

# Пространственная структура популяции – важнейшее

**понятие** в системе

представлений И. А. Шилова.

Это размещение особей и  
группировок по отношению к  
элементам ландшафта и к друг  
другу.

**Если топография расположения  
- это морфология.**

**Взаимоотношения — это  
функция.**

Поэтому можно говорить о  
**ПРОСТРАНСТВЕННО-  
ЭТОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЕ**

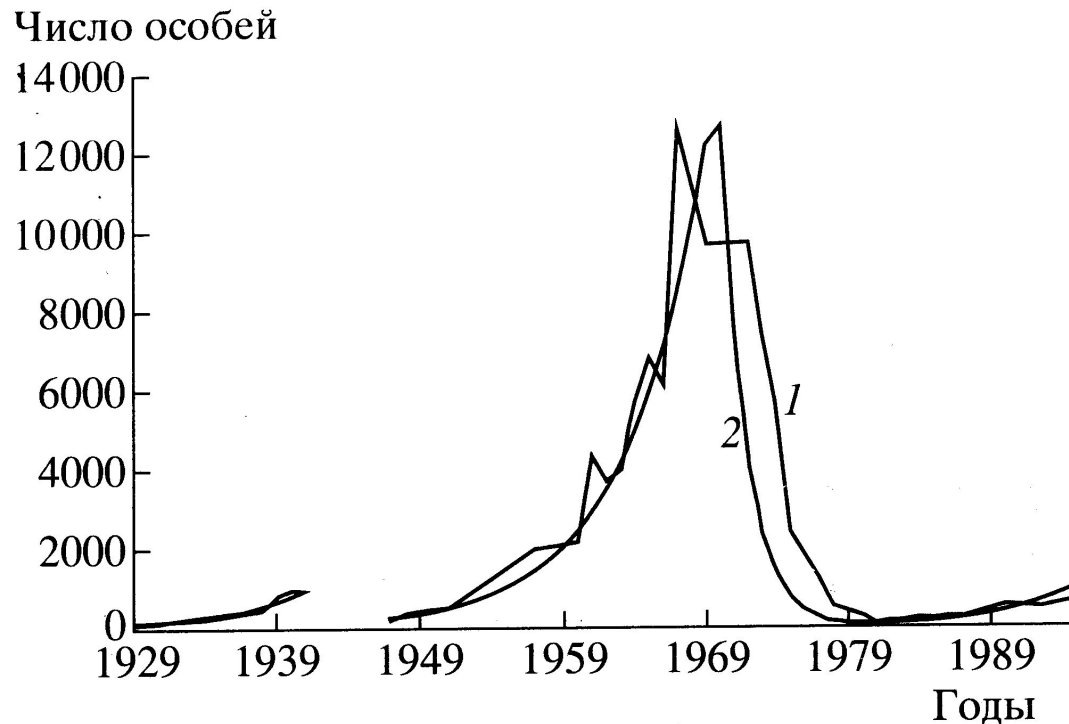
Если мы вернемся к представлению о пространственной структуре популяций как «морфологической» основы популяционного гомеостаза, то возникает вопрос, **как же объяснить огромное разнообразие пространственных организаций популяций?**

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 кочующим образом жизни (кочующие). Многочисленные группы перемещаются по обширной территории)

# Условность терминов «интенсивный» и «экстенсивный»



Фактическая (1) и теоретическая (2) динамика численности изолированной западной группировки северного оленя Мурманской обл. (Лапландский заповедник) в 1929–1995 гг. Разрыв в 1942–1947 гг. связан с Отечественной войной, когда производились заготовки оленя на мясо.

По Лопатину, Абатурову, (2000)

## **Интенсивный тип.**

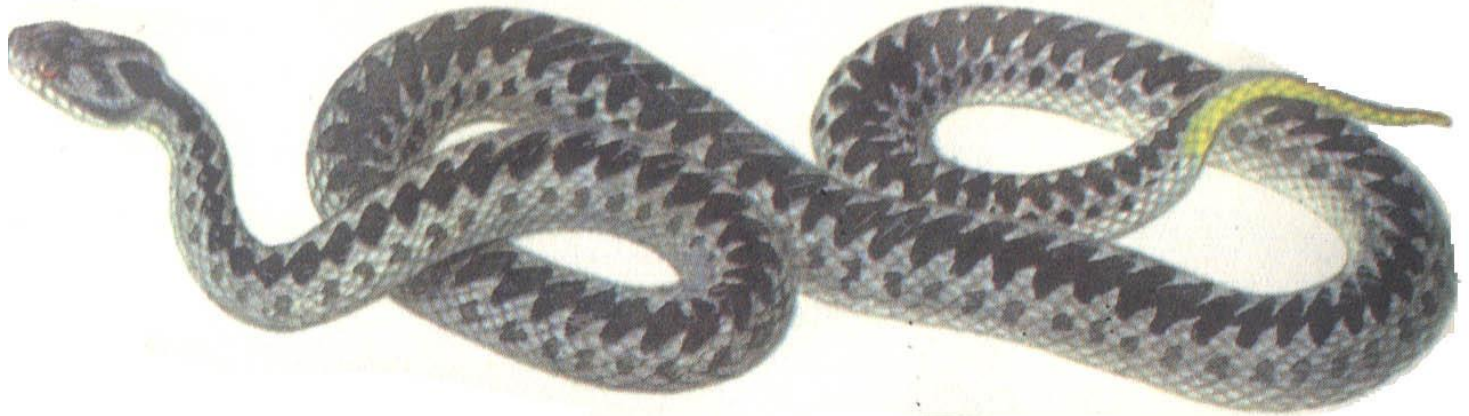
**(Оседлые животные. Участки обитания)**

**Привязанность к территории дает преимущества**

- Знакомство с территорией ее освоенность (система ориентиров, троп, знание кормовых участков (кормовых пятен), убежищ, запасов)
- Нет затрат на исследовательское поведение
- Благоустройство участка – убежища, система переходов, кормовых столиков и запасов
- Оседлые животные гибнут реже, чем «внутрипопуляционные мигранты»

# Несколько примеров

- Гадюки чаще ловили рыжих полевок мигрантов, успех охоты гадюк зависел от знакомства с территорией (Польша)



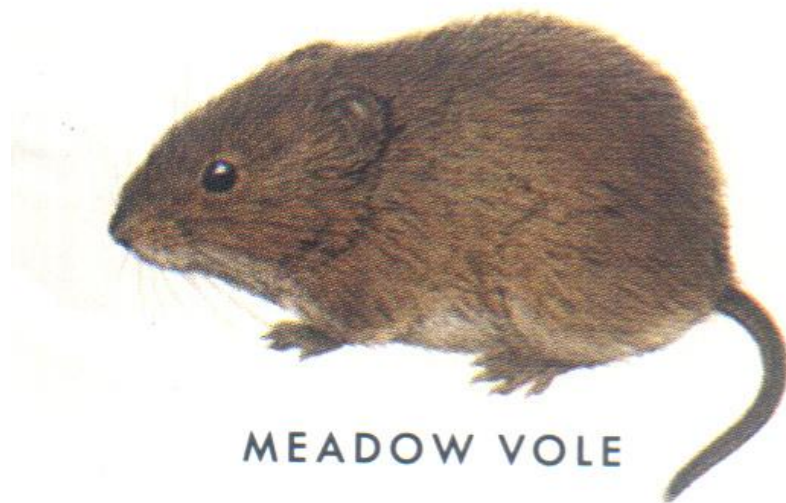




• Ушастая сова (*Asio otus*) в экспериментальной камере из 20 «оседлых» оленьих хомячков (*Peromyscus leucopus*) поймали 2 из 20, а мигрантов – 11 из 20.

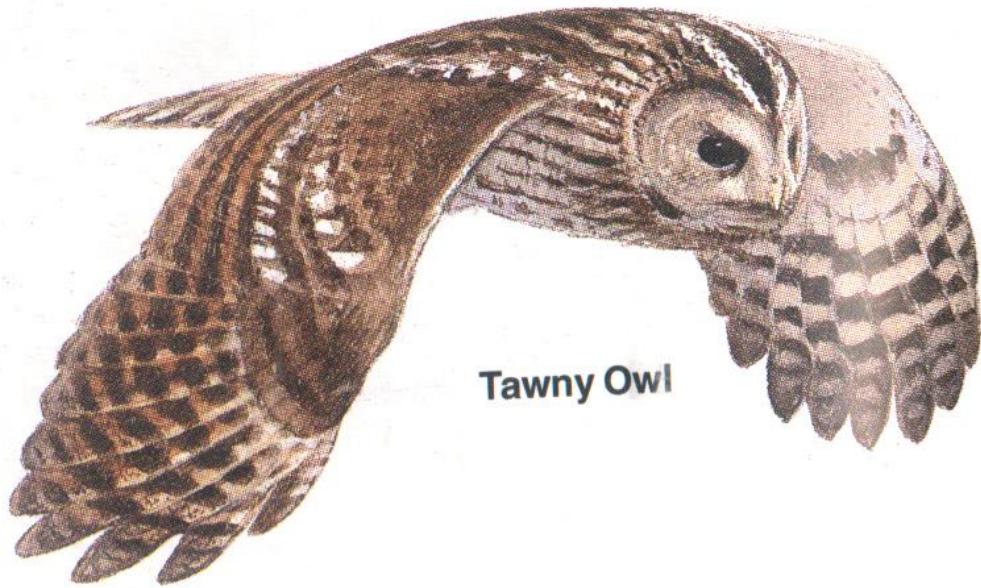


Сипуха (*Tyto alba*) на отлов  
пенсильванской полевки  
(*Microtus pennsylvanicus*),  
незнакомой с территорией,  
тратит 4-14 часов, а знакомой  
10-43 ч.



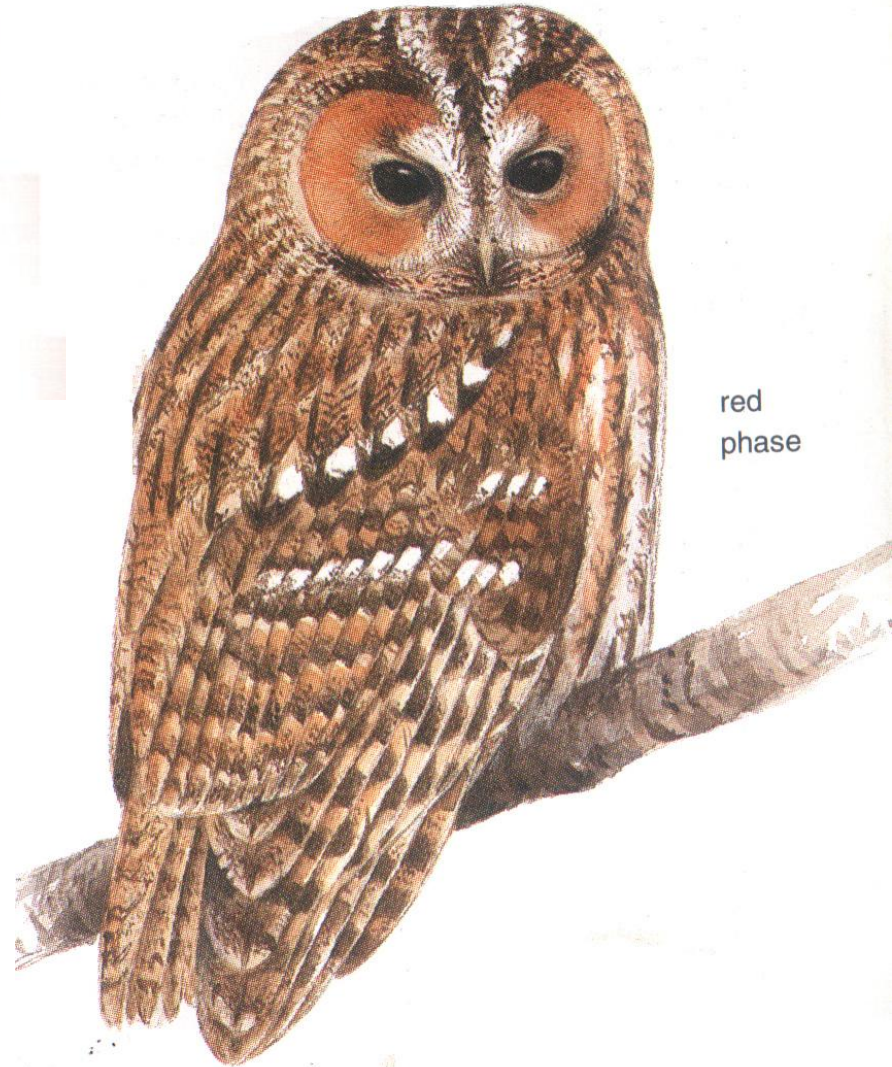
MEADOW VOLE





Tawny Owl

Территориальные неясыти (*Strix aluco*) живут до 5 лет, а нетерриториальные на 2 года меньше (Оксфорд, Англия).



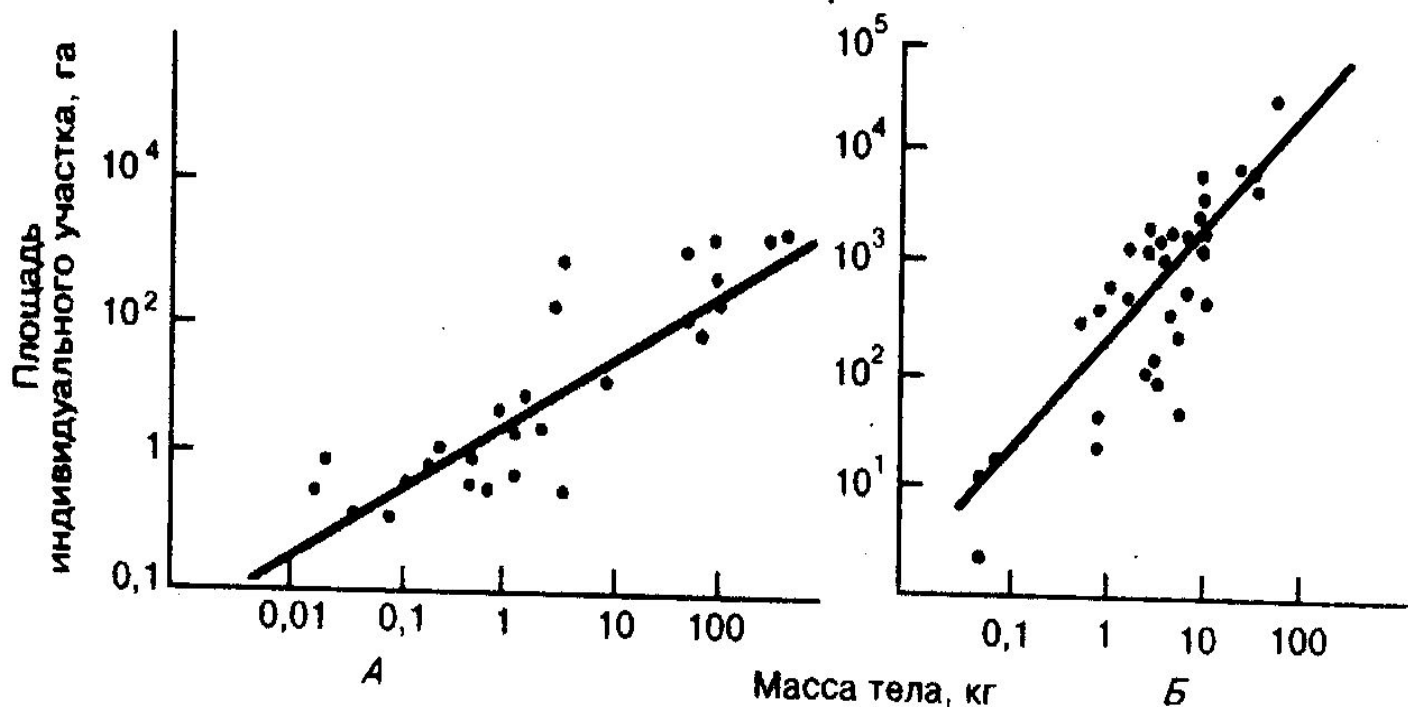
red  
phase

*Формирование участка  
обитания*

(или вернее от каких  
параметров зависят его  
размеры)

# Оседлые

## 1. Тип питания



. Зависимость площади участка обитания от массы тела у млекопитающих

*A* – травоядные

*B* - хищные

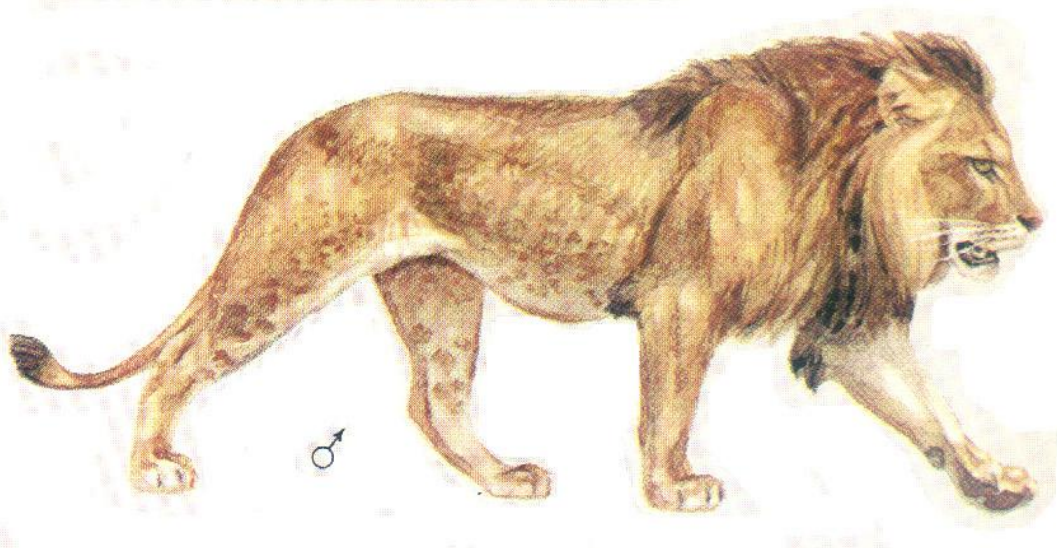
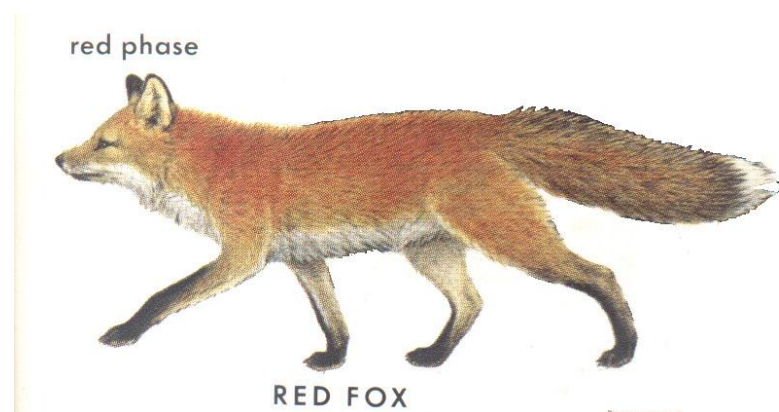
Размер участка и для хищных и для травоядных зависит от массы тела прямопропорционален – коэффициенты  $2.71w^{1,02}$  и  $170w^{1,03}$ .

## 2. Кормность

Сокращение участка с увеличением его кормности показано для грызунов, хищных птиц и др).

### Два примера:

участок лисы 57-160 га,  
в некормных с/х угодьях  
- 520 га (шт. Висконсин)



У льва в Кении  
25-50 км в кв. и  
Калахари  
150-500 км в кв.

Экспериментально показано: увеличение подкормки приводит сокращению участков, увеличению плотности, если нет других лимитирующих факторов.

### 3. Убежища

Дуплонездники: можно очень сильно менять плотность  
Развешивая искусственные гнездовья

### 4. Структурированность участка

Чем сложнее местность, тем меньше размеры участка

### 5. Тип коммуникации вида

Дистанция восприятия информации от соседей,  
устойчивость сигналов, особенности акустической среды

# Таким образом:

Естественные убежища определяют центр, обилие и распределение кормовых ресурсов – минимальный размер, а условия и возможности коммуникации – максимальные размеры.



# Стереотип поведения

- В процессе освоения занятого участка формируется стереотип поведения
- Он является механизмом удерживающим животное (вне участка – ориентировочная реакция)
- Можно назвать «физиологический механизм оседлости»

# **Экстенсивный тип использования ресурсов (Номадные)**

**Пространственные взаимоотношения  
особей в стадах и стаях.**

*Структурированность стада* – результат регуляции расположения и синхронизации их активности.

**Индивидуальные дистанции** (минимальные расстояния), причём сзади и с боков меньше, чем спереди.

**Социальные дистанции** (максимальные расстояния).

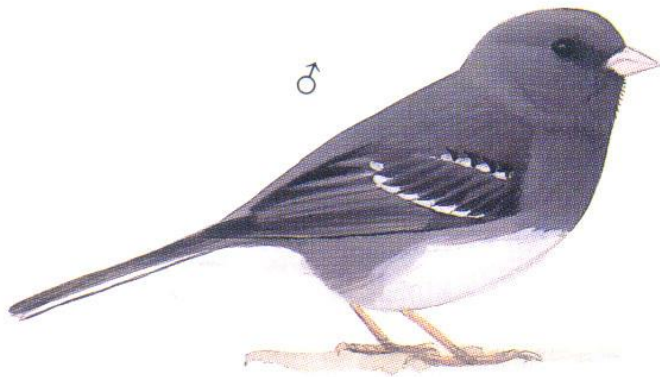
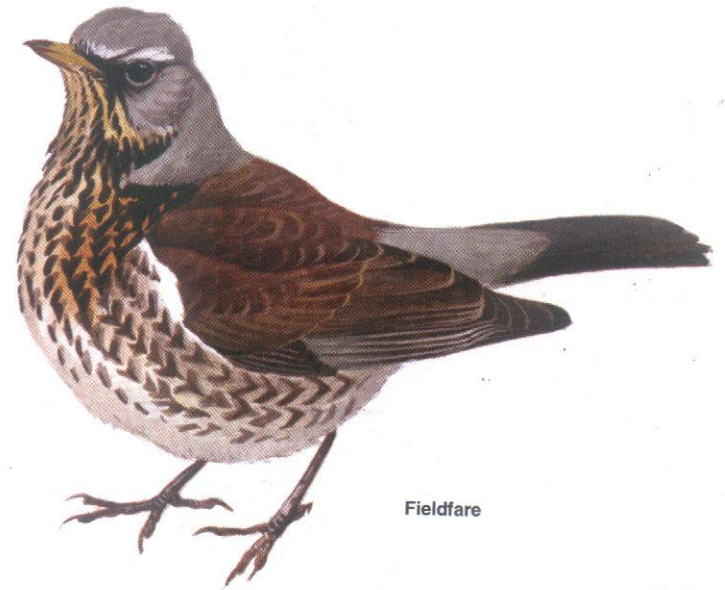
- Групповой образ жизни (стада, стаи) тесно связан с кочевками, что перераспределяет нагрузку на пищевые ресурсы, приводит к их иному использованию.

## **КАКИЕ ПРЕИМУЩЕСТВА**

- **Эффективность питания** выше в стае.
- У птиц (синицы, морские птицы) – кормовые пятна
- У зерноядных птиц (трата на ориентировочную реакцию меньше)
- У северных оленей – успешней разрывание снега, сокращаются затраты на ориентировочную реакцию
- Эффективность охоты возрастает (пеликаны, гиеновые собаки, (у 4-6 особей – неэффективна), красные волки)

# 1. Защита от хищников

- У рябинников гибель внутри колоний меньше.



- У юнко и многих др. реакция на появление хищника приводит к увеличению стаи с 3.9 до 7.3.

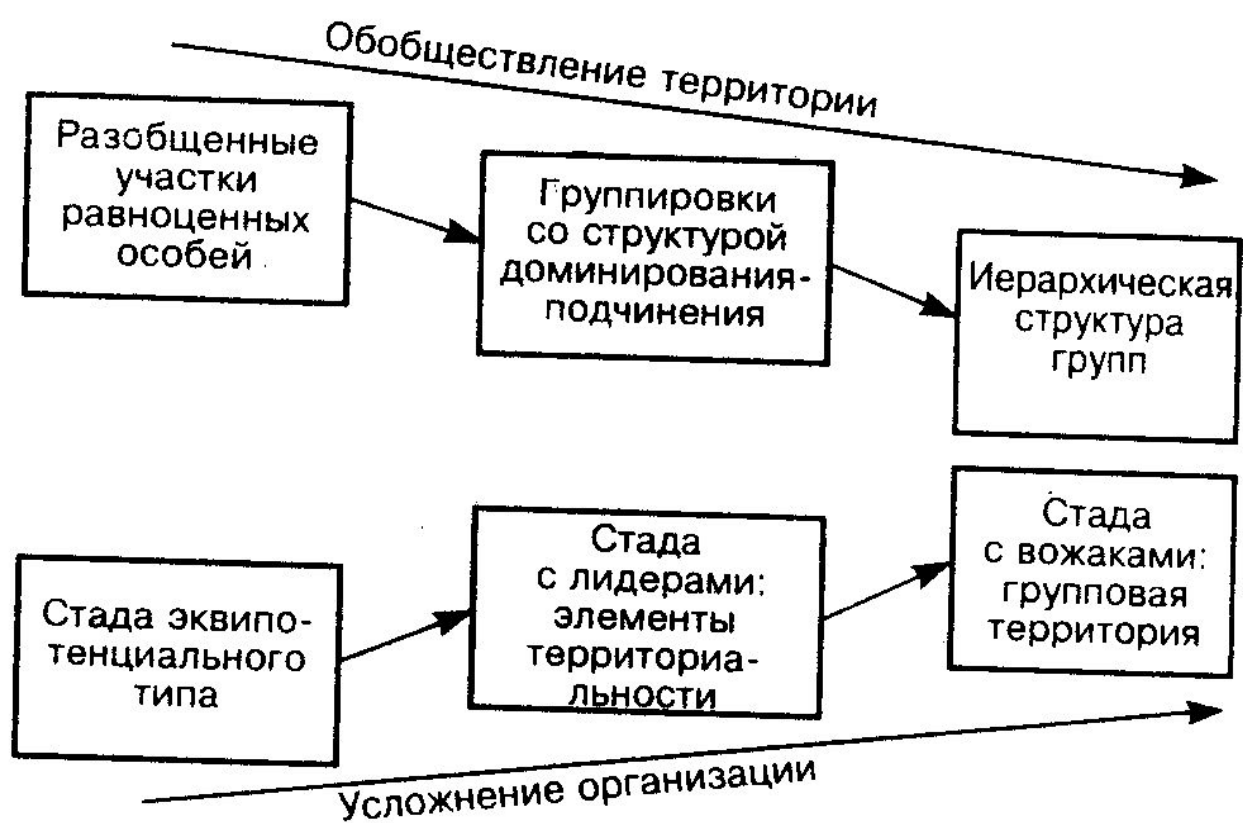
- Оповещение alarm calls (стаи птиц, суслики)
- У верховок реакция одинакова на вещество испуга и внешней вид щуки
- Активная оборона (стаи, стада).

## **2. Метаболический «эфффект группы»**

## **3. Передача опыта (наблюдения Бардина за гайчками)**

- Фронтальный строй из 25 птиц в 3 раза позволяет снизить мощность для развития подъемной силы.
- Организованное положение рыб имеет адаптивный характер и, по Н.В. Кокшайскому, улучшает гидродинамические условия.

- Таким образом с одного полюса мы имеем одну систему адаптаций, с другого – другую. По И.А. Шилову, все разнообразие социальных систем укладывается в спектр переходов между этими двумя полюсами.



Сравнение соотношения пространственного и этологического аспектов структуры популяций у оседлых и стадных показывает, что увеличение интегрированности открывает возможность совмещения преимуществ группового образа жизни и интенсивного использования освоенной территории



Популяционный гомеостаз  
является системой адаптаций  
популяционного уровня (biotic  
adaptation)



# ANIMAL DISPERSION

in relation to Social Behaviour

V. C. WYNNE-EDWARDS  
Regius Professor of Natural History  
University of Aberdeen

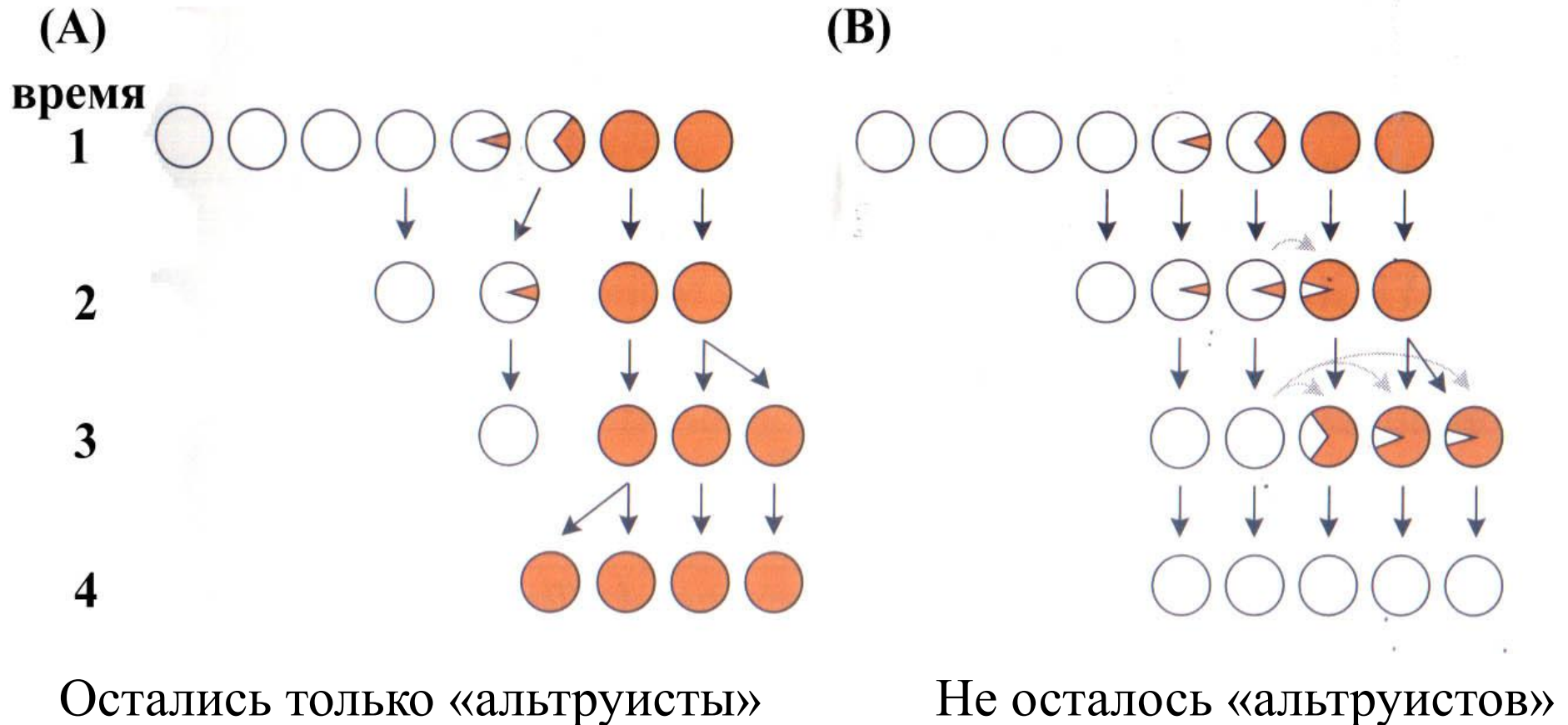
OLIVER AND BOYD  
EDINBURGH AND LONDON

Веро Винн-Эдвардс в экспедиции  
на Баффиновой Земле, 1950 г.

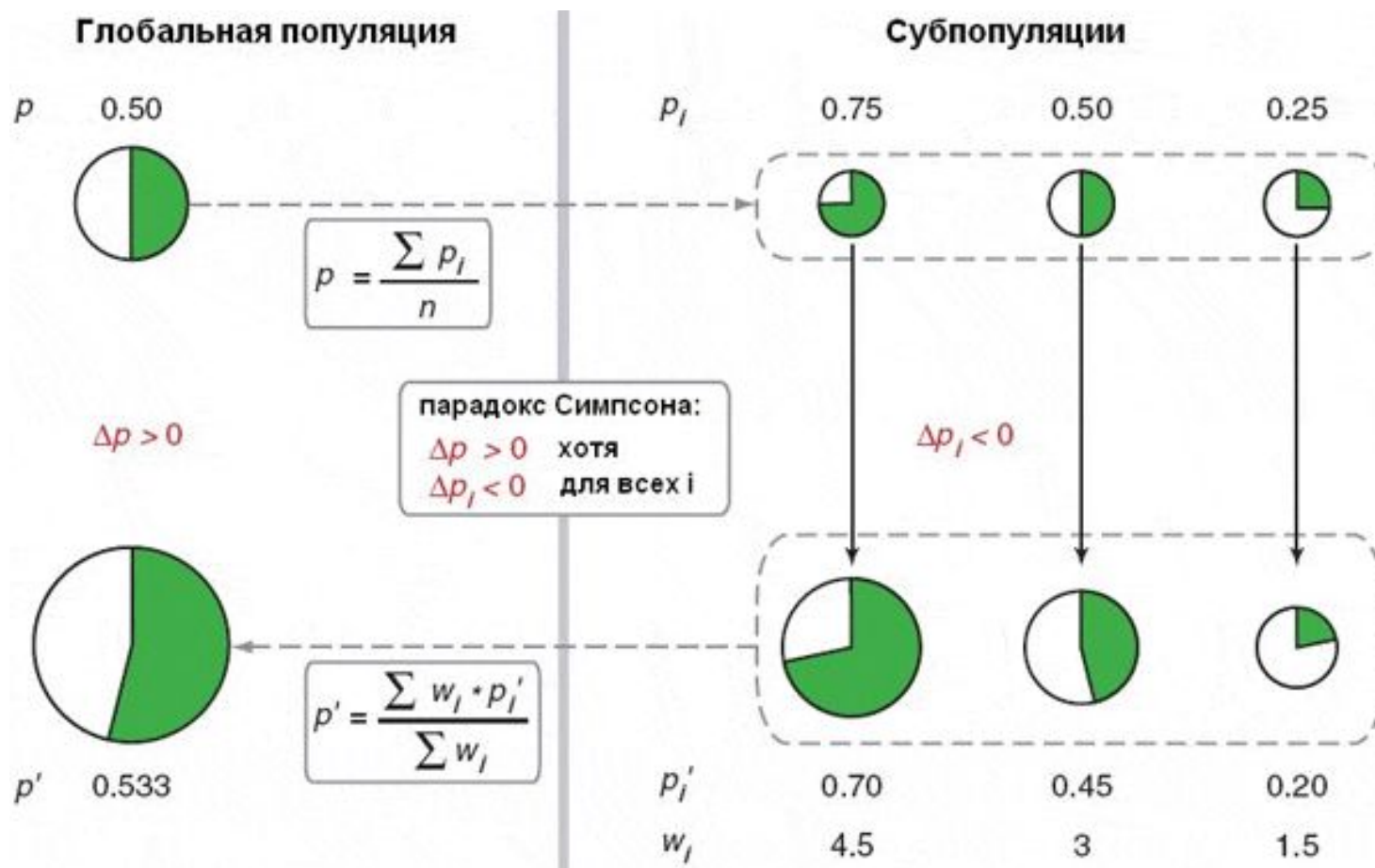
- Территориализм предохраняет от переэксплуатации
- Эпедейктическое поведение (примерный перевод с гр. представление и анализ выборки)

- Вскоре после публикации книги Винн-Эдвардса (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.

# Изменение состава популяции (по признаку альтруистического поведения) под действием группового (А) и индивидуального (В) отбора

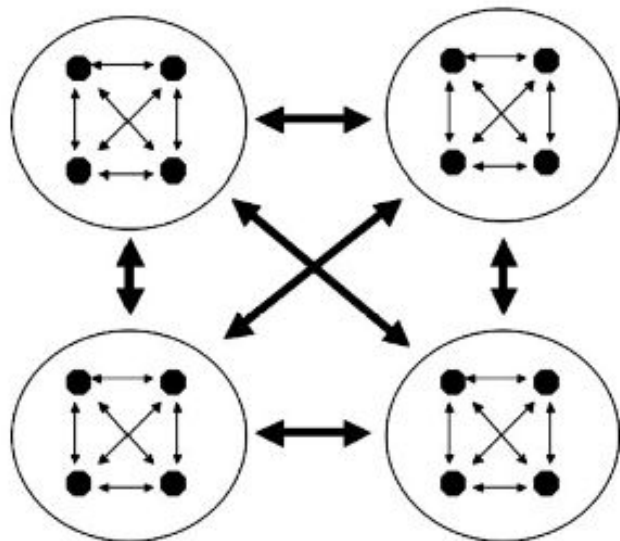


# Парадокс Симпсона



$p$  — доля альтруистов,  $w$  — численность популяции.

# Межгрупповая конкуренция способствует внутригрупповой кооперации



**«Вложенное перетягивание каната».** Члены группы соревнуются за свою долю общественного пирога. Размер пирога зависит от успешности группы в соревновании с другими группами. Чем больше сил тратят особи на внутригрупповую борьбу, тем меньше их остается на общественно-полезную деятельность.

Анализ этой модели показал, что **межгрупповая конкуренция может быть мощным стимулом для развития внутригрупповой кооперации даже при низком уровне внутригруппового родства.**

# ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ



# Демографическая структура популяции и ее динамика

Половое размножение возникало многократно,  
 $Y(Z)$  – хромосома не менее пяти раз.

- ***Первичное соотношение полов.***

Определяется генетическими механизмами.

Объяснение Фишера

Гетерогаметный пол и гомогаметный (самки у большинства, самцы у птиц, бабочек).

Тритоны: у гребенчатого гомогаметны – самки, обыкновенного – самцы.

Диплогаплоидия у перепончатокрылых и др.

- У лесного лемминга самки  $XX$  и  $XU$  (с определенной  $X$ )
- У копытного – самки  $XX$  и  $XO$  (с определенной  $X$ )
- У горной слепушонки  $XO$  имеют оба пола

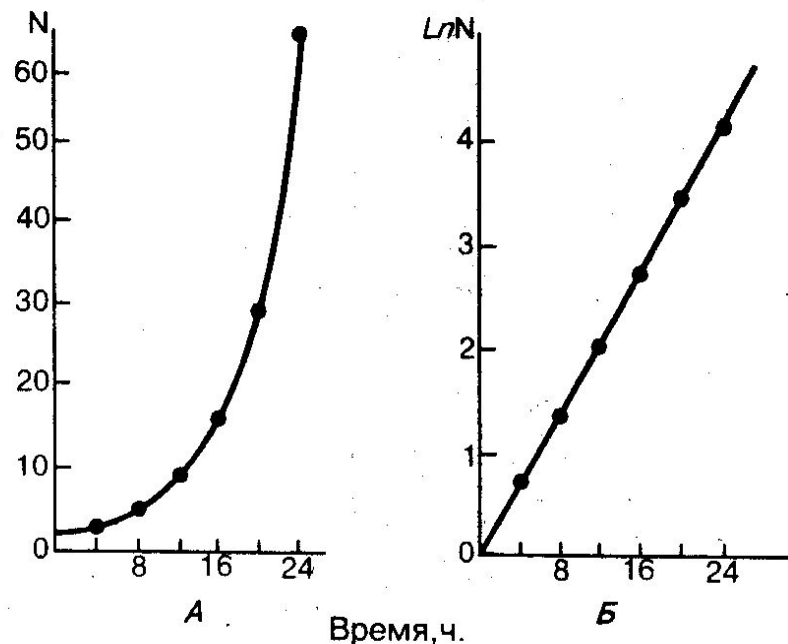
- ***Вторичное соотношение полов***  
избирательность яйцеклеток,  
особенности среды матки, влияющие на  
вероятность оплодотворения,  
различия в частоте имплантации  
температурное определение пола  
детенышей    Пример: 85% самцов у  
сайгаков после массового истребления  
последних
- ***Третичное соотношение полов***  
Устанавливается в результате  
дифференцированной постнатальной  
смертности.

# ТИПЫ ДИНАМИКИ ПОЛОВОЙ СТРУКТУРЫ

- Большаков и Кубанцев (1984) выделяют 4 типа динамики половой структуры.
- 1). Неустойчивый половой состав, соотношение полов (СП) меняется в разных местообитаниях и во времени, причем как вторичное, так и третичное СП. Характерен для животных с высокой плодовитостью и смертностью (насекомоядные).
- 2). Преобладание самцов. Характерны низкая плотность, забота о потомстве (хищные).
- 3). Преобладание самок в третичном СП. Номадные полигамы, образующие скопления (копытные, ластоногие).
- 4). Постоянство СП приблизительно 1:1. Узкоспециализированных, стенобионтных видов (выхухоль, крот, бобр).

# Репродуктивный потенциал и популяционный рост

- Пусть у нас есть организм с не перекрывающимися поколениями (одноклеточное).
- Удельная скорость прироста численности в единицу времени  $r = dN/Ndt$

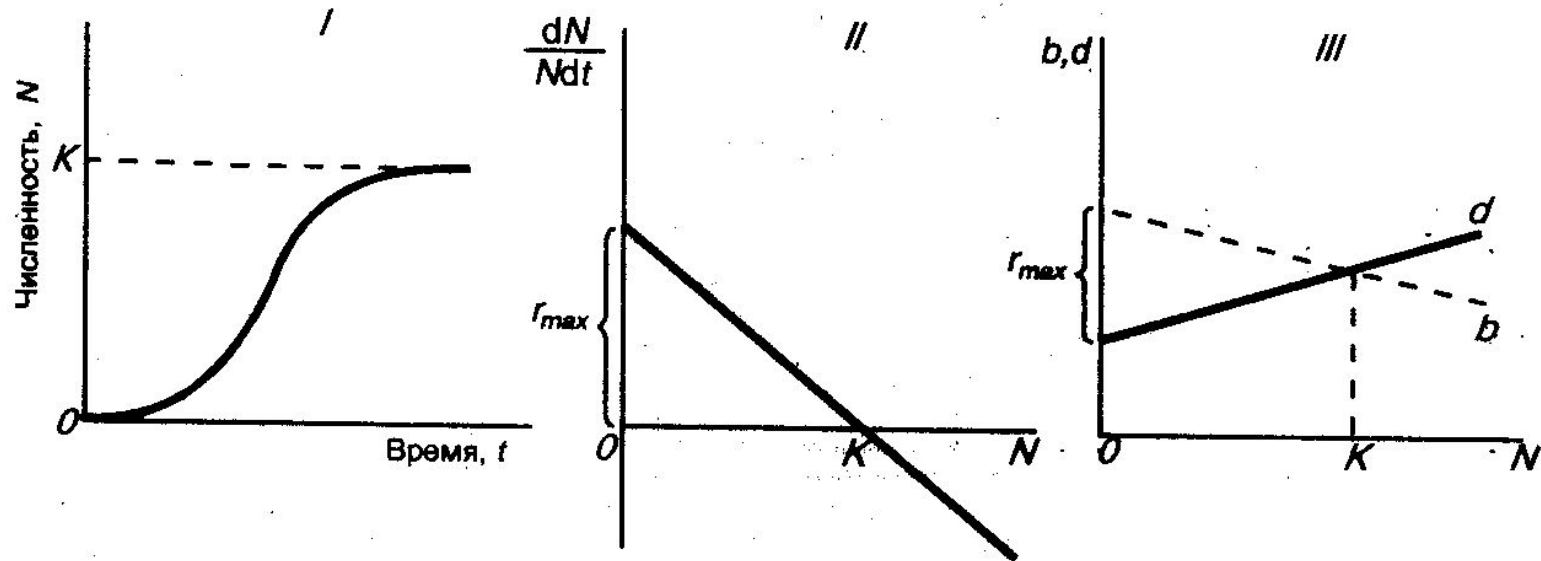


Экспоненциальная модель роста численности популяции одноклеточного организма, делящегося каждые 4 ч (по А.М. Гилярову, 1990):

А — арифметическая шкала, Б — логарифмическая шкала

- $dN/dt = rN$ , если  $r$  константа, то по экспоненте  $\ln N_1 = \ln N_0 + rt$  (прямая)  $e = 2,7182\dots$

А что будет, если ресурсы ограничены и скорость роста меняется в зависимости от численности?



Логистическая модель роста популяции (по А.М. Гилярову, 1990):

*I* — кривая численности (*N*), *II* — зависимость удельной скорости роста от численности, *III* — зависимость рождаемости (*b*) и смертности (*d*) от численности; *K* — предельная численность; остальные пояснения в тексте

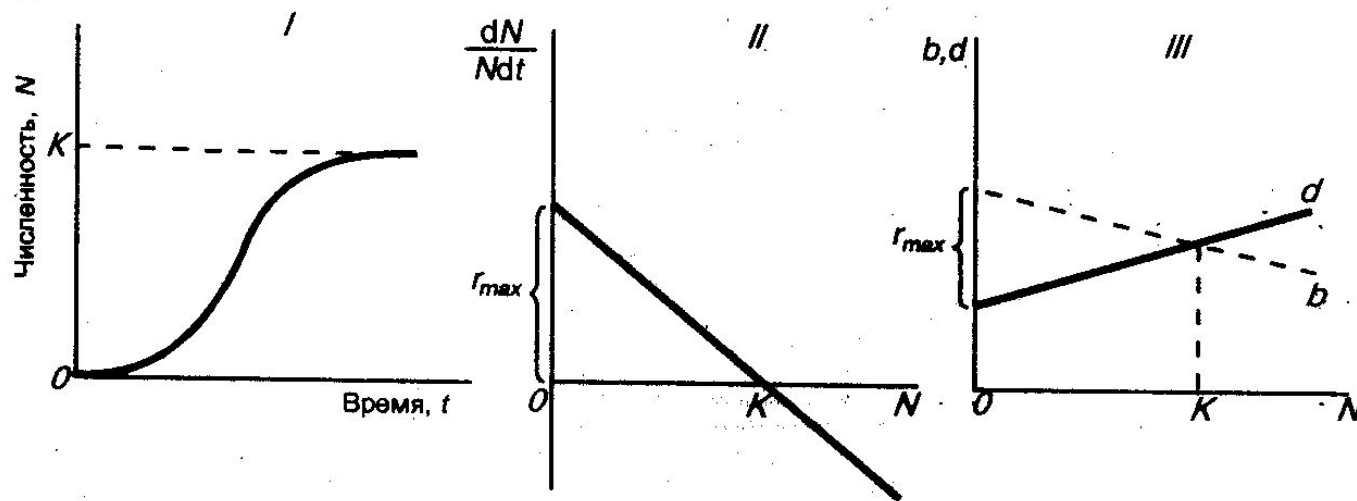
- В основе логистической модели лежит линейное снижение скорости удельного роста при увеличении численности

$$\frac{dN}{dt} = r_{max} N \left( \frac{K - N}{K} \right)$$

- Впервые открыта бельгийским математиком Ферхюльстом (Verhulst, 1838)
- Переоткрыта Пирлом и Ридом (Pearl, Read, 1920)

# Типы динамики численности

- Давайте обратим внимание на правую часть графика зависимости смертности и рождаемости при логистической кривой



Логистическая модель роста популяции (по А.М. Гилярову, 1990):

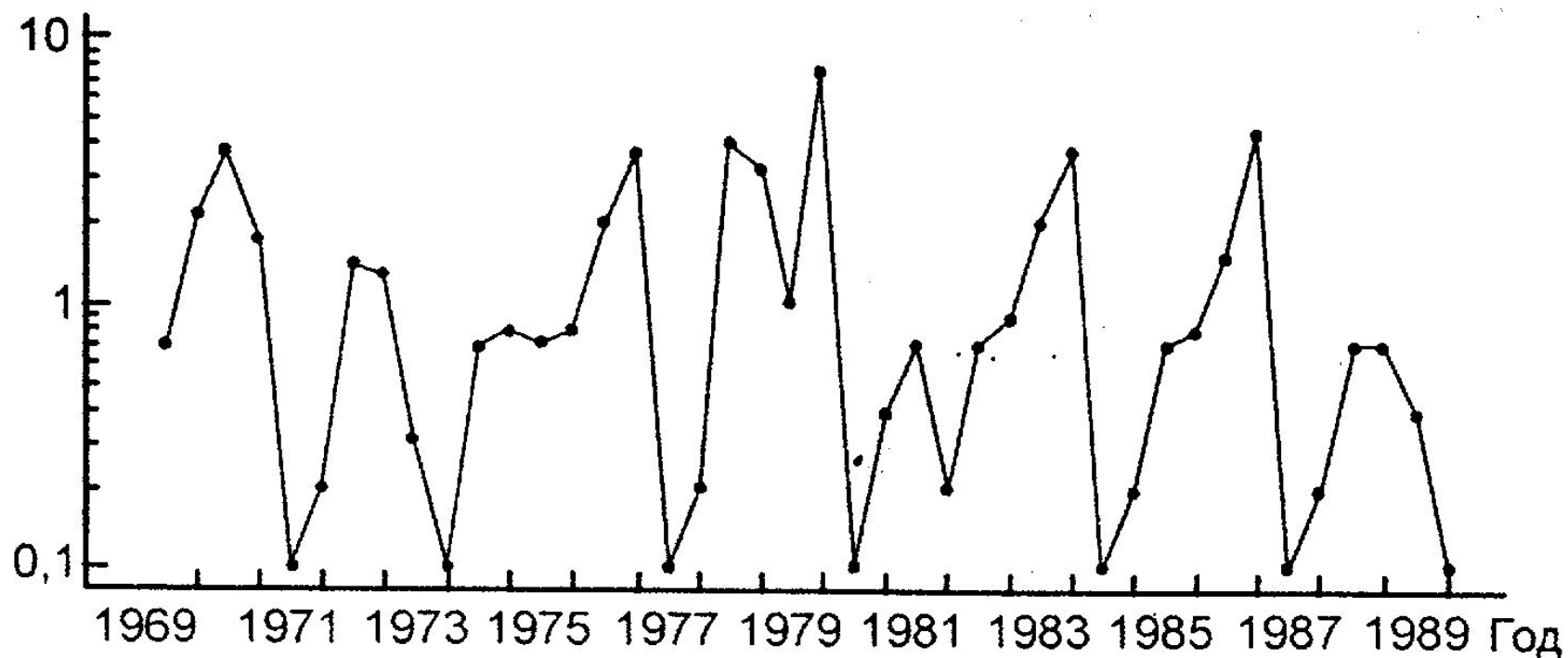
*I* — кривая численности ( $N$ ), *II* — зависимость удельной скорости роста от численности, *III* — зависимость рождаемости ( $b$ ) и смертности ( $d$ ) от численности;  $K$  — предельная численность; остальные пояснения в тексте

## Соотношение плодовитости и смертности

- В правой части логистической кривой наблюдается равновесие между рождаемостью и смертностью
- Действительно присутствует установление соответствия между ними в эволюционных масштабах. Например, у луны-рыбы 300 миллионов пелагических икринок, а у акул - несколько яиц.
- Снижение плодовитости коррелирует с заботой о потомстве. У видов выкармливающих потомков плодовитость зависит от обеспеченности кормом.
- Плодовитость обратно пропорциональна продолжительности жизни

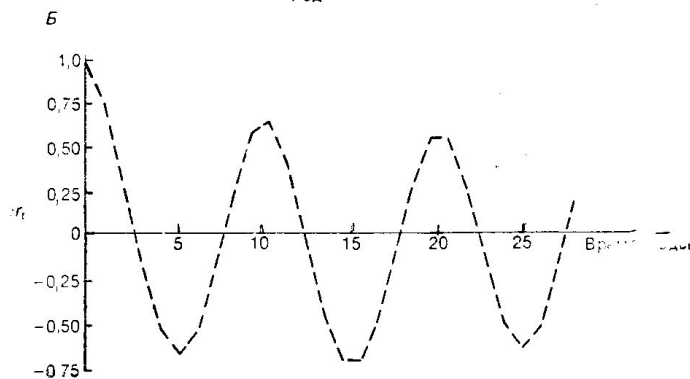
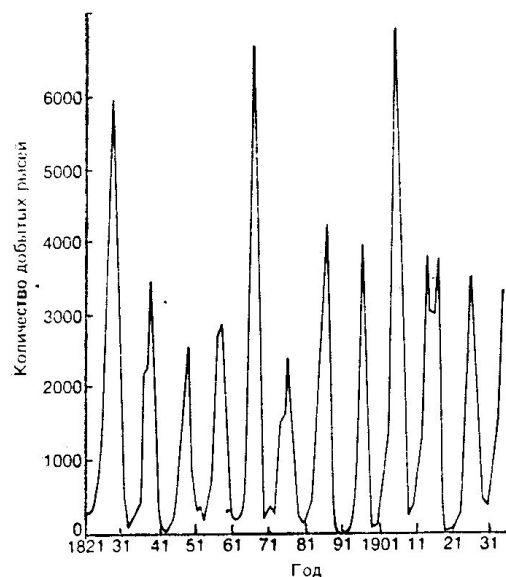


- С.А. Северцов (1941, Наумов, 1954) выделял три типа динамики численности – стабильный, лабильный и эфемерный
- Стабильный – виды с большой продолжительностью жизни, низкой плодовитостью, поздней половозрелостью. Период 10-20 лет (копытные, китообразные, гоминиды, орлы). Колебания в разы
- Лабильный – более раннее созревание, относительно некрупные размеры (некоторые грызуны, зайцеобразные, некоторые хищные). Период – 5-10 лет, колебания в 10 раз.
- Эфемерный – короткоживущие виды, большая плодовитость. Период – 3-10 лет, колебания в 100 раз.

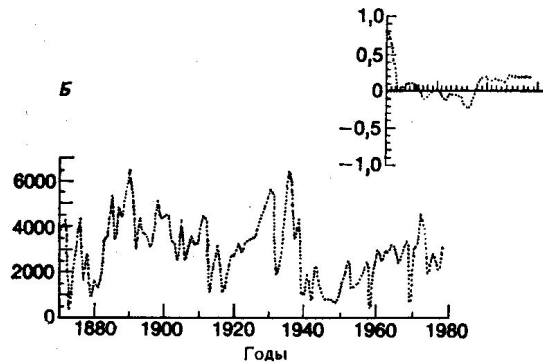
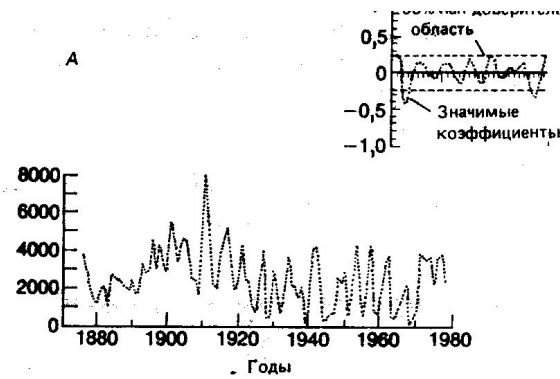


Динамика численности сибирского лемминга *Lemmus sibiricus* = *L. trimicronatus* в Чаунской низменности в 1969–1989 гг. Обозначения те же, что на рис. 2, 3 (по нашим данным и неопубликованным материалам В. Г. Кривошеева) (Чернявский, Лазуткин, 2004)

# Циклическая динамика численности: ее признаки



А. Добыча канадских рысей (*Lynx canadensis*) Компанией Гудзонова залива (данные из Elton, Nicholson, 1942). Б. Коррелограмма для канадской рыси. Она не затухает, явно свидетельствуя об истинной цикличности с периодом 10 лет (по Могоп, 1953)



Автокорреляционный анализ для шотландской куропатки. А. Типичная квазицикличность в одном из районов Англии. Б. Отсутствие квазицикличности на другом участке. Над графиками ежегодного отстрела представлены коррелограммы. А. Каждые 2—3 года отмечаются статистически значимые **отрицательные** коэффициенты корреляции, указывающие на существование квазицикла с периодом 4—6 лет. Б. Статистически значимых корреляций не выявлено (Potts et al., 1984)

## Индекс цикличности Хенттонена

- Финский зоолог Henttonen с соавторами (1985) ввел индекс цикличности («амплитудности»).  $S$  - Среднее квадратичное отклонение.  $n_{\text{лет}} > 5$
- 0,16 по данным Н.В. Башениной, обычно 0,24-0,32 нецикличны,
- 0,62 и выше цикличны (иногда рубеж в 0,5)
- 0,79 по данным Н.М. Окуловой
- 0,85 Т.В. Кошкина, О.И. Семёнов-Тяньшанский
- 1,13 для сибирского лемминга на о. Врангеля (Чернявский, Лазуткин, 2004)

# Факторы динамики численности

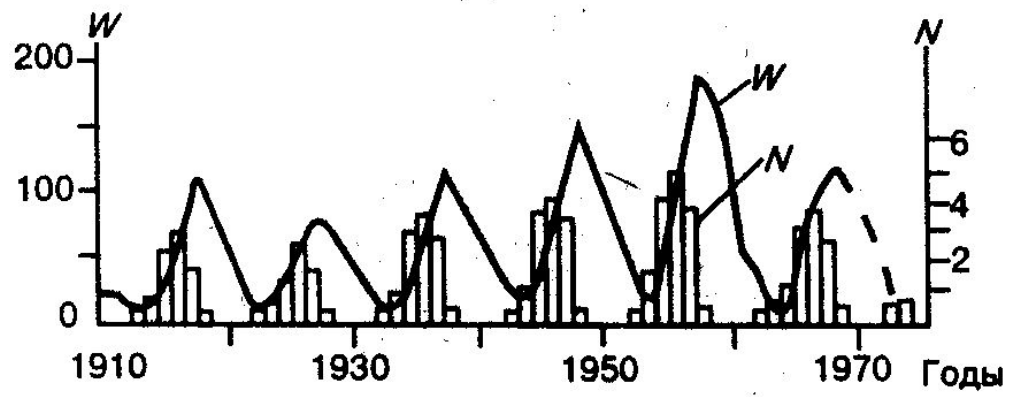
1) **Факторы, независящие от плотности (экзогенные)**  
Климатические факторы. Примеры (низкие температуры, при отсутствии снежного покрова – снижают численность и наоборот). Климат может влиять опосредованно через пищу.

А) Гипотеза «климатических циклов» Чарльза Элтона (1924)  
В основе циклов многолетние изменения климата, погодных типов.

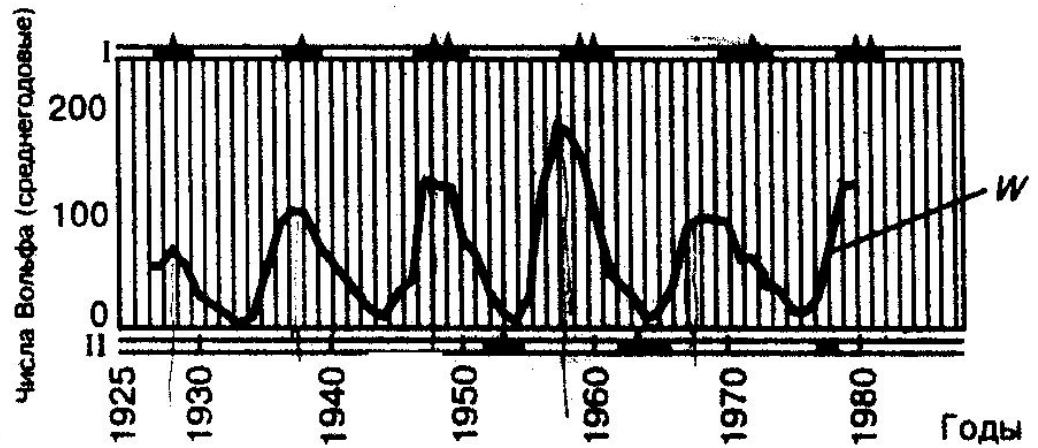
Б) Гипотеза связи циклов с солнечной активностью.

11 летний цикл, обнаружено совпадение для непарного шелкопряда и зайцев по материалам Гудзоновой компании  
Предполагалось, что космическая активность действует прямо так и опосредованно. У нас эту идею развивал Анатолий Александрович Максимовым на данных по водяной полевке.

I  
I  
C



A



B

Корреляции динамики численности ( $N$ ) и солнечной активности ( $W$ ). А — колебания численности непарного шелкопряда, Б — динамика вспышек массового размножения водяной полевки (по А.А. Максимова, 1984):

I, II — вспышки массового размножения болотного и озерного типов

Нет обратной связи. Модифицирующие, а не регулирующие факторы

# **Факторы, зависящие от плотности (эндогенные)**

## **Отношение потребителя и пищи**

- Лемминговые циклы индуцируются пищей. Не только ее недостаток, но и изменения состава пищи, недостаток фосфора, калия

## **Взаимоотношения хищник – жертва**

- Модель Лотка-Вольтера, ее проверка Гаузе.
- На севере циклы есть, а на юге – нет. Анализ данных с 1871-1949 из Норвегии показал, что в 1900-х годах не было циклики, именно тогда велась борьба с хищниками.



- **Взаимоотношения паразит – хозяин**

Вероятно, особенно характерно для тех случаев, когда возбудитель может накапливаться в среде (граус и нематоды)

# Авторегуляция

1. Информатор=Регулятор. Дрожжи –спирт. У водорослей и цианобактерий показана регуляция экзометаболитами. Химические агенты
- 2. Информация о плотности – поведение =регулятор. Частота контактов влияет на материнское поведение мыши.
  - 3. Информатор – Поведение – Физиология=Регулятор.
  - Гипотеза регуляции через стресс-реакцию
  - Christian, 1955, 1956, 1968, Christian, Davis 1964

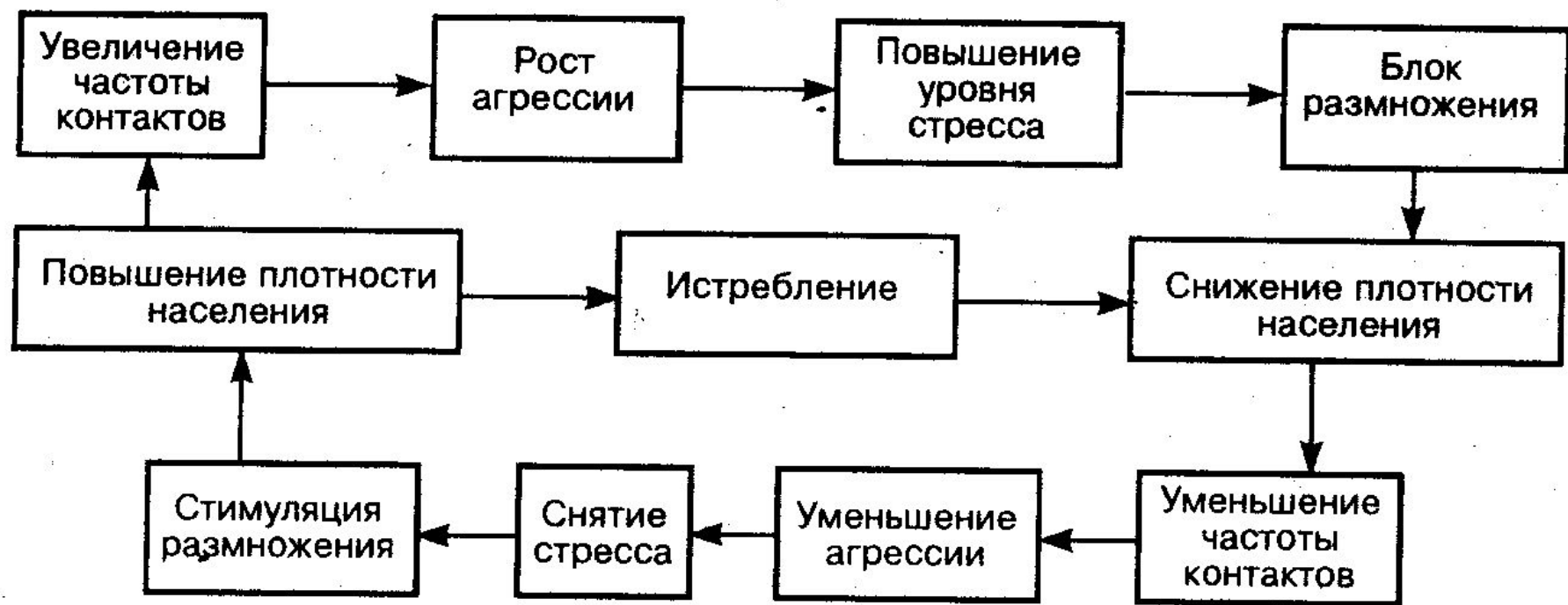
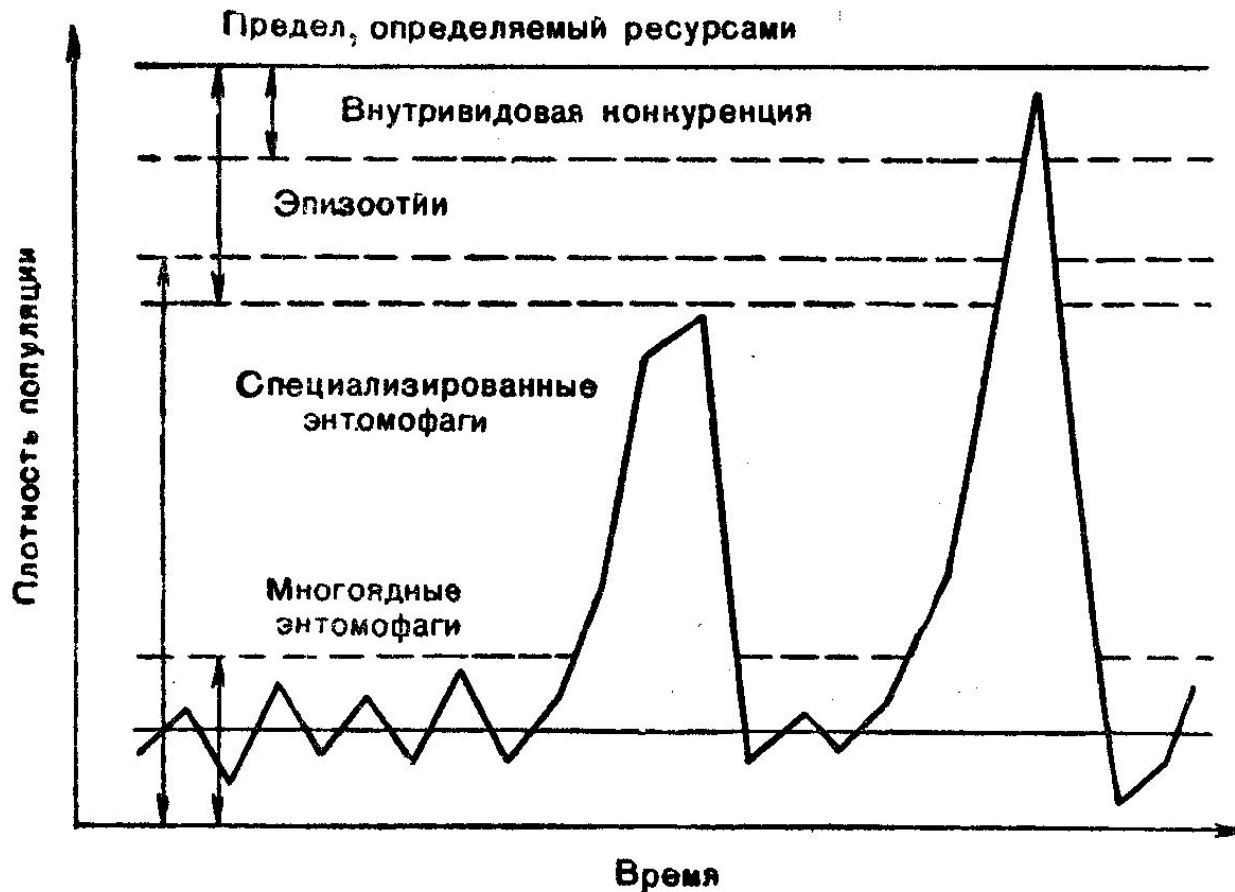


Схема популяционной авторегуляции плотности населения у грызунов (по С.А. Шиловой, И.А. Шилкову, 1977)

# Генетическая детерминация циклов

- Сформулирована Д. Читти (Chitty, 1960; 1964)
- Разнонаправленный отбор
- Экспериментальная проверка трудна. 7 пар со стадии нарастания, пересаживали в популяцию на стадии депрессии – вспышка численности.
- Мигранты отличаются по электрофорезу.

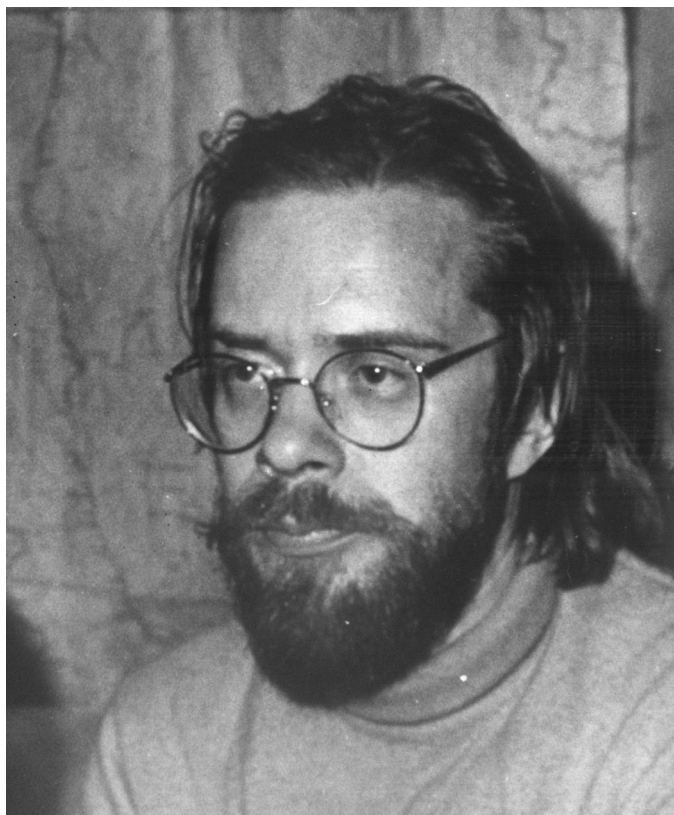
# Способ регуляции в зависимости от плотности по Г.А. Викторову



Пороги и зоны активности основных механизмов регуляции численности насекомых (по Г. А. Викторову, 1967).

# Итог: сегодняшняя ситуация

- Работы Илки Хански (Ilka Hanski)
- Работы Петра Турчина
- Работы Бориса Шефтеля





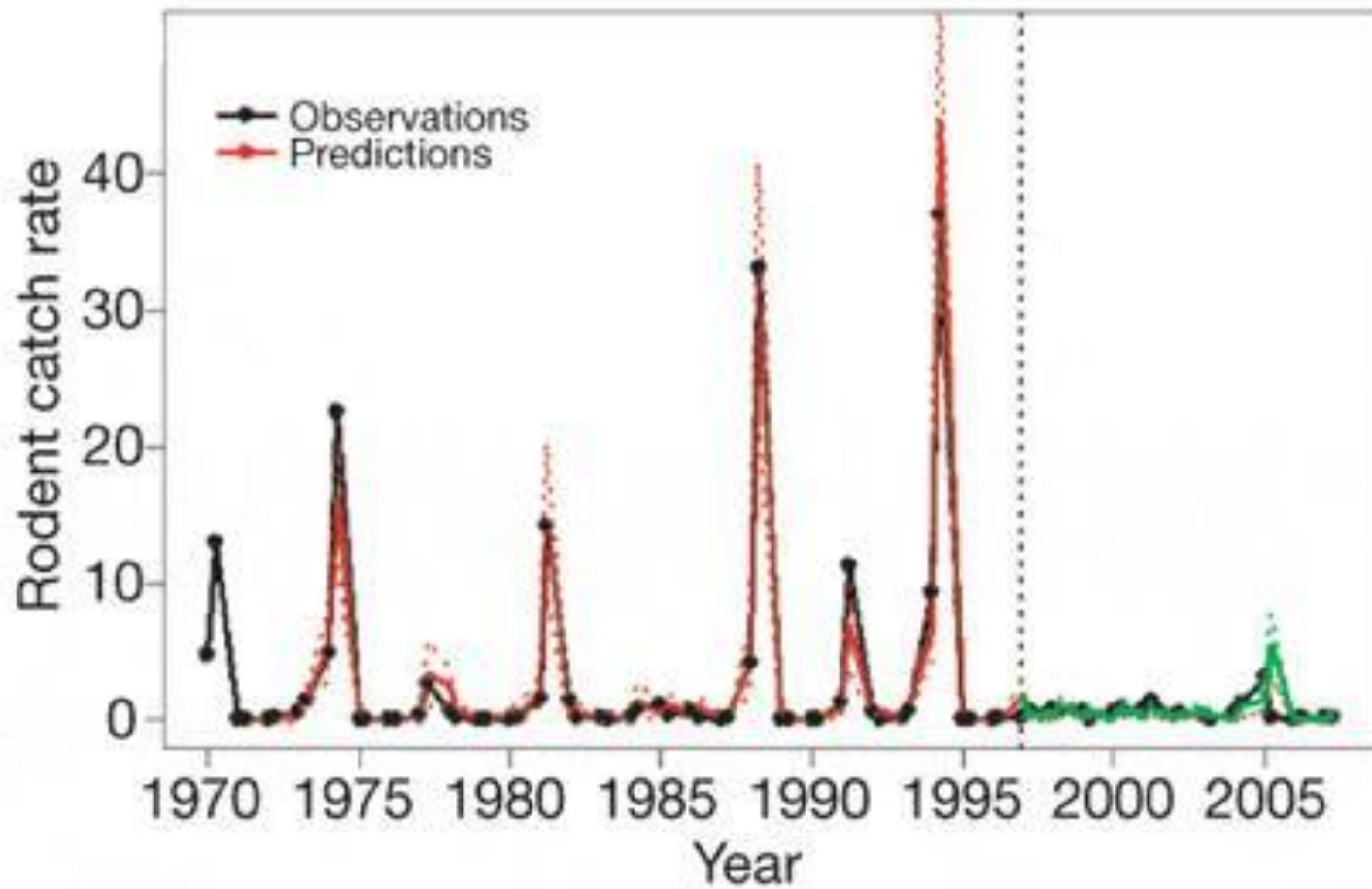
Илка Хански и его жена Ева Фурман прощаются с друзьями Наташей Моралёвой и Борисом Шефтелем перед посадкой в вертолет. Январь 1990, стационар «Мирное», Енисей



Благоприятность среды



Гетерогенность среды



# Предварительные выводы

- Четырехлетняя динамика грызунов, по-видимому, задается гетерогенностью среды + авторегуляцией (Шефтель)
- Зимнее размножение крайне важно
- Математической модели, описывающей как это происходит, пока нет
- У леммингов есть еще 12-летний цикл («суперпики» накладываются на 4-летнюю динамику), который непонятно чем задается