Christian, 1961)



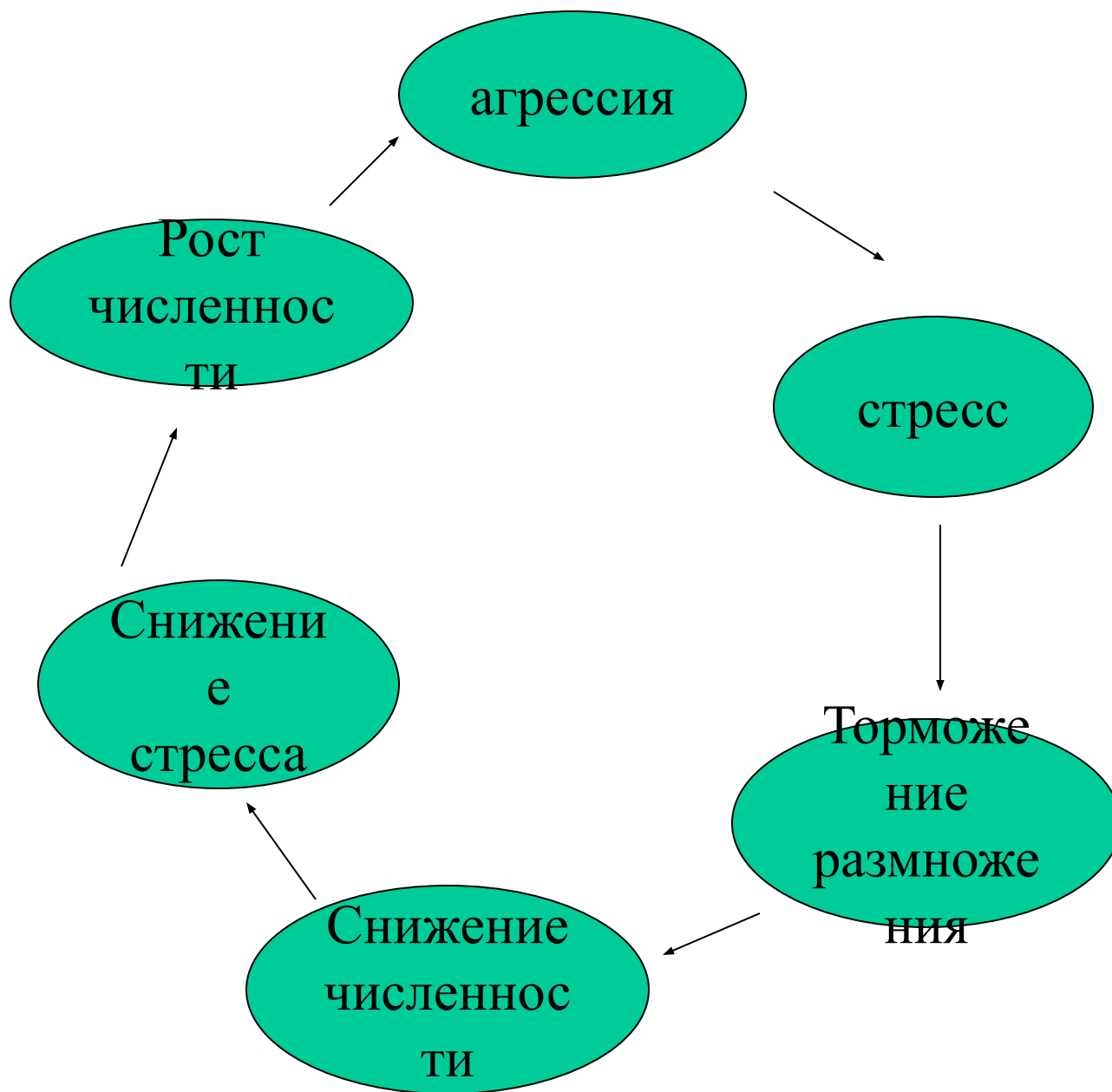


А

Б

Изменение уровня стресса в естественных популяциях рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* в Подмоскowie (А) и полевки-экономки *Microtus oeconomus* в Дарвинском заповеднике (Б) в годы с разной численностью грызунов (по И.А. Шилову, 1977):

по оси ординат. численность выражена на 100 ловушко-суток, уровень стресса — % подавления дыхания амиталом натрия; 1, 2 — разные популяции



**Подача с кормом хлорпромазина, снимающего агрессию вызвала вспышку численности.**



# «Брюсс-эффект»

- У ряда мелких грызунов. Если беременной самке предъявить чужого самца то в 55-87% случаев беременность прерывается.

У большой песчанки стресс связан с числом самцов в группе.  
(+данные Роговина и Мошкина)

У рыжей полевки с числом мигрантов.

У полевки-экономки с ходом паводка и образованием скоплений.

# *Регуляция дисперсии*

Молодые расселяются на базе спонтанного возникновения миграционного инстинкта без каких-либо агрессивных взаимодействий.

Эндогенная стимуляция дисперсии связаны с плотностью



одиначная фаза



стадная фаза

**У Саранчевых (*Schitocerca gregaria* и *Locusta migratoria*) было открыто в 1913 г. Борисом Уваровым явление «фазовости». Одна из самых больших стай шистоцерки, пересекшая Красное Море в конце 19 века, была оценена как не менее 44 млн. тонн биомассы. Это 10 в 13 особей.**

- Регуляторами могут быть метаболиты. У головастика «вещество страха» продуцируется и при нападении хищника и при увеличении плотности. Ответ – рассредоточение.
- У млекопитающих частота встреч с запаховыми метками стимулирует миграционную активность.

- Потери популяции при расселении у *Microtus* могут составлять 40-70% (по данным Ч. Кребса).
- Крайний случай – норвежский лемминг.
- Расселение – скрытый механизм регуляции смертности.

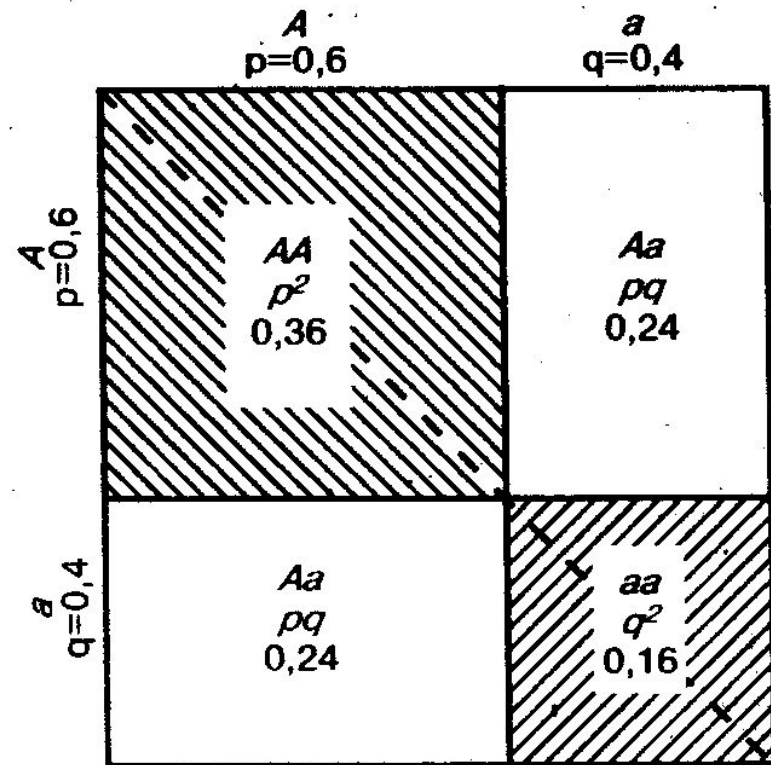
# ПОДДЕРЖАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ

- Почему важна генетическая структура?
  1. Материал для движущего отбора.
  2. Определяет экологическую разнокачественность.
  3. Уровень гетерозиготности прямо связан с устойчивостью в ряду поколений.

# Механизмы поддержания генетической гетерогенности

Правило Харди Вайнберга.  
Выполняется для  
панмиктических  
популяций, где нет отбора.

Однако существуют  
примеры — гомозиготности.



Соотношение генотипов в равновесной популяции при случайном объединении фондов гамет (по Л. Меттлеру, Т. Греггу, 1972):

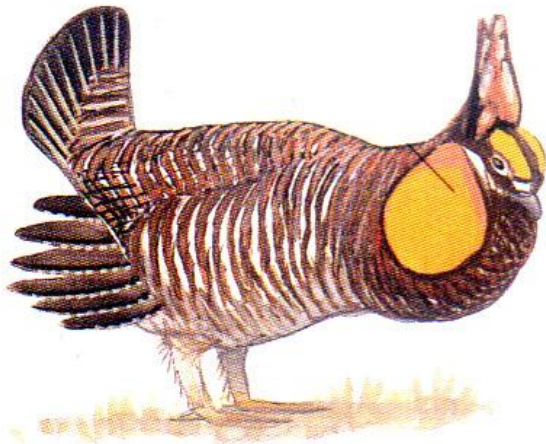
$A$ ,  $a$  — аллели,  $p$ ,  $q$  — их частоты; площадь четырех частей квадрата соответствует относительным частотам генотипов в потомстве



# Иерархия и сексуальное доминирование



- У полярного тетерева 77% спариваний приходится на доминанта



- У лугового тетерева 70-75 % спариваний осуществляет доминант.

- Из 85 самцов манакинов на одном току только 8 копулировали, из них на 1 приходилось – 67%, а на 4 – 90%.
- У ластоногих: 4% морских слонов осуществляют 85% спариваний.

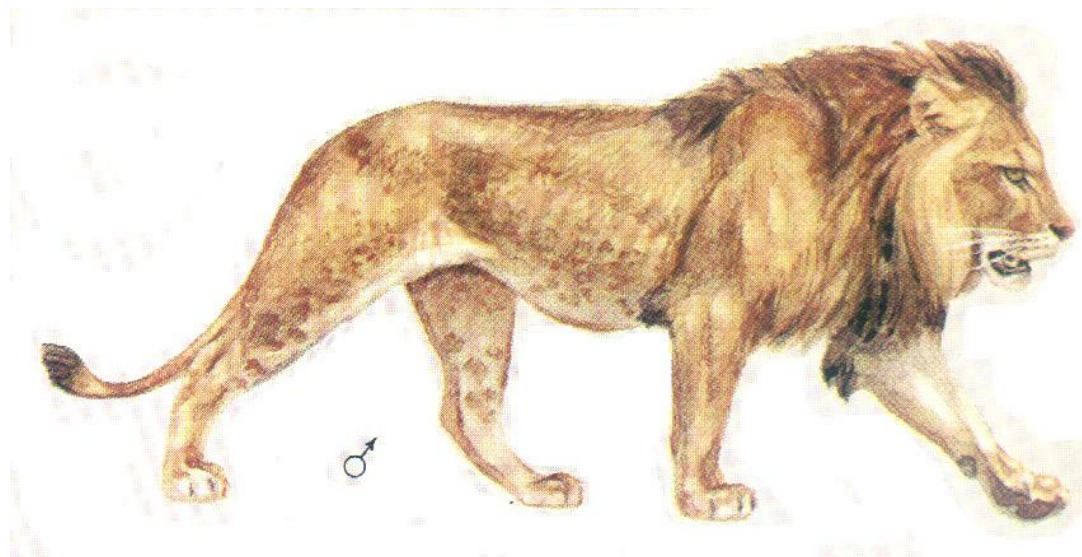
- Нетерриториальные особи (до 80% у уток, 75% у австралийской сороки и до 90% у марабу) оттесняются и не участвуют в спариваниях.
- Таким образом, с одной стороны закрепляются полезные генотипы.
- Но с другой – снижение гетерогенности.

- Доминирование только в формах ритуального поведения, а копуляции проходят относительно свободно. Доминант не может контролировать слишком большую группу.
- Самки могут предпочитать низкоранговых самцов, например у североамериканских белок (*Sciurus aberti*)
- Регулярная смена доминантов. Нападения холостяцких групп у лангуров, ревунов, макаков-резусов.

# Каковы механизмы поддержания разнообразия?

- Асимметрия в доминировании по частоте спариваний.

В прайде доминируют 5-9-летние самцы львов, а спариваются 2-4-летние. На каждого приходится 9-22%



# ***Подвижность и расселение***

- У дисперсия молодняка много функций, но одна и, возможно, основная поддержание генетического разнообразия
- Из 1000 пар больших синиц 1,6% пар были инбредны, коэффициент инбридинга 0,0035.
- Как правило, если конкуренция за самок, то расселяются самцы, а если за ресурсы, то расселяются самки (*Ochotona princeps*)

- У мелких зверьков кроме дисперсии молодых существуют внутривидовые мигранты.
- У стадных животных – перестройка внутренней структуры стада, распад стада или стаи.

# Половая избирательность

- Выражена неодинаково. Как правило, прибылые самки избегают спариваться с отцами и братьями.
- У ряда видов существует запрет на инцест: Например, у полевок *Microtus ochrogaster*, *M. californicus*, у китайской полевки (*Lasiopodomys mandarinus*), у некоторых хомяков.



# *Возрастной кросс*

- Есть основания считать, что поколения существенно отличаются по генетической структуре.
- Зимние стаи пухляков (*Parus montanus*) и гренадерок (*Parus cristatus*) состоят из разновозрастных групп. Из них образуются пары.
- Возрастной кросс типичен для московских голубей.
- Предполагалось, что у тетеревов легковозбудимые старые самки спариваются молодыми самцами на периферии тока, а молодые со старыми – в центре.

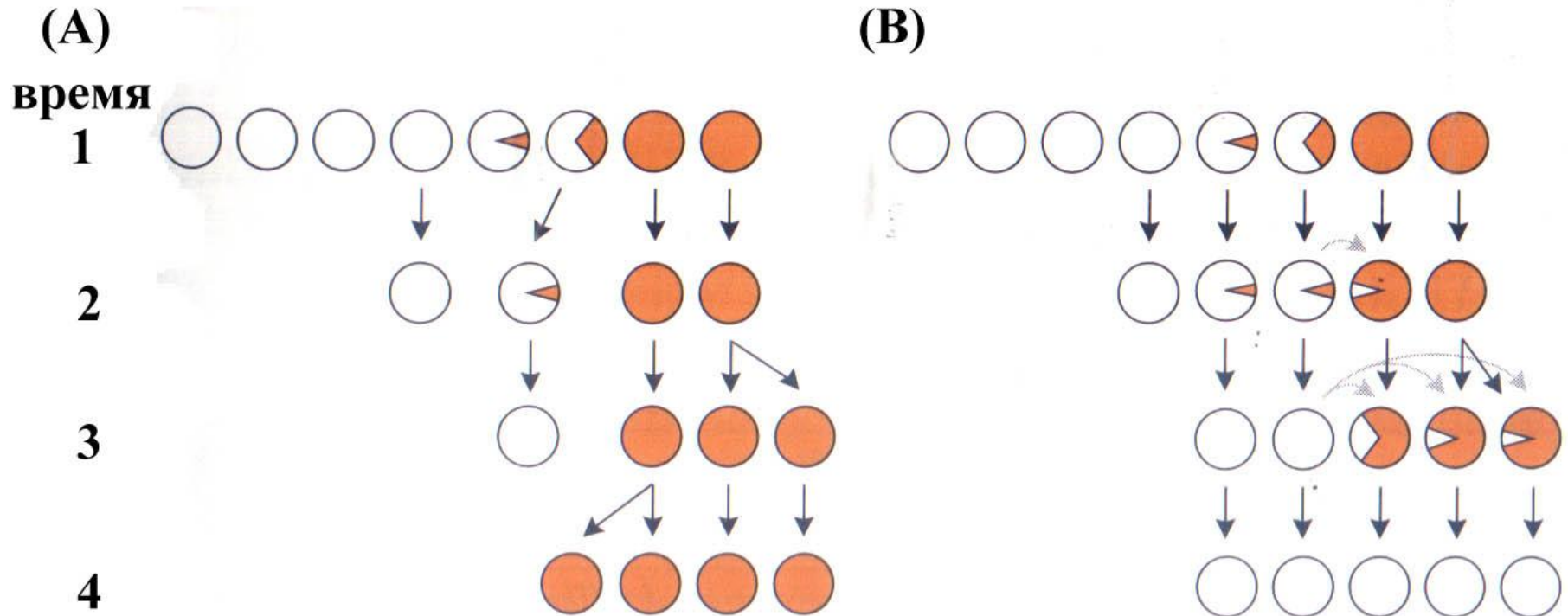
Популяционный гомеостаз  
является системой адаптаций  
популяционного уровня (biotic  
adaptation)





- Вскоре после публикации книги Винн-Эвардса (1962) на нее обрушились с критикой.
- Одним из основных критиков был Джорж Уильямс (George Williams, 1966). Он опубликовал книгу “Adaptation and Natural Selection”, где утверждал, что адаптаций на популяционном уровне не бывает.

# Групповой отбор vs индивидуальный отбор





# В чем связь гомеостаза и пространственной структуры?

По И.А. Шилову:

«Пространственная структурированность популяций представляет собой

**«морфологическую» основу популяционного гомеостаза, определяя снижение уровня конкуренции и поддержание устойчивого уровня внутрипопуляционных контактов»**



**Пространственной  
структурой** называется  
размещение особей и  
группировок по отношению к  
элементам ландшафта и к друг  
другу.

# Типы пространственного распределения

- **Равномерное** -  $\sigma^2 < m$  средний квадрат отклонения от среднего – дисперсия.  
*(территориальность).*
- **Диффузное или случайное** -  $\sigma^2 = m$   
(описываемое законом Пуассона).
- **Агрегированное** -  $\sigma^2 > m$   
*(неоднородность среды, социальные взаимодействия)*

# Типы пространственного распределения особей в популяции

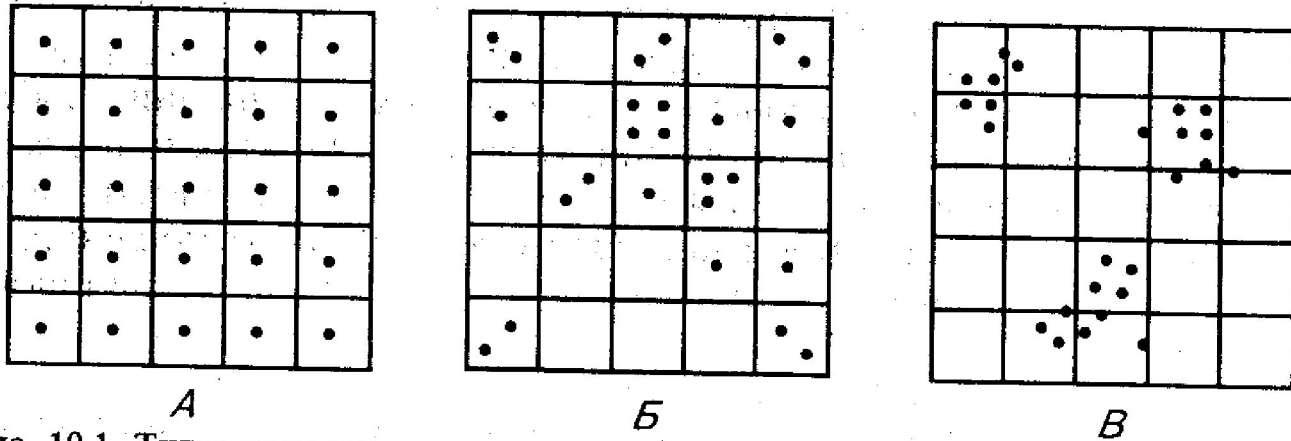


Рис. 10.1. Типы пространственного распределения особей в популяции: *A* — равномерное; *B* — диффузное; *V* — мозаичное

Если мы вернемся к представлению о пространственной структуре популяций как «морфологической» основы популяционного гомеостаза, то возникает вопрос, как же объяснить огромное разнообразие пространственных организаций популяций.

# Типы использования территории по И.А. Шилову

- **Интенсивный тип** (У видов с оседлым образом жизни. Одиночки или небольшие группы эксплуатирующие ресурсы на небольшом пространстве)
- **Экстенсивный тип** (У видов с номадным образом жизни (кочующие). Многочисленные группы перемещаются по обширной территории)

И та и другая структуры –  
поддерживаются в результате  
взаимодействий.

**Если топография расположения -  
это морфология.**

**Взаимоотношения – это функция.**

Поэтому можно говорить о

**ПРОСТРАНСТВЕННО-**

**ЭТОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЕ**