

Демэкология

*Вадим Михайлович Хайтов
к.б.н.
кафедра Зоологии
беспозвоночных
polydora@rambler.ru*

Что такое популяция?

Взгляд экологов

Определение из «учебника»

Совокупность особей одного вида, обладающих *общим генофондом* и занимающих определённую территорию. Контакты между особями внутри одной популяции чаще (что проявляется, например, в более высоком уровне *панмиксии*), чем между особями разных популяций.

*Биологический
энциклопедический словарь*

Определение из Википедии

In biology, a population is all the organisms of the same group or species, which live in a particular geographical area, and have the capability of *interbreeding*. The area of a sexual population is the area where interbreeding is potentially possible between any pair within the area, and where the *probability of interbreeding is greater than the probability of cross-breeding with individuals from other areas*.

<https://en.wikipedia.org/>

Определение из Википедии

Совокупность организмов одного вида, длительное время обитающих на одной территории (занимающих определённый ареал) и частично или полностью изолированных от особей других таких же групп.

<https://ru.wikipedia.org/>

Определение эколога-практика

Совокупность животных одного вида одновременно населяющих какую-либо территорию и находящихся во взаимодействии между собой.

Беклемишев, 1970

Принципиальные положения определения

- Особи одного вида (взаимодействующие друг с другом)
- Длительное время обитающие на одной территории (самовоспроизведение)
- Совокупность частично или полностью изолирована от других подобных групп

Фундаментальные популяционные параметры

- N - численность (обилие)
- B - рождаемость
- D - смертность
- I - иммиграция
- E - эмиграция
- A - территория популяции

Обилие организмов (N)

Показатели обилия популяции

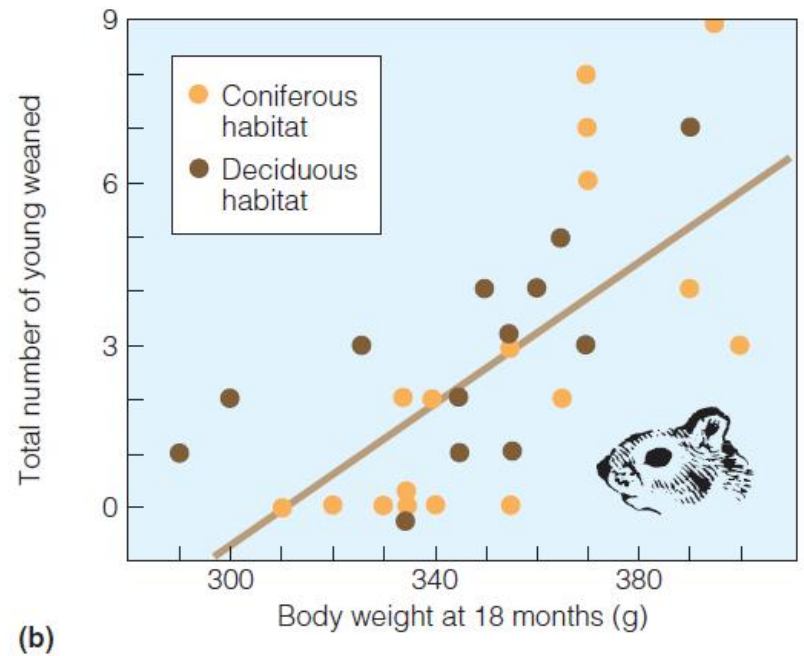
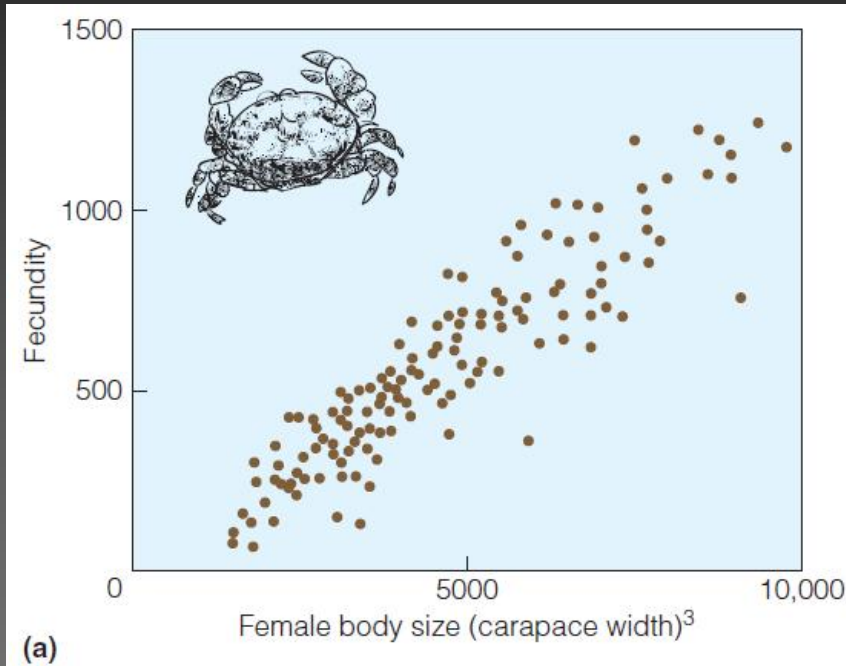
- Численность
- Плотность
- Биомасса
- Проективное покрытие
- Встречаемость

Рождаемость
(В)

Нельзя размножаться в отрыве от взаимодействия со средой

- Для размножения нужны ресурсы.
- Некоторые организмы «встраивают» экологические факторы (как абиотические, так и биотические) в свою репродуктивную систему
 - Ветроопыляемые растения
 - Растения, опыляемые насекомыми
- Среда регулирует сроки размножения
 - Сезонность размножения у многих организмов
 - Синхронизация вступления в размножение

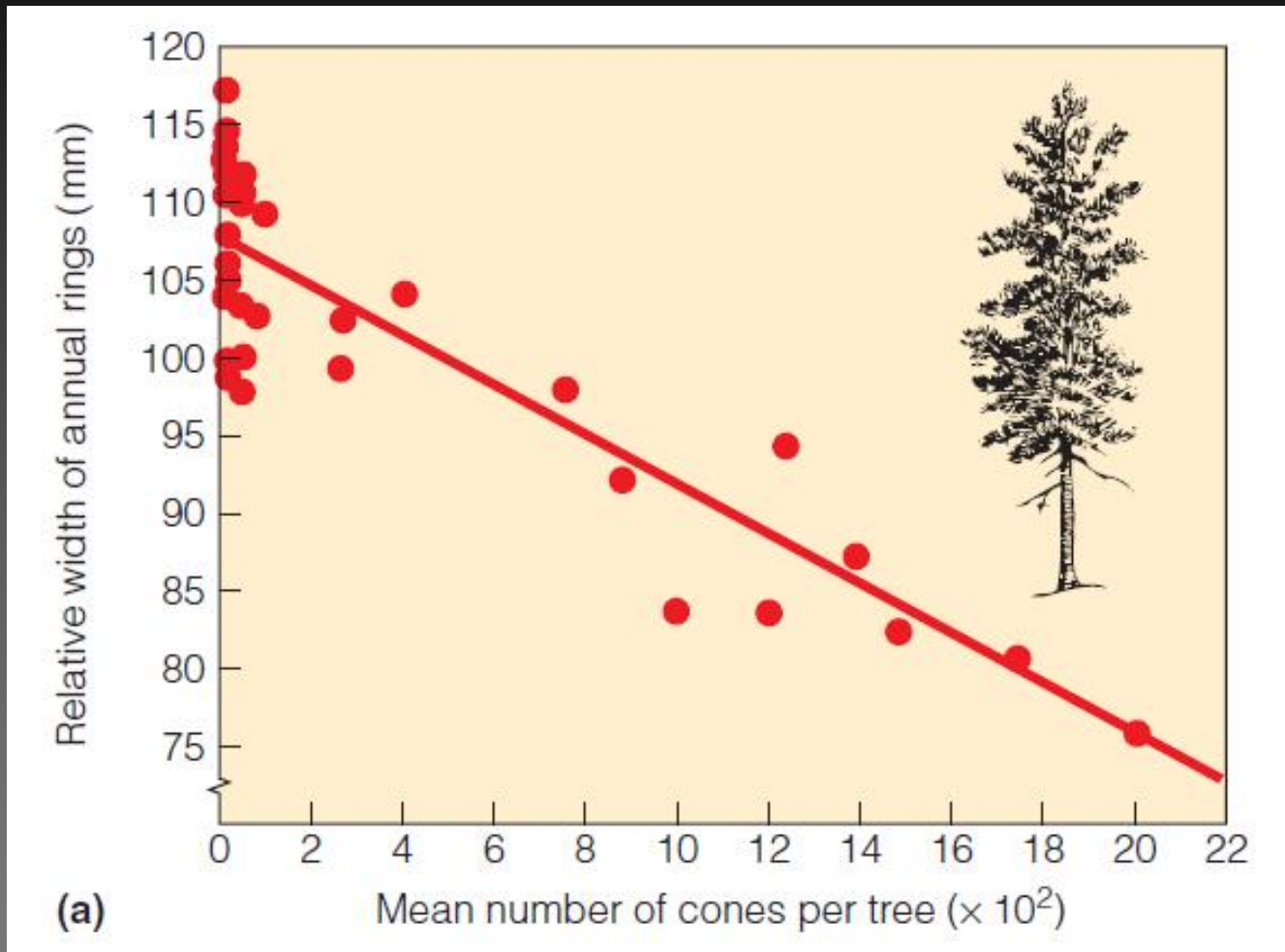
Для успешного размножения необходимо накопить ресурсы



Smith, Smith, 2012

*Более крупные организмы могут оставить
больше потомства*

За размножение придется заплатить



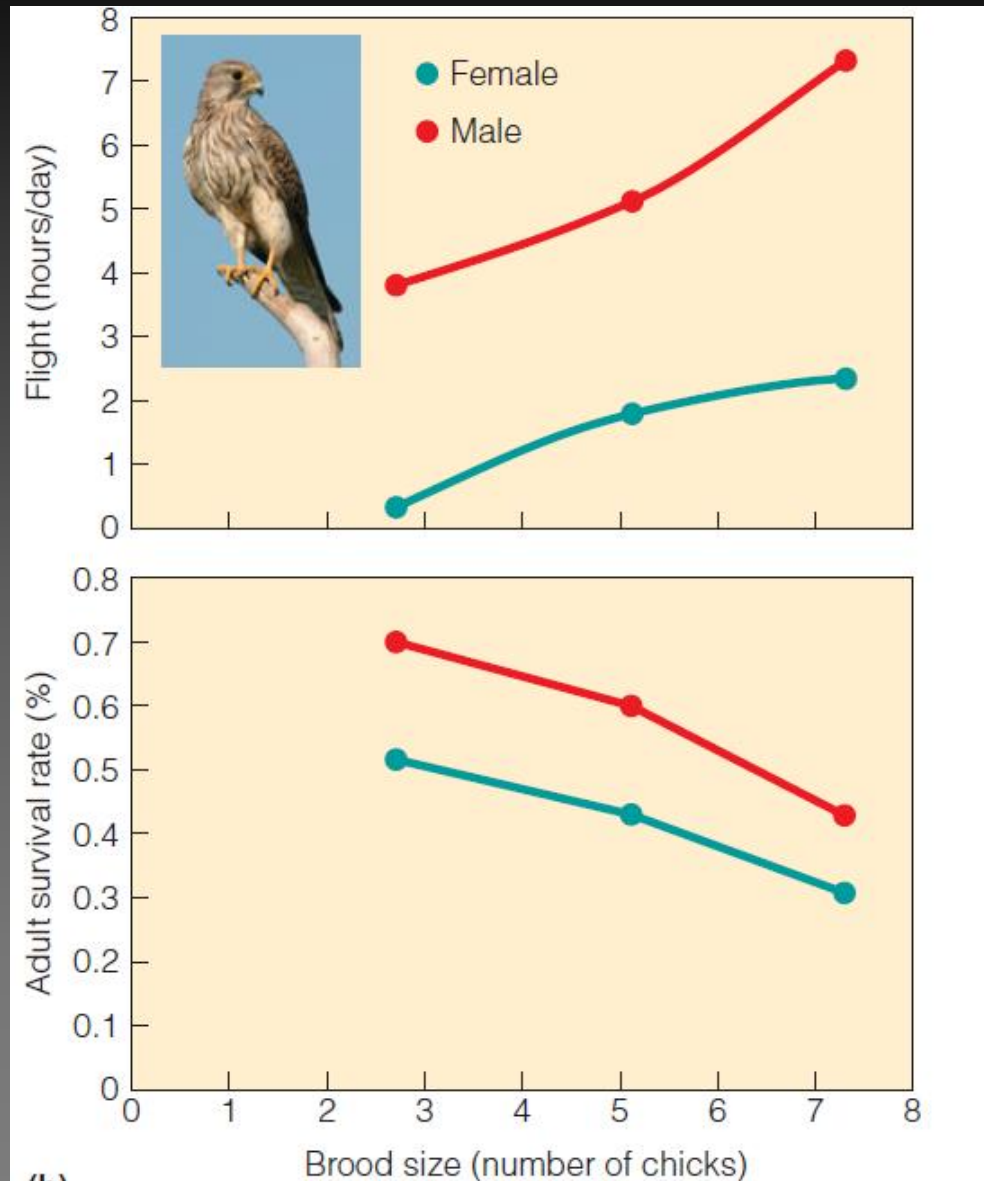
Smith, Smith, 2012

*Рост - комплексный показатель «благополучия» организма.
У многих организмов размножение подавляет рост.*

Забота о потомстве - ущерб для родителей

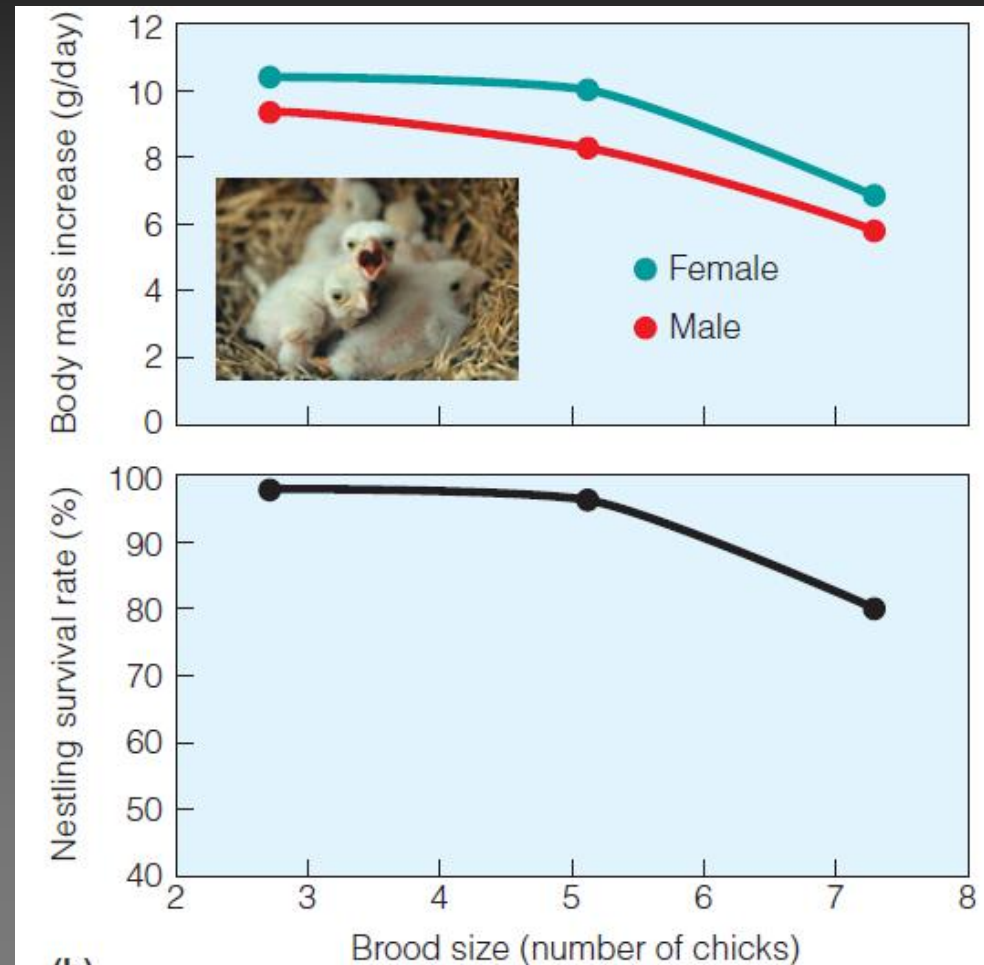
*Жизнь родителя сильно
изменяется в период
заботы о потомстве.*

*Потери энергии со стороны
родителей
пропорциональны
количеству потомков.*



Многочисленные потомки тоже страдают

- Вероятность выживания потомков при их большом количестве снижается даже при заботе со стороны родителей



Возможно две стратегии

- Затратить на каждого из потомков минимум энергии, но произвести их много .
- Плата: низкая вероятность выживания потомков и как следствие низкая стабильность популяции .
- Затратить на каждого потомка много энергии, сделать вклад в будущий успех потомства.
- Плата: мало потомков, высокая конкуренция за ресурсы.

r- и K-стратегии

r-стратегия, оппортунистическая стратегия:
максимально возможная скорость роста численности
(большая часть энергии уходит в неконкурентоспособных
потомков). Быстрая эксплуатация ресурсов.

K-стратегия, или равновесная стратегия: равновесие
с ресурсами, значительная часть энергии уходит в
создание крупного конкурентоспособного тела.

*Репродуктивная стратегия - черта вида,
выработанная в процессе эволюции.
Два вектора естественного отбора:
r-отбор и K-отбор.*

Черты организмов, как следствие двух типов отбора

Параметры популяции, направления действия отбора	<i>r</i> -отбор	<i>K</i> -отбор
Размеры особей	Мелкие	Крупные
Продолжительность жизни	Короткая, обычно менее года	Долгая, обычно более года
Смертность	Обычно катастрофическая, ненаправленная, <u>не зависящая от плотности</u>	Более направленная, <u>зависящая от плотности</u>
Кривая выживания	Обычно третьего типа	Обычно первого и второго типов
Размер популяций	Изменчивый во времени, не равновесный, <u>ниже предельной емкости среды</u> ; экологический вакуум; ежегодное заселение	Более постоянный во времени, равновесный, <u>близкий к предельной емкости среды</u> ; повторные заселения не являются необходимыми
Конкуренция	Изменчивая, часто слабая	Обычно острая
Отбор благоприятствует	Быстрому развитию, высокой скорости увеличения популяции, раннему размножению, единственному в течение жизни акту размножения, большому числу мелких потомков	Более медленному развитию, большой конкурентоспособности, более позднему размножению, повторяющимся в течение жизни актам размножения, меньшему числу более крупных потомков

Смертность
(D)

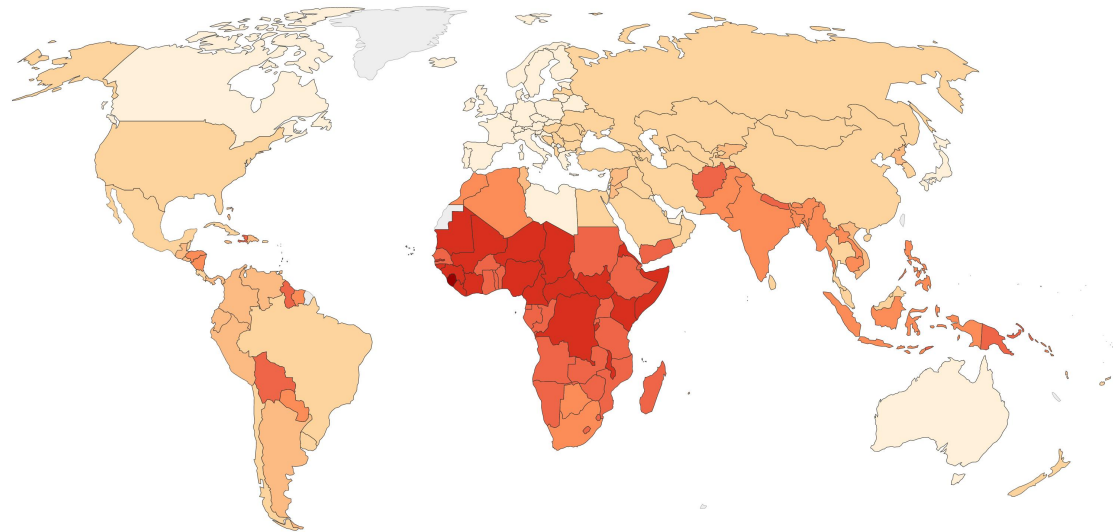
Смертность зависит от доступности ресурсов

*Женская смертность
во время
беременности и
после родов*

Maternal Mortality, 2015

Maternal mortality ratio is the number of women who die from pregnancy-related causes while pregnant or within 42 days of pregnancy termination per 100,000 live births.

Our World
in Data



No data 0 10 50 100 200 500 1,000 3,000

Source: Gapminder (2010) and World Bank (2015)

OurWorldInData.org/maternal-mortality • CC BY

<https://ourworldindata.org/maternal-mortality>

Эмиграция и Иммиграция (E, I)

Все организмы перемещаются

- Активное перемещение
- Пассивное перемещение

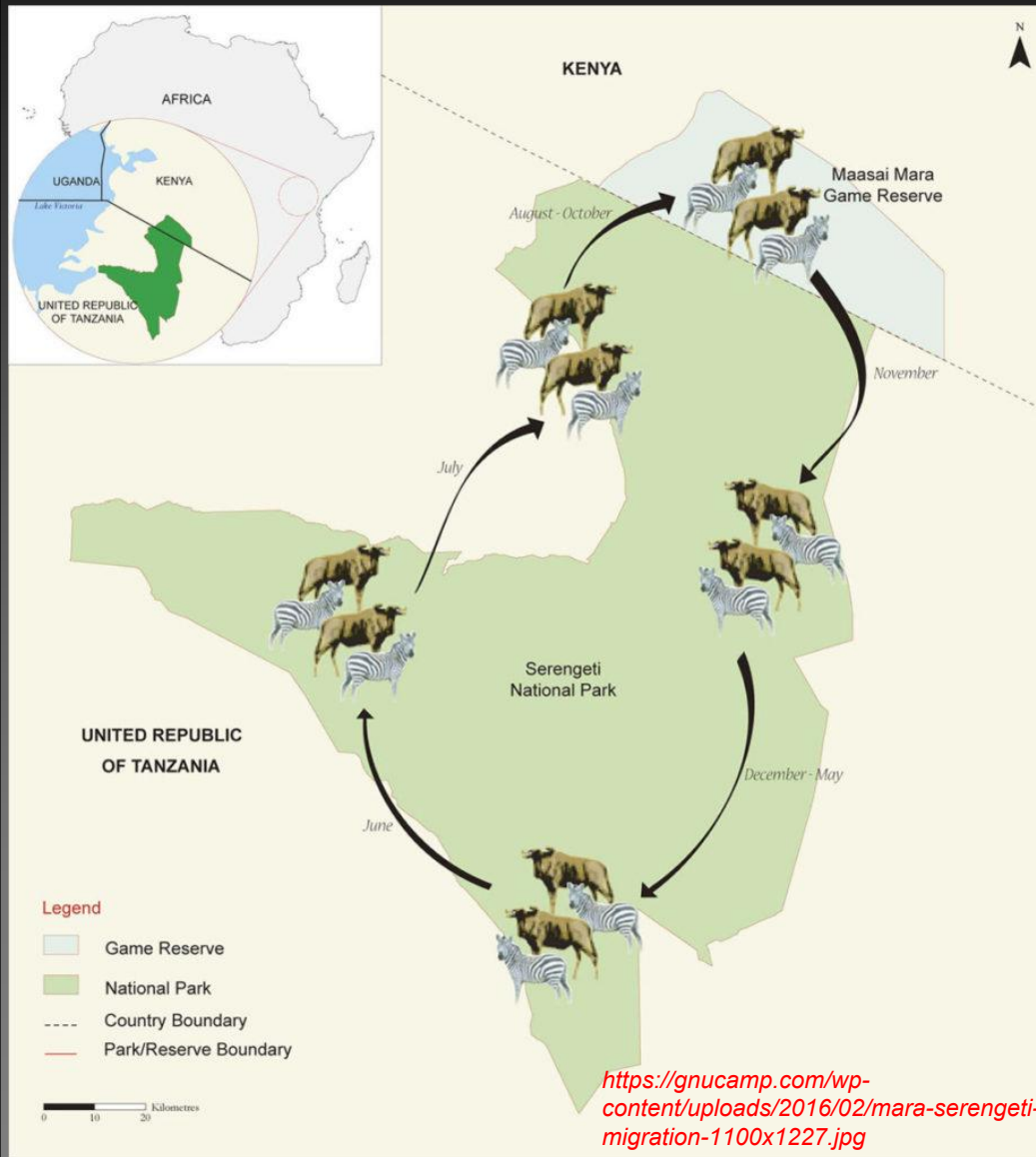
Пассивное перемещение за счет транспорта



https://st.depositphotos.com/1016729/4592/i/950/depositphotos_45926077-stock-photo-old-river-ship-with-overgrown.jpg

Почему иногда наблюдаются
массовые перемещения
особей?

Миграции, вызванные изменением кормовой базы



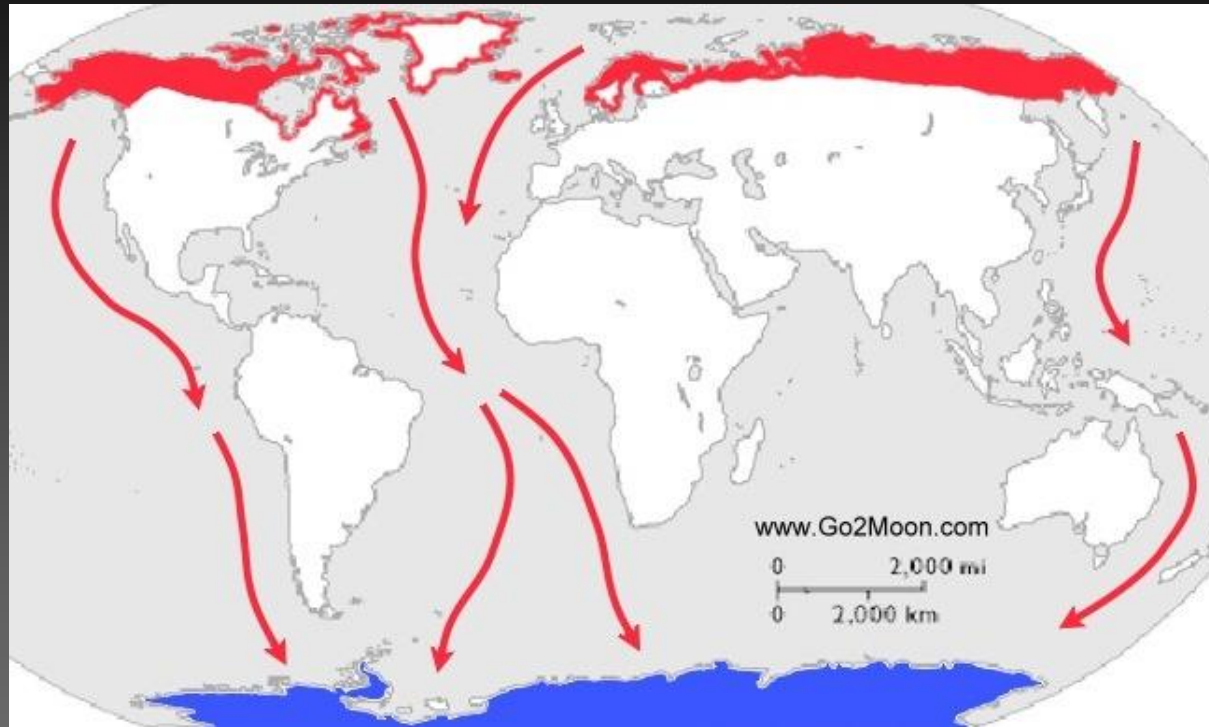
Территория популяции (A)

Локальные популяции



<https://www.nioz.nl/application/files/7615/4030/4865/macrozoobenthos-innopro-ellen-weerman.jpg>

Территория популяции полярной крачки



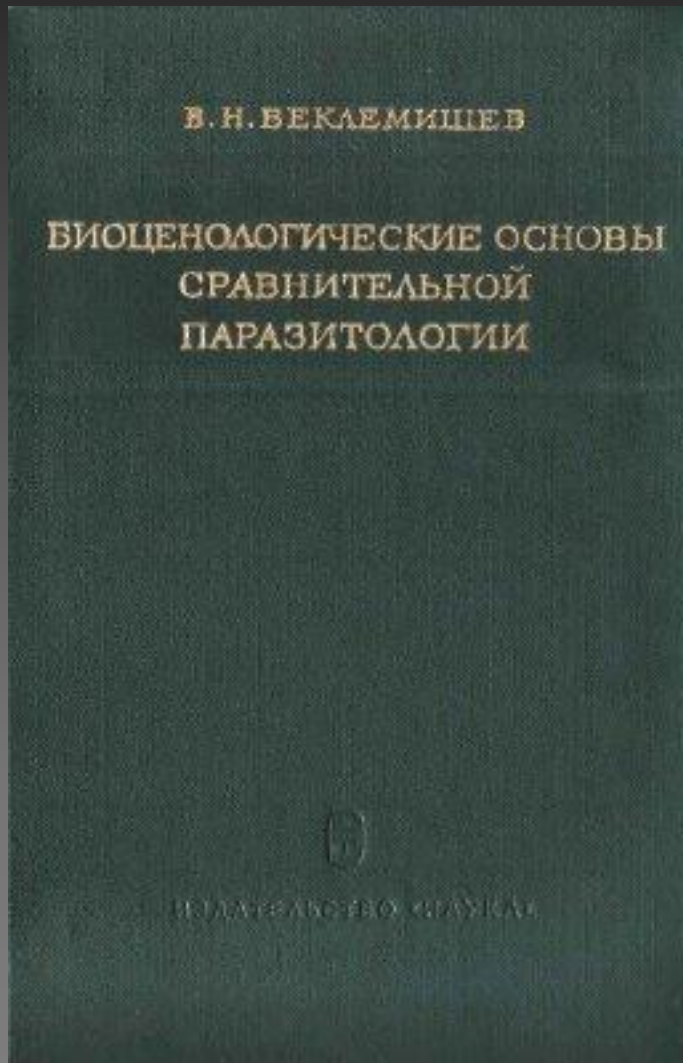
<https://michaelm.wpengine.com/wp-content/uploads/2010/10/ArcticTernMigrationMap.jpg>

https://www.reed.edu/biology/professors/srenn/pages/teaching/web_2006/SeyramButameFolder/images/Hover.jpg

© Arthur Morris / Birds As Art

Типы популяционных группировок

Владимир Николаевич Беклемишев



Независимые популяции

Репродукция особей в данной группировке обеспечивает самовоспроизведение в течение многих поколений.

Бывает и иначе



https://st2.depositphotos.com/3007604/5625/i/950/depositphotos_56259893-stock-photo-the-sheep-tick-ixodes-persulcatus.jpg



http://www.rspb.org.uk/community/cfs-file.ashx/___key/CommunityServer.Discussions.Components.Files/901/3652.RSPB.jpg

Популяция *Ixodes* на определенной территории может самоповоспроизводиться, но во время перелетов птиц сильно возрастает приток особей из других популяций.

Полузависимые и Зависимые популяции

Самовоспроизведение происходит в течение многих поколений, но большинство особей в популяции - это иммигранты.

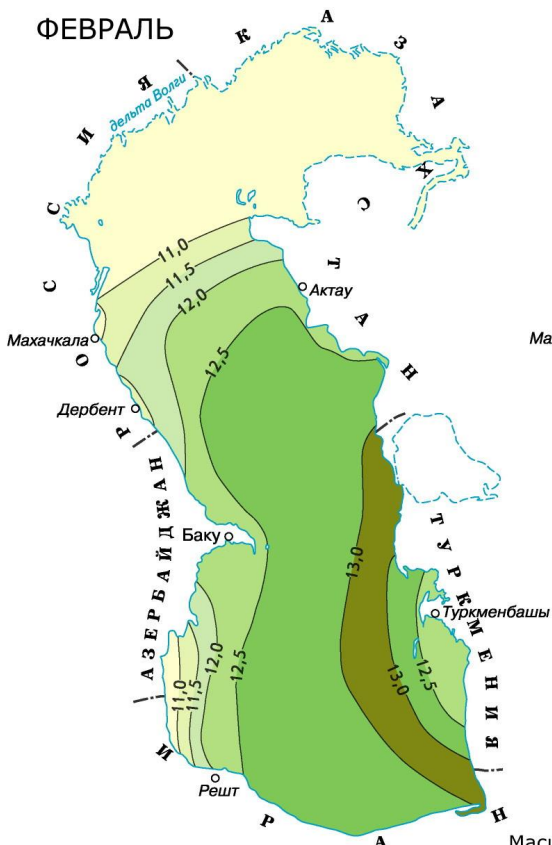
Особи способны к размножению, но группировка не способна к самовоспроизведению, численность популяции поддерживается за счет иммигрантов.

Бывает и такое

СОЛЕНОСТЬ ВОДЫ НА ПОВЕРХНОСТИ МОРЯ

ФЕВРАЛЬ

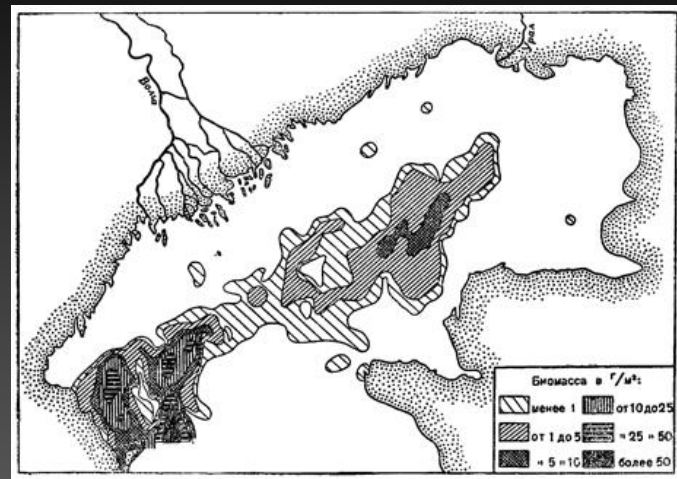
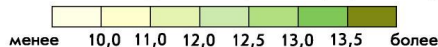
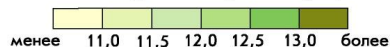
АВГУСТ



Масштаб 1:120000000

Соленость воды на поверхности (в промилле)

Соленость воды на поверхности (в промилле)



Alitta succinea



A. succinea интродуцированы в Каспий в 1939-1941 гг. В опресненных участках многочисленные нектохеты проходят метаморфоз, но взрослые особи не размножаются. Как называть такого рода группировки?...

Псевдопопуляции

Особи не размножаются. Группа особей представлена только иммигрантами.

Сапиенсы vs Неандертальцы



Африканский вид *H. sapiens* несколько раз выходил за пределы Африки и формировал локальные популяции в Евразии, но в ряде мест популяции исчезали и на их месте формировались популяции неандертальцев.... Итог нам известен. Как рассматривать такие временные группировки?

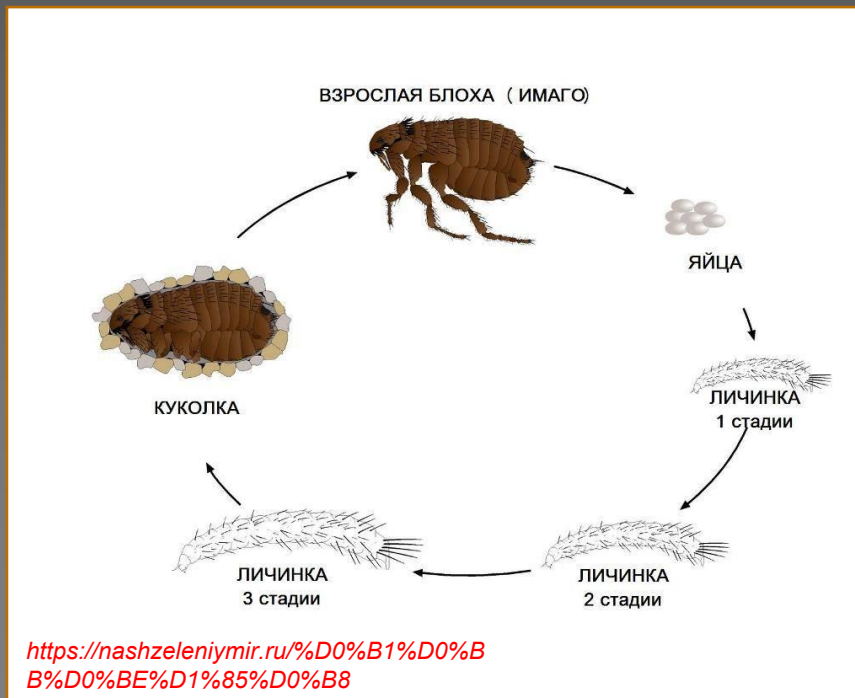
Временные и периодически возникающие популяции

При благоприятных условиях популяция возникает и может существовать несколько поколений. При смене условий на неблагоприятные группировка исчезает.

Суслики и блохи



Группировки блох в норах сусликов могут самоподдерживаться многие поколения. Но нор на одном поле может быть много... Как трактовать локальные группировки блох?



Микропопуляции

В пределах популяции есть
самовоспроизводящиеся относительно
независимые группировки.

Гетеротопные организмы



У многих животных разные стадии жизненного цикла обитают в разных средах. Как обозначать группы особей, которые в принципе не размножаются?...

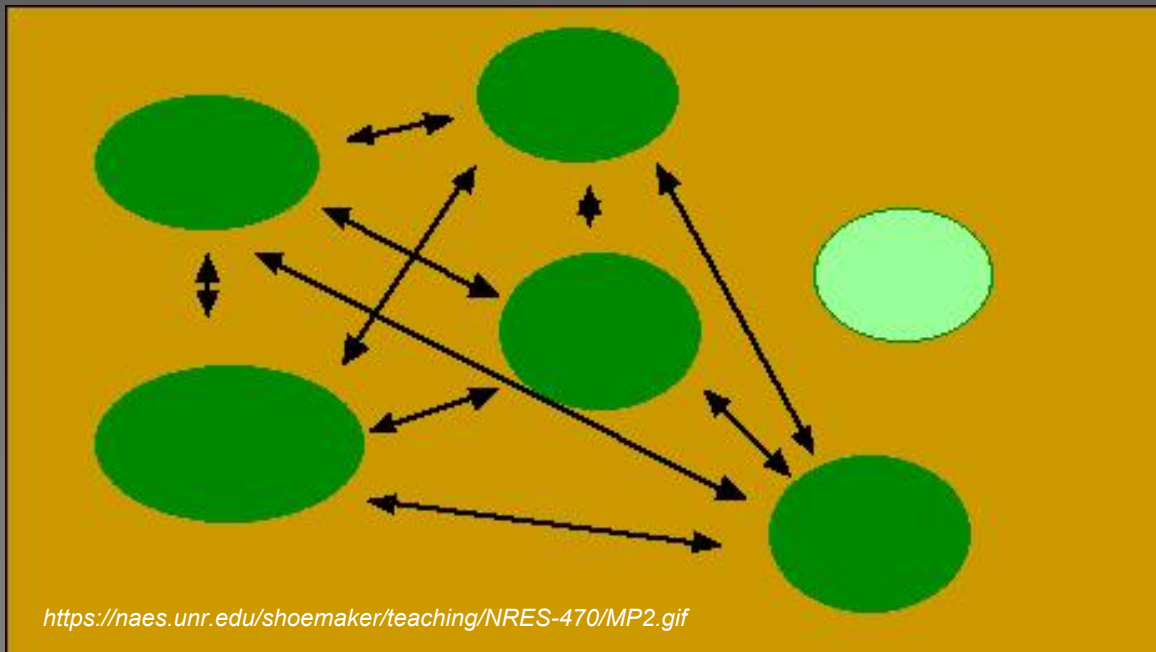


Гемипопуляции

У гетеротопных организмов - группы особей, находящихся на одной стадии жизненного цикла в специфических для них средах.

Метапопуляции

- Группа отделенных друг от друга локальных популяционных группировок, связанных друг с другом за счет мигрирующих особей.
- «Популяция популяций»



Метапопуляции организмов с планктонной личинкой

*Общий пул планктонных
личинок*

Поселения, разделенные несколькими километрами



А зачем все эти сложности с многообразием типов популяционных группировок?

- Многие свойства популяционных группировок характерны для одних типов, но отсутствуют у других.
- Есть модели, которые могут работать в случае одних типов группировок, но не будут работать в случае других.
- Важно понимать, с каким типом популяционной группировки мы имеем дело в конкретном случае.

Пространственная организация популяционных группировок

Случайное распределение особей в пространстве

- Среда более или менее однородна
- Нет сильных взаимодействий между особями.



Равномерное распределение

- Результат сильных внутривидовых взаимоотношений
 - Самоизреживание
 - Территориальное поведение



Групповое распределение

- Вегетативное размножение



<http://www.foteb.org.uk/Web%20Pictures/Wood%20Anemone4551.jpg>

Групповое распределение

- Репродуктивные скопления



Групповое распределение

- Социальные связи



https://avatars.mds.yandex.net/get-zen_doc/142473/pub_5a98fd2155876b8ea6dbbf7_5a98fd359d5cb32df7a6253b/scale_600

<https://venturebeat.com/wp-content/uploads/2012/12/black-marble.png?fit=874%2C536&strip=all>



Структура популяционных группировок

Что мы называем структурой?

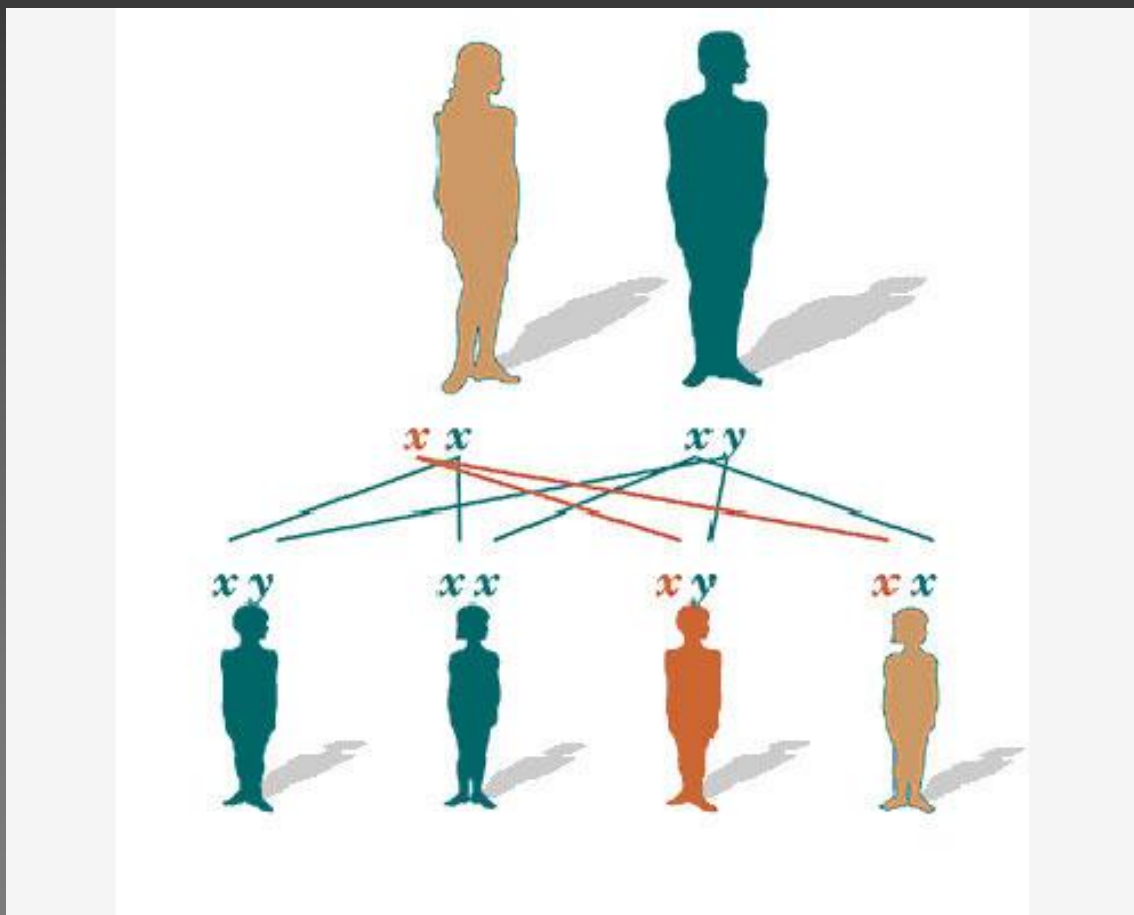
- Популяция разделяется на внутрипопуляционные группировки.
- Оценивается соотношение обилий таких группировок.

Основные аспекты

- Генетическая (фенетическая) структура
- Половая структура
- Возрастная структура
- Размерная структура

Половая структура популяции

Половая структура у млекопитающих



Существует очень много путей определения пола

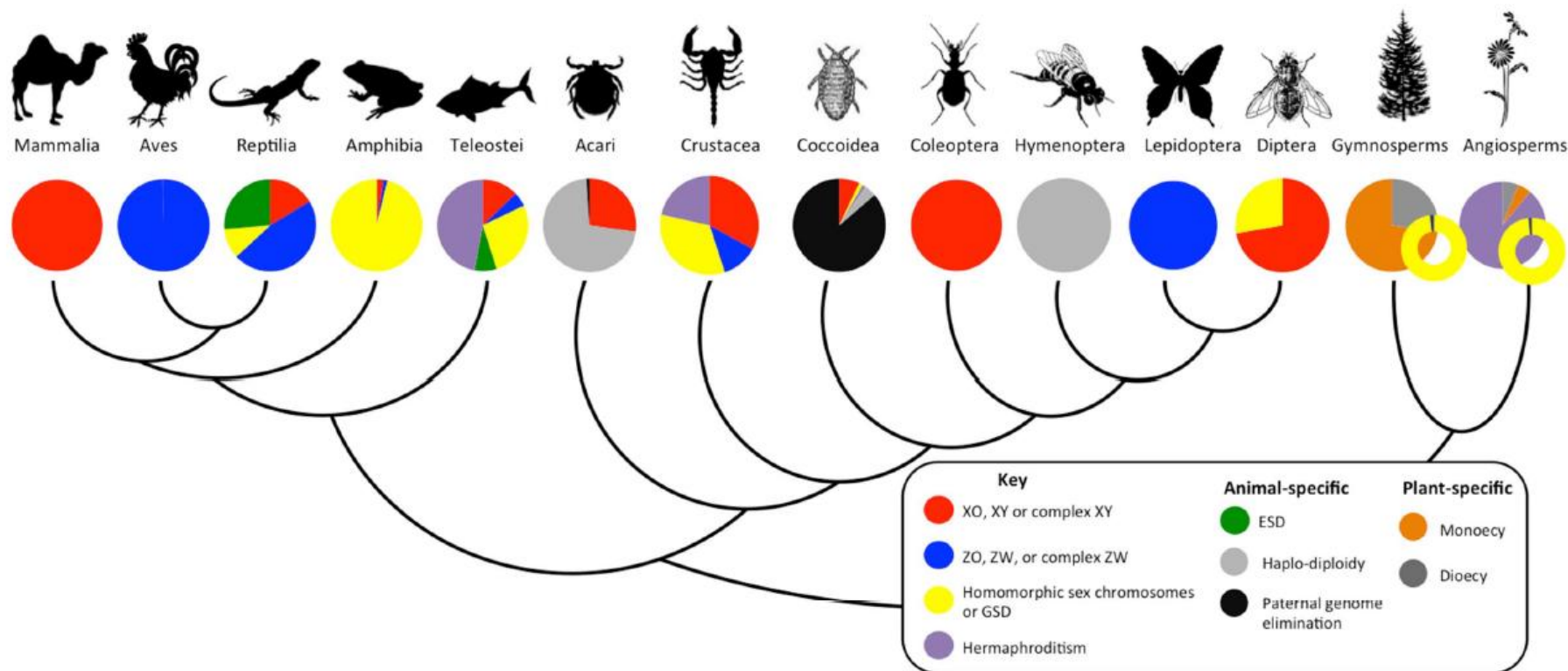
OPEN ACCESS Freely available online

PLOS BIOLOGY

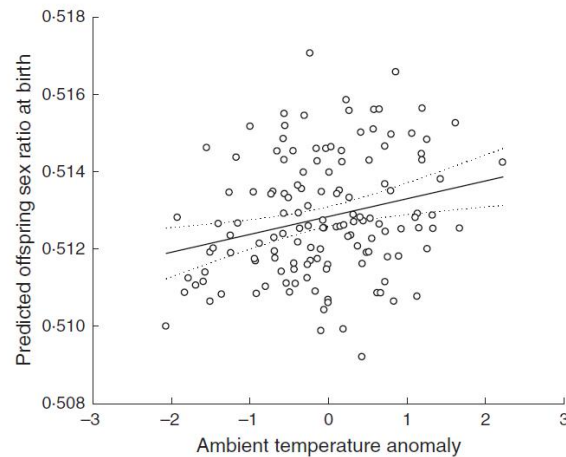
Essay

Sex Determination: Why So Many Ways of Doing It?

Doris Bachtrog^{1*}, Judith E. Mank², Catherine L. Peichel³, Mark Kirkpatrick⁴, Sarah P. Otto⁵, Tia-Lynn Ashman⁶, Matthew W. Hahn⁷, Jun Kitano⁸, Itay Mayrose⁹, Ray Ming¹⁰, Nicolas Perrin¹¹, Laura Ross¹², Nicole Valenzuela¹³, Jana C. Vamosi¹⁴, The Tree of Sex Consortium[†]



Половая структура может зависеть от влияния экологических факторов



Journal of Animal Ecology

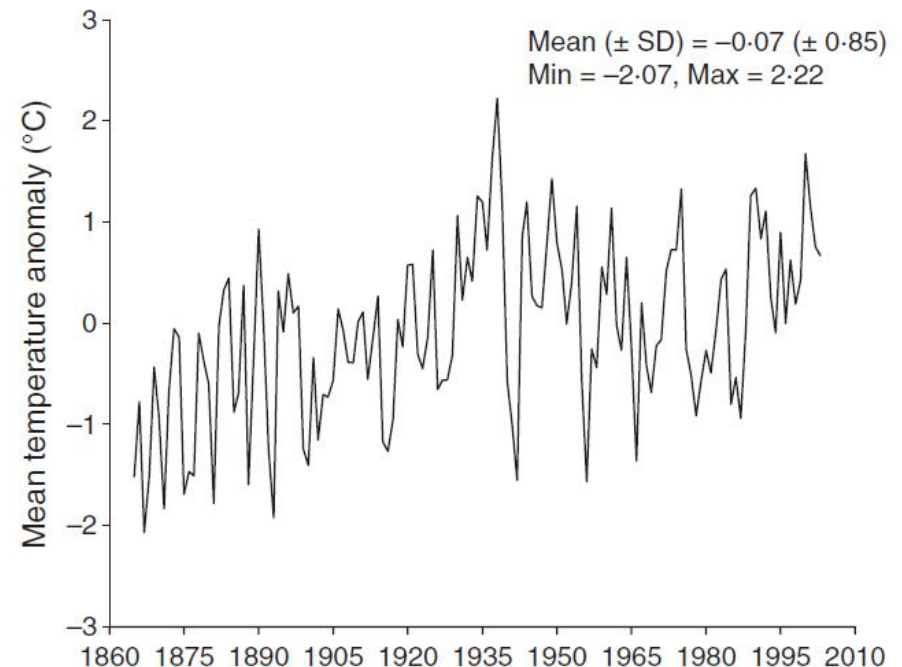
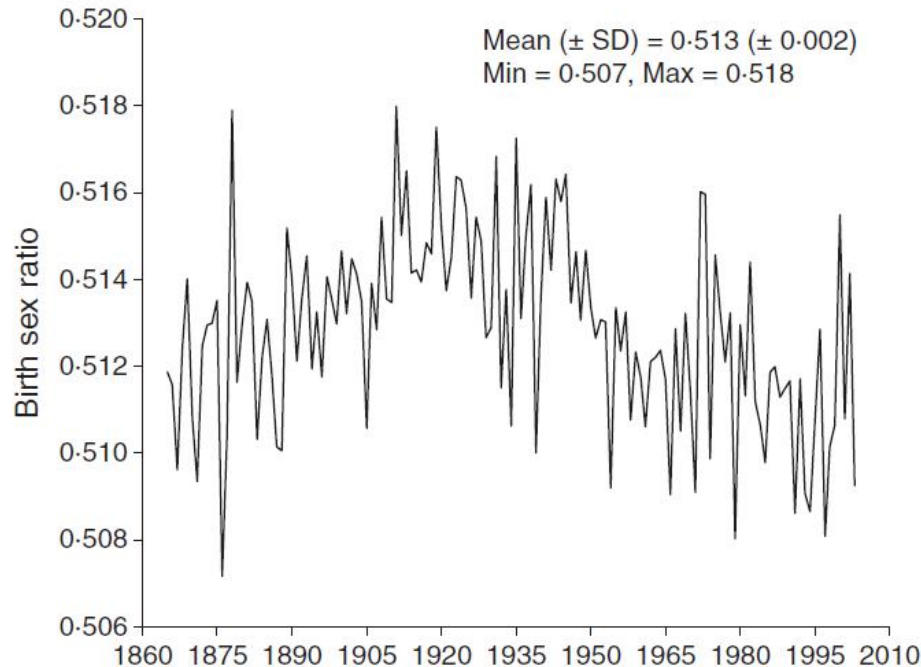


Journal of Animal Ecology 2009, **78**, 1226–1233

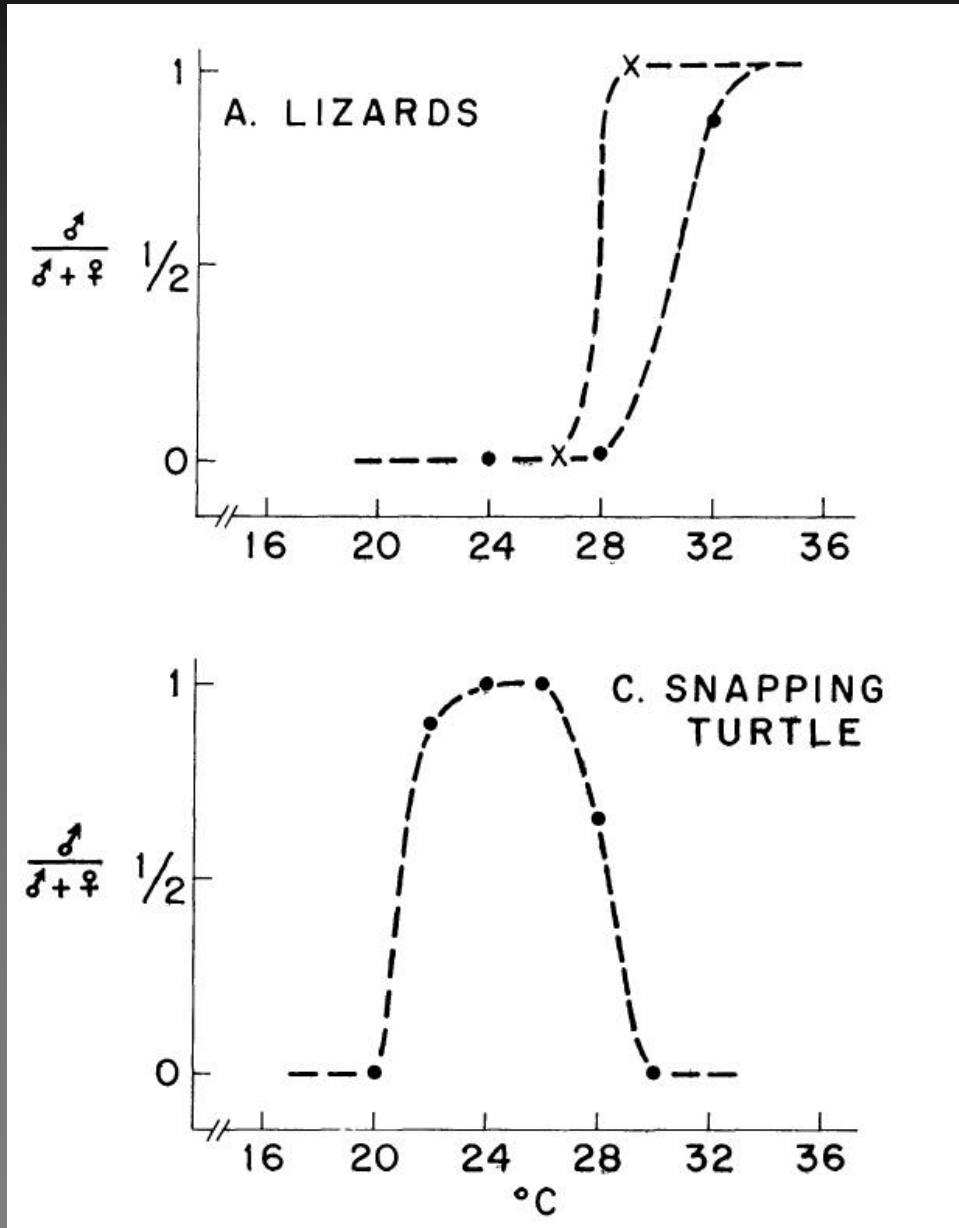
doi: 10.1111/j.1365-2656.2009.01598.x

Evolutionary ecology of human birth sex ratio under the compound influence of climate change, famine, economic crises and wars

Samuli Helle^{1*}, Samuli Helama² and Kalle Lertola³



Temperature-dependent sex determination



VOL. 55, NO. 1

March, 1980

THE QUARTERLY REVIEW of BIOLOGY



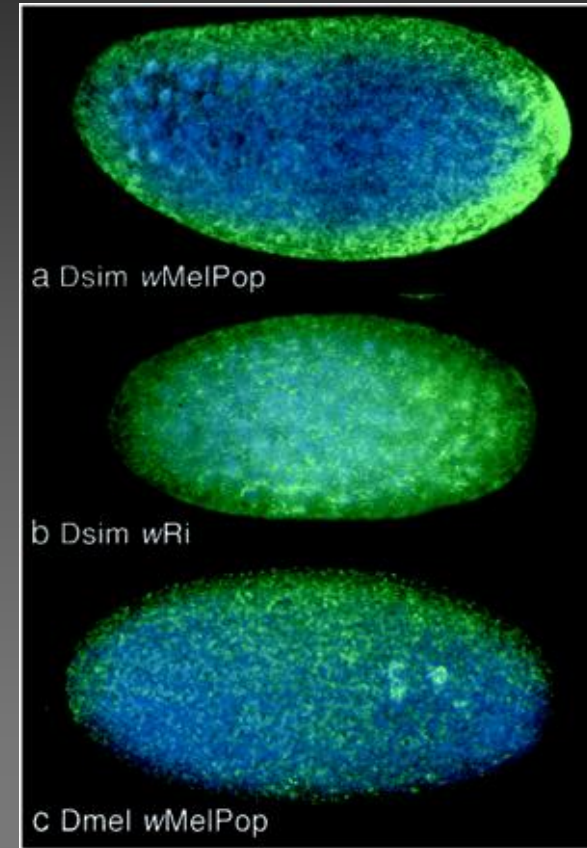
SEX DETERMINATION IN REPTILES

By J. J. BULL



Половая структура у некоторых членистоногих и нематод контролируется симбиотической бактерией *Wolbachia pipientis*

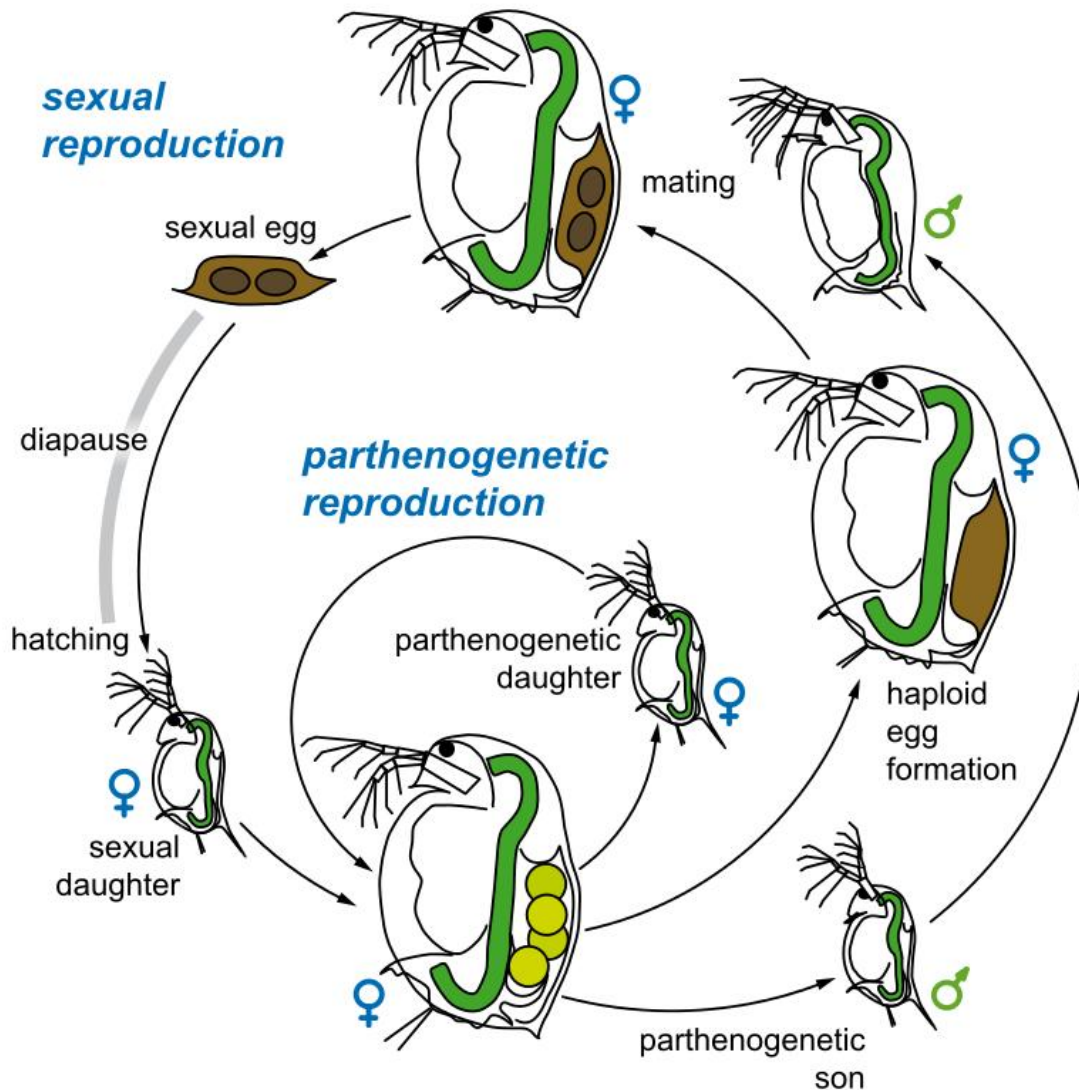
- Дегенерация мужских эмбрионов (у бабочек и двукрылых)
- Остановка первого митотического деления зиготы (неоплодотворенной), удвоение хромосом, формирование диплоидного женского эмбриона (у наездников).
- Ингибирование выработки мужских гормонов (у изопод)



McGraw et al 2002

Циклические изменения половой структуры под контролем факторов среды

Daphnia spp.

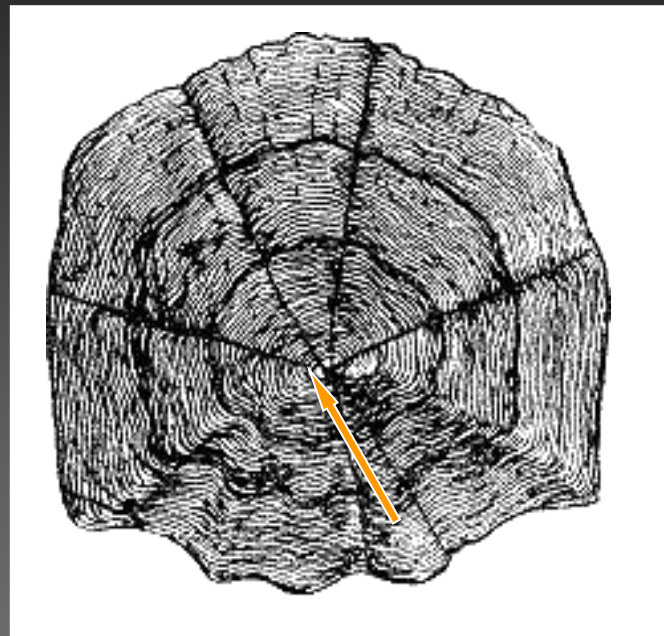


https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/3/37/DaphniaMagna_LifeCycle_DVizoso.svg/330px-DaphniaMagna_LifeCycle_DVizoso.svg.png

Возрастная структура популяции

Как оценить возраст
организмов?

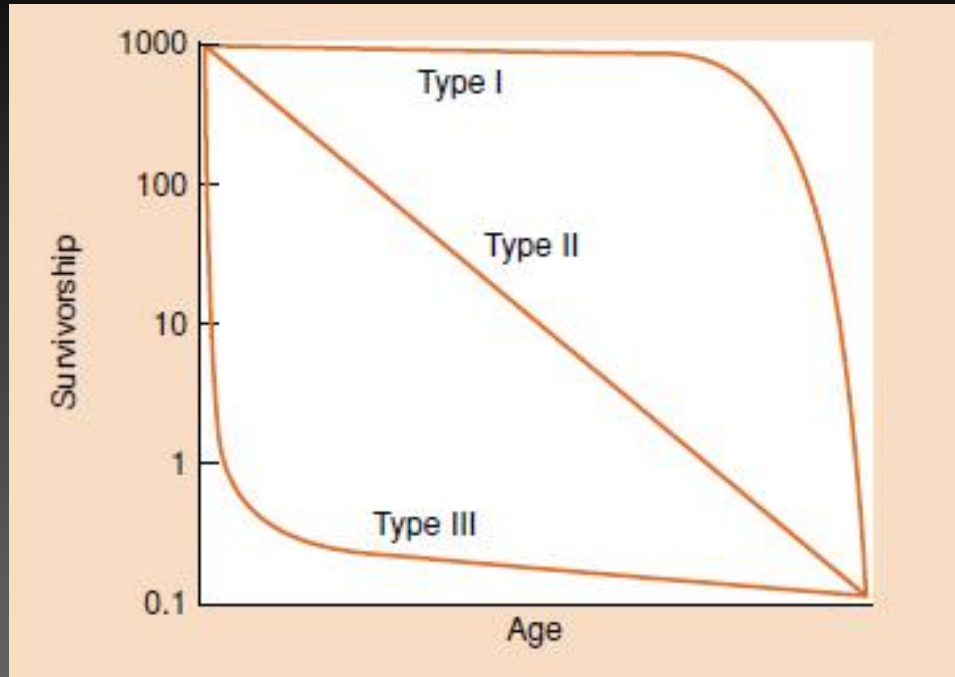
Оценка возраста по темпофиксирующим признакам



Демографические таблицы (Life table) - характеристики когорт

Когорта	Nx Количество особей в данной когорте	Lx Вероятность дожить до данного возраста	Dx Число умерших в данной когорте	Qx Вероятность смерти в данной когорте
0+	530	$N_0/N_0 = 1$	$N_0 - N_1 = 371$	$D_0/N_0 = 0.7$
1+	159	$N_1/N_0 = 0.3$	$N_1 - N_2 = 79$	$D_1/N_1 = 0.5$
2+	80	$N_2/N_0 = 0.15$	32	0.4
3+	48	0.09	27	0.55
4+	21	0.04	16	0.75
5+	5	0.01	5	1

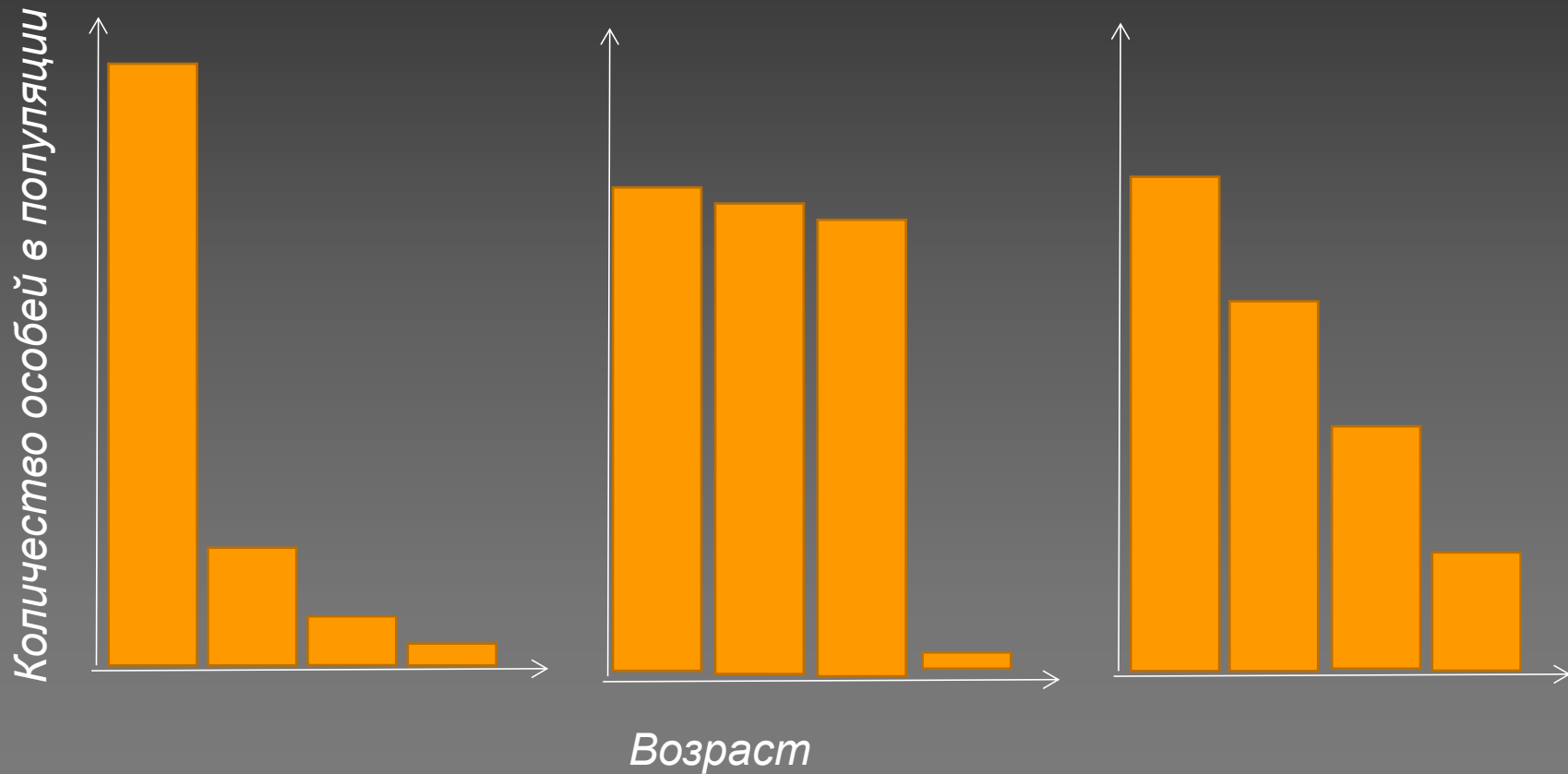
Три типа кривых выживания



*Кривая выживания - графическое
представление демографической
таблицы*

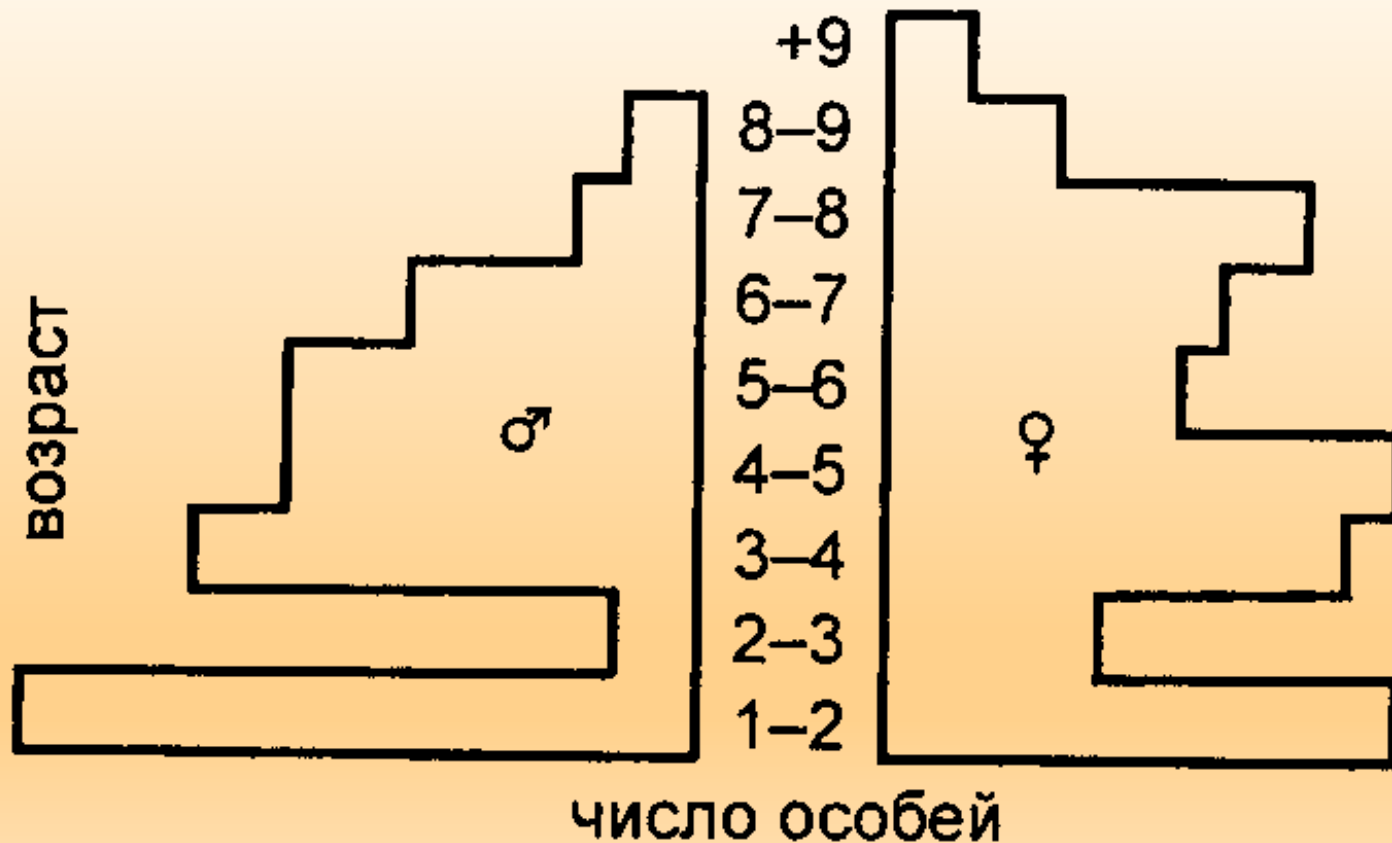
- I - Потомство выживает с высокой вероятностью. Пик смертности приходится на старых особей.
- II - Вероятность гибели более или менее равна для всех возрастов.
- III - Пик смертности приходится на ранние стадии онтогенеза. Пережившие эту стадию гибнут с меньшей вероятностью.

Нормальная возрастная структура популяции - соответствует кривой ВЫЖИВАНИЯ



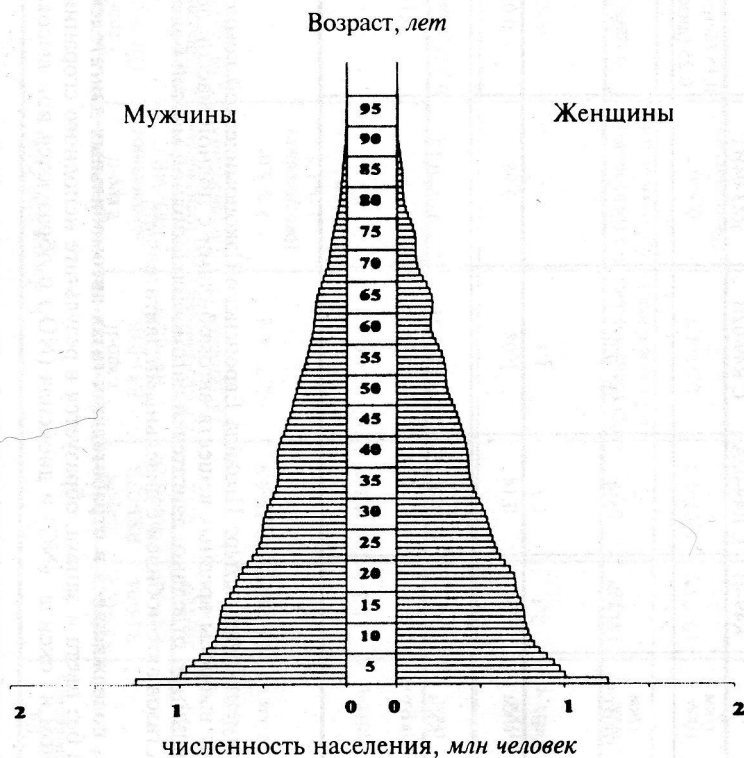
«Аномальная» возрастная структура

- Муфлоны на Корсике

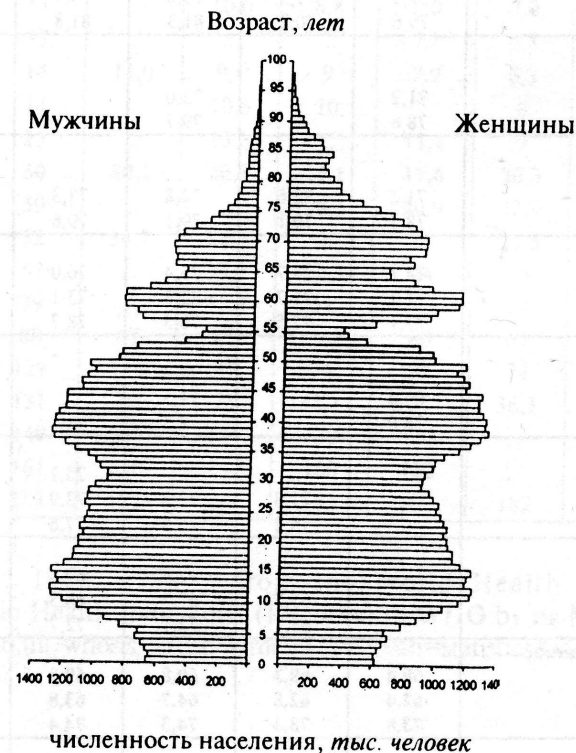


«Аномальная» возрастная структура

- *H.sapiens* в России



Возрастно-половая структура населения Российской Федерации по переписи 1897 г.



Возрастно-половая структура населения Российской Федерации на 1 января 1999 г.

Take home message

- Измерение популяционных параметров (N , B , D , I , E , A) требует очень тонкой настройки с учетом особенностей каждого вида.
- С точки зрения эколога существует много разных типов популяционных группировок.
- Пространственная организация популяционных группировок может нести информацию о характере взаимоотношений организмов внутри группировки
- При сравнительном анализе половой структуры популяции разных организмов надо учитывать, что механизмы определения пола у разных организмов имеют разные основы.
- Половая структура популяции может варьировать в зависимости от взаимоотношений организмов с биотическими и абиотическими факторами.

Take home message

- Возрастная структура популяции определяется типом кривой выживания, характерной для данного вида.
- Возрастная структура популяции может отражать историю существования данной группировки.

Что почитать

- Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. L. (2006). Ecology: from individuals to ecosystems. Chapter 4.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяції и сообщество. Т.1. М.: Мир. 1989. Глава 4.
- Н.М. Чернова, А.М. Былова Общая экология. Электронный учебник. <http://ekolog.org/books/26/> Глава 8.
http://ekolog.org/books/26/9_1.htm
- Беклемишев В. Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии . - АН СССР. — М.: Наука, 1970. — 504 с. Есть в Сети.
- Неплохие презентации по экологии популяций
 - <https://en.ppt-online.org/89375>
 - <https://slideplayer.com/slide/6279021/>
- Методы оценки численности популяции
 - <http://www.ievbras.ru/ecostat/Kiril/Article/A18/Vol2/Kramar2.html>

Опорный глоссарий

- Аномальная возрастная структура
- Биомасса
- Возрастная пирамида
- Временная популяция
- Встречаемость вида
- Выборочные методы оценки численности
- Гемипопуляция
- Генетическая структура популяции
- Групповое распределение особей
- Зависимая популяция
- Иммиграция
- Кривая выживания
- Метапопуляция
- Микропопуляция
- Модель повторного отлова
- Модулярные организмы
- Метапопуляция
- Независимая популяция
- Плотность популяции
- Полузависимая популяция
- Популяция
- Поселение

Опорный глоссарий

- Проективное покрытие
- Псевдопопуляция
- Равномерное распределение особей
- Рождаемость
- Случайное распределение особей
- Смертность
- Температурно-зависимое определение пола
- Территория популяции
- Тотальный подсчет
- Унитарные организмы
- Хромосомное определение пола
- Численность популяции
- Численность популяции
- Эмиграция