

Два подхода

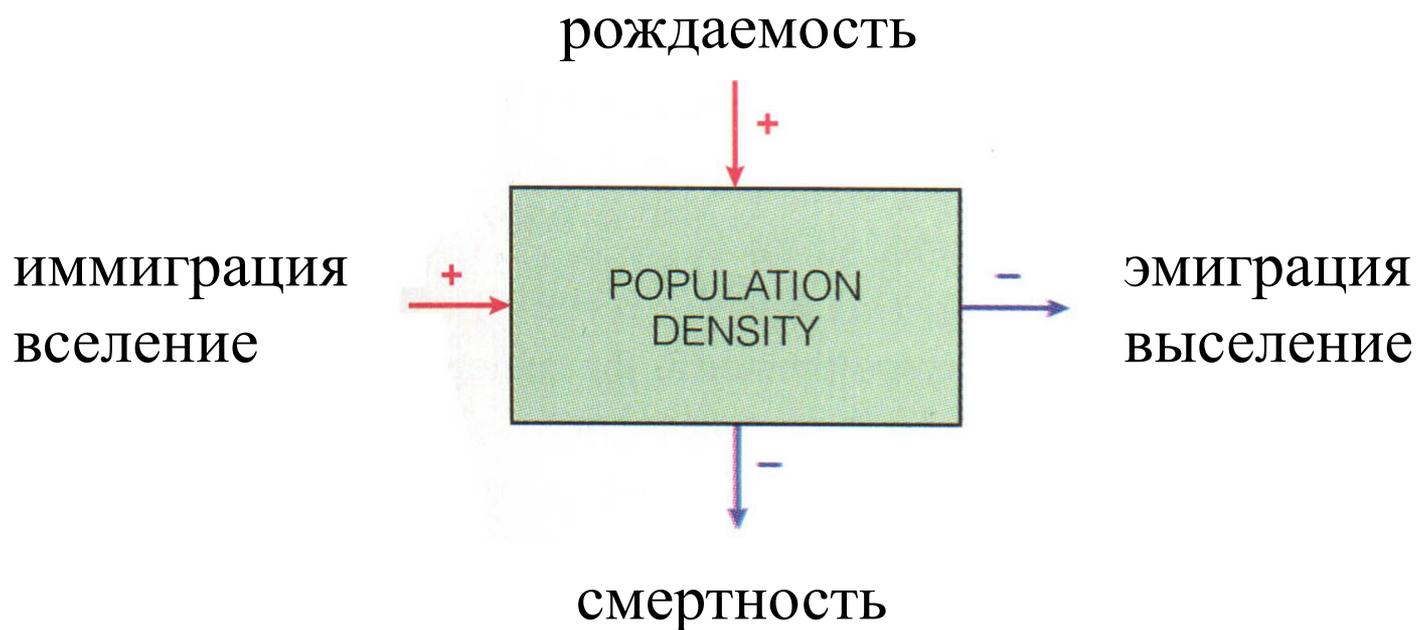
1. Популяция, как население

2. Популяция, как
интегрированная

биологическая система

- форма существования вида;
- звено в трофических цепях

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

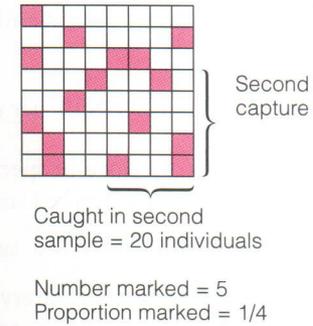
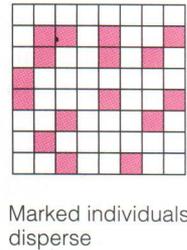
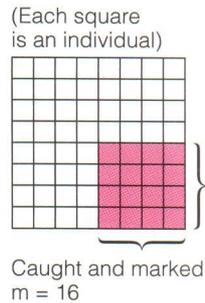


- Плотность разных живых организмов варьирует в диапазоне в 12 порядков
- Мы не можем использовать одни и те же методы
- Как правило мелких животных плотность выше, чем у крупных
- Абсолютная плотность и относительная плотность

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

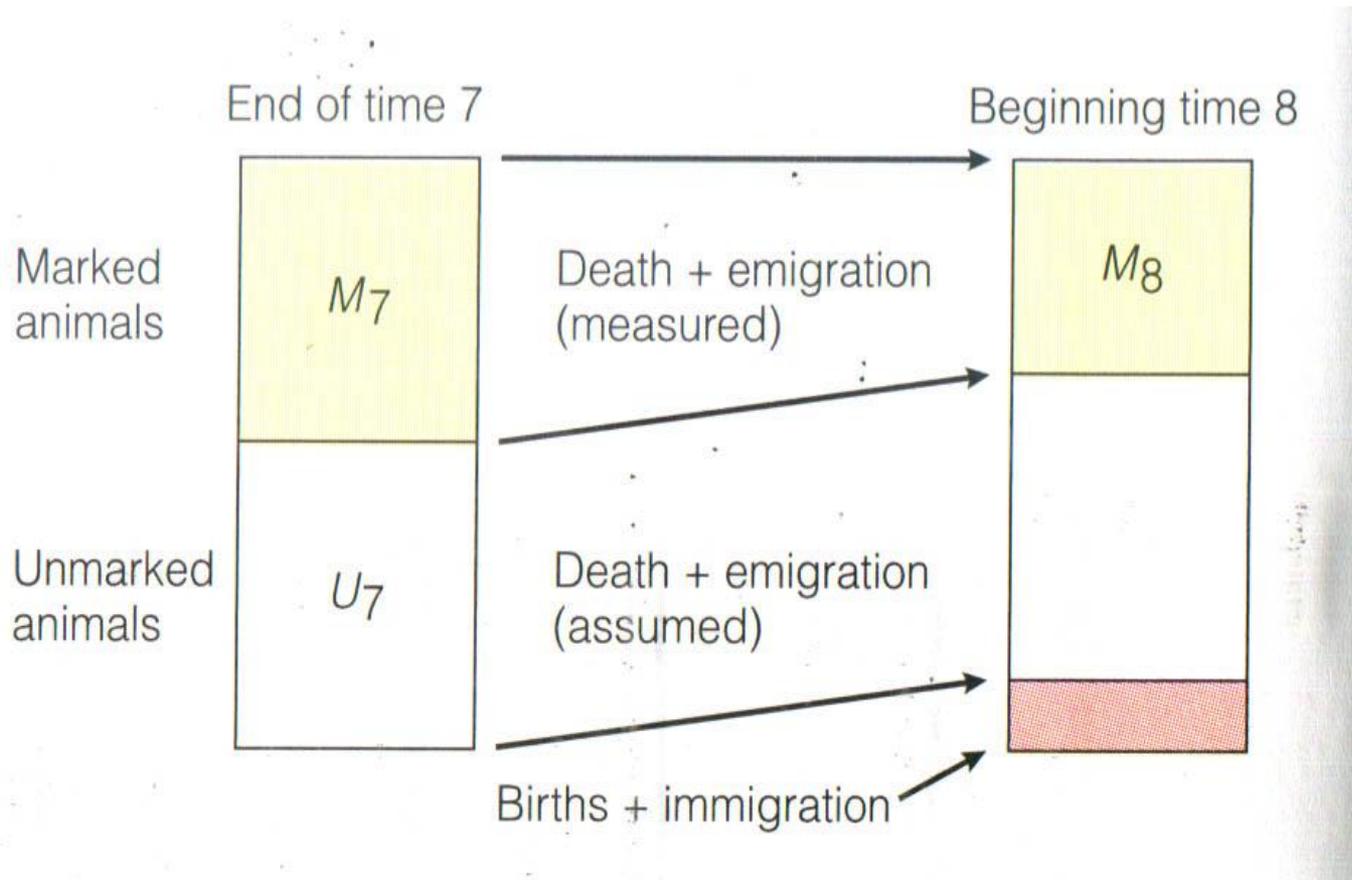
ДОПУЩЕНИЯ

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

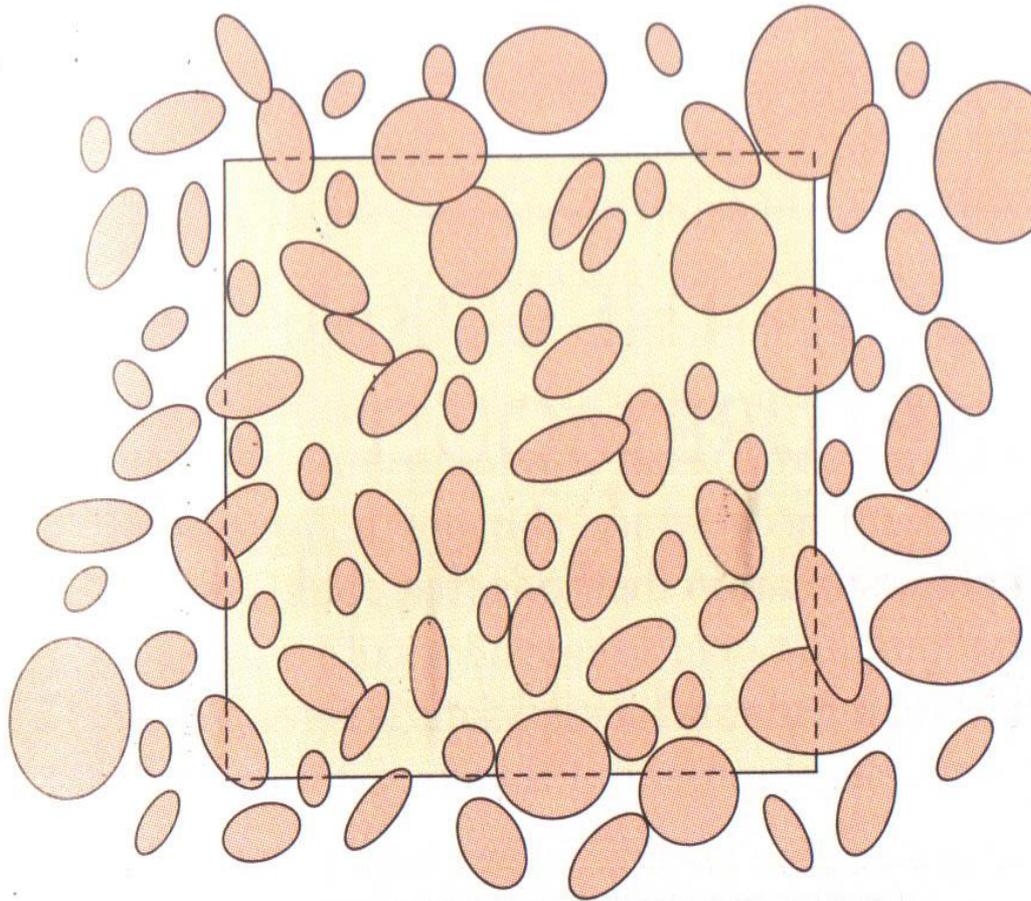
ТРУДНОСТИ

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

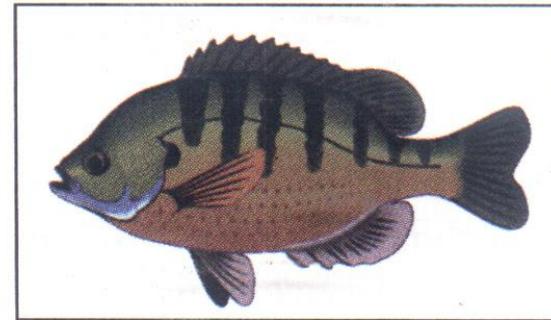
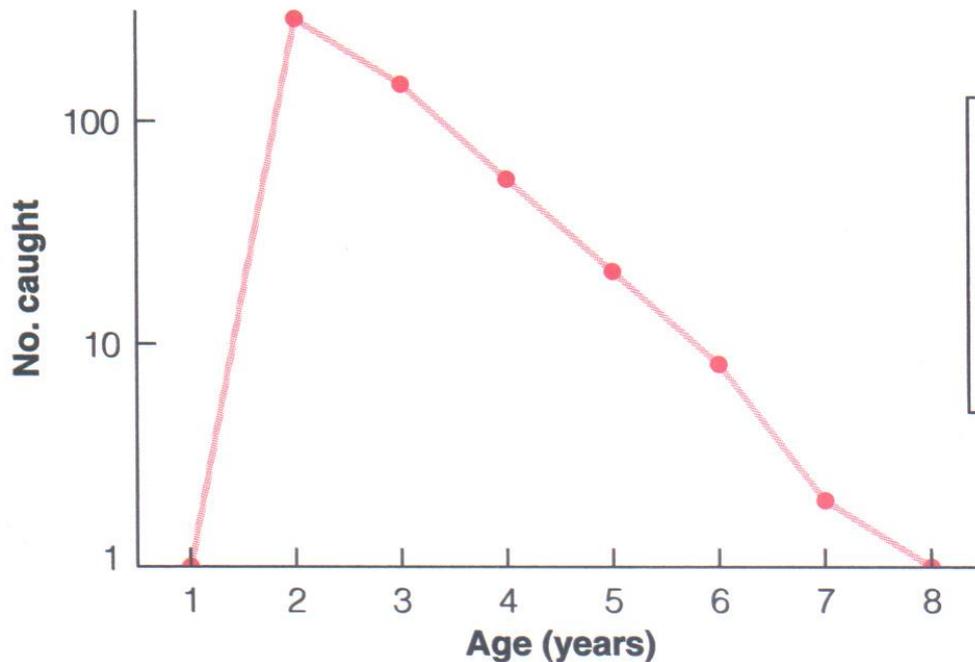
- Надо различать потенциальную плодовитость (potential fecundity) и реализованную плодовитость (продуктивность) (realized fertility)

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

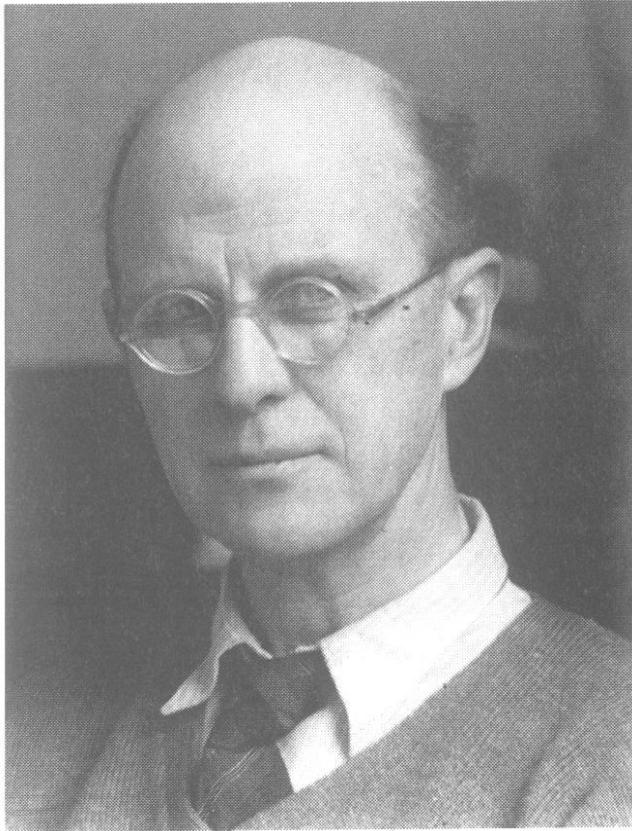
BY

CHARLES ELTON

WITH AN INTRODUCTION BY

JULIAN S. HUXLEY, M.A.

FULLERIAN PROFESSOR OF PHYSIOLOGY, ROYAL INSTITUTION



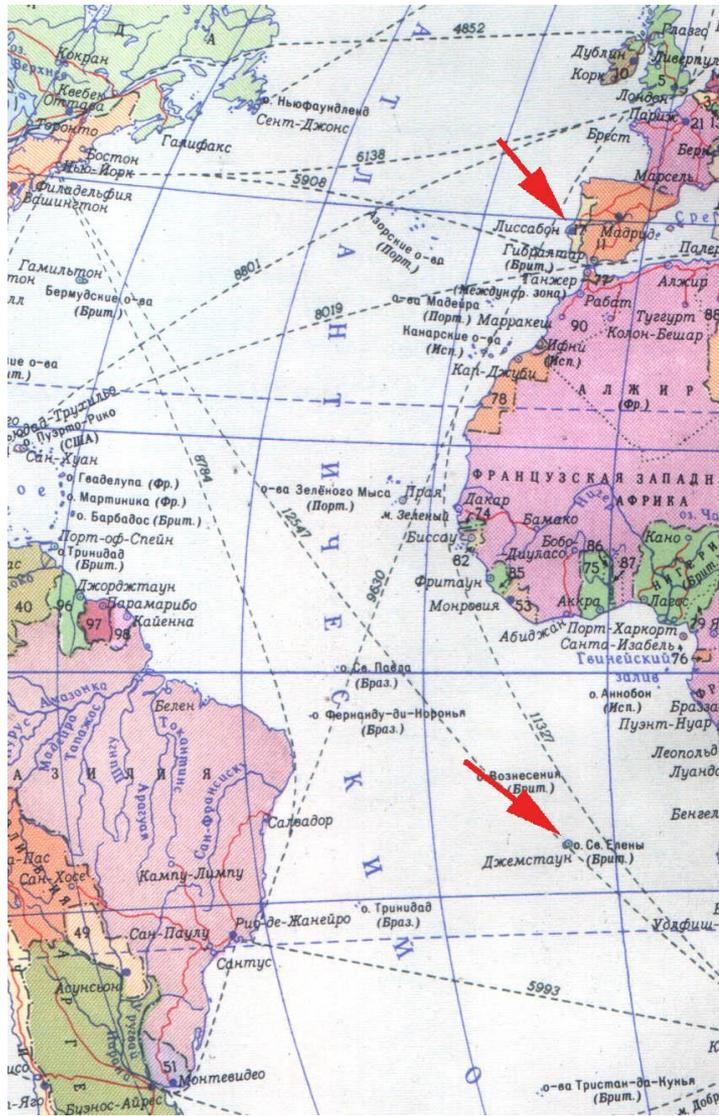
Charles Elton (1900–1991) *Founder of Animal Ecology,*
Oxford University

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.

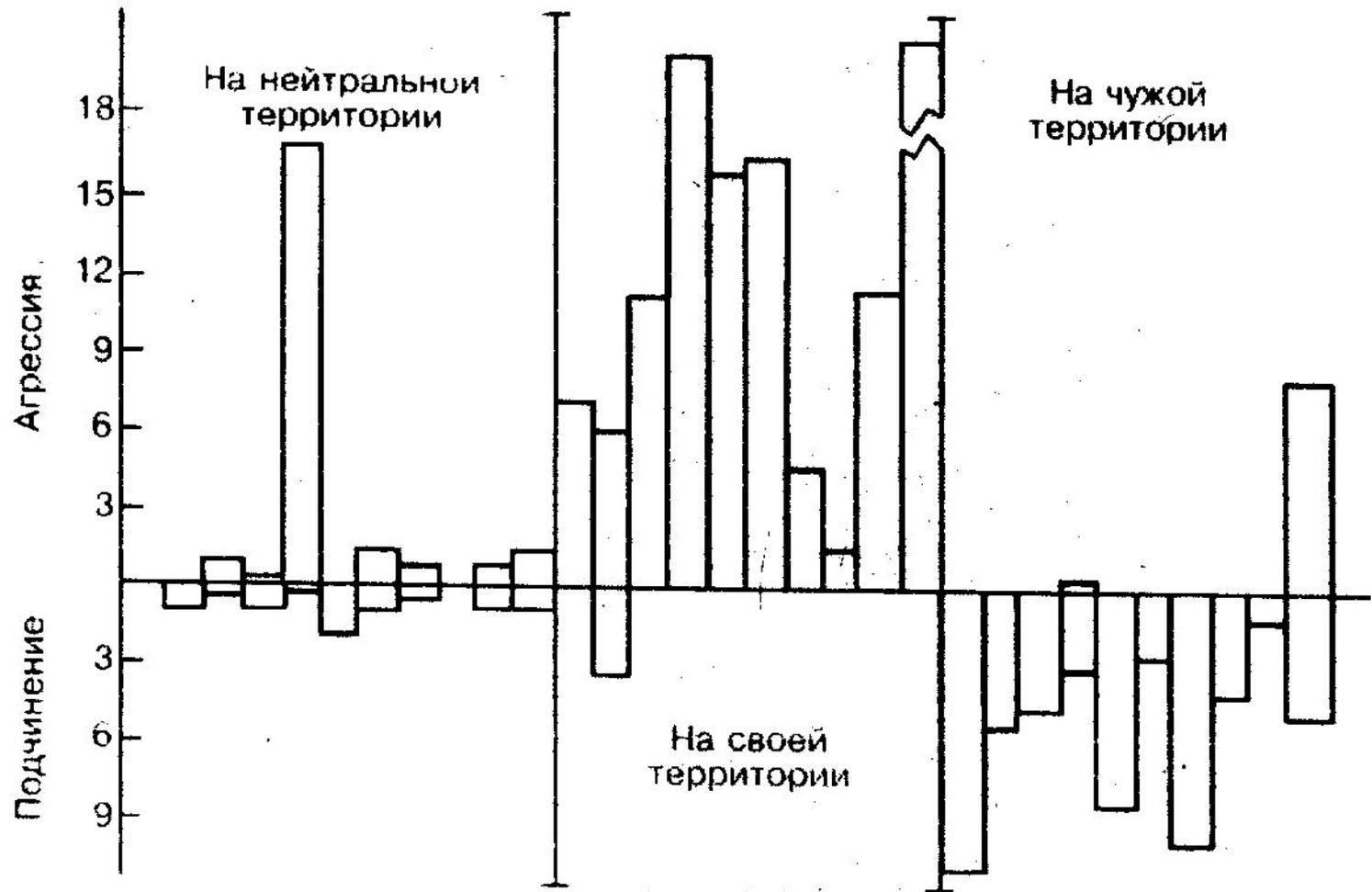
Но этого недостаточно

- Каковы механизмы, которые удерживают других животных от проникновения?

Территориальная агрессия

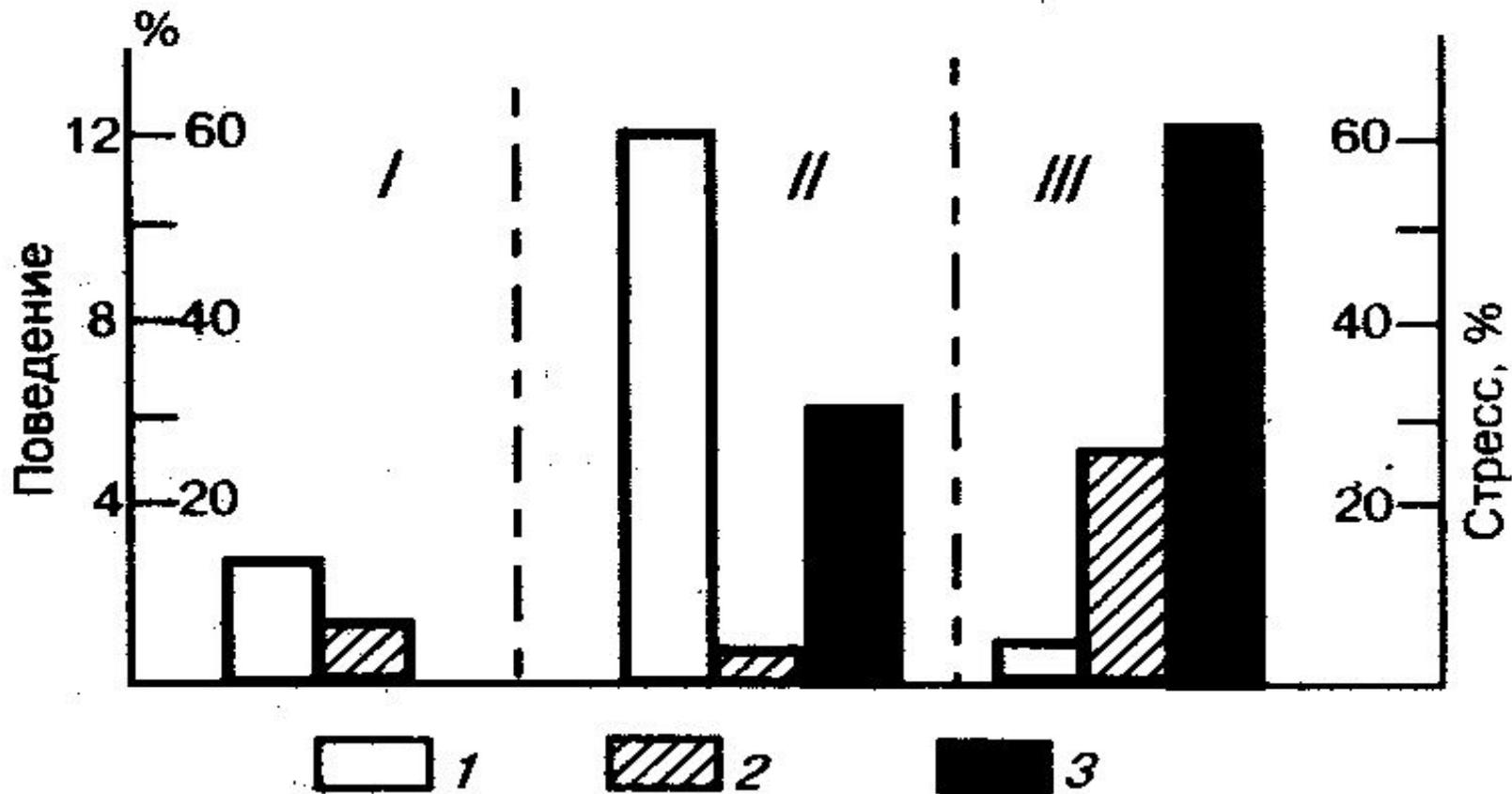
- Свойственна всем, у кого есть индивидуальные участки, включая беспозвоночных (крабы).
- Погони – маятники (наблюдения за сусликами и др.)
- Эксперименты с мухоловками-пеструшками (Благосклонов, 1962, 1964)
- «Право» резидента, знакомство с территорией важнее физических параметров соперника.

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

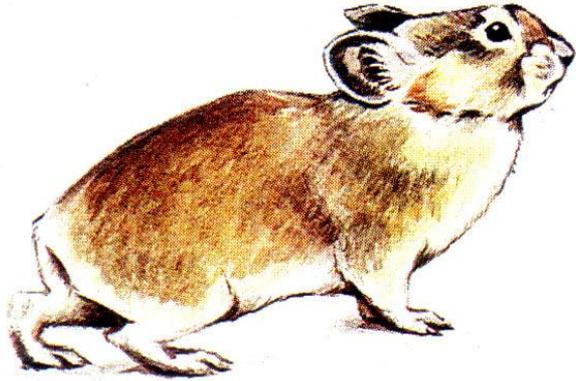
- 1. При длительных сроках столкновения (более 60 мин) исход определяют уже индивидуальные свойства.
- 2. При увеличении числа противников, как правило, суммарная агрессивность падает (трёхиглая колюшка, землеройки), ориентировочный рефлекс у резидента выравнивает шансы.
- 3. У ящериц исход столкновения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

РЕГУЛЯЦИЯ ПЛОТНОСТИ НАСЕЛЕНИЯ

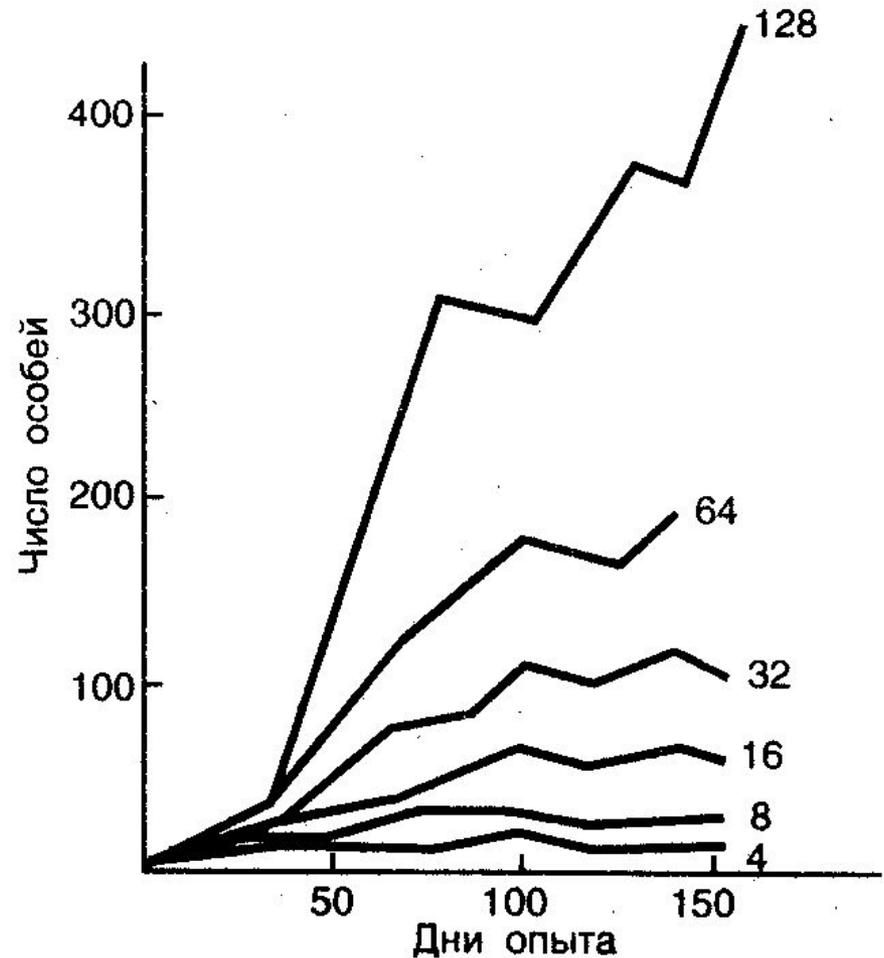
- Функционирование популяций тесно и противоречиво связано с плотностью.
- Две задачи. Оптимальная плотность (desirable density) – Чарльз Элтон 1927. Плотность – динамичный показатель. Так как различные факторы могут смещать популяцию от оптимальной плотности, популяция должна иметь возможность возвращаться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



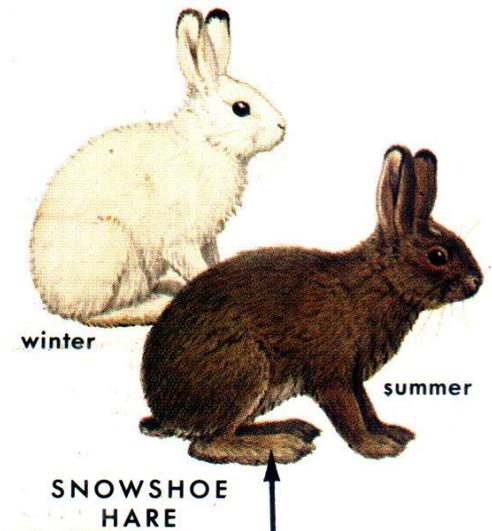
Рост численности мучного хрущака в различных количествах муки (обозначены цифрами у кривых, граммы) при температуре 27°C (по R. Chapman, 1924)

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

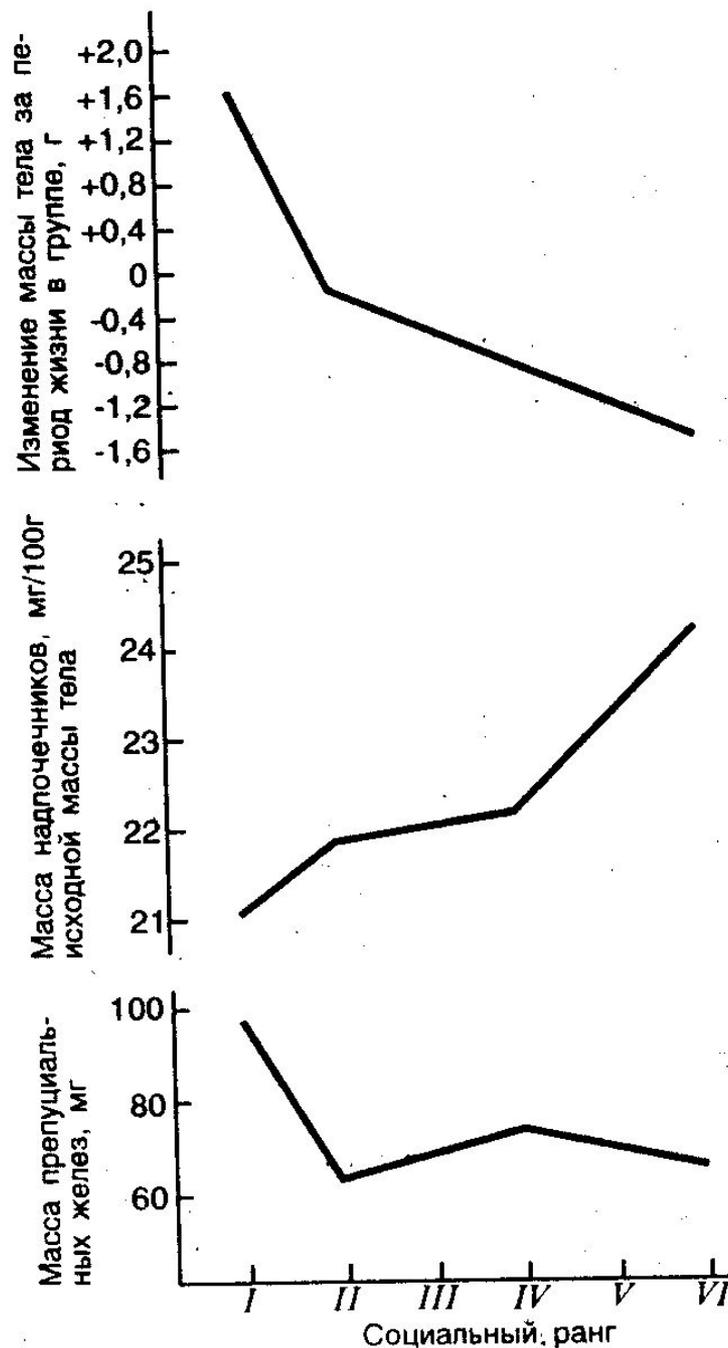
- **Ганс Селье описал общий адаптационный синдром, неспецифическую адаптивную реакцию в ответ на действие угнетающих (стрессирующих) факторов. Реакция напряжения или стресс.**

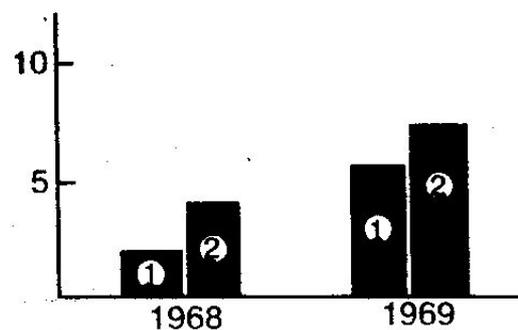
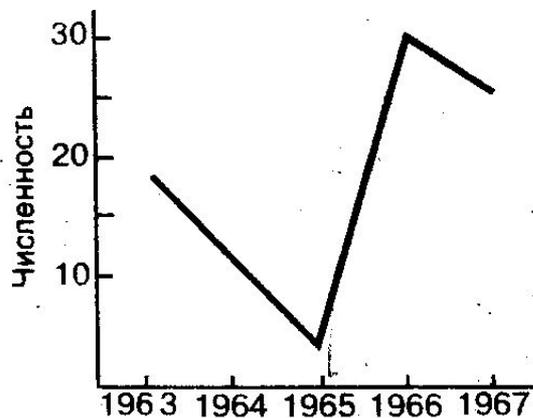
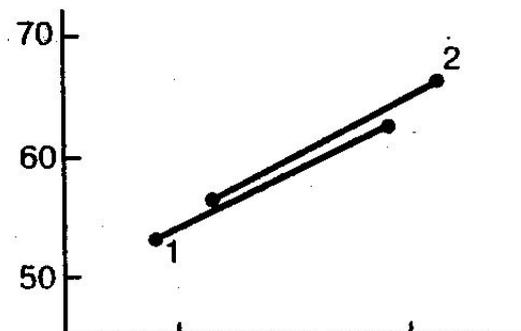
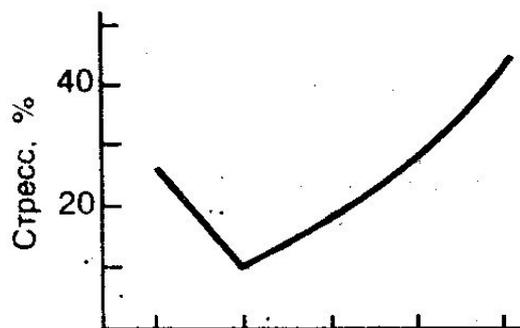
- Селье показал, что стресс ингибирует репродуктивные функции
- Затем это подтвердили Крисчиан и Дэвис (1966) на пенсильванской полевке. Они показали, что есть корреляция изменений численности и относительной массы надпочечников.



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.

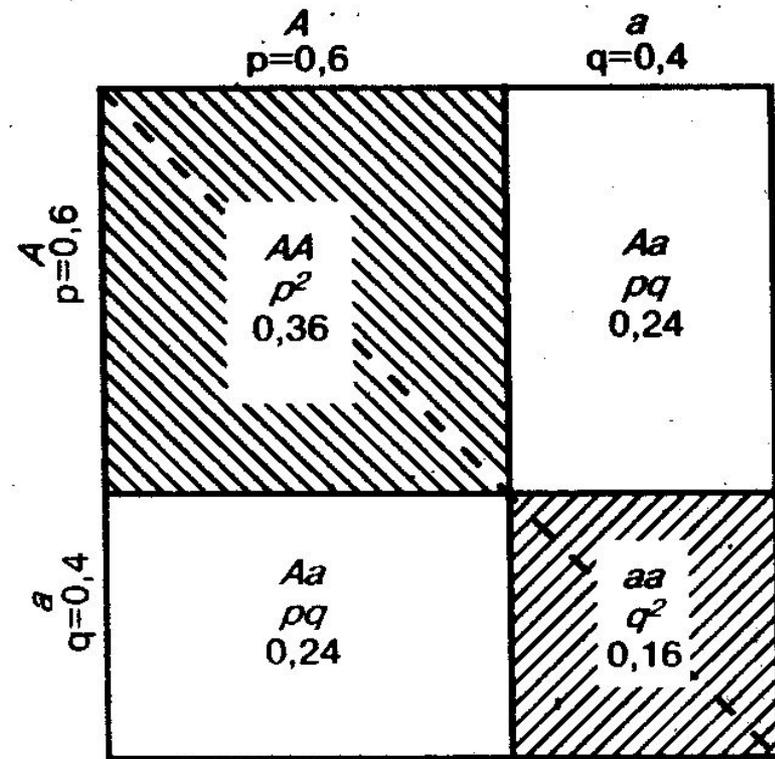
ПОДДЕРЖАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ

- 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.



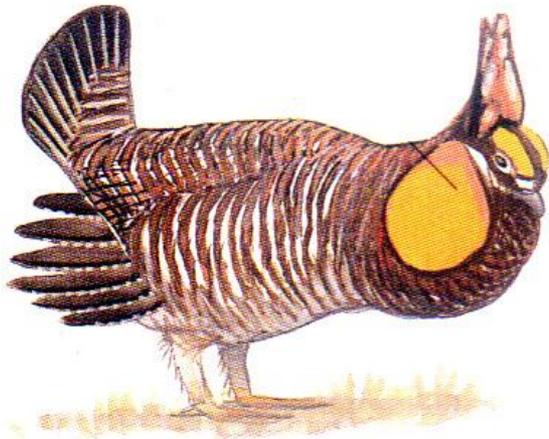
Соотношение генотипов в равновесной популяции при случайном объединении фондов гамет (по Л. Меттлеру, Т. Греггу, 1972):

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.

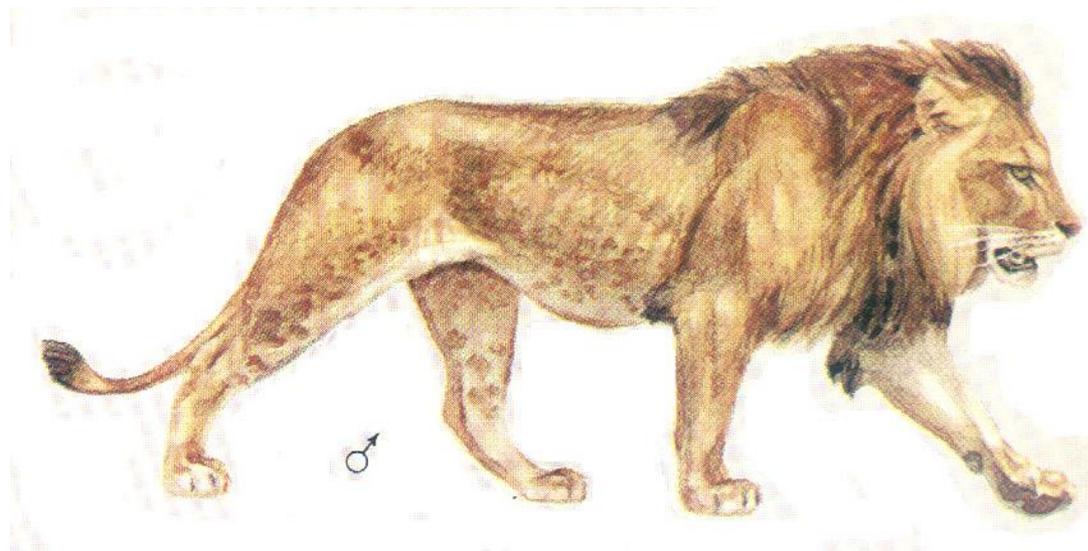
- Нетерриториальные особи (до 80% у уток, 75% у австралийской сороки и до 90% у марабу) оттесняются и не участвуют в спариваниях.
- Таким образом, с одной стороны закрепляются полезные генотипы.
- Но с другой – снижение гетерогенности.

- 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.

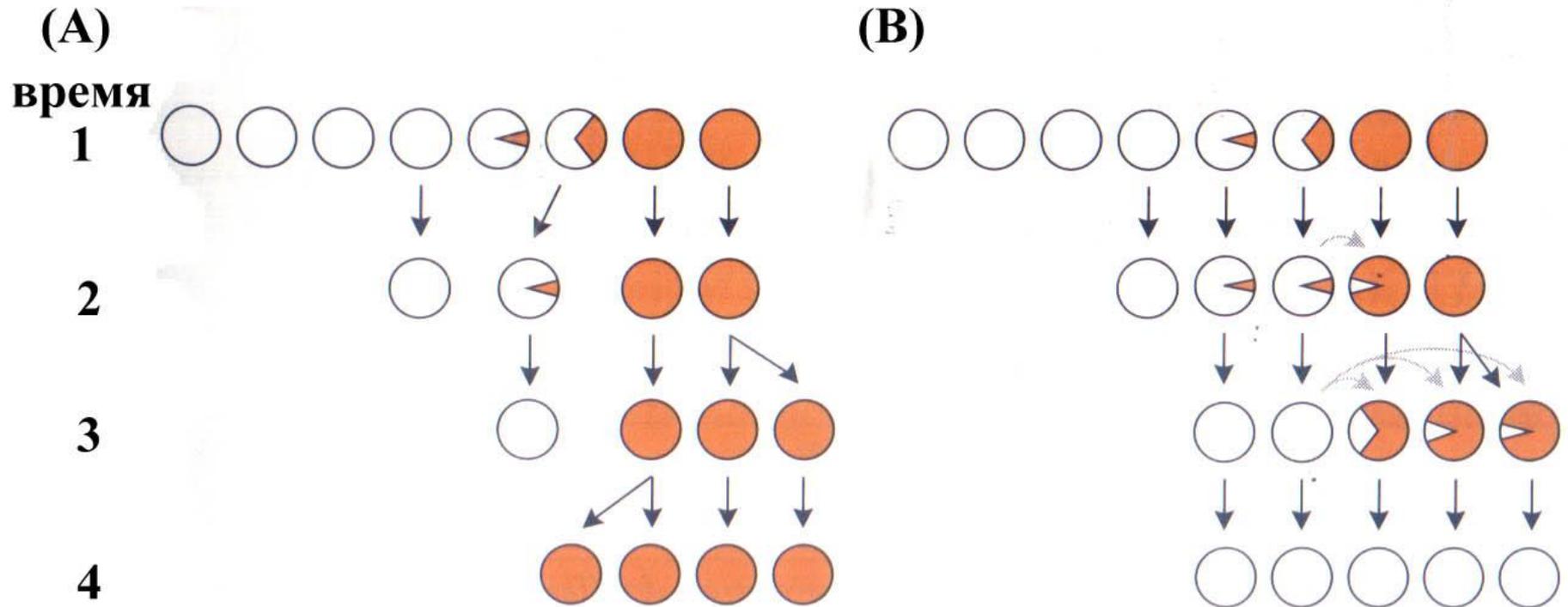
Возрастной кросс

- 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 Джордж 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

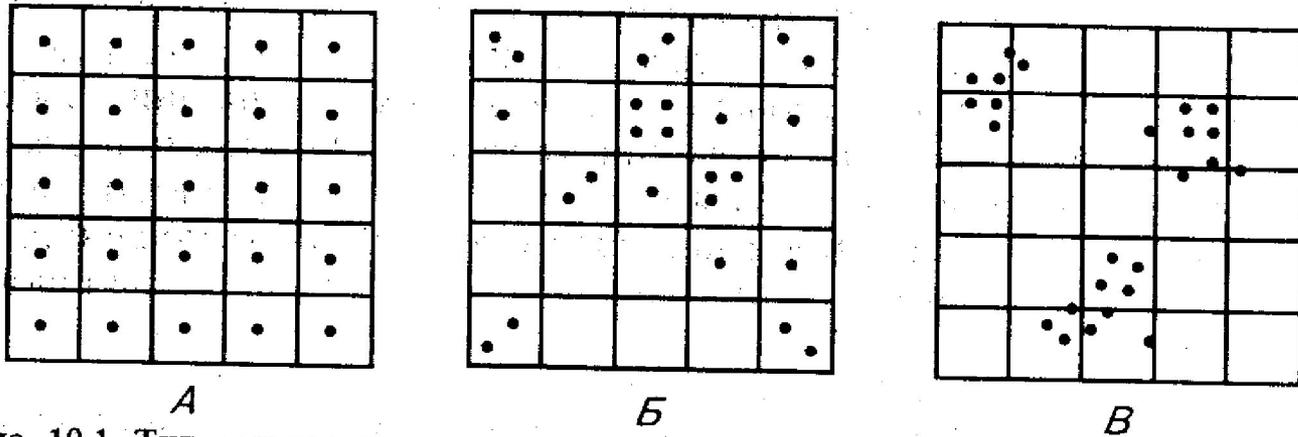


Рис. 10.1. Типы пространственного распределения особей в популяции: *A* — равномерное; *B* — диффузное; *V* — мозаичное

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