

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**

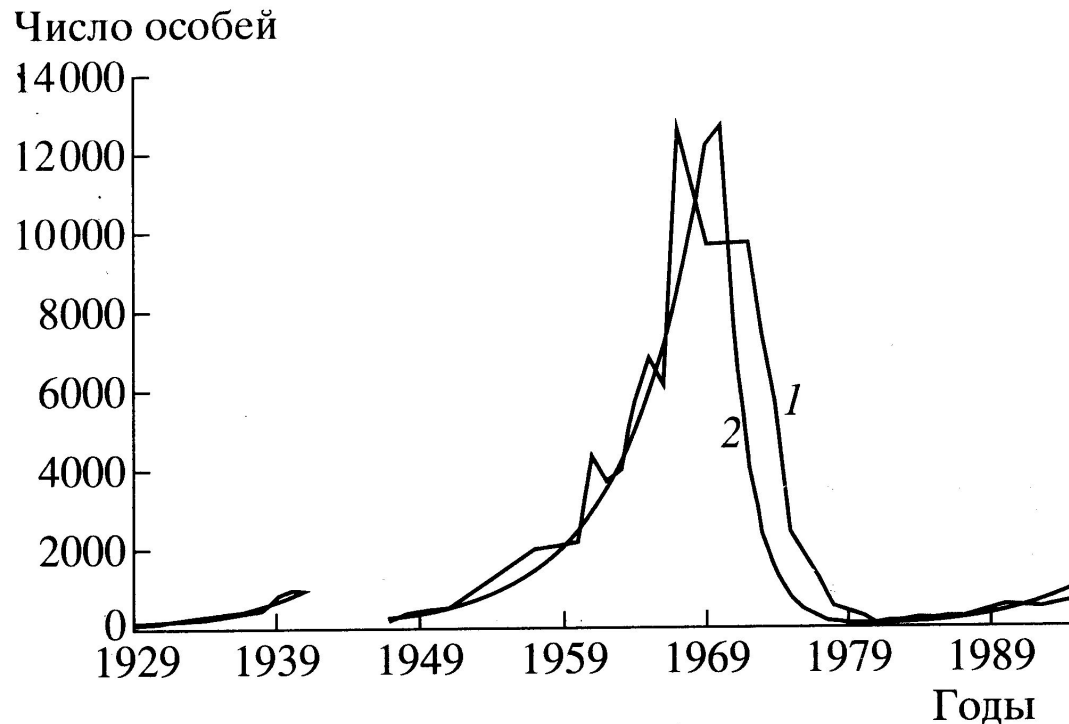
Если мы вернемся к представлению о пространственной структуре популяций как «морфологической» основы популяционного гомеостаза, то возникает вопрос, **как же объяснить огромное разнообразие пространственных организаций популяций?**

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 номадным 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.

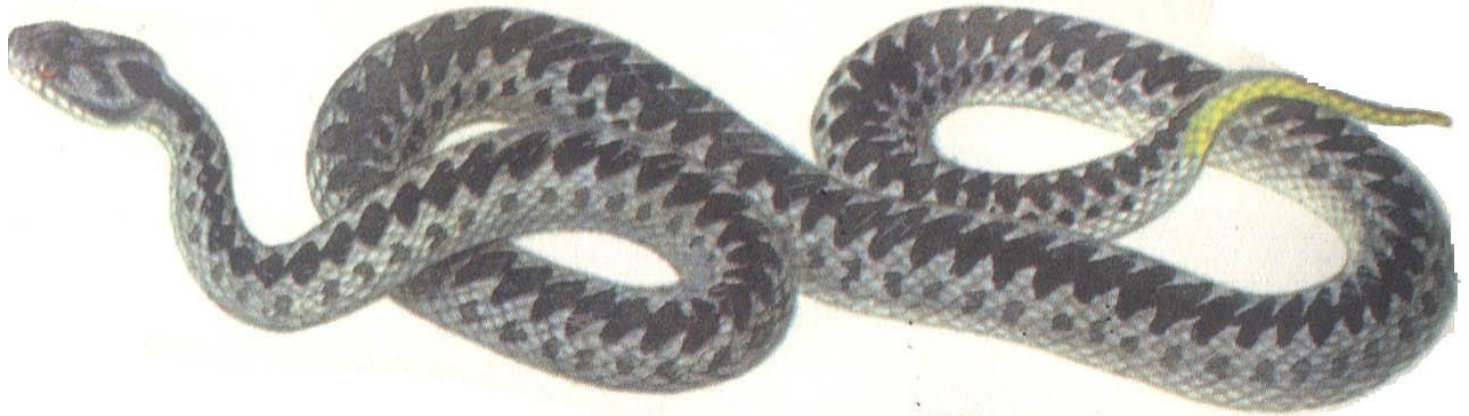
(Оседлые животные. Участки обитания)

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)





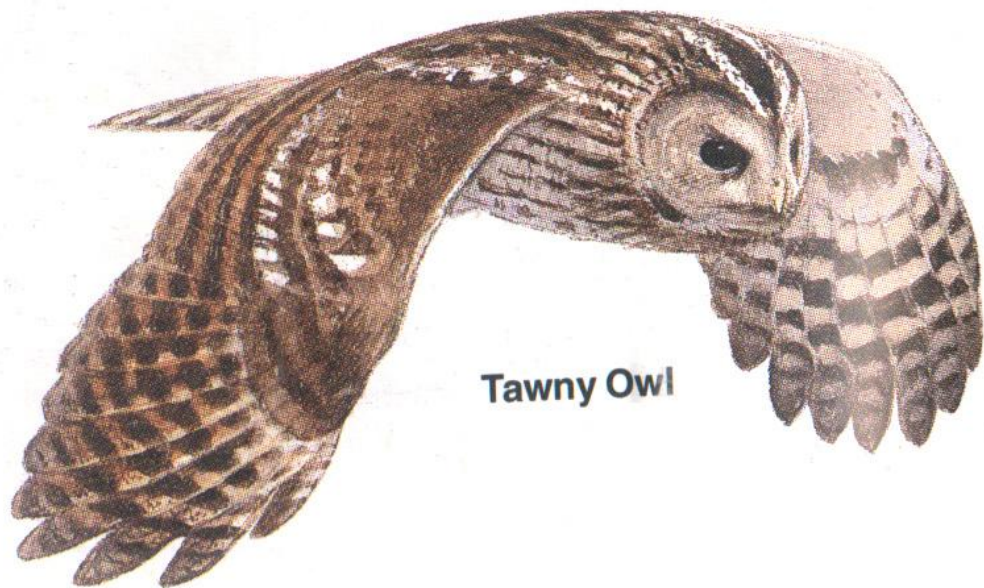
• Ушастая сова (*Asio otus*) в экспериментальной камере из 20 «оседлых» оленьих хомячков (*Peromyscus leucopus*) поймали 2 из 20, а мигрантов – 11 из 20.



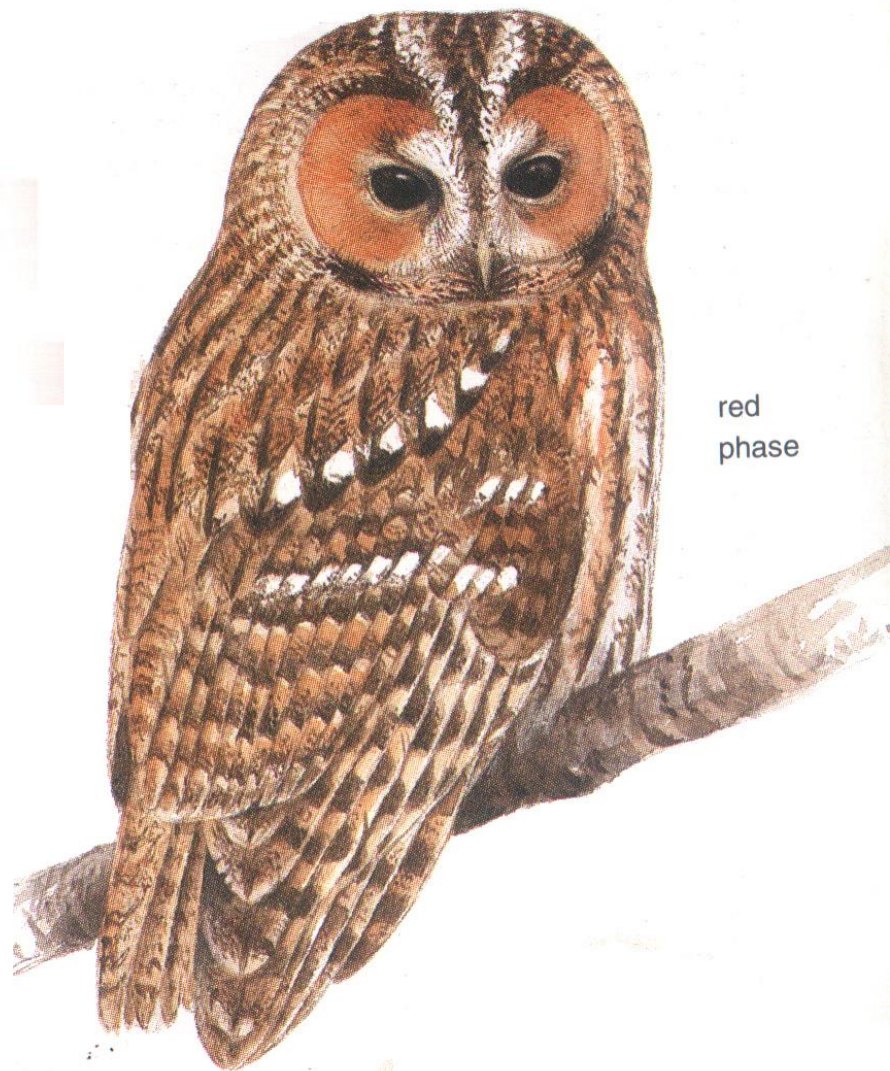
Сипуха (*Tyto alba*) на отлов
пенсильванской полевки
(*Microtus pennsylvanicus*),
незнакомой с территорией,
тратит 4-14 часов, а знакомой
10-43 ч.



MEADOW VOLE



Tawny Owl



red
phase

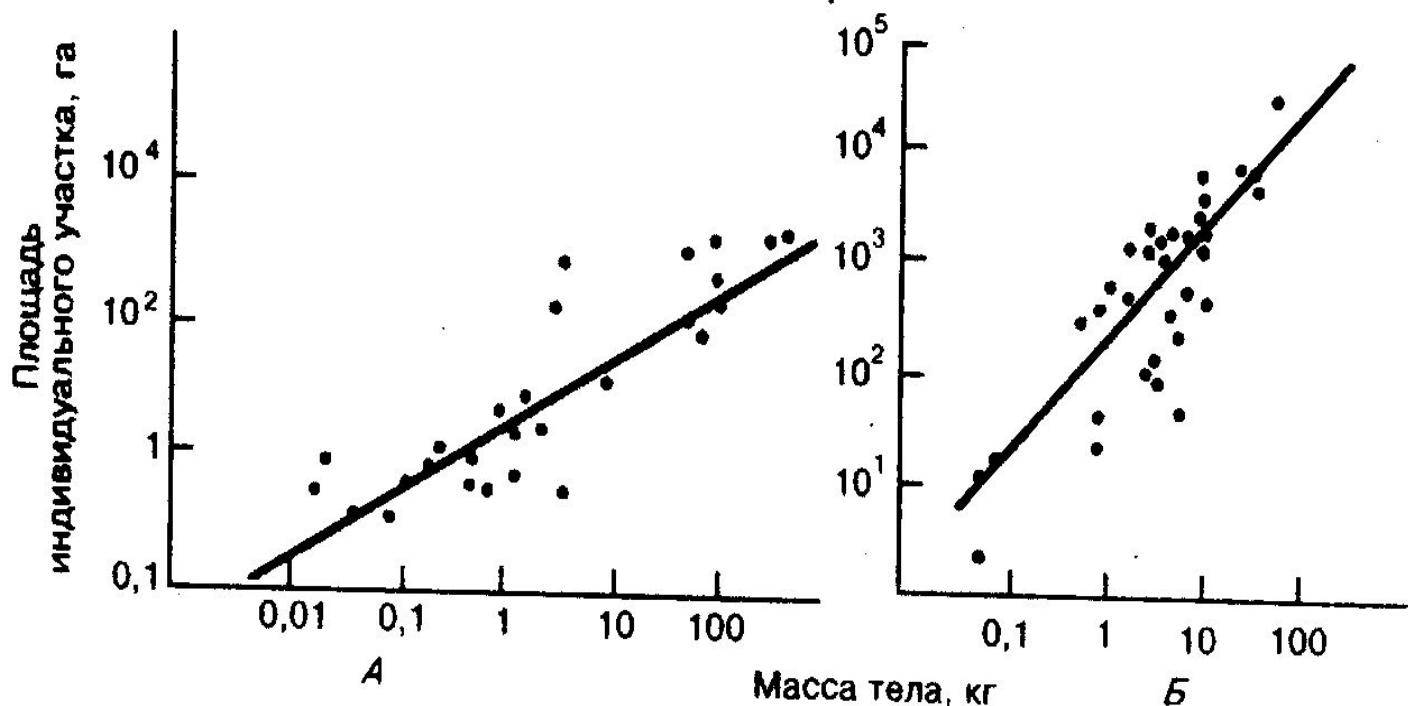
Территориальные неясыти (*Strix aluco*) живут до 5 лет, а нетерриториальные на 2 года меньше (Оксфорд, Англия).

*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

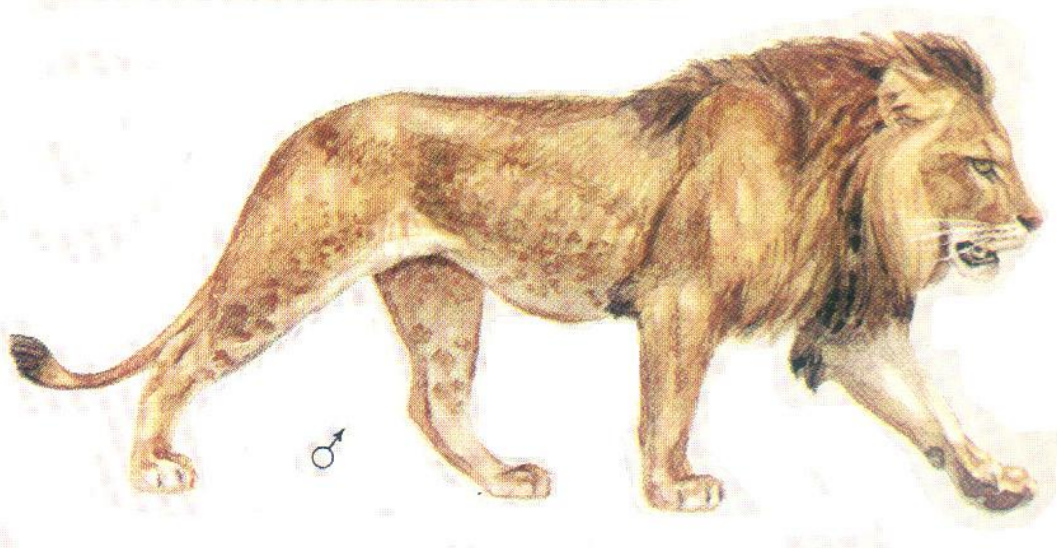
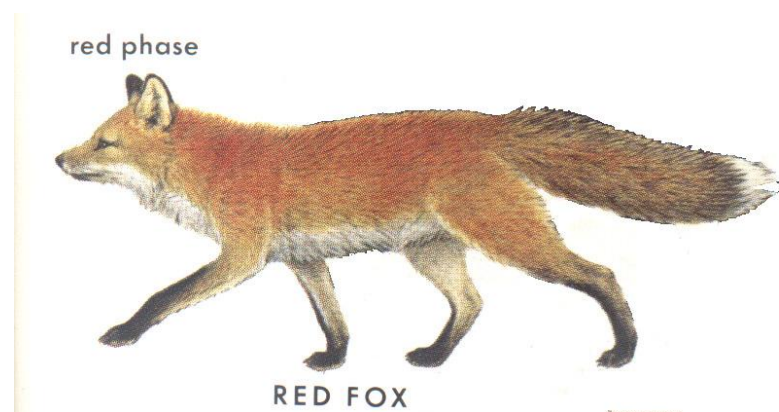
Размер участка и для хищных и для травоядных зависит от массы тела прямопропорционален – коэффициенты $2.71w^{1,02}$ и $170w^{1,03}$.

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).

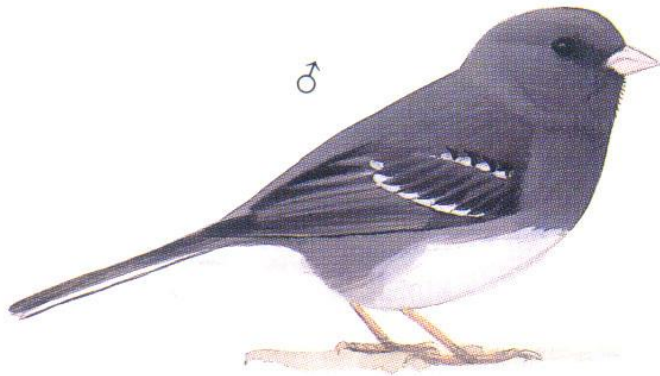
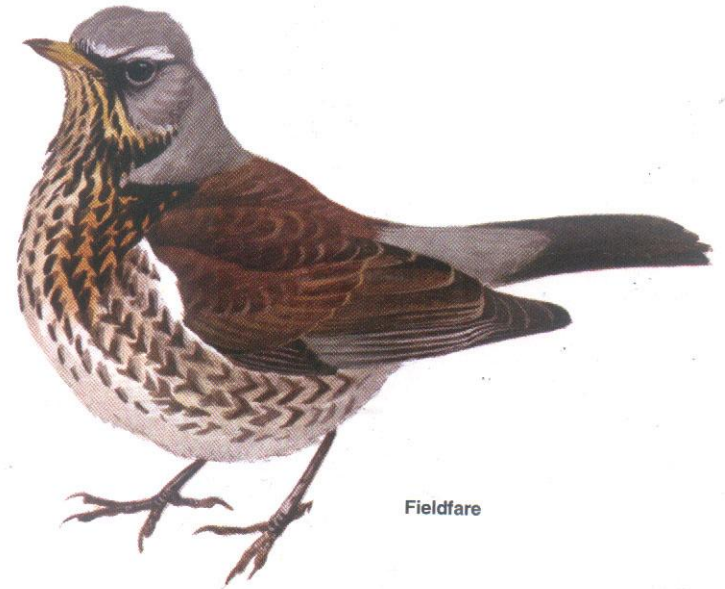
- Групповой образ жизни (стада, стаи) тесно связан с кочевками, что перераспределяет нагрузку на пищевые ресурсы, приводит к их иному использованию.

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.

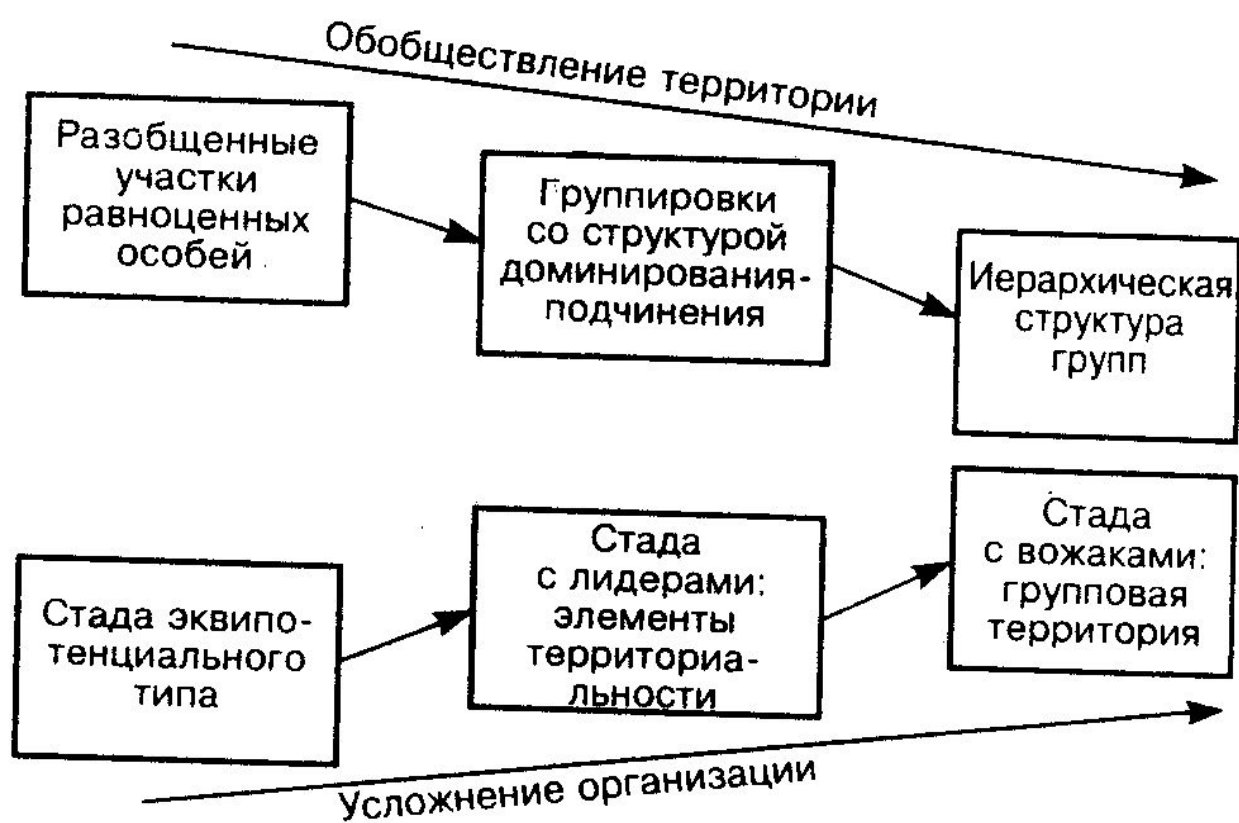
- Оповещение alarm calls (стаи птиц, суслики)
- У верховок реакция одинакова на вещество испуга и внешней вид щуки
- Активная оборона (стаи, стада).

2. Метаболический «эффект 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.

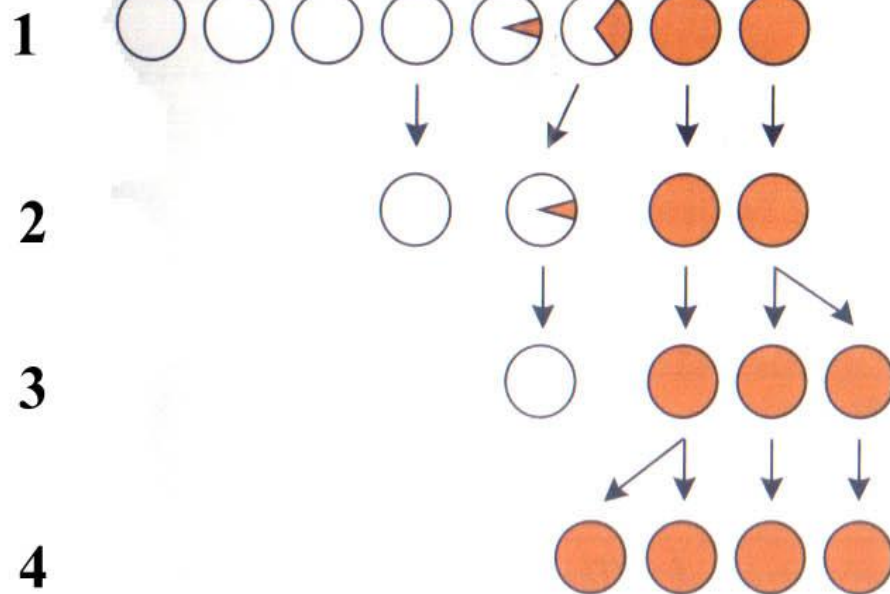
- Территориализм предохраняет от переэксплуатации
- Эпедейктическое поведение (примерный перевод с гр. представление и анализ выборки)

- 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

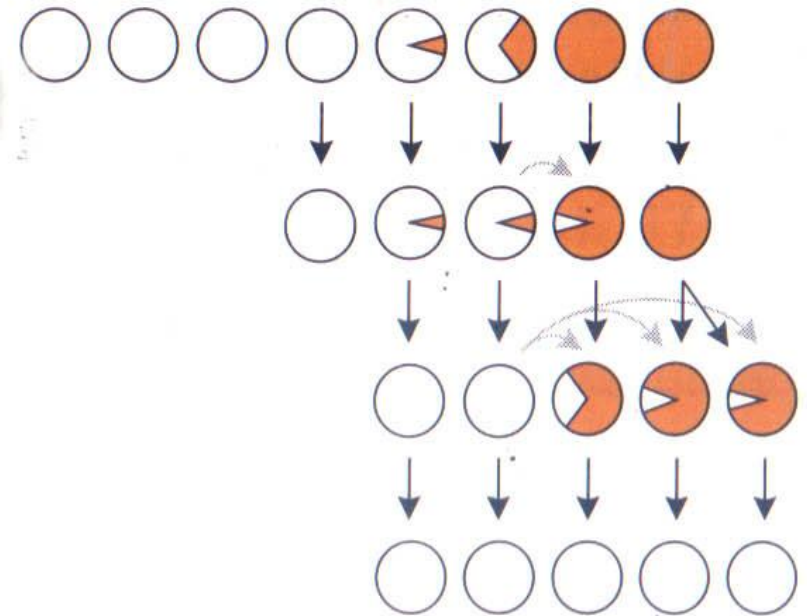
(А)

время



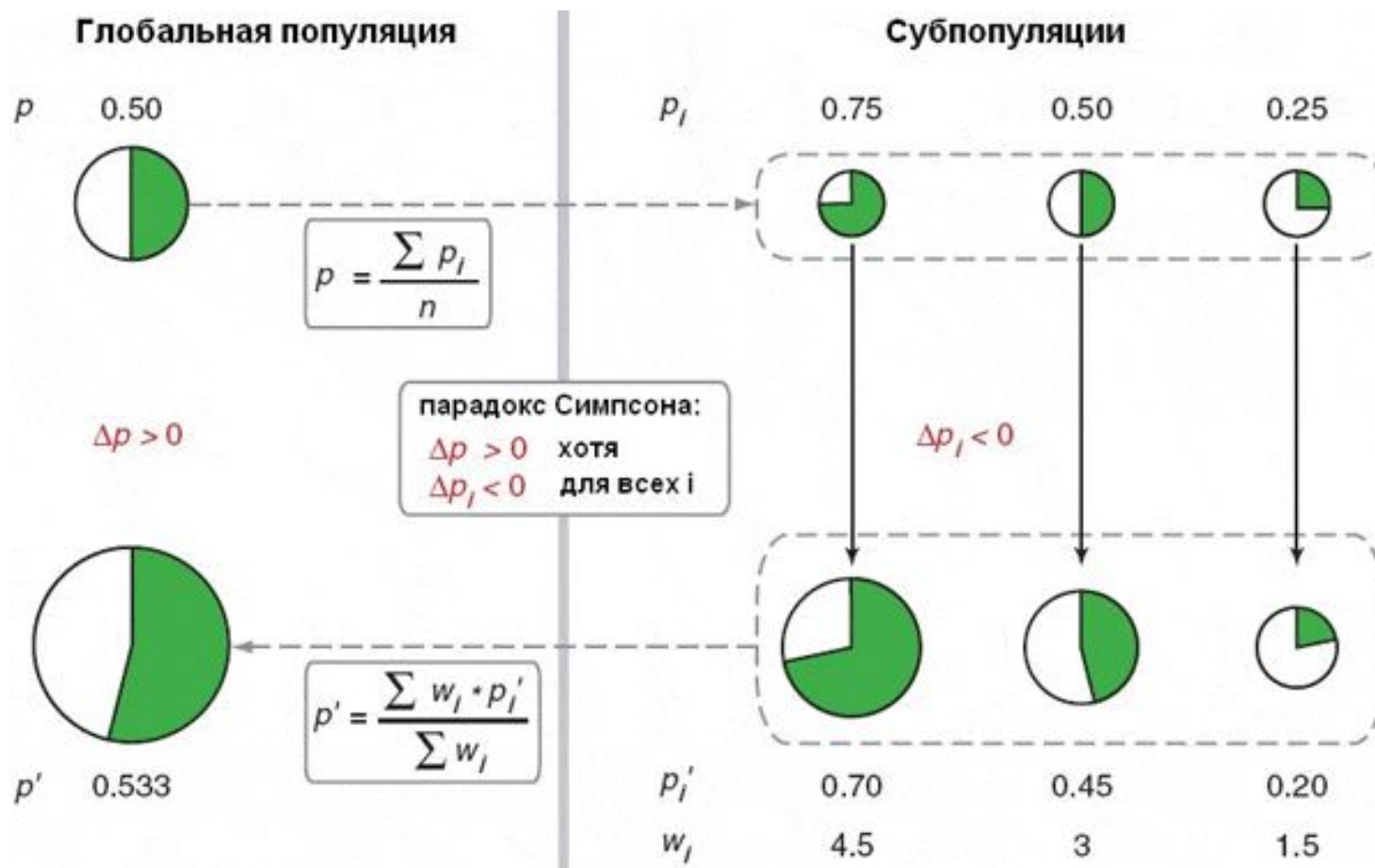
Остались только «альтруисты»

(В)



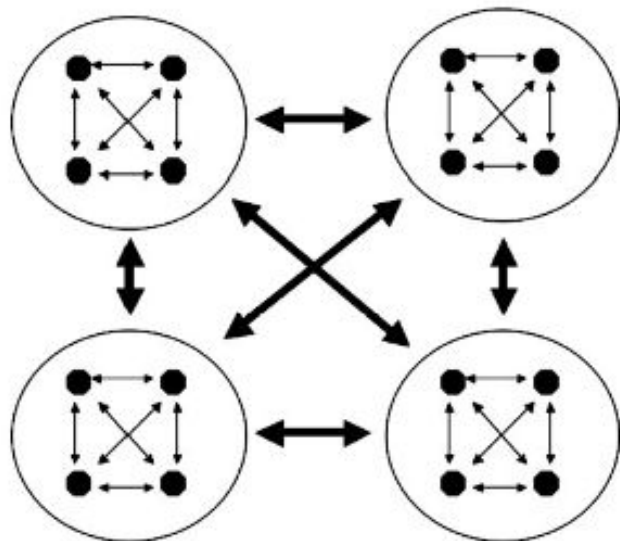
Не осталось «альтруистов»

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

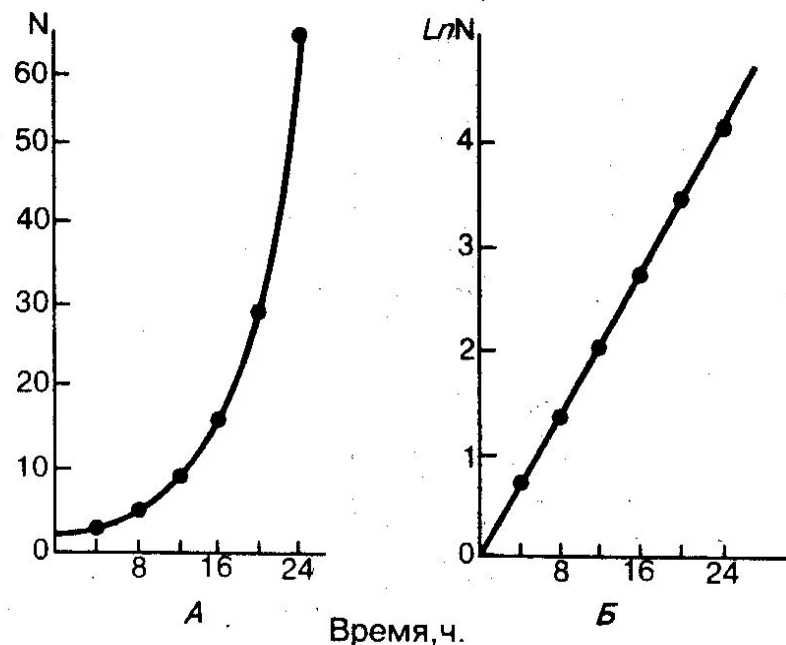
- ***Вторичное соотношение полов***
избирательность яйцеклеток,
особенности среды матки, влияющие на
вероятность оплодотворения,
различия в частоте имплантации
температурное определение пола
детенышей Пример: 85% самцов у
сайгаков после массового истребления
последних
- ***Третичное соотношение полов***
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 $r = dN/Ndt$

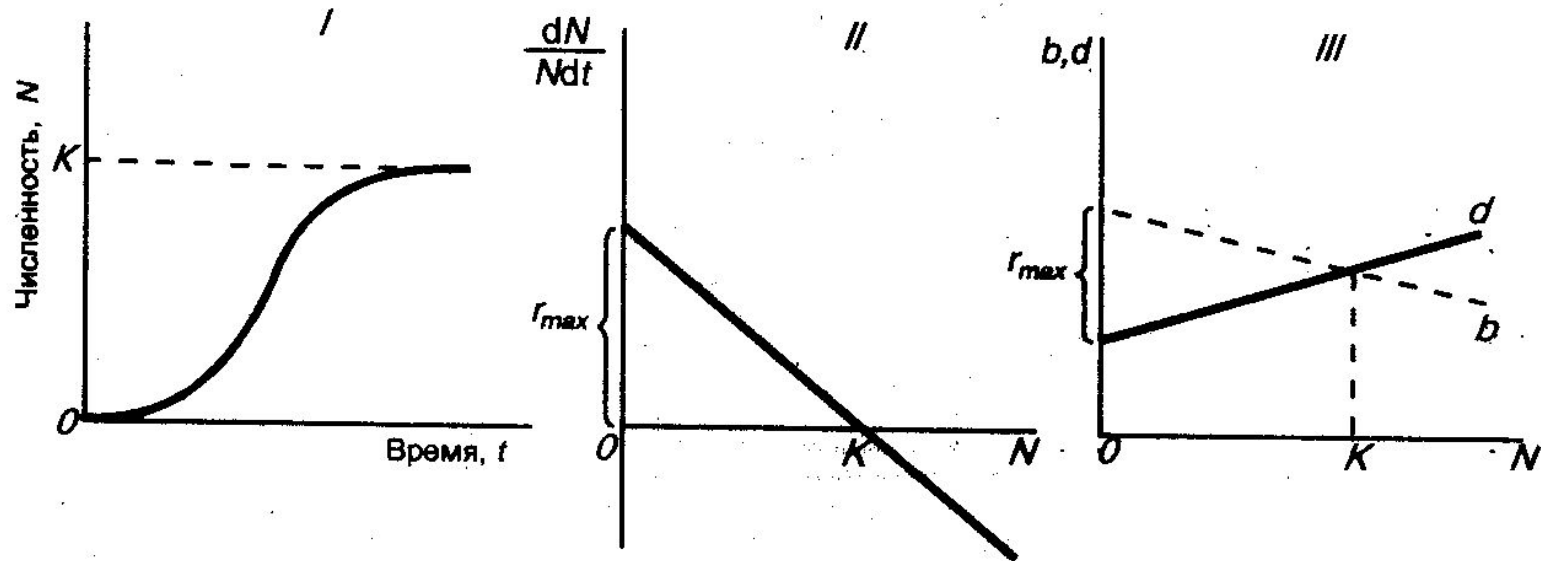


Экспоненциальная модель роста численности популяции одноклеточного организма, делящегося каждые 4 ч (по А.М. Гилярову, 1990):

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

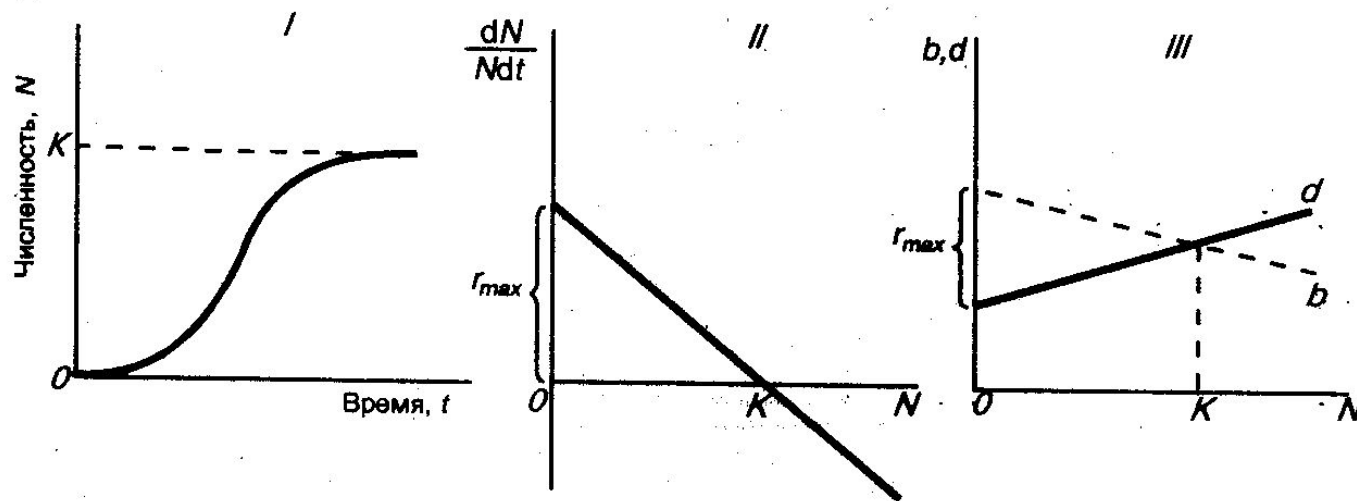
- В основе логистической модели лежит линейное снижение скорости удельного роста при увеличении численности

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

- 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



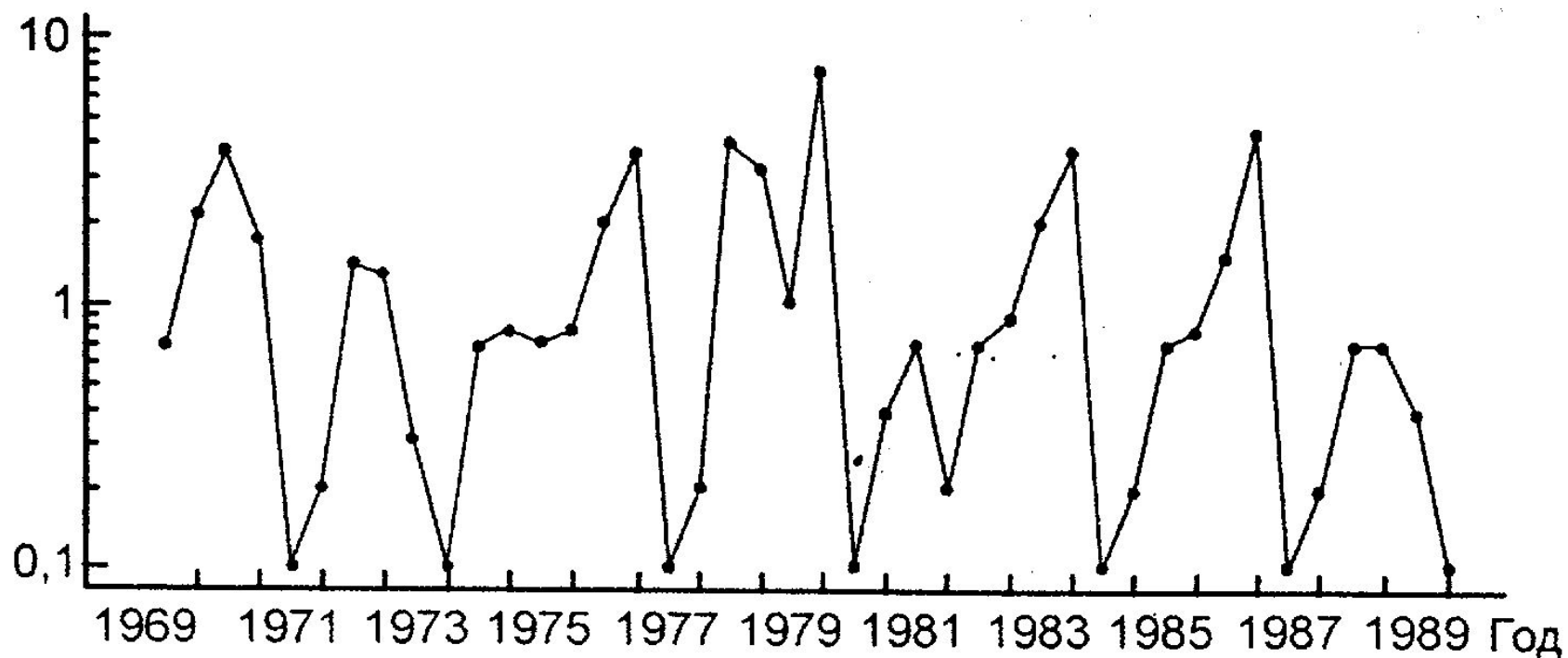
Логистическая модель роста популяции (по А.М. Гилярову, 1990):

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

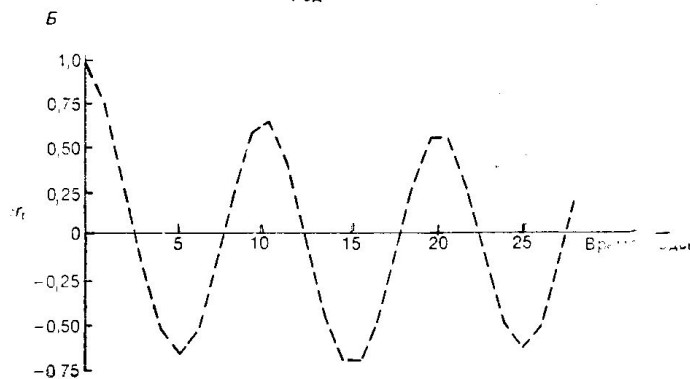
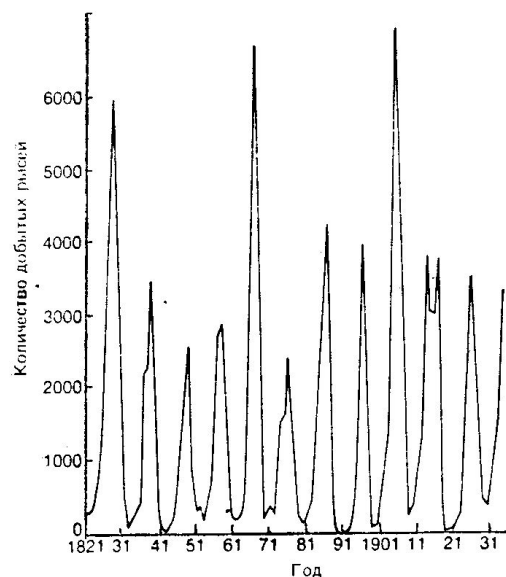
- В правой части логистической кривой наблюдается равновесие между рождаемостью и смертностью
- Действительно присутствует установление соответствия между ними в эволюционных масштабах. Например, у луны-рыбы 300 миллионов пелагических икринок, а у акул - несколько яиц.
- Снижение плодовитости коррелирует 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.

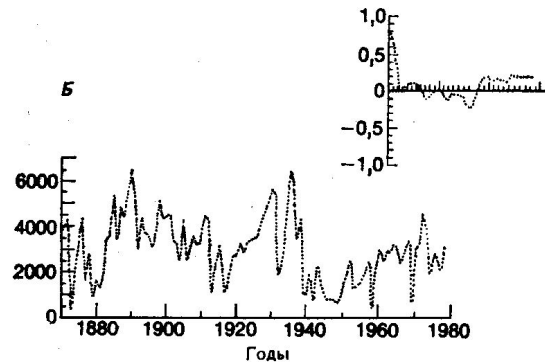
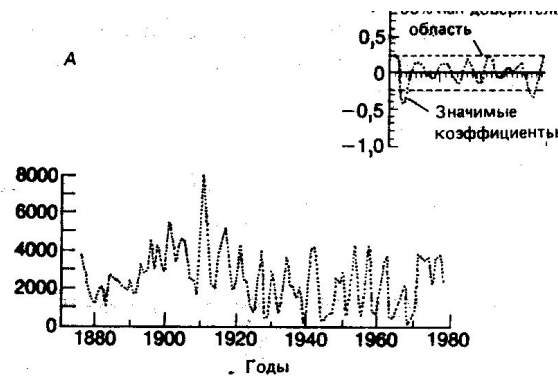


Динамика численности сибирского лемминга *Lemmus sibiricus* = *L. trimicronatus* в Чаунской низменности в 1969–1989 гг. Обозначения те же, что на рис. 2, 3 (по нашим данным и неопубликованным материалам В. Г. Кривошеева) (Чернявский, Лазуткин, 2004)

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 Моган, 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.

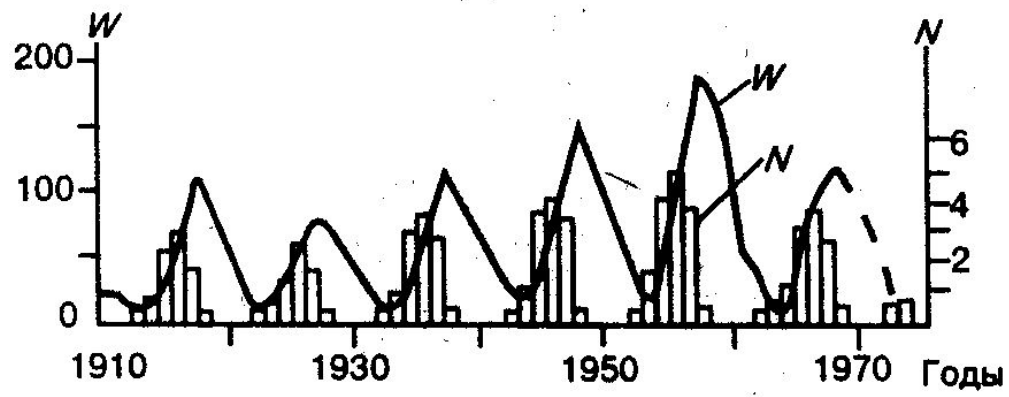
Б) Гипотеза связи циклов с солнечной активностью.

11 летний цикл, обнаружено совпадение для непарного шелкопряда и зайцев по материалам Гудзоновой компании

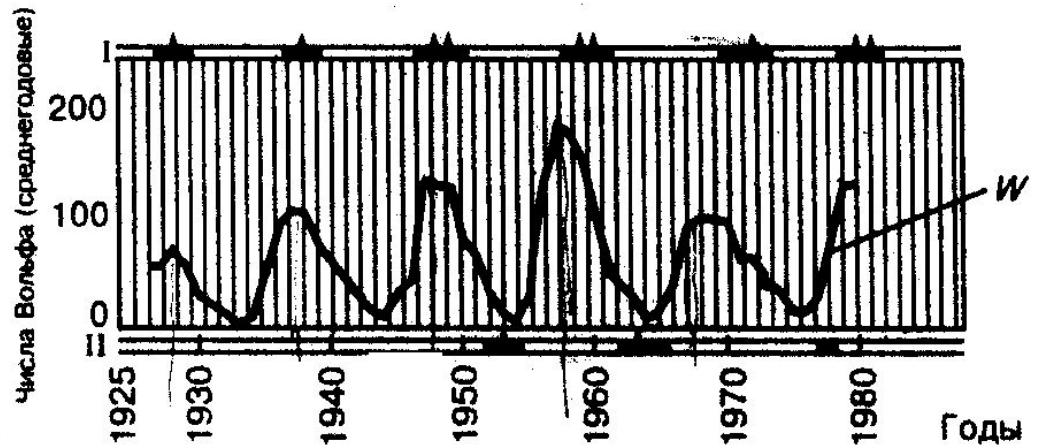
Предполагалось, что космическая активность действует прямо так и опосредованно. У нас эту идею развивал

Анатолий Александрович Максимовым на данных по водяной полевке.

I
I
C



А



Б

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

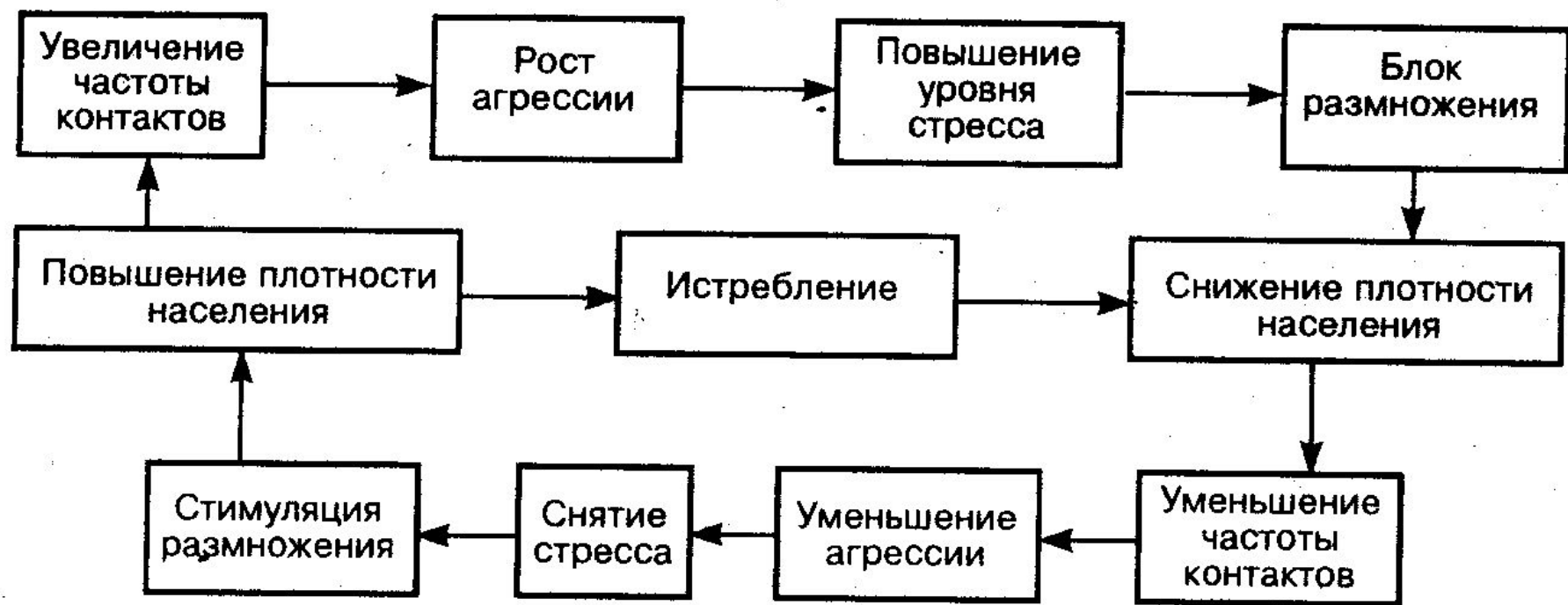
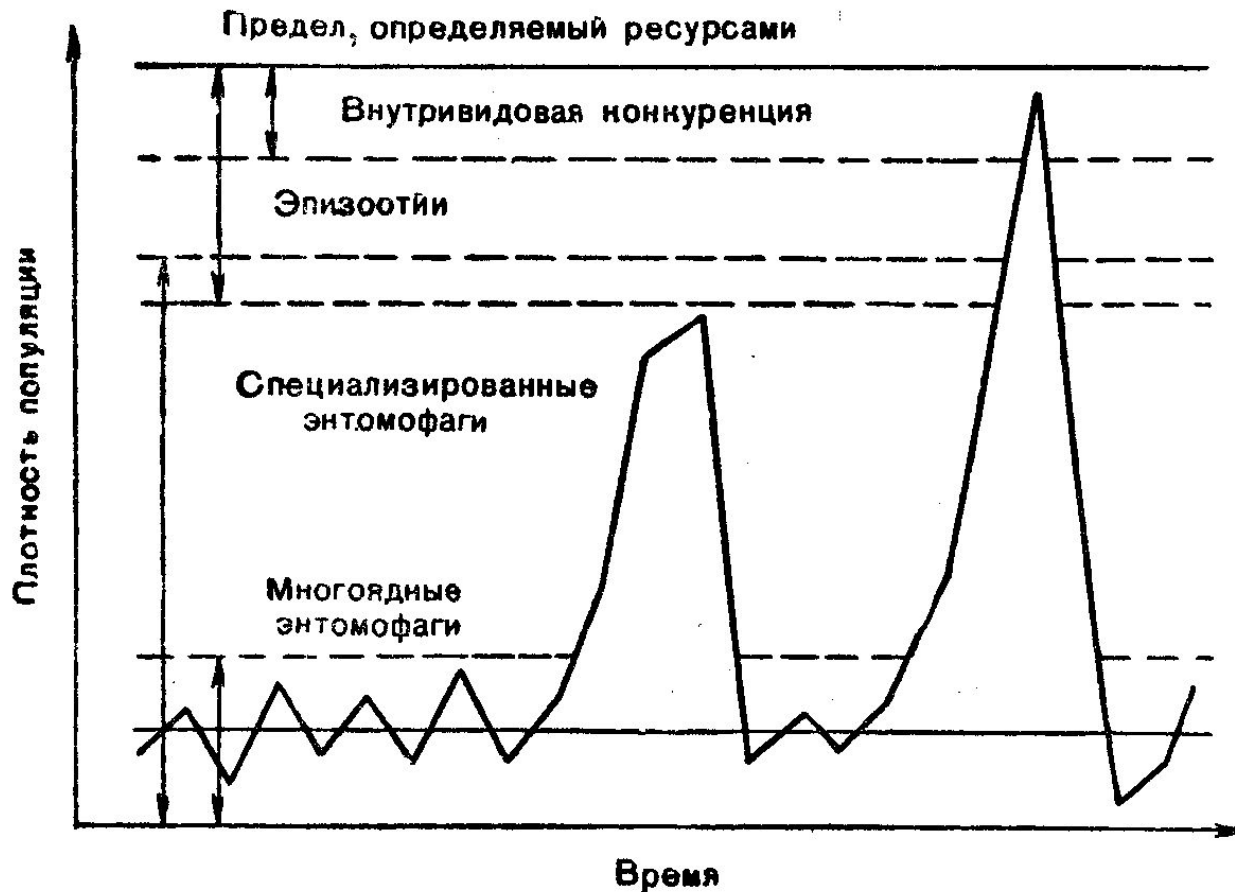


Схема популяционной авторегуляции плотности населения у грызунов (по С.А. Шиловой, И.А. Шилкову, 1977)

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.

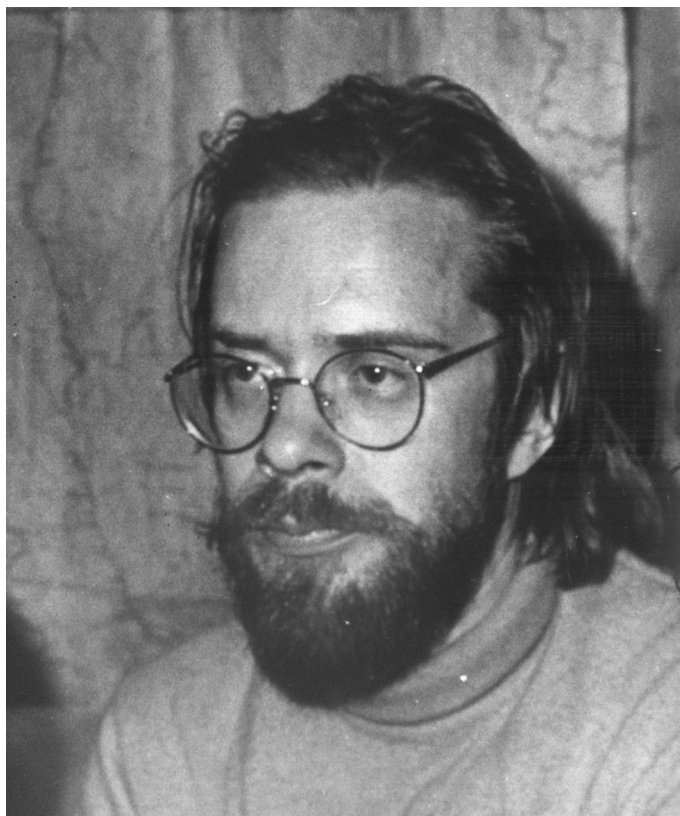
Способ регуляции в зависимости от плотности по Г.А. Викторову



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



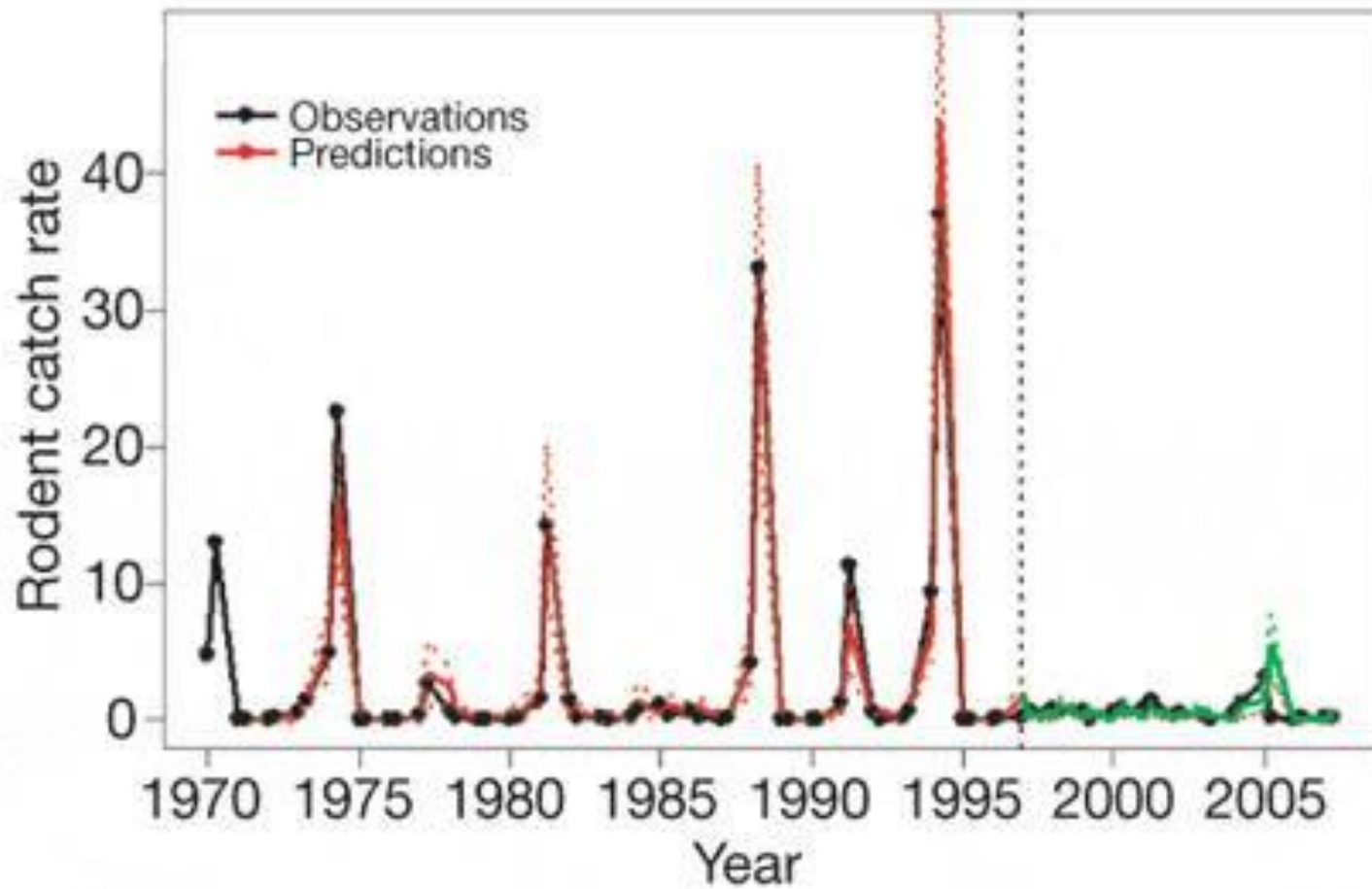


Илка Хански и его жена Ева Фурман прощаются с друзьями Наташей Моралёвой и Борисом Шефтелем перед посадкой в вертолет. Январь 1990, стационар «Мирное», Енисей

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