

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

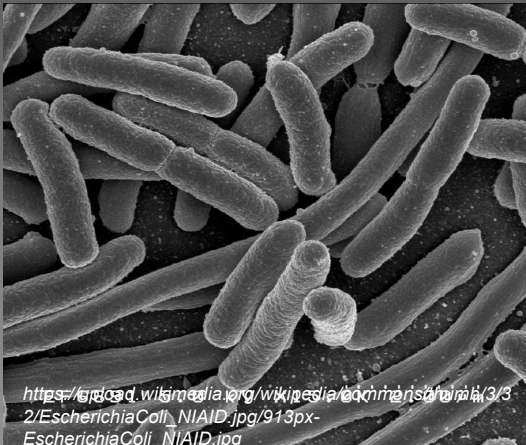
- N - численность (обилие)
- B - рождаемость
- D - смертность
- I - иммиграция
- E - эмиграция
- A - территория популяции

Все эти показатели интуитивно понятны, но на практике все не так просто...

Особи одного вида

Две формы организации тел организмов

- Унитарные организмы



Понятие «особь» очевидно. Многие популяционные параметры доступны для определения.

Две формы организации тел организмов

- Модулярные организмы



*Понятие «особь» размыто.
Трудно определять многие
популяционные параметры*



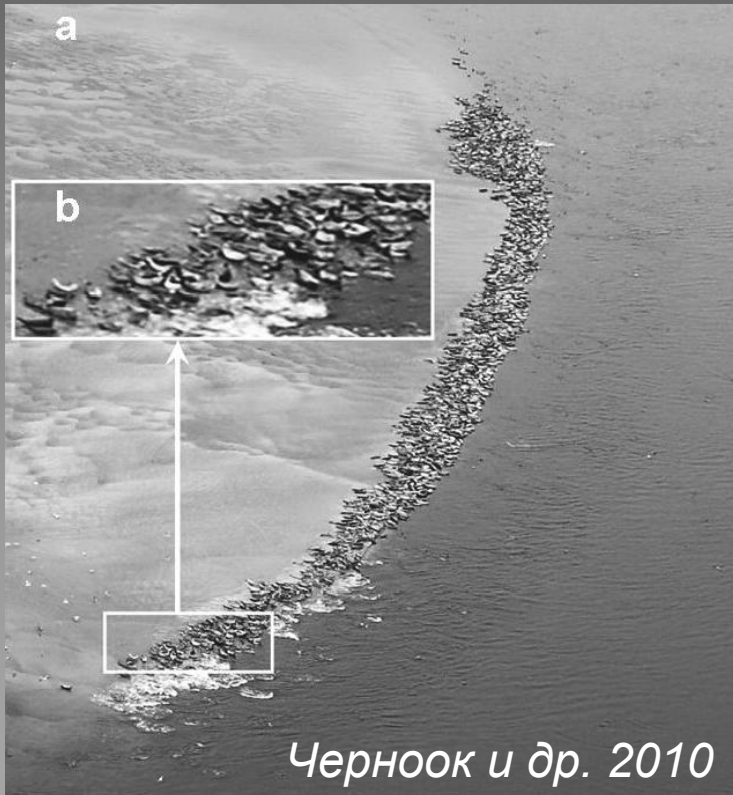
Обилие организмов (N)

Показатели обилия популяции

- Численность
- Плотность
- Биомасса
- Проективное покрытие
- Встречаемость

Методы оценки обилия

- Тотальный подсчет



Методы оценки обилия

- Модель повторного отлова
 - M - Количество изначально помеченных
 - n - Количество отловленных
 - m - количество помеченных в повторном вылове

$$N = \frac{M (n + 1)}{m + 1}$$



Методы оценки обилия

- Выборочные оценки плотности (покрытия)

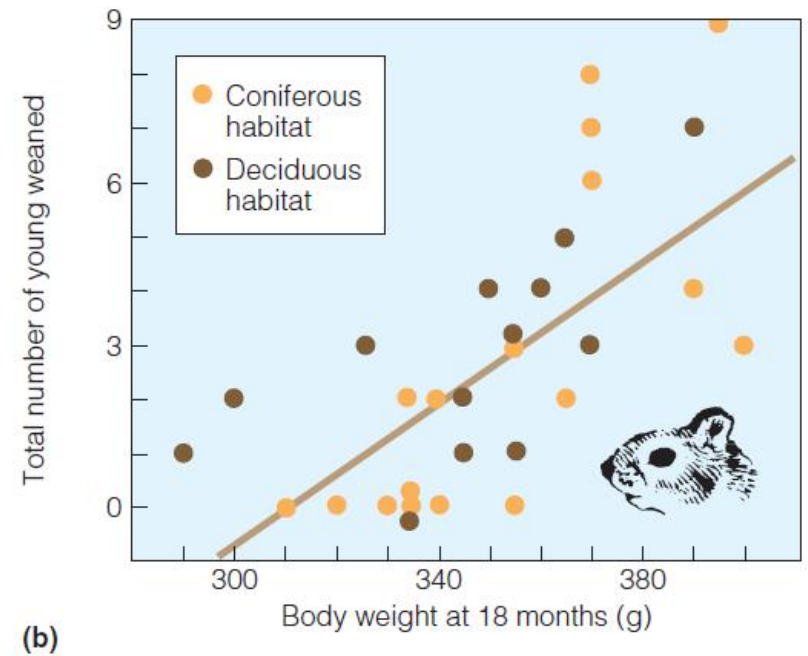
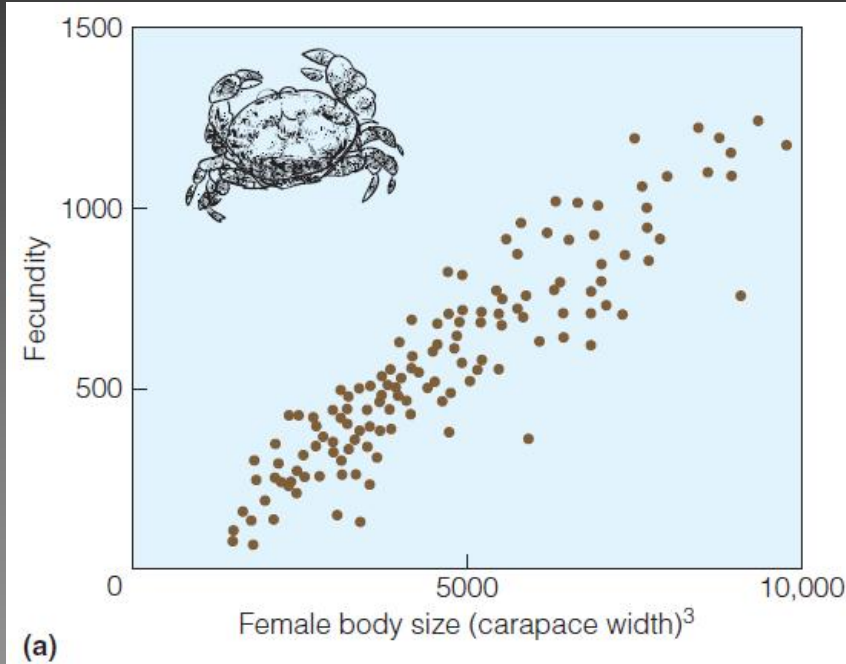


Рождаемость (В)

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

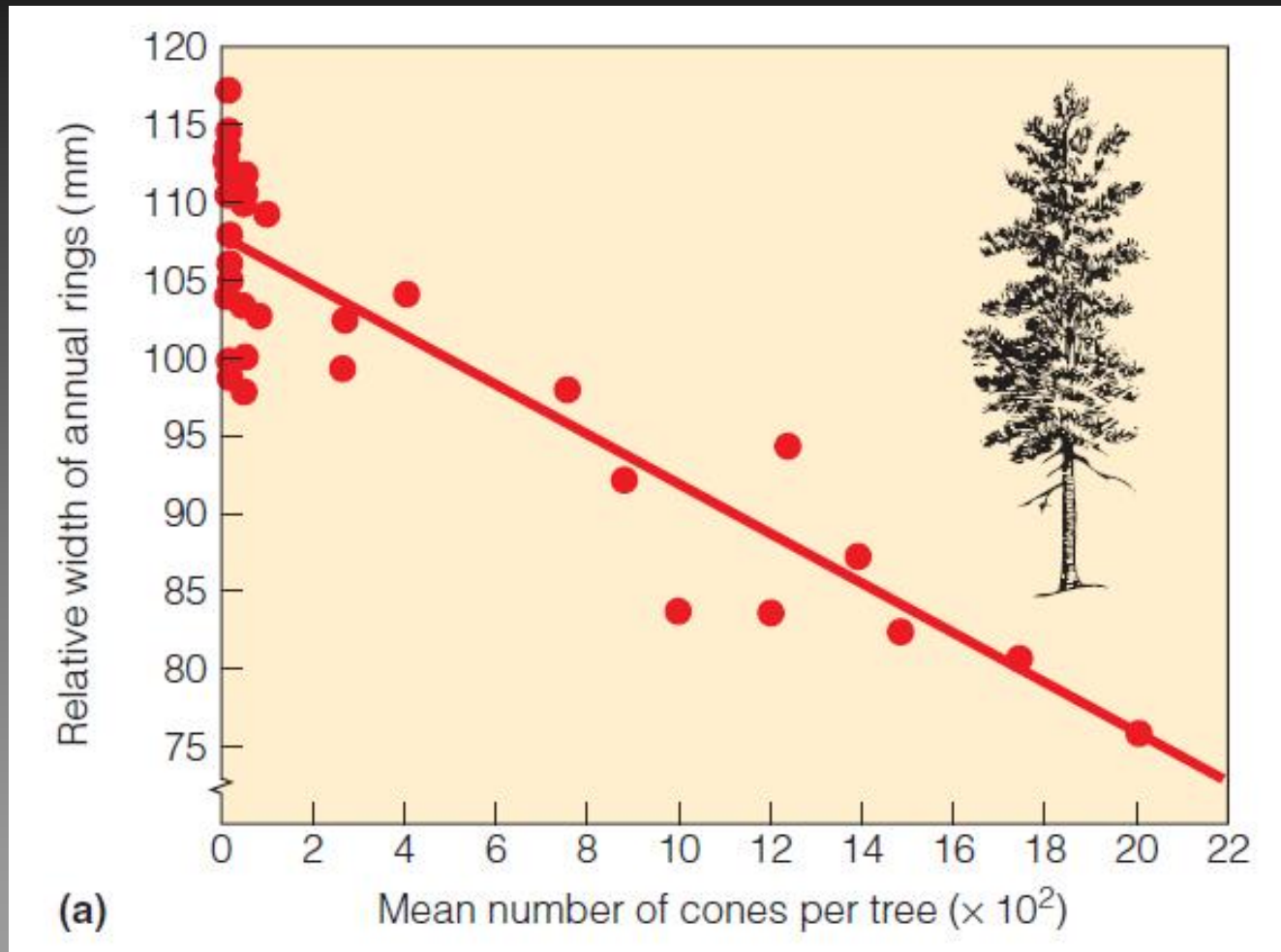
Для успешного размножения необходимо накопить ресурсы



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.

Кольца остановки роста у моллюсков

Vol. 5: 97–106, 2009
doi: 10.3354/ab00119

AQUATIC BIOLOGY
Aquat Biol

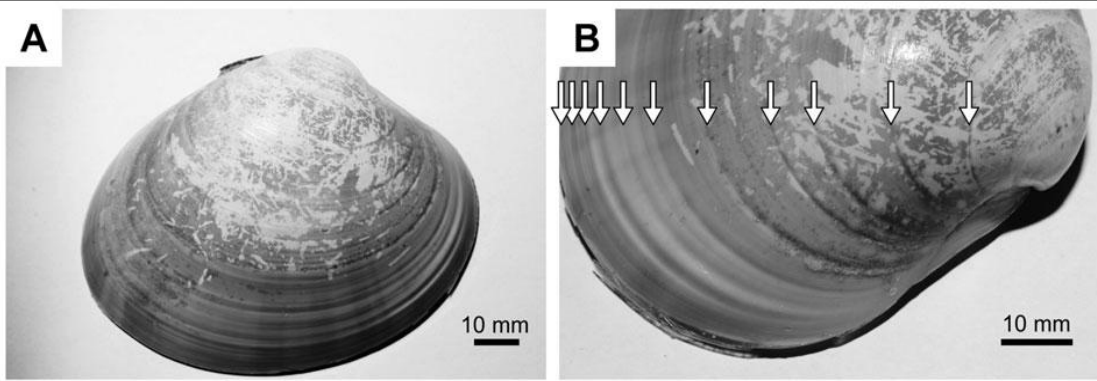
Printed March 2009
Published online February 24, 2009



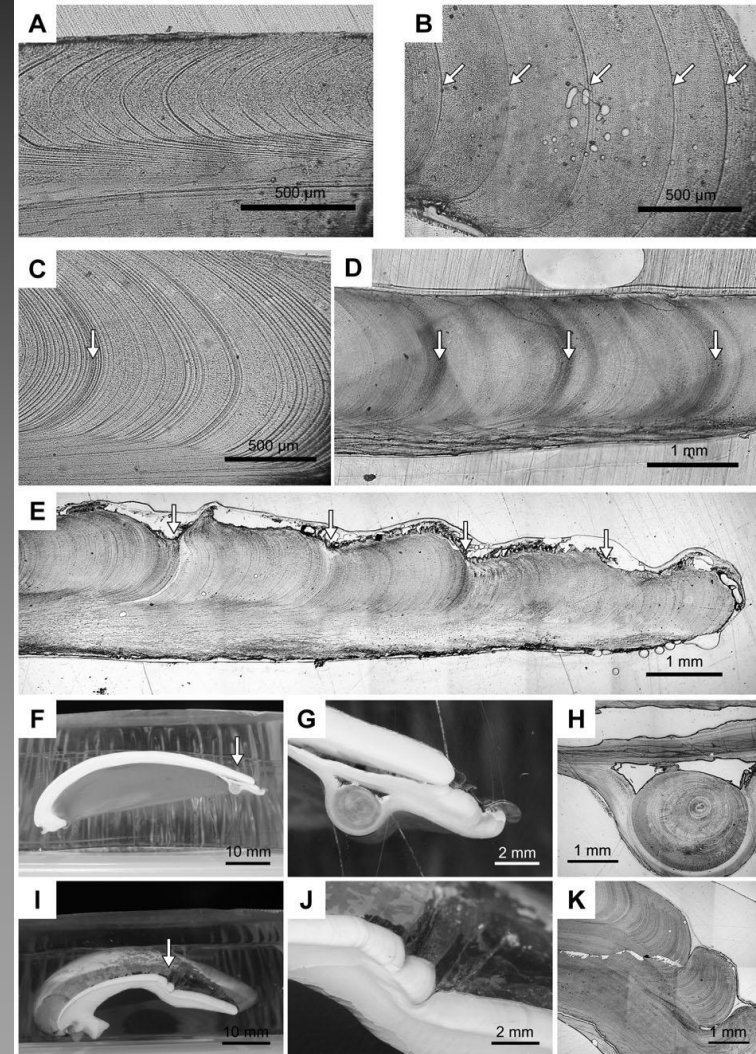
Age determination and growth rate of a *Callista chione* population from the southwestern coast of Portugal

Paula Moura, Miguel B. Gaspar*, Carlos C. Monteiro

Instituto Nacional de Recursos Biológicos (INRB, I.P.) / IPIMAR, Avenida 5 de Outubro s/n, 8700-305 Olhão, Portugal



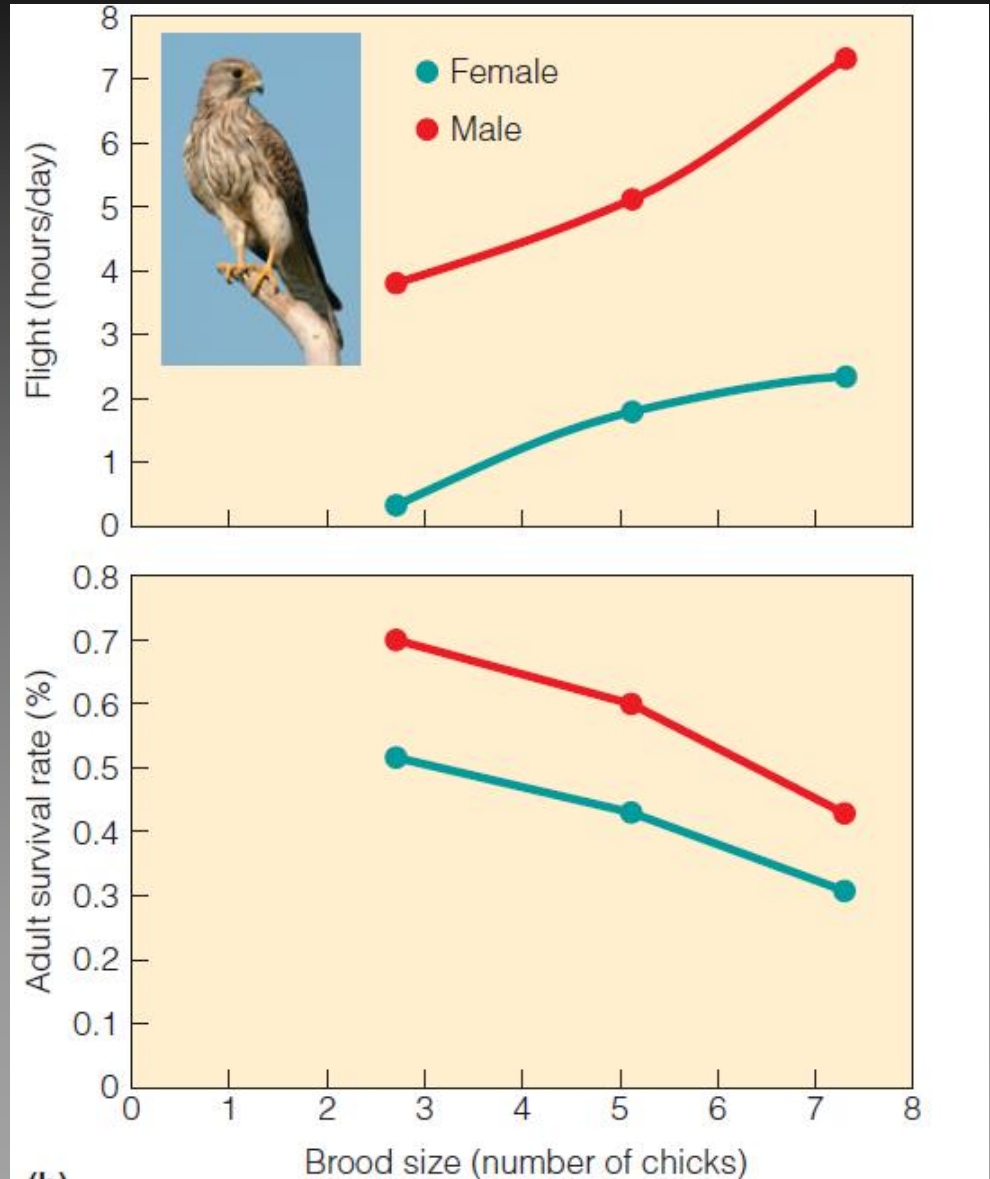
Анализ внешних колец остановки роста не всегда работает: могут появляться «ложные кольца», связанные с размножением моллюсков, когда рост останавливается. Требуется более сложный анализ спилов раковины.



Забота о потомстве - ущерб для родителей

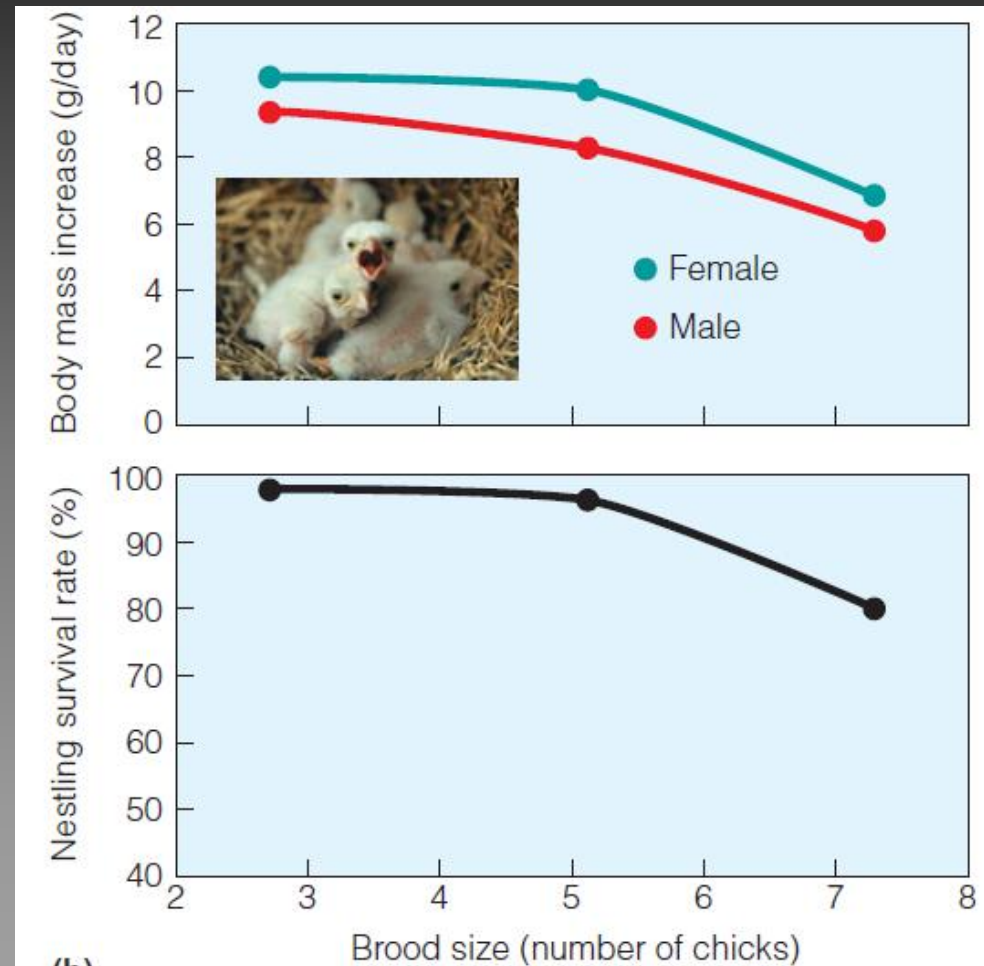
*Жизнь родителя сильно
изменяется в период
заботы о потомстве.*

*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.

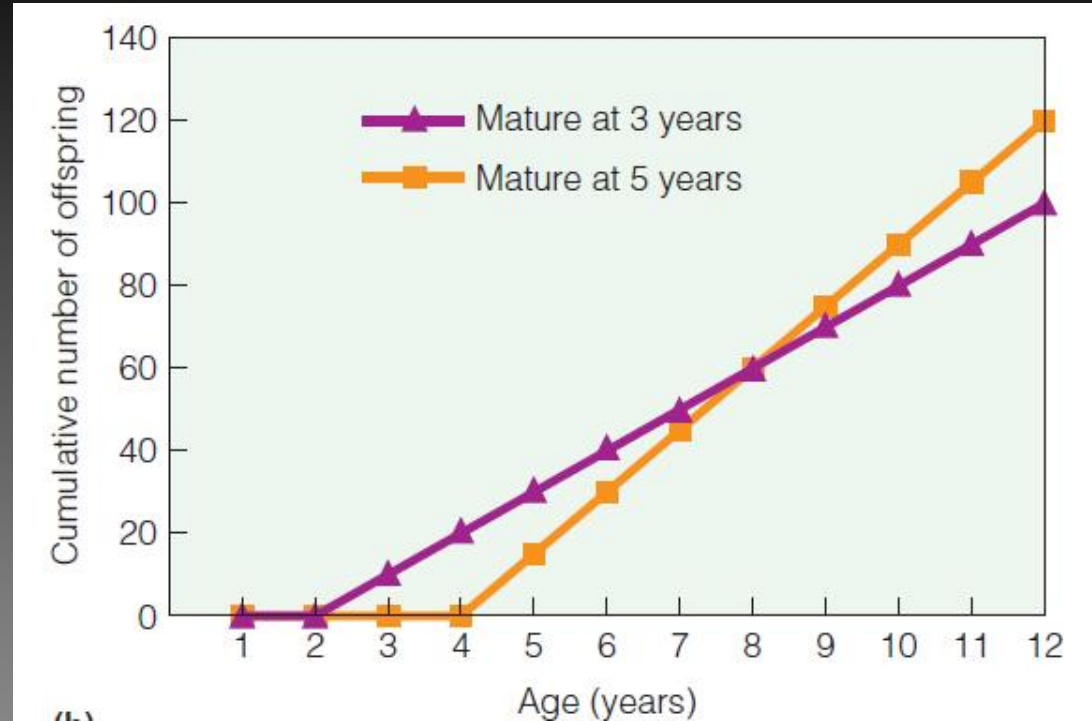
*Репродуктивная стратегия - черта вида, выработанная в процессе эволюции.
Два вектора естественного отбора:
r-отбор и K-отбор.*

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

В каком возрасте лучше размножаться?

- Предположим организм растет только до периода размножения.
- Количество потомков зависит от размера тела родителей.
- В популяции существует полиморфизм по срокам начала размножения.
- Какой группе организмов будет благоприятствовать естественный отбор?



Ответ:

- 1. Если организмы имеют возможность дожить до большого возраста, то отбор в сторону тех, кто размножается позднее*
- 2. Если условия таковы, что дожить до старости нет возможности, то отбор в сторону более раннего размножения.*

В популяциях *H.sapiens* наблюдается направленное смещение возраста размножения

Human Reproduction Update, Vol.18, No.1 pp. 29–43, 2012

Advanced Access publication on October 11, 2011 doi:10.1093/humupd/dmr040

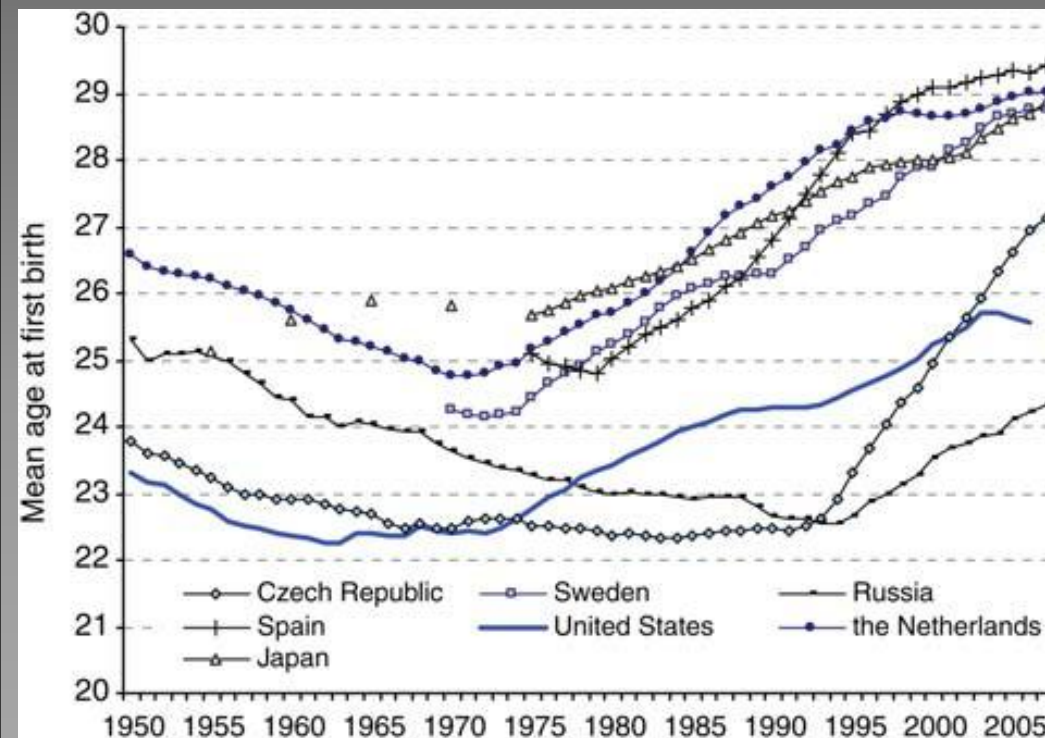
human
reproduction
update

Demographic and medical consequences of the postponement of parenthood

L. Schmidt^{1,2,*}, T. Sobotka³, J.G. Bentzen⁴, and A. Nyboe Andersen⁴,
on behalf of the ESHRE Reproduction and Society Task Force

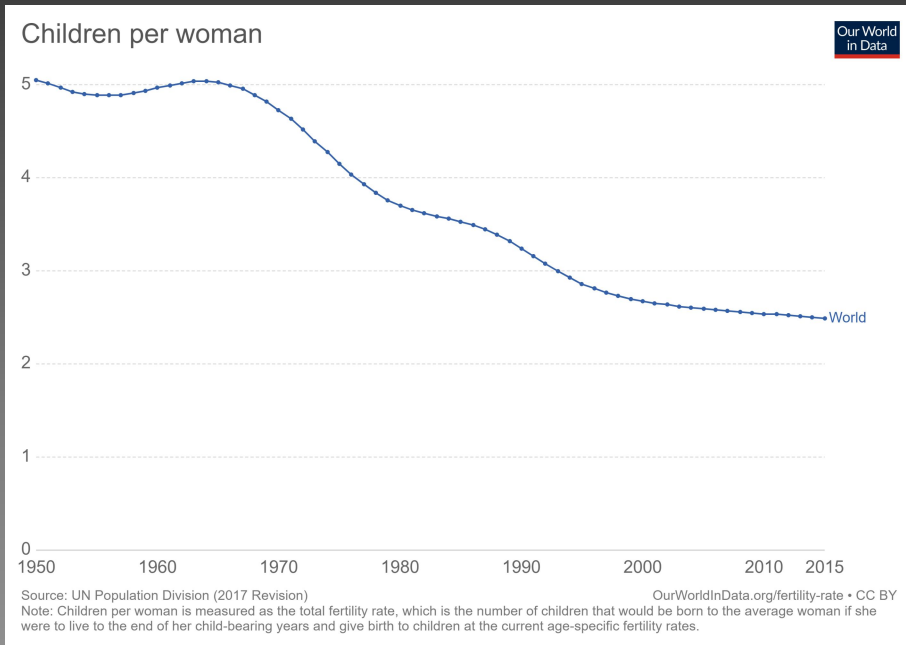
¹Section of Social Medicine, Department of Public Health, University of Copenhagen, 5 Øster Farimagsgade, P.O. Box 2099, DK-1014 Copenhagen K, Denmark ²Member of the Reproduction and Society Task Force of the European Society of Human Reproduction and Embryology ³Vienna Institute of Demography, Austrian Academy of Sciences, 1040 Vienna, Austria ⁴The Fertility Clinic, Rigshospitalet, Copenhagen University Hospital, DK-2100 Copenhagen, Denmark

Увеличение вероятности выживания взрослых приводит к смещению возраста размножения в большую сторону

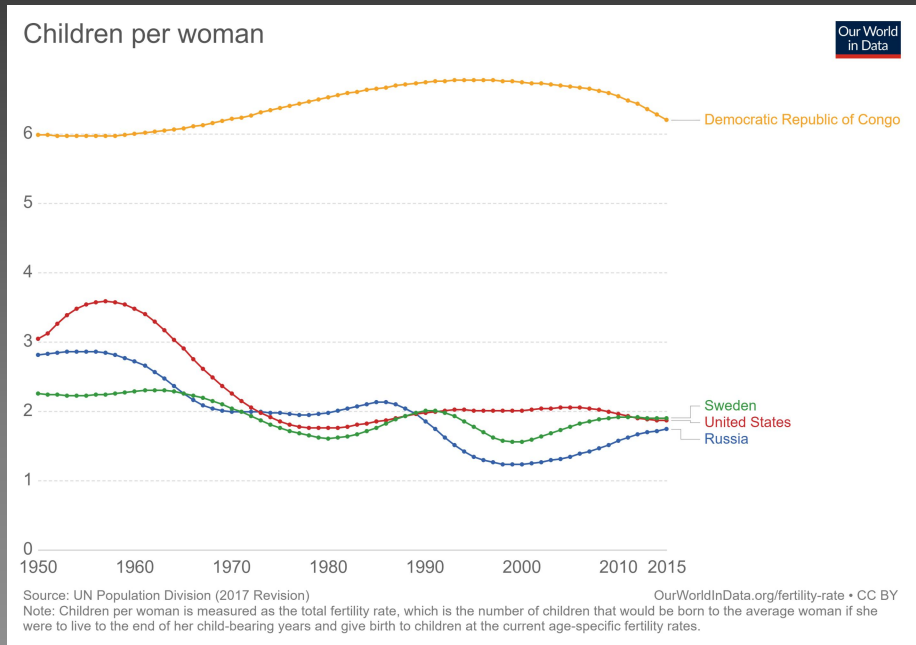


Стратегия размножения коррелирует с доступностью ресурсов

Во всем мире



В отдельных странах



<https://ourworldindata.org/fertility-rate>

K-стратегия: в стабильных популяциях человека с очень высокой внутривидовой конкуренцией делается ставка на более конкурентное, но менее многочисленное потомство

Смертность (D)

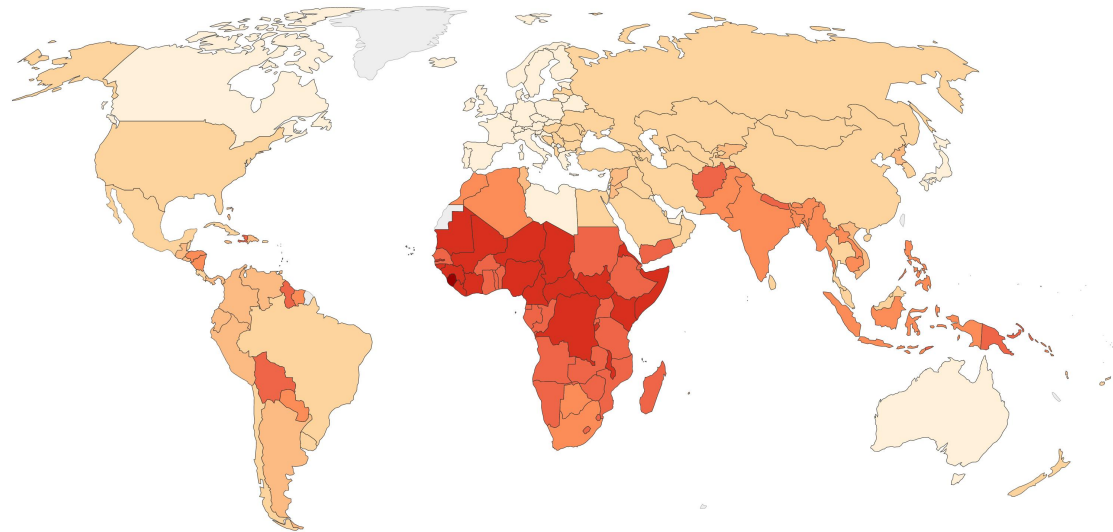
Смертность зависит от доступности ресурсов

*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



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

OurWorldInData.org/maternal-mortality • CC BY

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

Потенциальный и реализованный возраст смерти

Организмы могут жить существенно дольше, но факторы среды обитания ограничивают продолжительность жизни

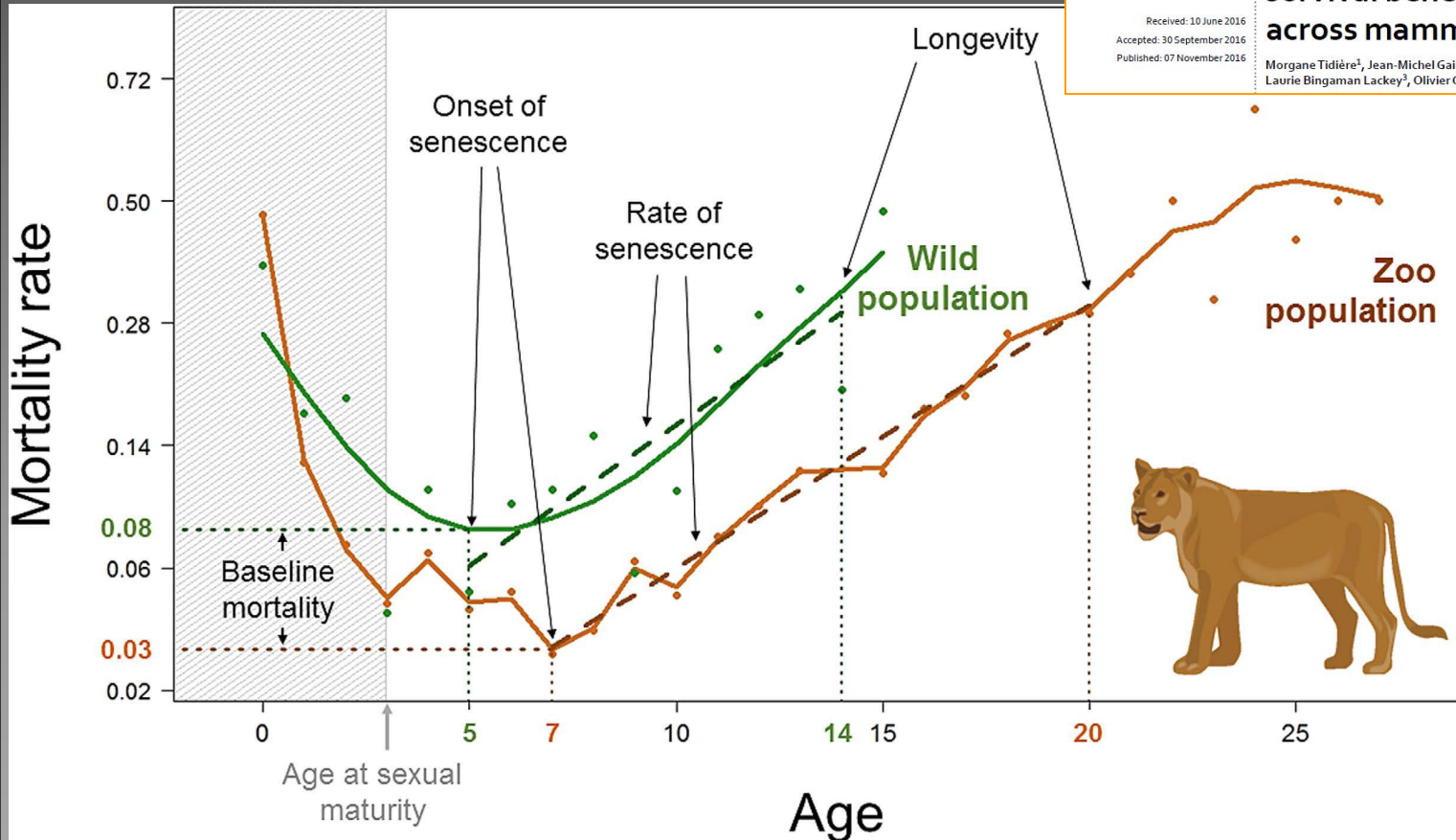
www.nature.com/scientificreports

SCIENTIFIC REPORTS

OPEN Comparative analyses of longevity and senescence reveal variable survival benefits of living in zoos across mammals

Received: 10 June 2016
Accepted: 30 September 2016
Published: 07 November 2016

Morgane Tidière¹, Jean-Michel Gaillard¹, V erane Berger¹, Dennis W. H. M uller², Laurie Bingaman Lackey³, Olivier Gimenez², Marcus Clauss² & Jean-Fran ois Lema tre¹



Эмиграция и Иммиграция (E, I)

Все организмы перемещаются

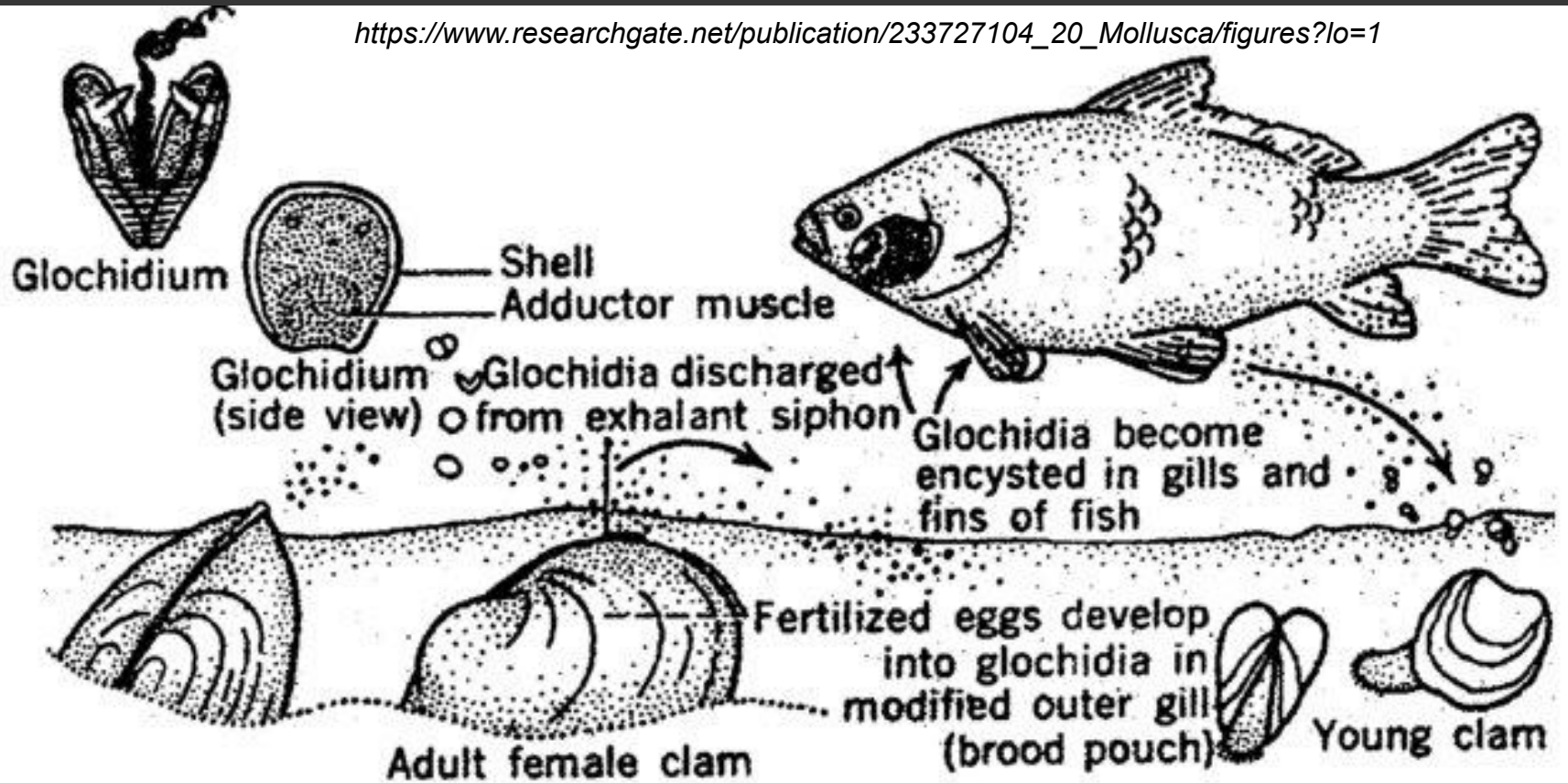
- Активное перемещение
- Пассивное перемещение

Пассивное перемещение за счет транспорта



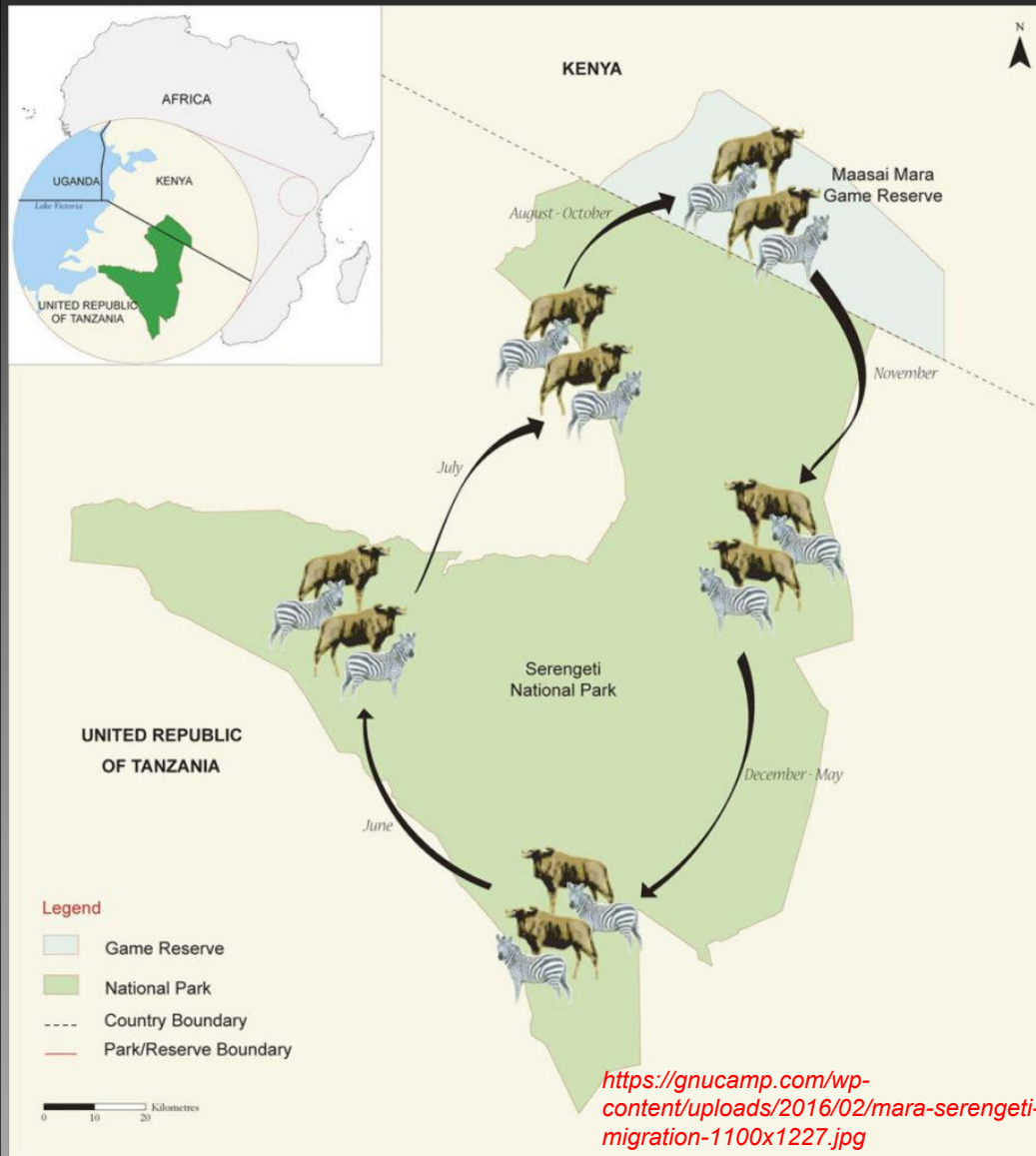
Пассивное перемещение Unionidae

https://www.researchgate.net/publication/233727104_20_Mollusca/figures?lo=1



Почему иногда наблюдаются
массовые перемещения
особей?

Миграции, вызванные изменением кормовой базы



Acrididae

Solitary



Gregarious



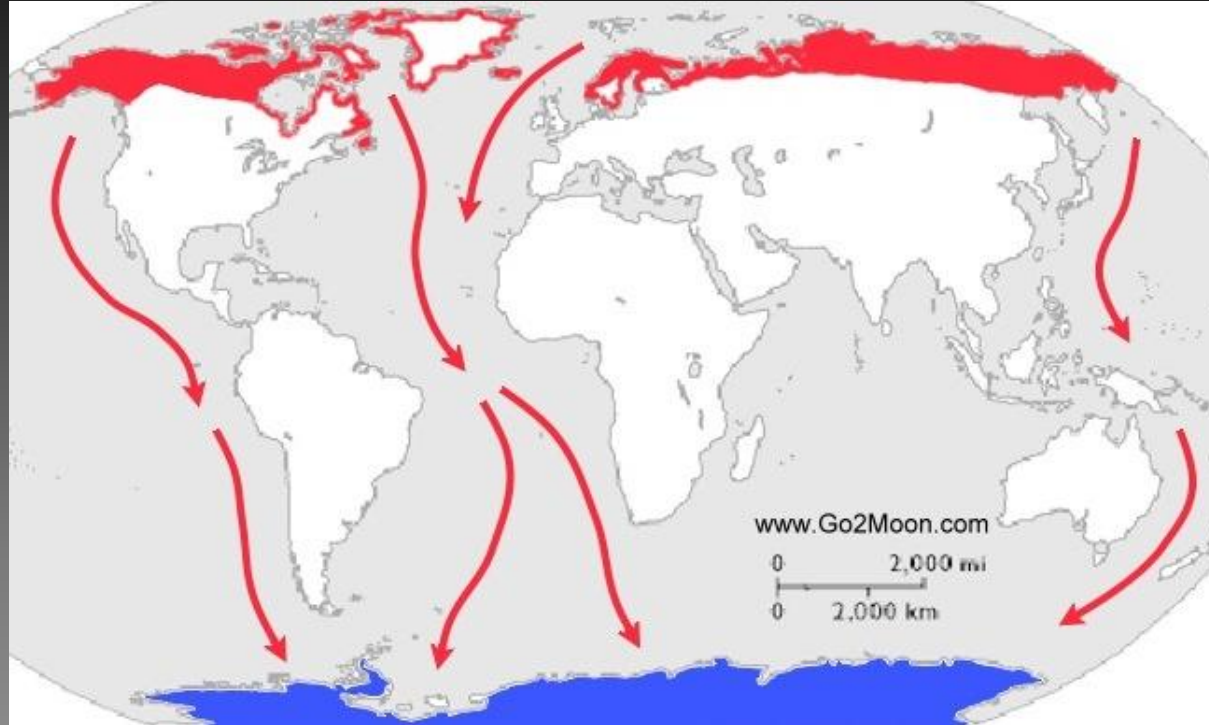
Территория популяции (А)

Локальные популяции



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

Территория популяции полярной крачки

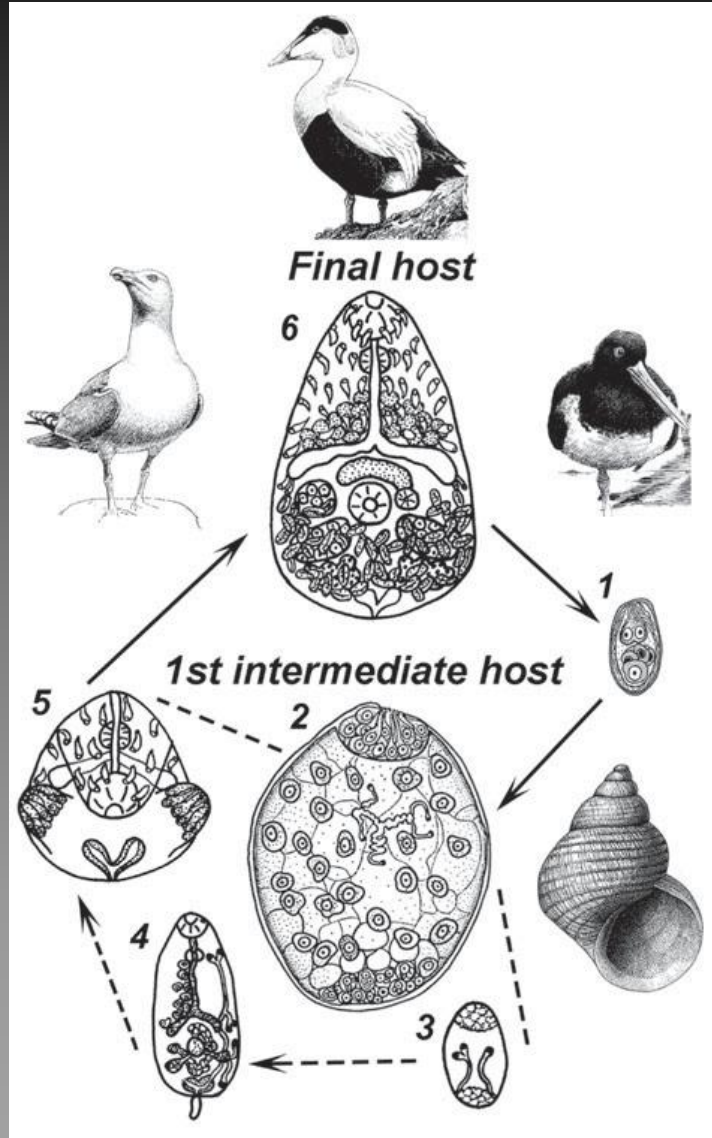
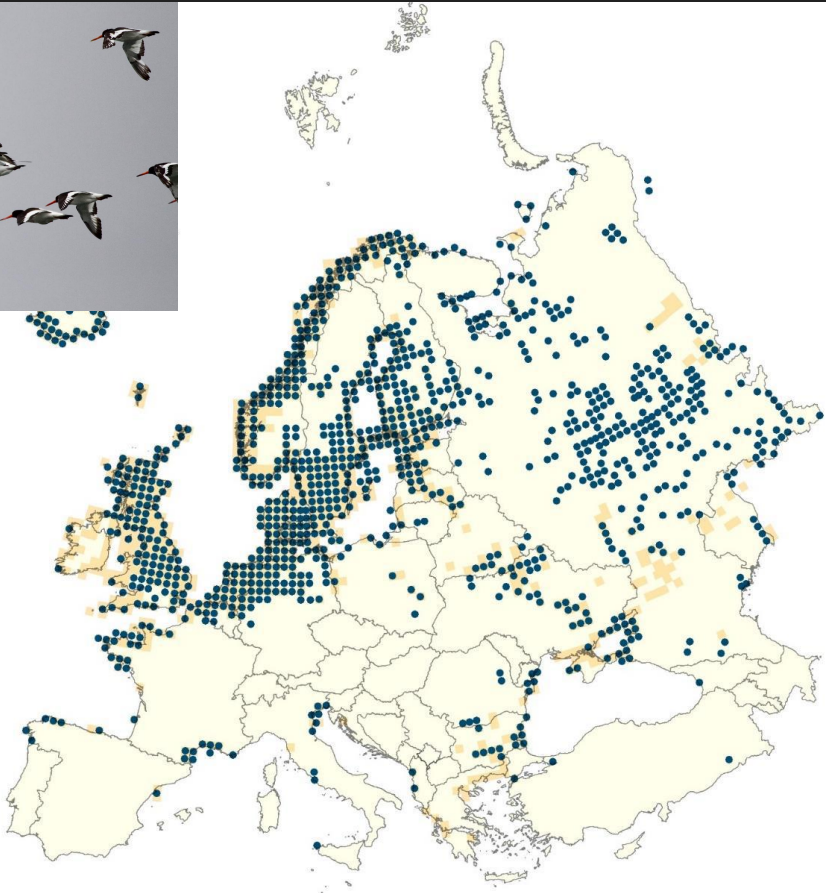


<https://michaelm.wpengine.com/wp-content/uploads/2010/10/ArcticTernMigrationMap.jpg>

Территория популяции у паразитов



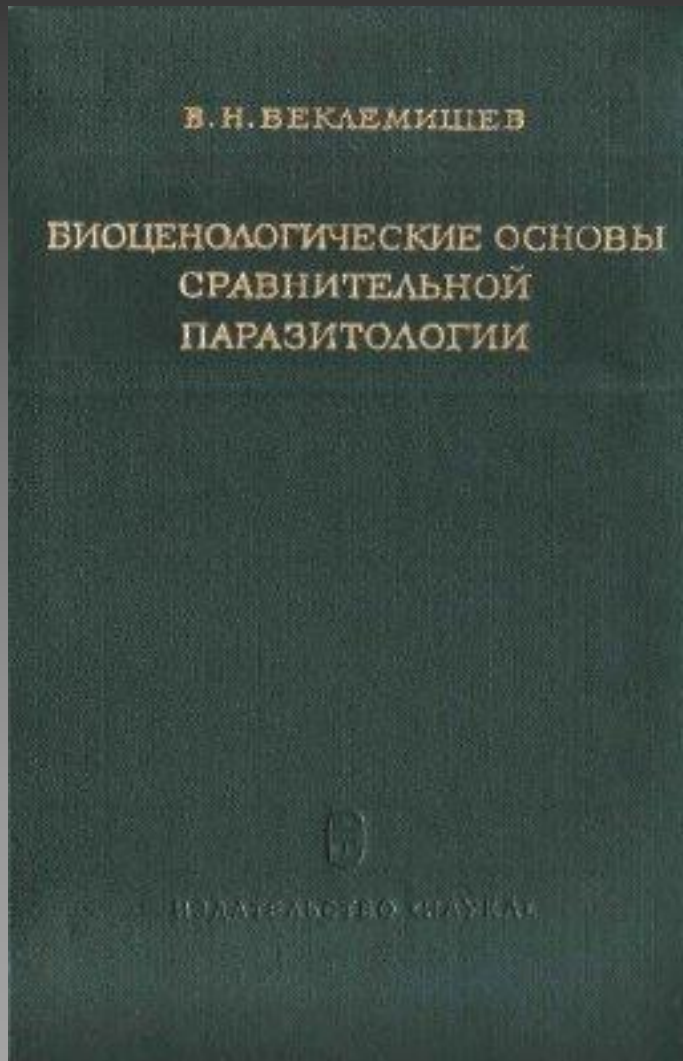
© Elis Simpson



Galaktionov et al. 2012

Типы популяционных группировок

Владимир Николаевич Беклемишев



Независимые популяции

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

$$B > D \text{ или } B \approx D$$

$$I \rightarrow 0$$

$$A = \text{const}$$

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 популяции

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

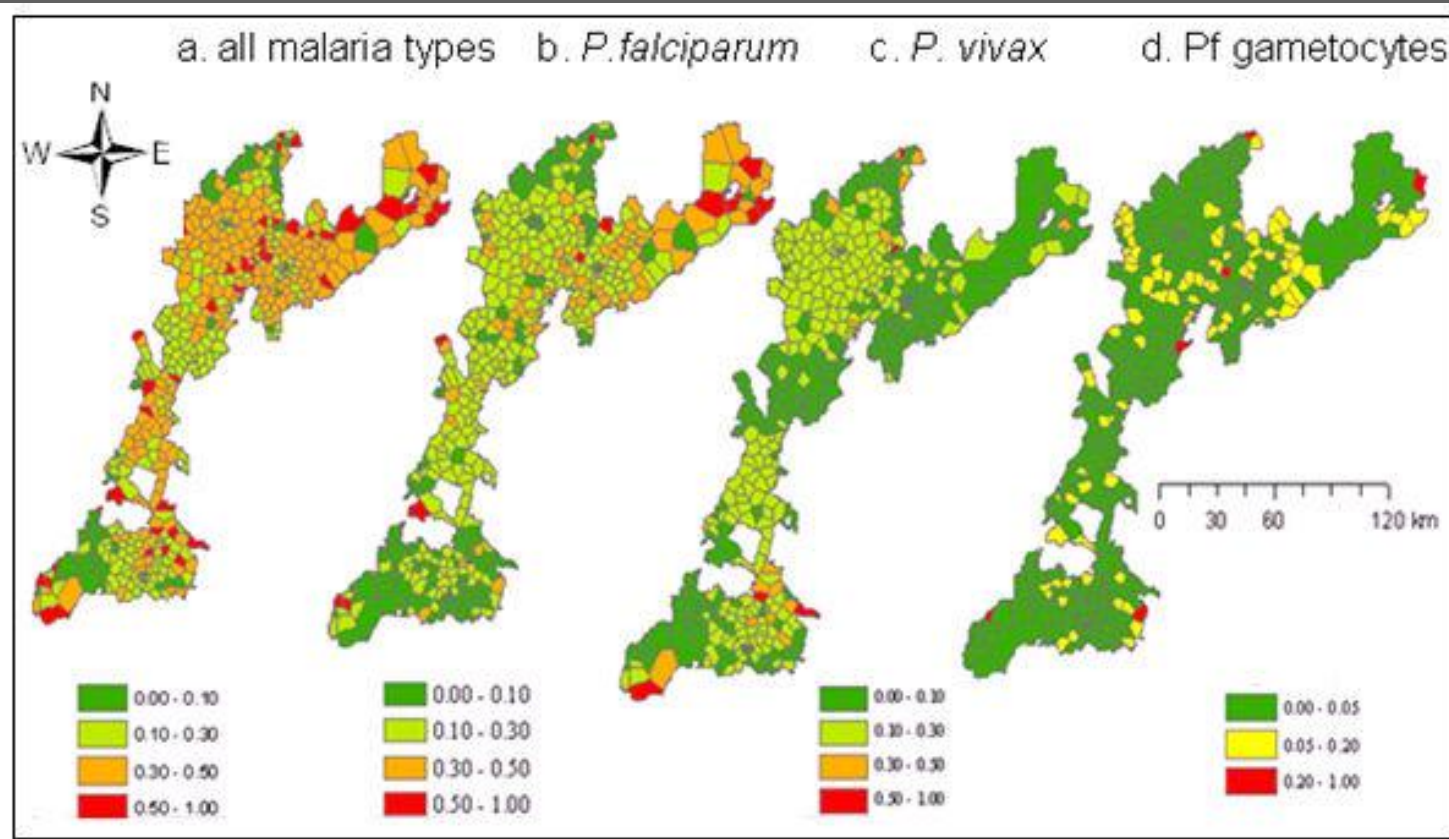
$$B > D \text{ или } B \approx D$$

$$I > 0$$

$$A = \text{const}$$

А как в такой ситуации?

Распределение *Plasmodium* очень локально. Но в некоторых регионах поддерживается постоянно низкая частота заболеваний. Откуда берутся возбудители малярии в таких местах?.... Как называть такую группировку?



Зависимые популяции

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

$$B < D$$

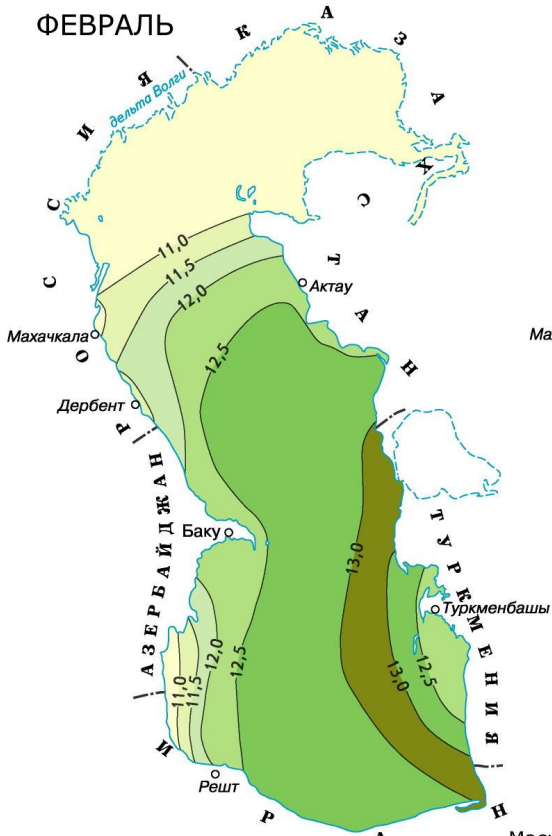
$$I > 0$$

$$A = F(\text{cond})$$

Бывает и такое

СОЛЕННОСТЬ ВОДЫ НА ПОВЕРХНОСТИ МОРЯ

ФЕВРАЛЬ

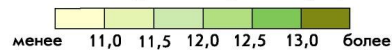


АВГУСТ

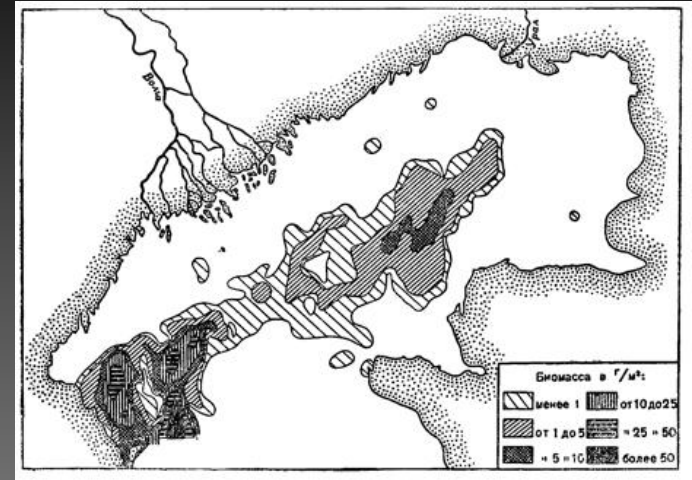
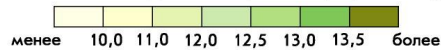


Масштаб 1 : 12000000

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 (или потомки выносятся за пределы группировки). Группа особей представлена только иммигрантами.

$$B = 0, D > 0$$

$$I \gg 0$$

$$A = \text{const} \text{ или } A = F(\text{cond})$$

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.

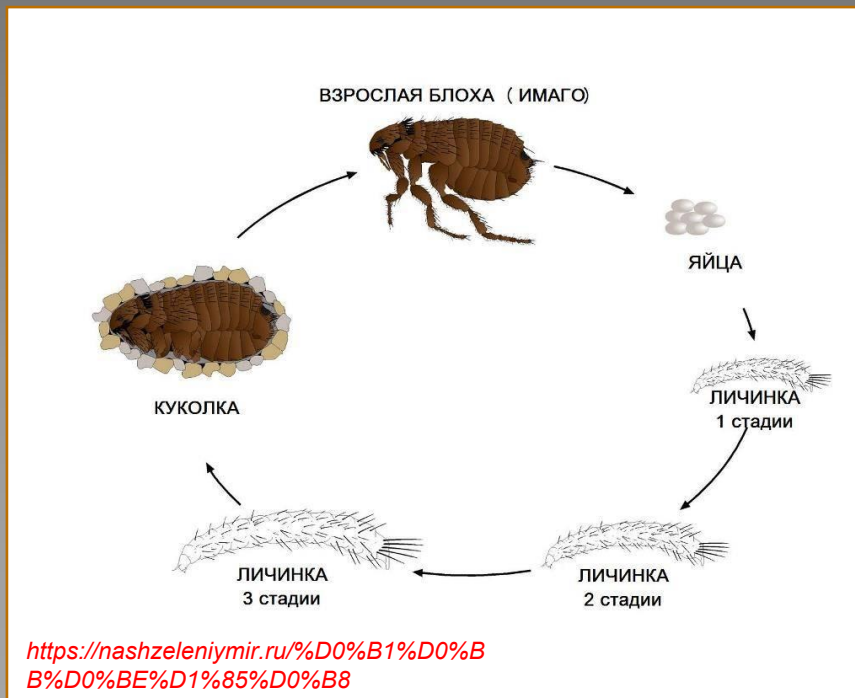
$$B = F(\text{cond}), \quad D = F(\text{cond}), \quad I = F(\text{cond}),$$

$$A = F(\text{cond})$$

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.

- $B = \sum b$, $D = \sum d$, $A = \sum a$

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, находящиеся на одной стадии жизненного цикла в специфических для них средах.

$$N = \sum n, I = F(\text{adult}), D = \sum d, A = \sum a$$

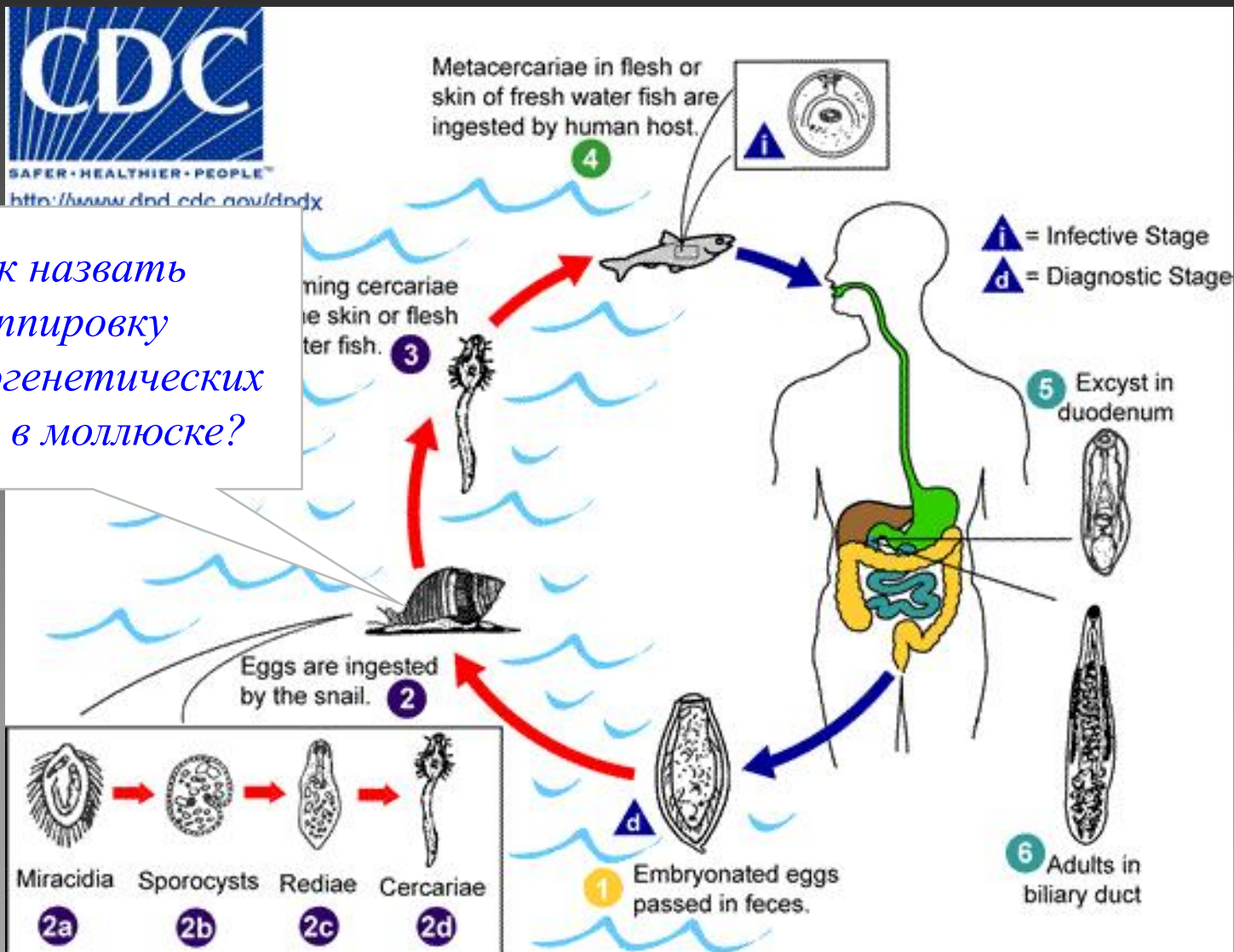
Гемипопуляции у паразитов



SAFER • HEALTHIER • PEOPLE™

<http://www.dpd.cdc.gov/dpdx>

А как назвать группировку партеногенетических стадий в моллюске?



А что такое мидиевая банка?

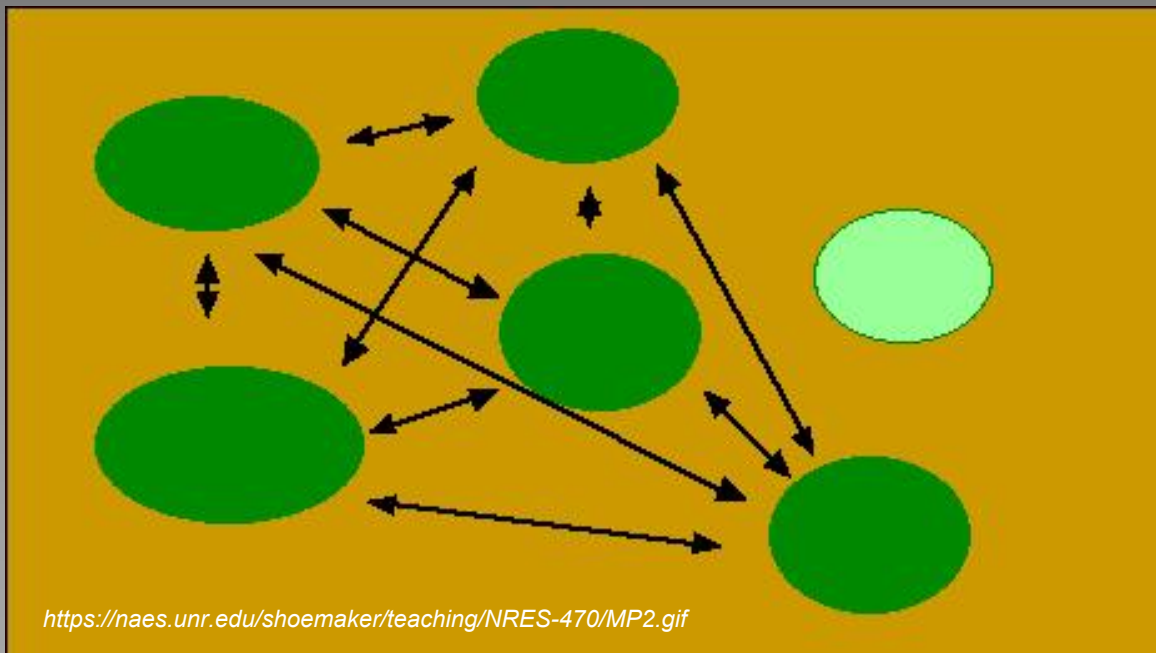


Поселения

- Группа особей одного вида, обитающая на определенной территории (нейтральный термин)

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

Можно ли говорить о пространственных закономерностях у подвижных организмов?

Domeier and Nasby-Lucas *Animal Biotelemetry* 2013, 1:2
<http://www.animalbiotelemetry.com/content/1/1/2>

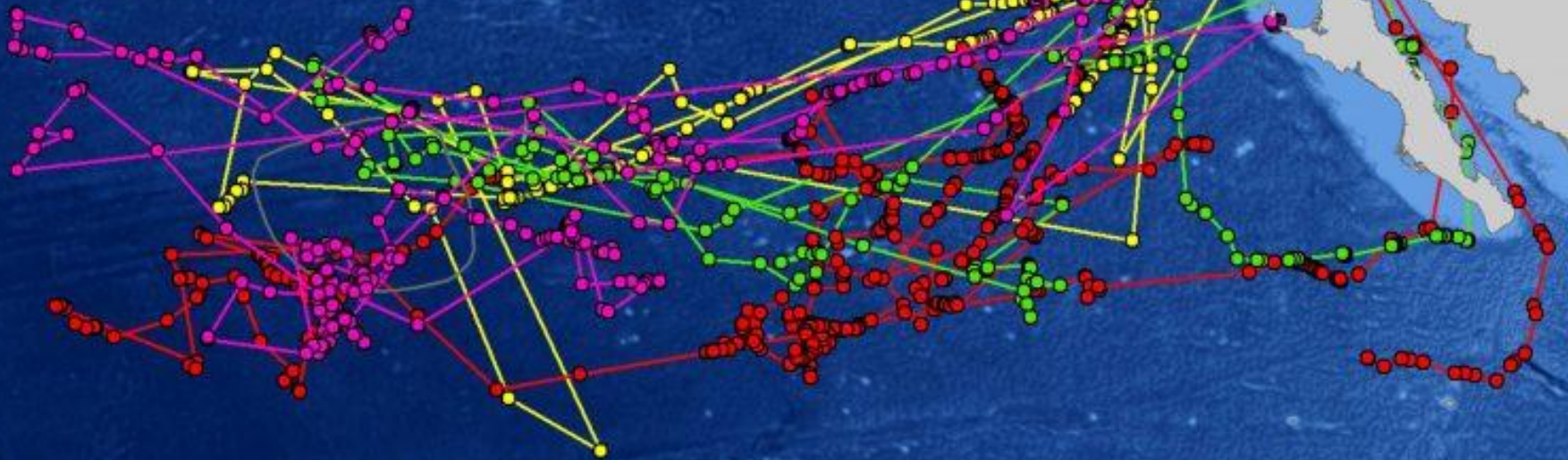


RESEARCH

Open Access

Two-year migration of adult female white sharks (*Carcharodon carcharias*) reveals widely separated nursery areas and conservation concerns

- Amy
- Kimel
- Tailscratch
- Annika



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

- Пятнистое распределение ведущих факторов.



Групповое распределение

- Вегетативное размножение



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

Групповое распределение

- Репродуктивные скопления



Групповое распределение

- Социальные связи



<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

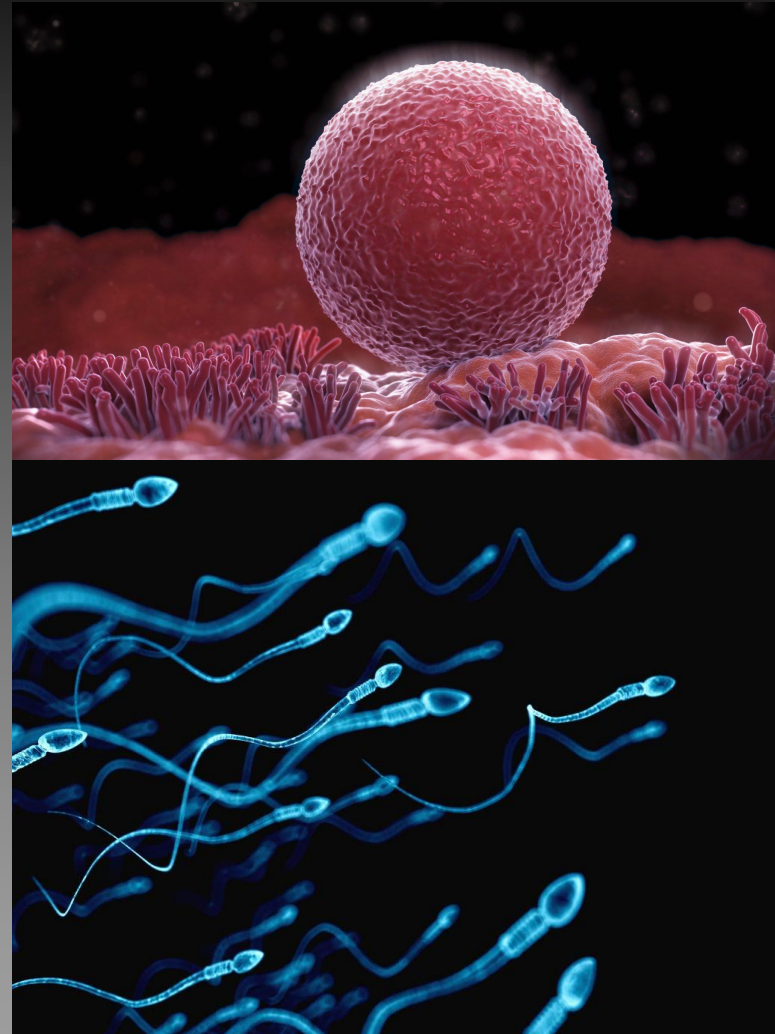
Половая структура популяции

Феномен раздельнополости

Две базовые задачи:

- F - сохранение имеющегося (ценный материал).
- M - эксперименты, поиск нового (расходный материал).

At! Есть другие гипотезы (см. Bachtorg et al, 2014)



Существует очень много путей определения пола

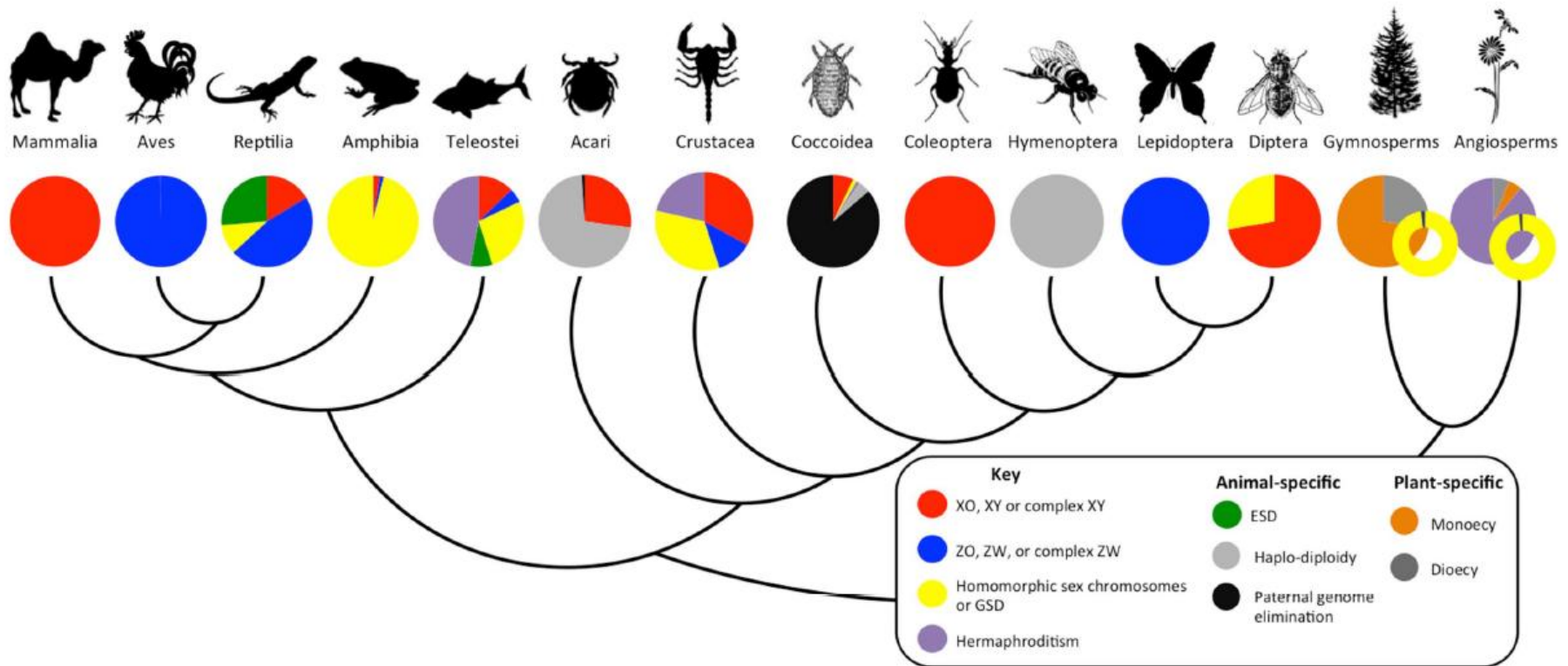
OPEN ACCESS Freely available online

PLOS BIOLOGY

Essay

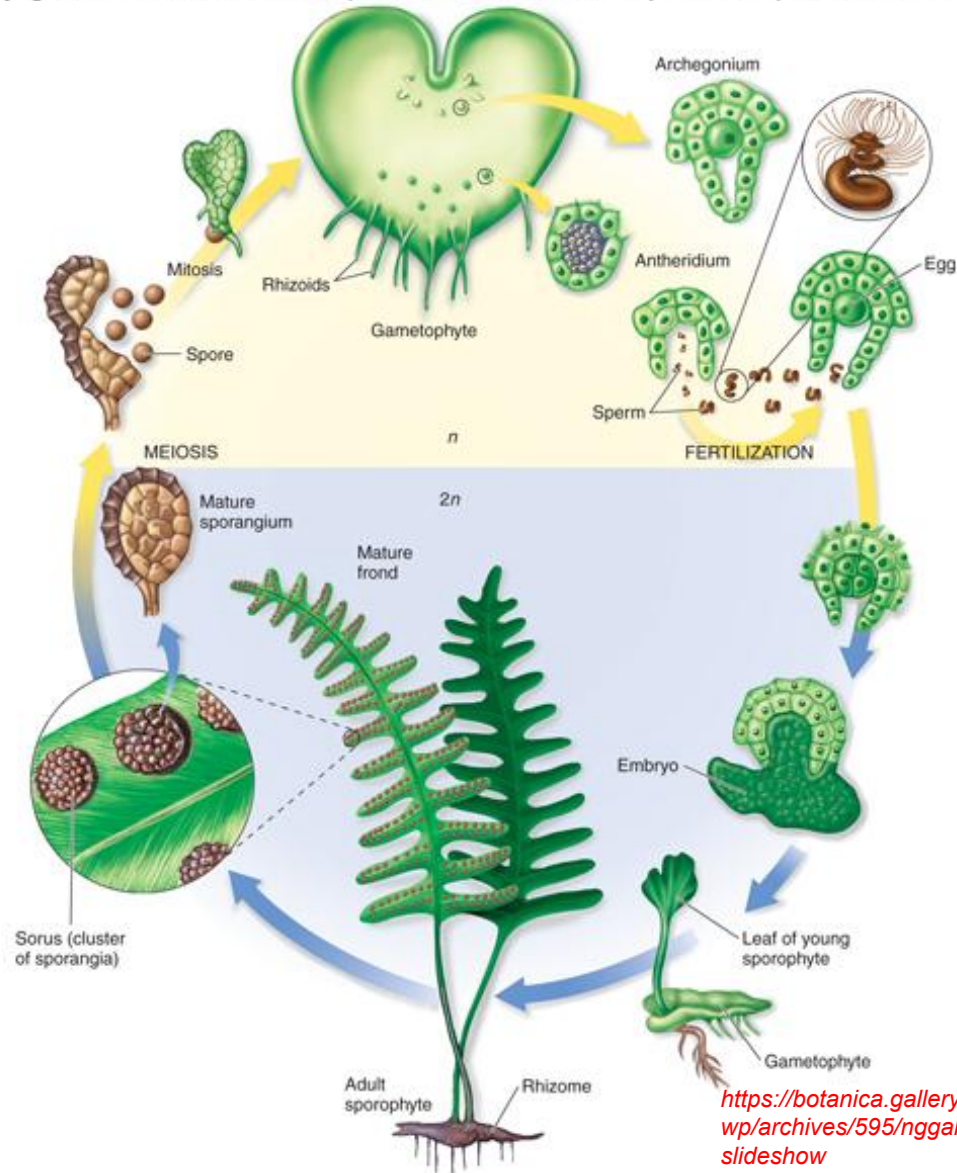
Sex Determination: Why So Many Ways of Doing It?

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 Consortium¹



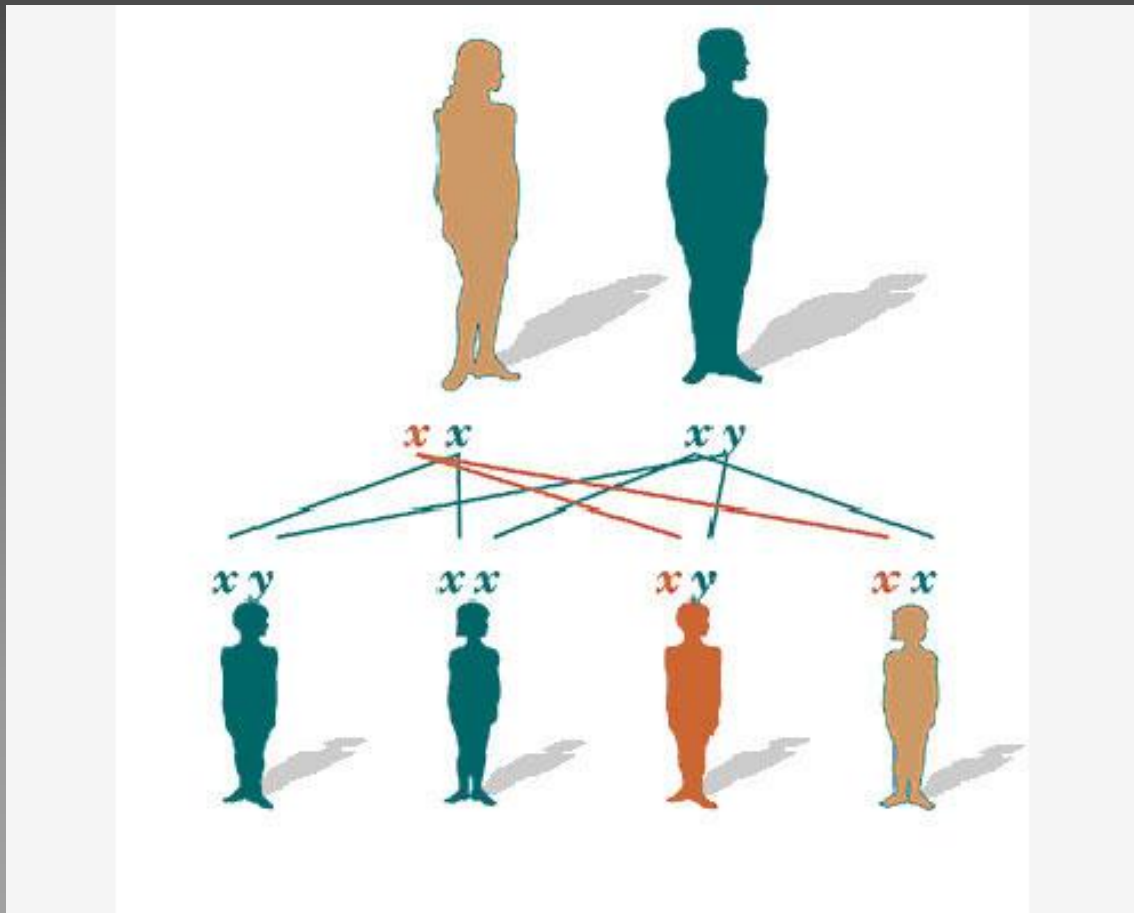
Организмы с метагенетическим жизненным ЦИКЛОМ

Copyright © The McGraw-Hill Companies, Inc. Permission required for reproduction or display.

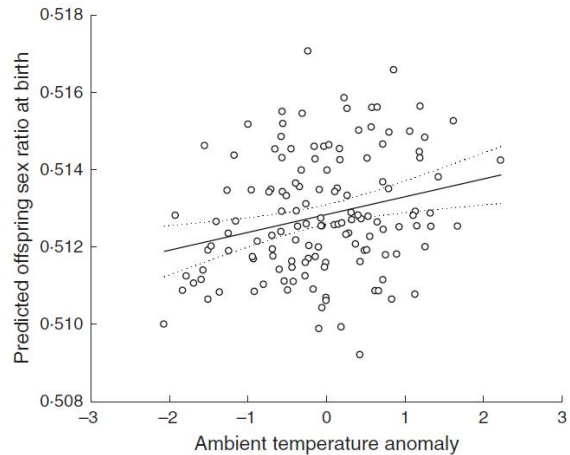


<https://botanica.gallery/wp/archives/595/nggallery/slideshow>

Половая структура у млекопитающих



Половая структура может зависеть от влияния экологических факторов



Journal of Animal Ecology

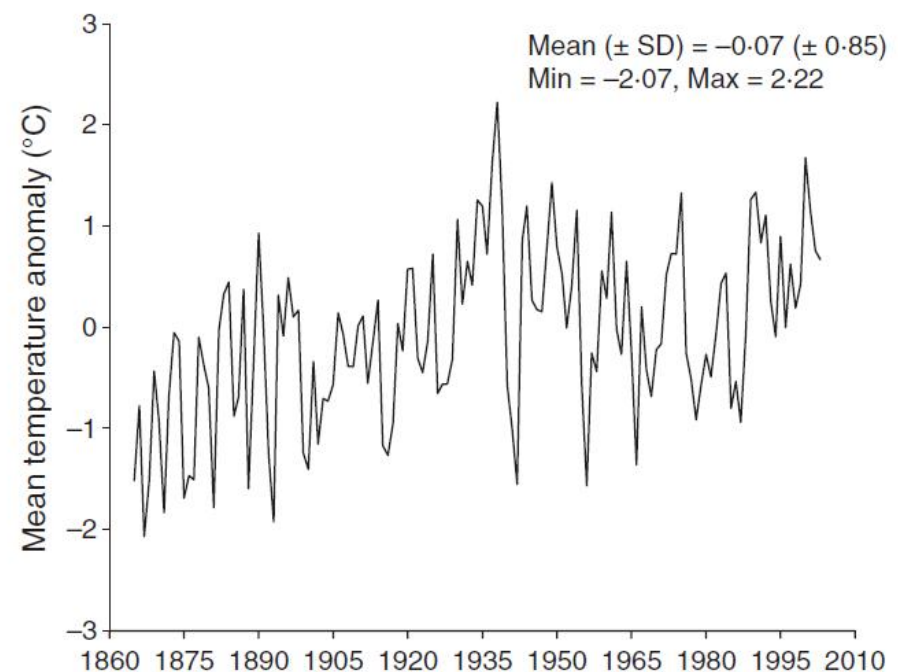
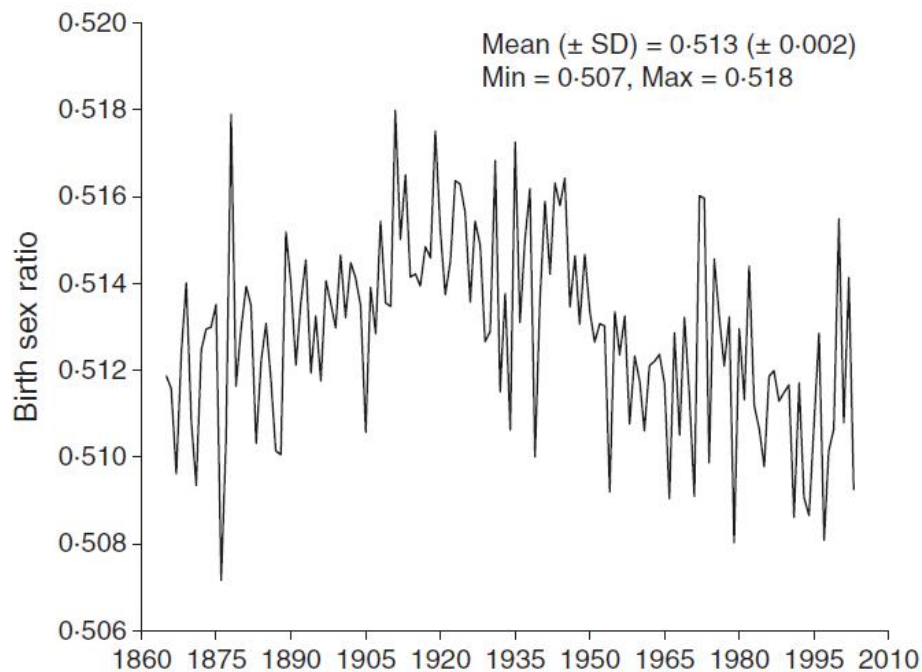


Journal of Animal Ecology 2009, **78**, 1226–1233

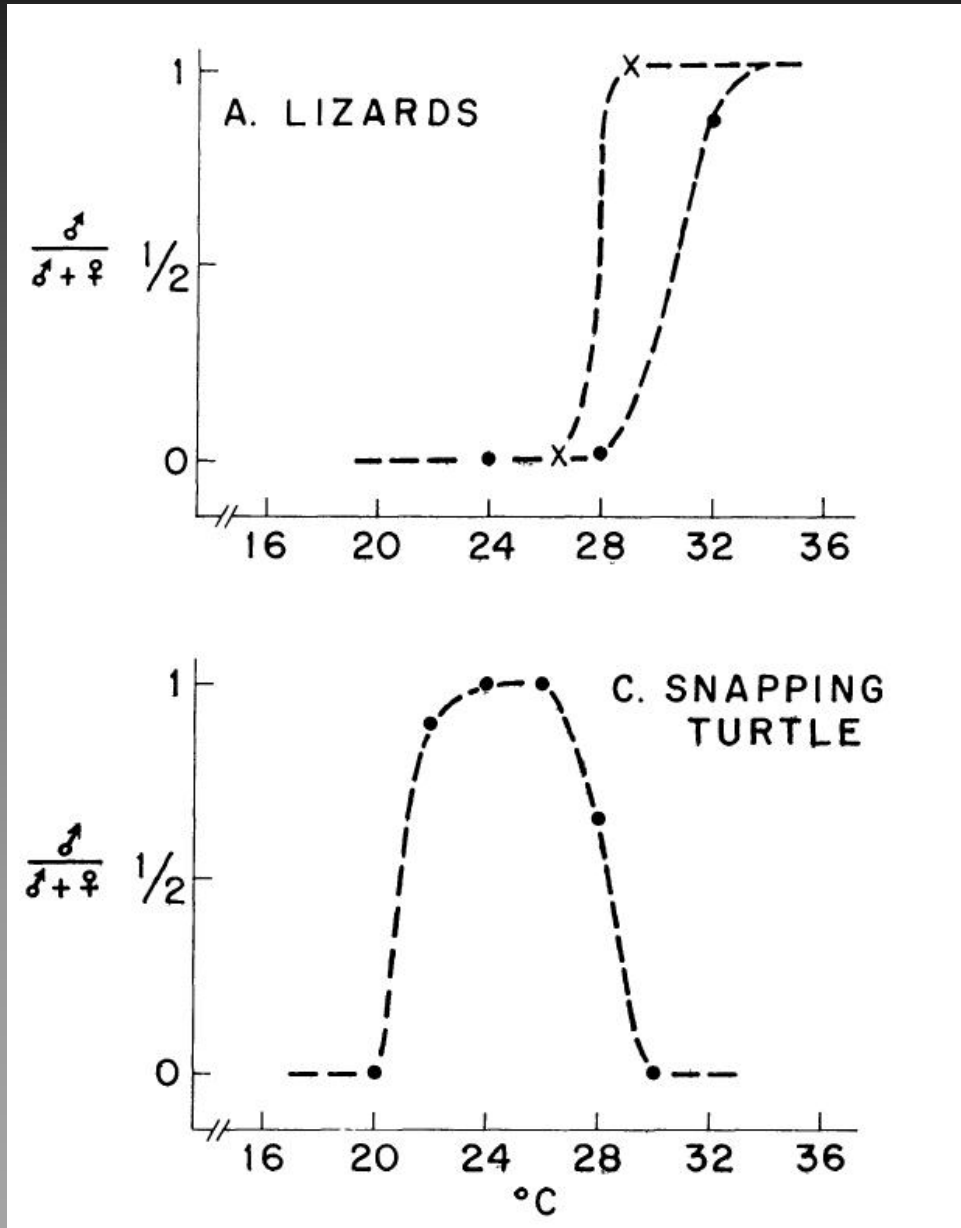
doi: 10.1111/j.1365-2656.2009.01598.x

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



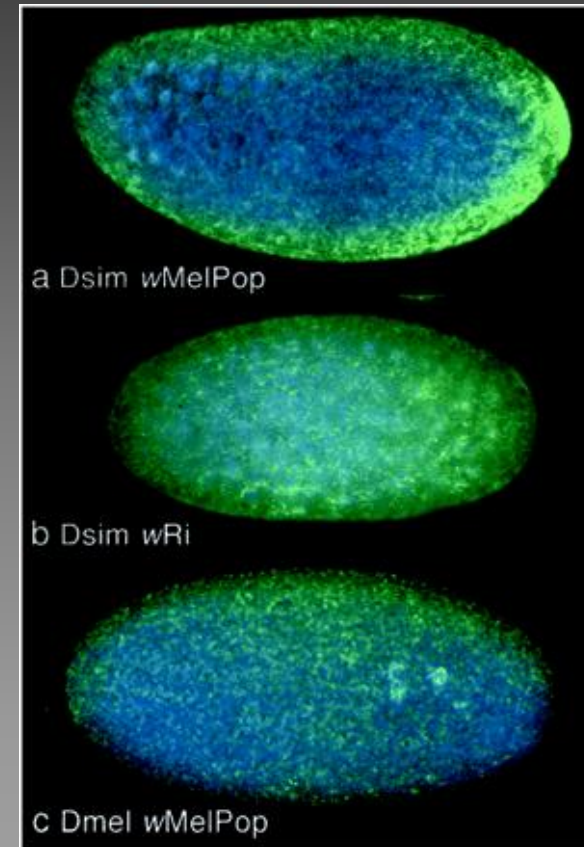
SEX DETERMINATION IN REPTILES

By J. J. BULL



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

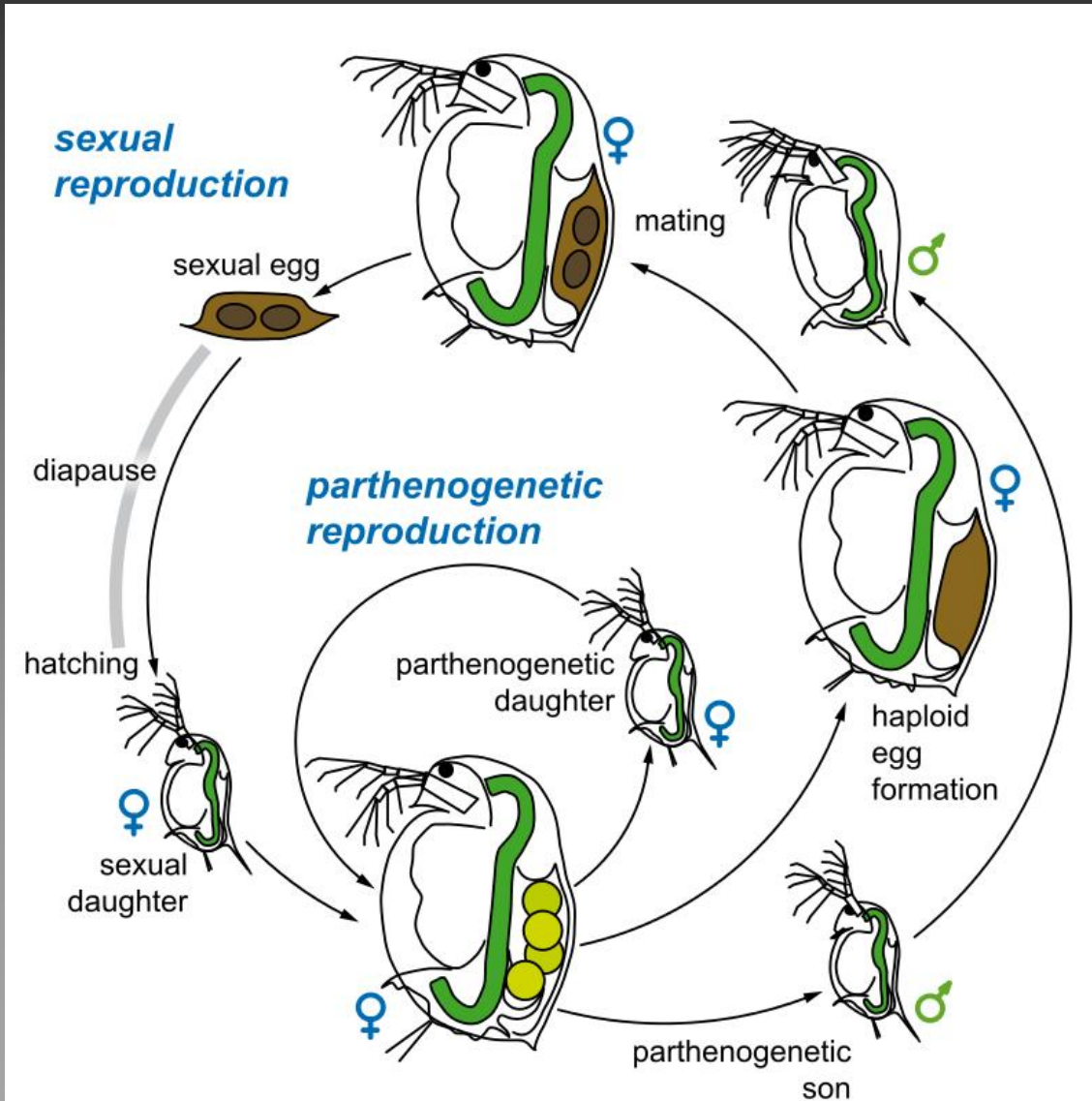
- Дегенерация мужских эмбрионов (у бабочек и двукрылых)
- Остановка первого митотического деления зиготы (неоплодотворенной), удвоение хромосом, формирование диплоидного женского эмбриона (у наездников).
- Ингибирование выработки мужских гормонов (у изопод)



McGraw et al 2002

Циклические изменения половой структуры

Daphnia spp.

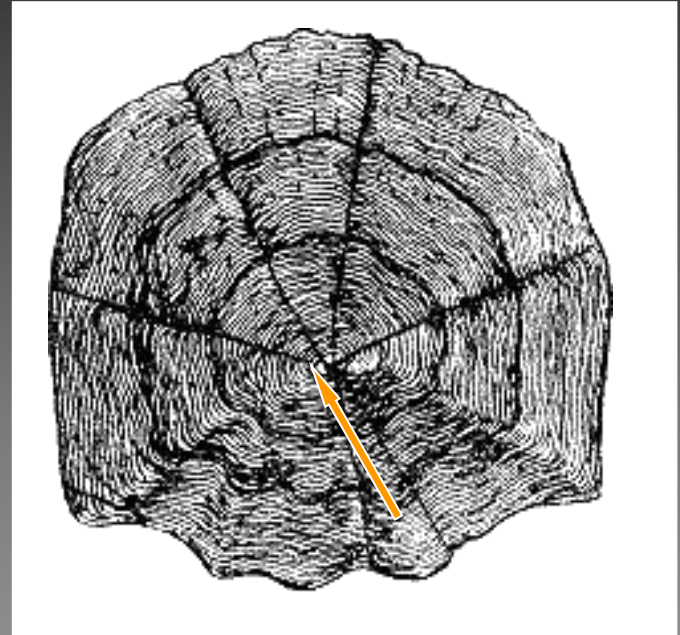


https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/3/37/DaphniaMagna_LifeCycle_DVizoso.svg/330px-DaphniaMagna_LifeCycle_DVizoso.svg.png

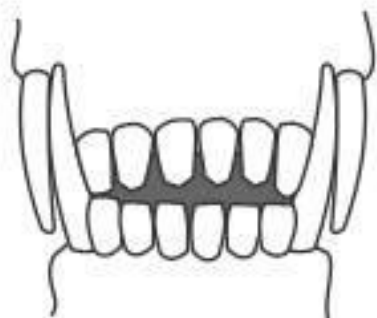
Возрастная структура популяции

Как оценить возраст
организмов?

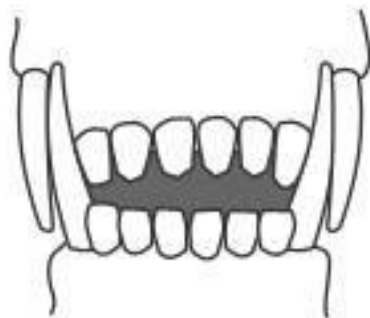
Оценка возраста по темпофиксирующим признакам



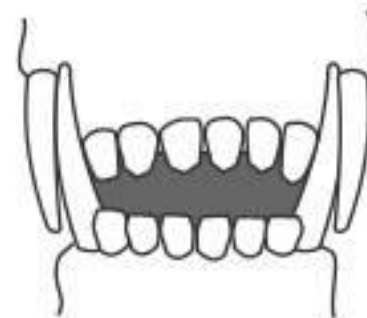
Оценка возраста по темпофиксирующим признакам



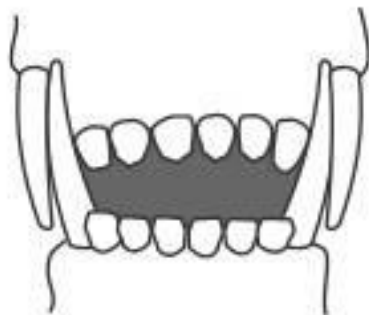
Зубы молодой собаки



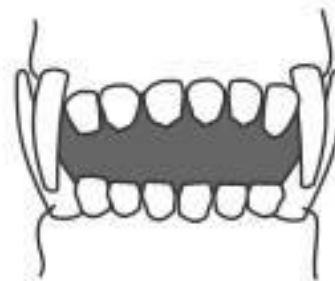
Зубы собаки двух лет



Зубы собаки трех лет



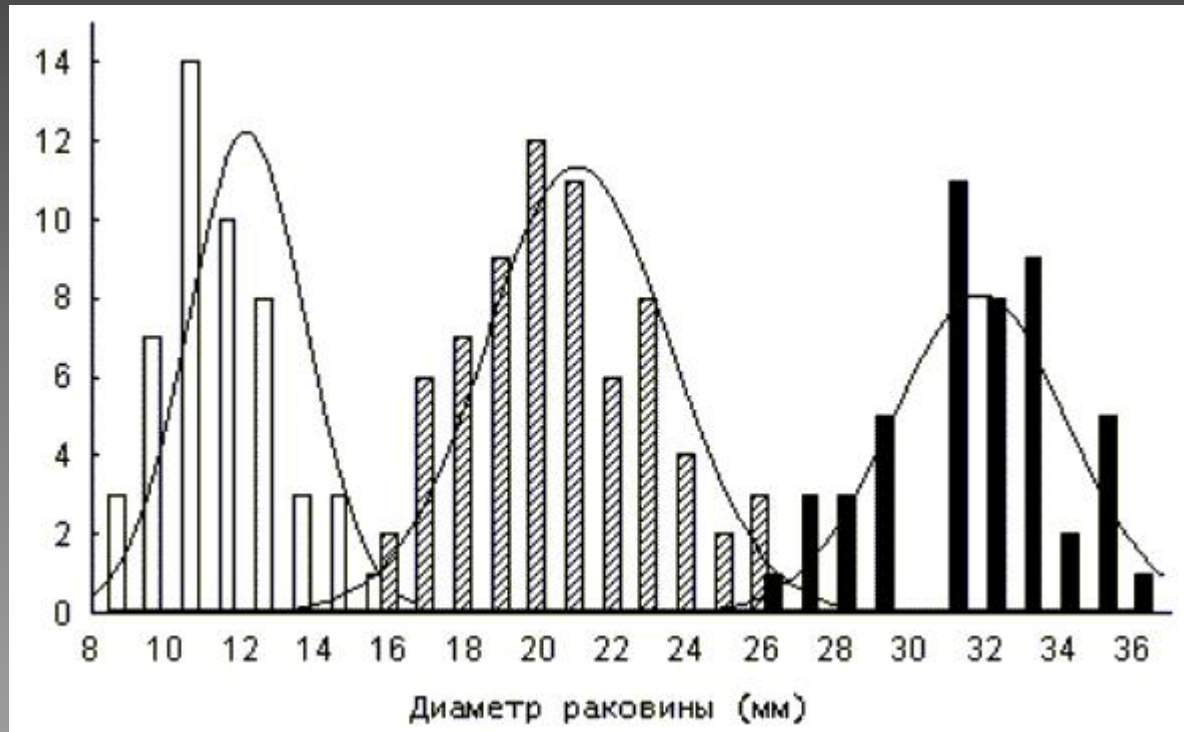
Зубы собаки четырех лет



Зубы собаки пяти лет

Оценка возраста по размерам организмов

Частотное распределение размеров раковины улиток

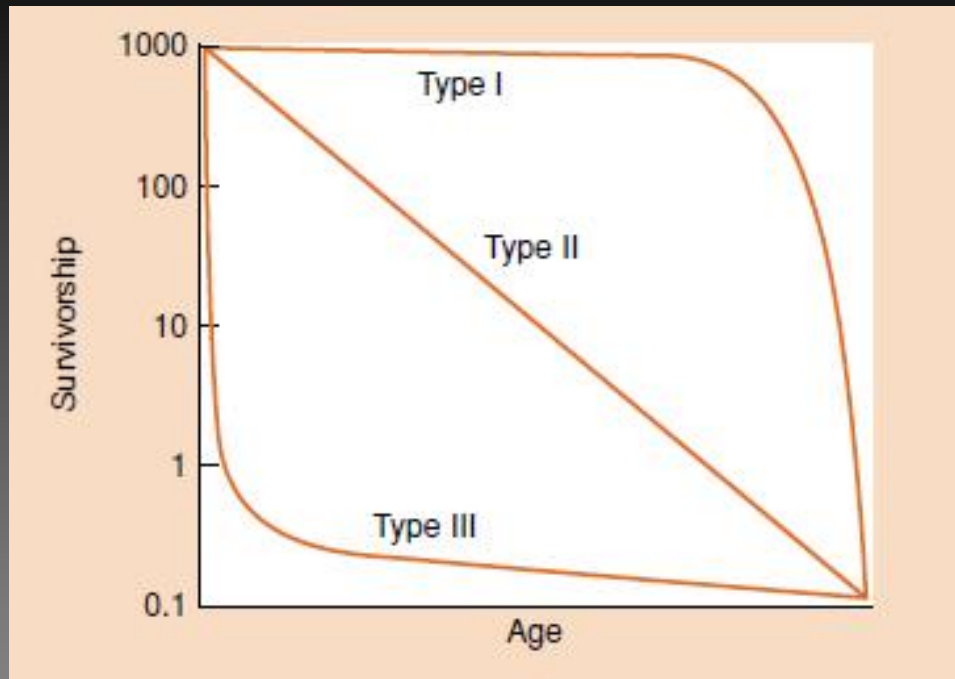


(<http://www.ievbras.ru/ecostat/Kiri/Article/A18/Vol3/Kramar3.html>)

Демографические таблицы (Life table) - характеристики когорт

Когорта	N_x Количество особей в данной когорте	L_x Вероятность дожить до данного возраста	D_x Число умерших в данной когорте	Q_x 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

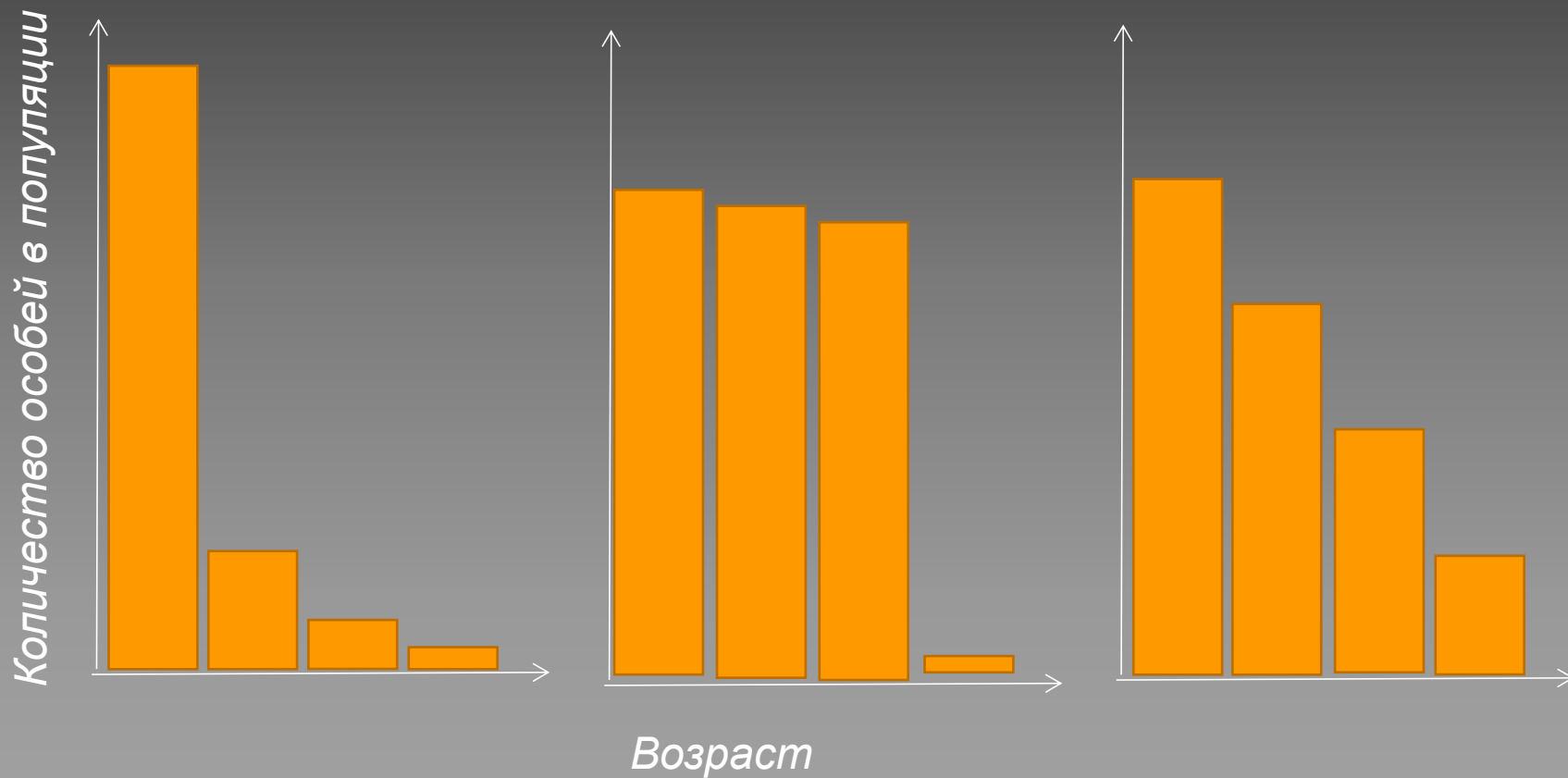
Три типа кривых выживания



Кривая выживания - графическое представление демографической таблицы

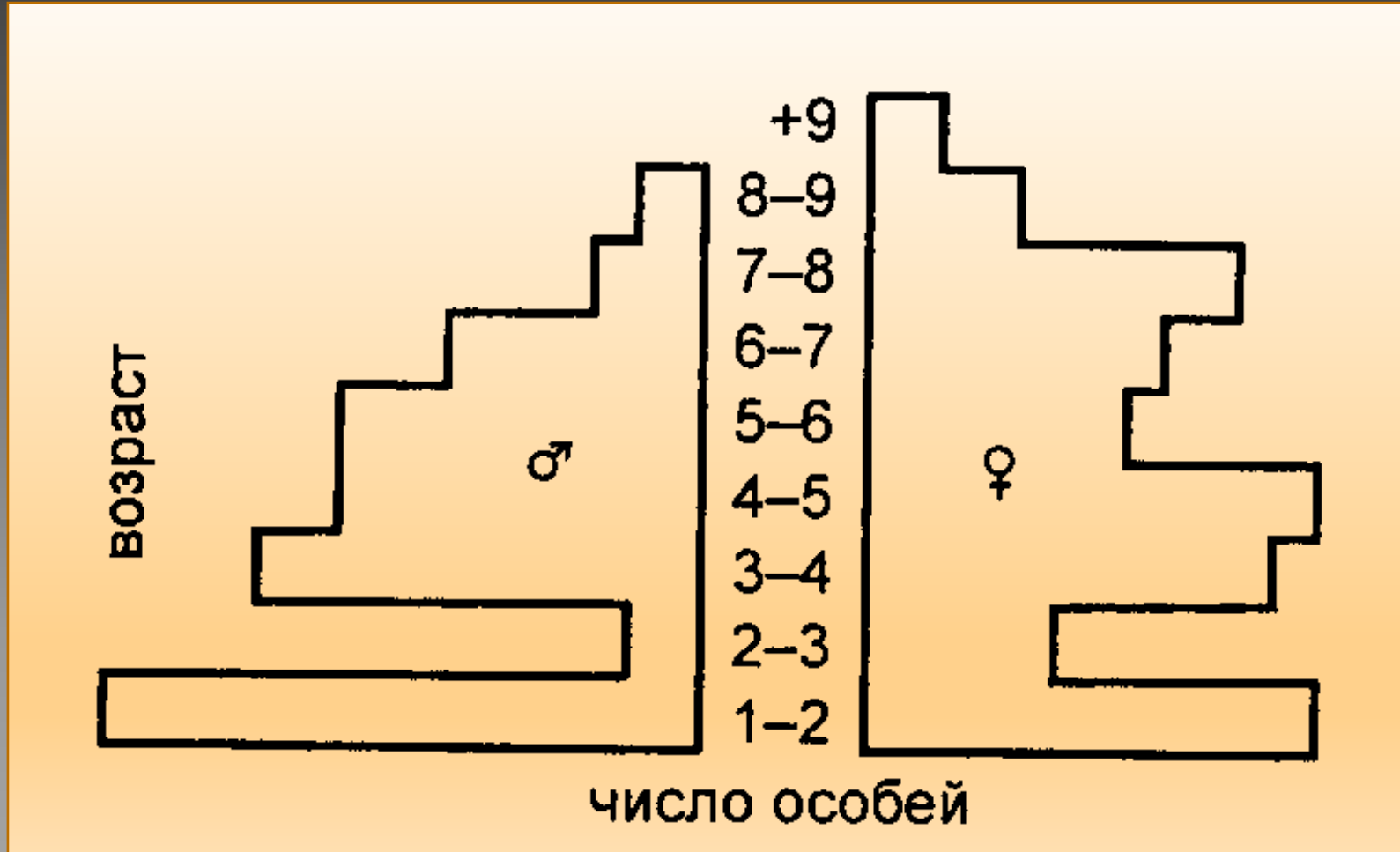
- I - Потомство выживает с высокой вероятностью. Пик смертности приходится на старых особей.
- II - Вероятность гибели более или менее равна для всех возрастов.
- III - Пик смертности приходится на ранние стадии онтогенеза. Пережившие эту стадию гибнут с меньшей вероятностью.

Нормальная возрастная структура популяции - соответствует кривой ВЫЖИВАНИЯ



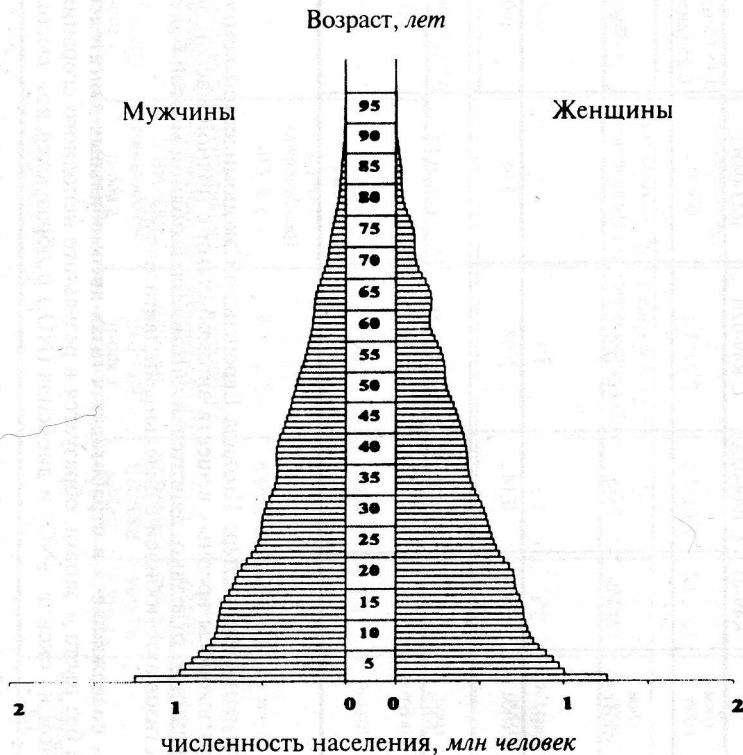
«Аномальная» возрастная структура

- Муфлоны на Корсике

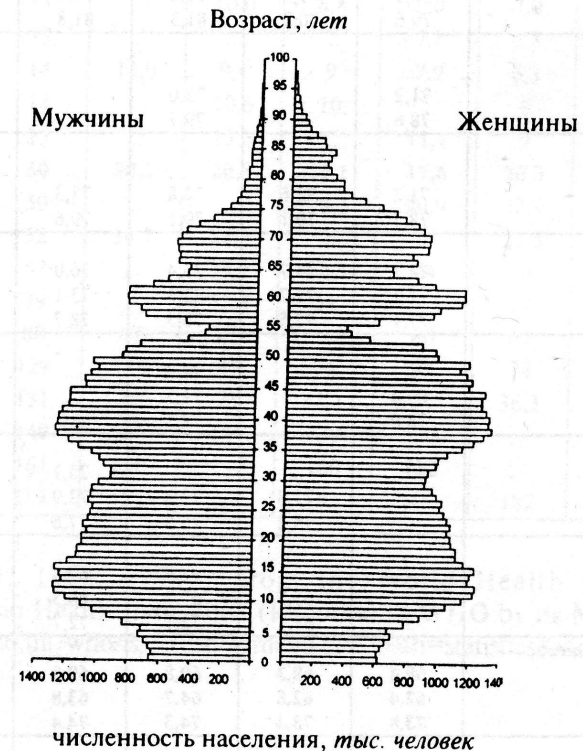


«Аномальная» возрастная структура

- *H.sapiens* в России



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

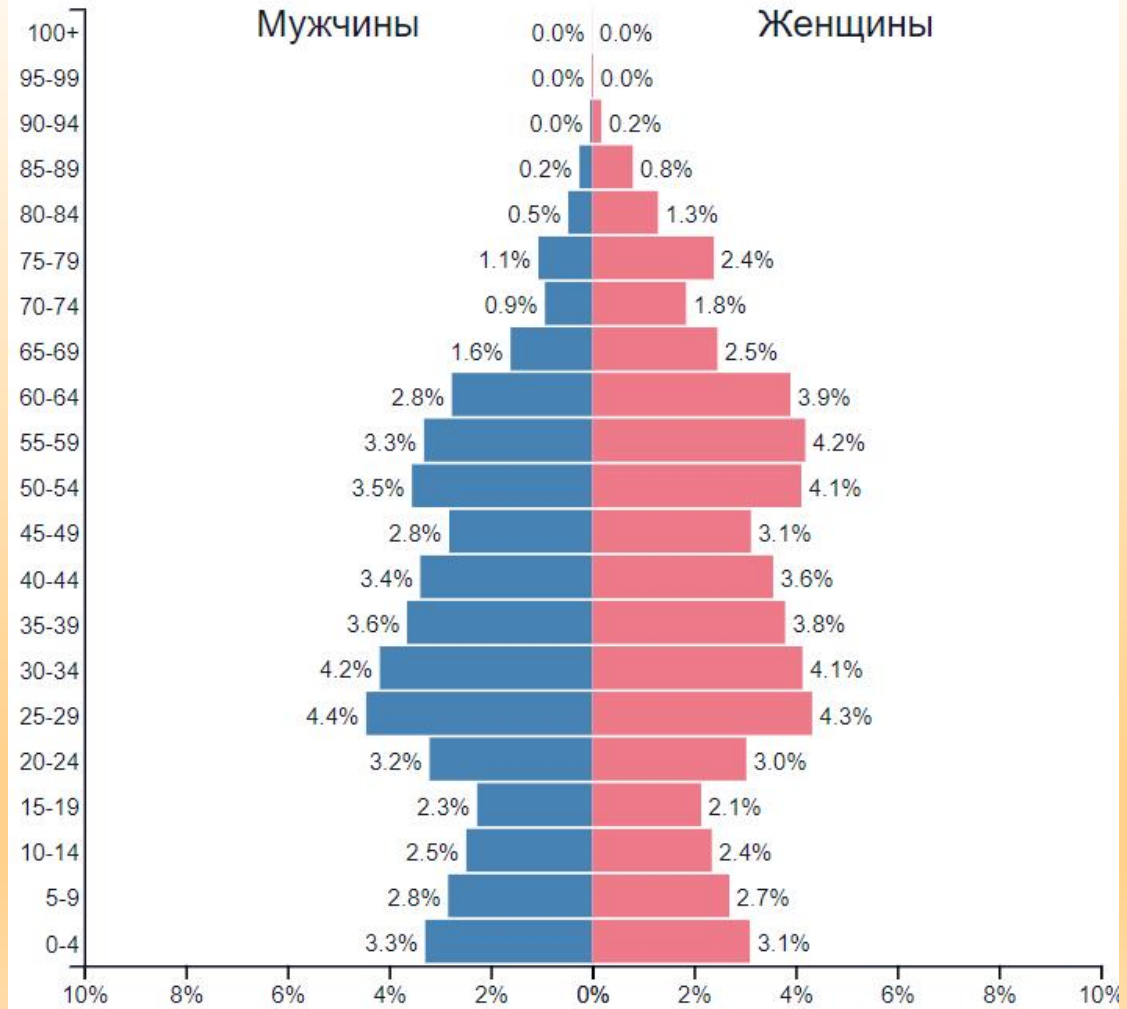


Возрастно-половая структура населения Российской Федерации на 1 января 1999 г.

«Аномальная» возрастная структура

- *H.sapiens* в России

2017 (модель)

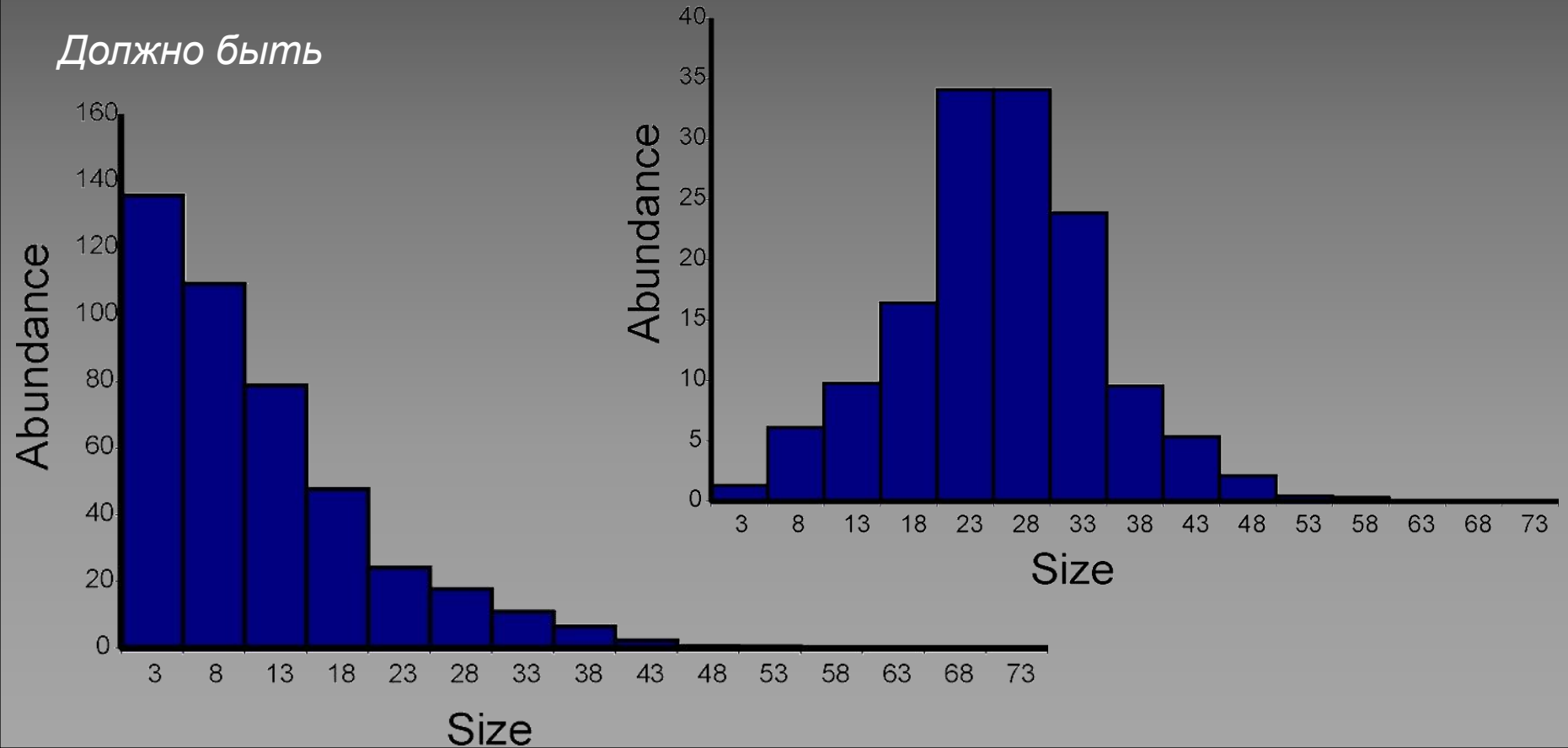


«Аномальная» возрастная структура

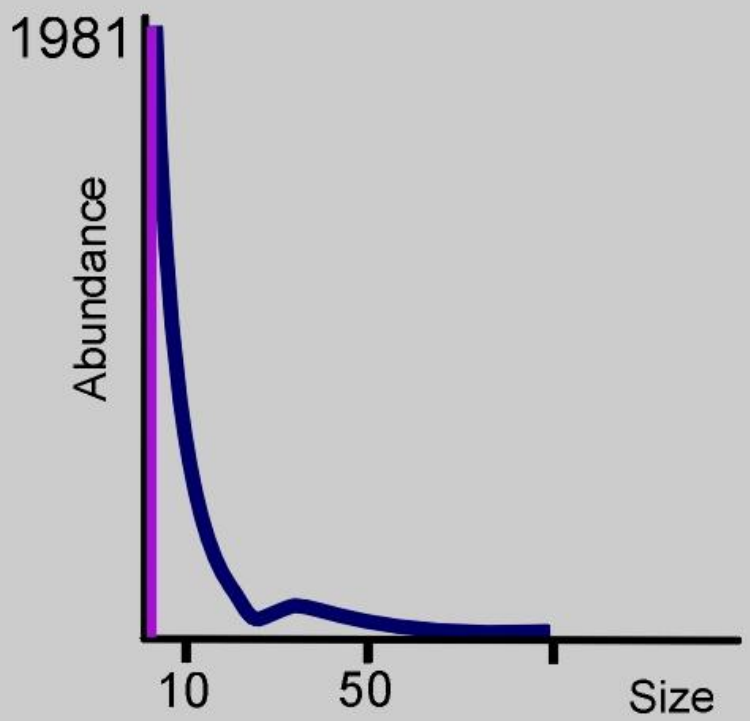
Mytilus spp. на Белом море

Но обычно так

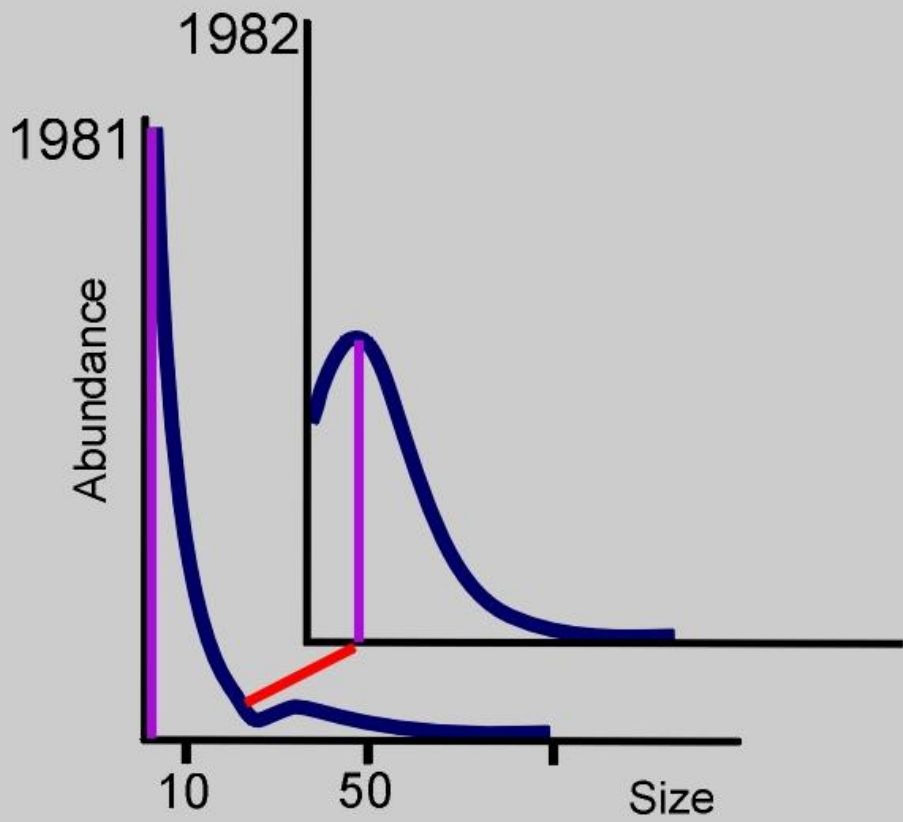
Должно быть



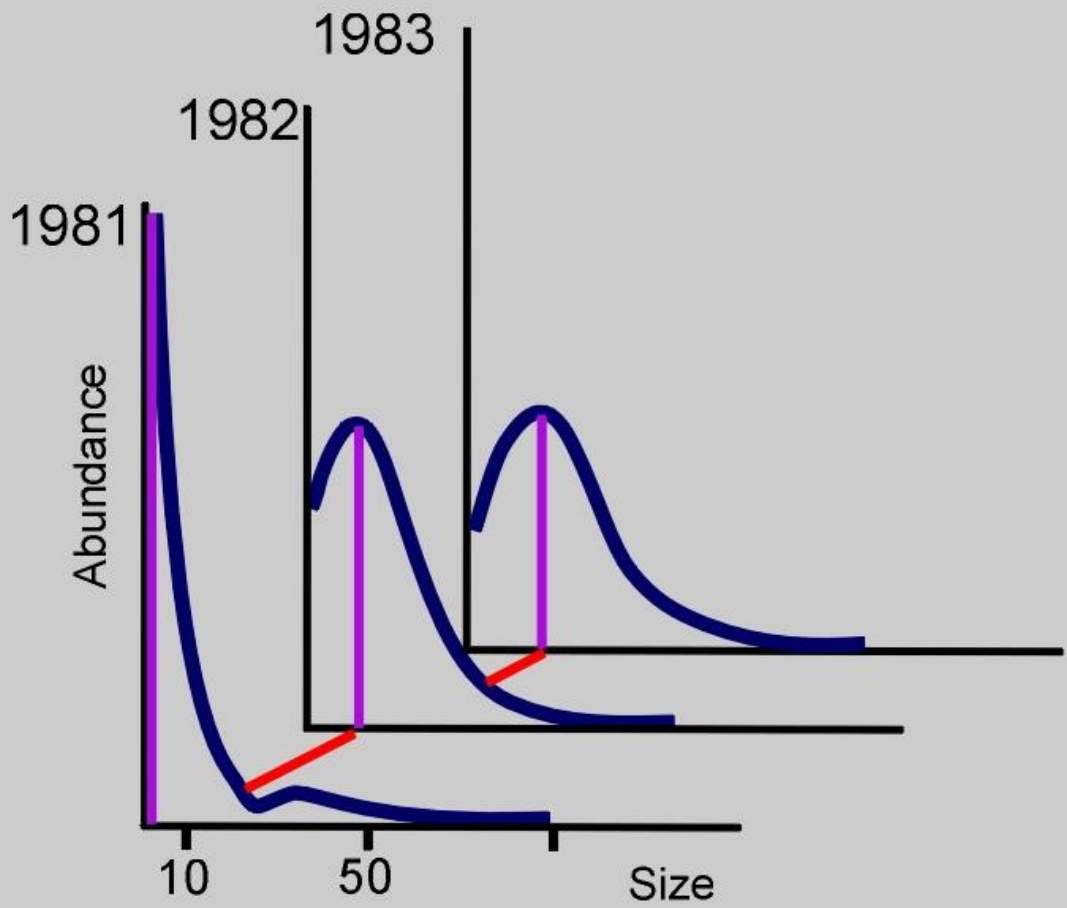
*The dynamics of mussel bed
In the Knazhaya Bay
(Lukanin et al., 1990)*



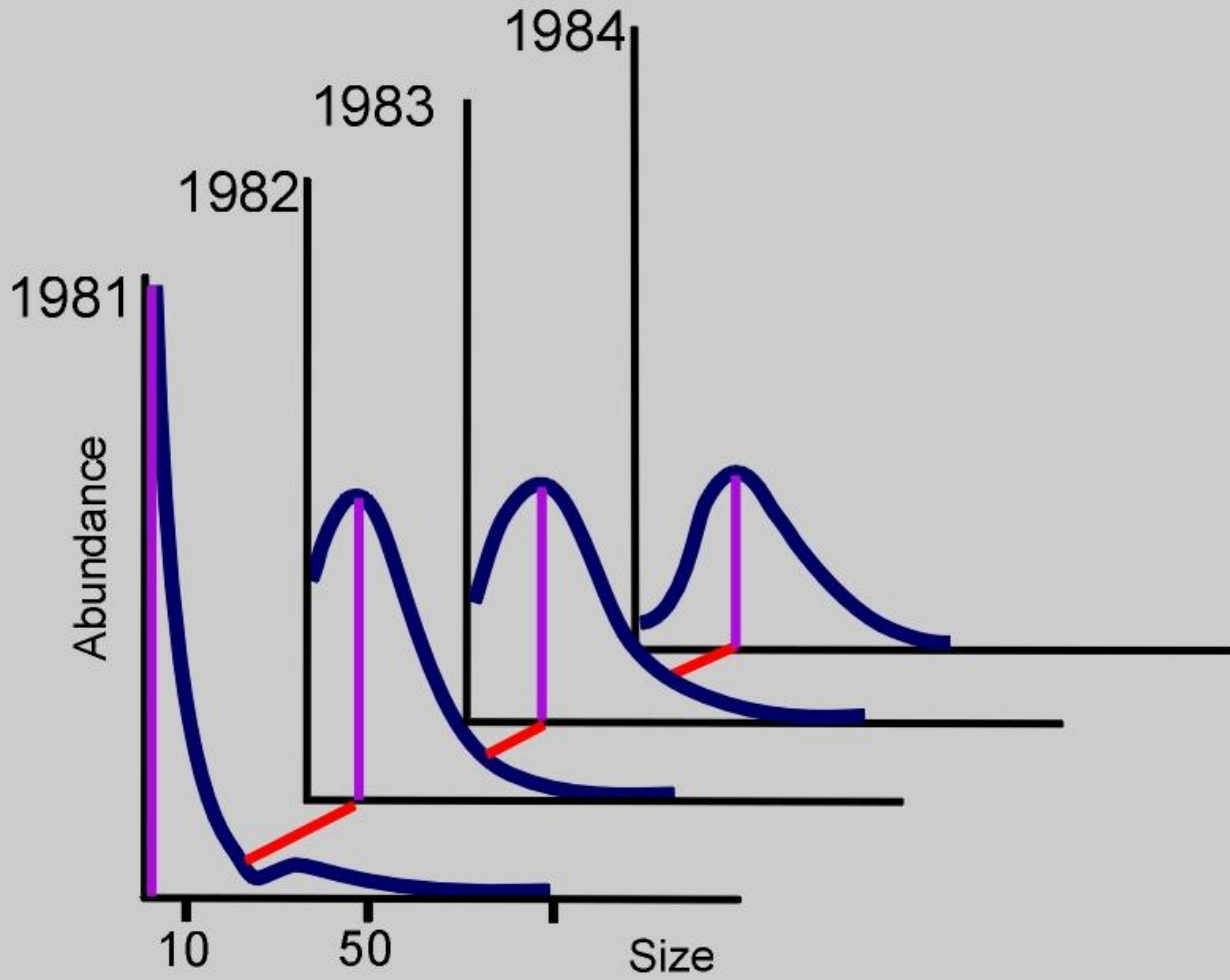
*The dynamics of mussel bed
In the Knazhaya Bay
(Lukanin et al., 1990)*



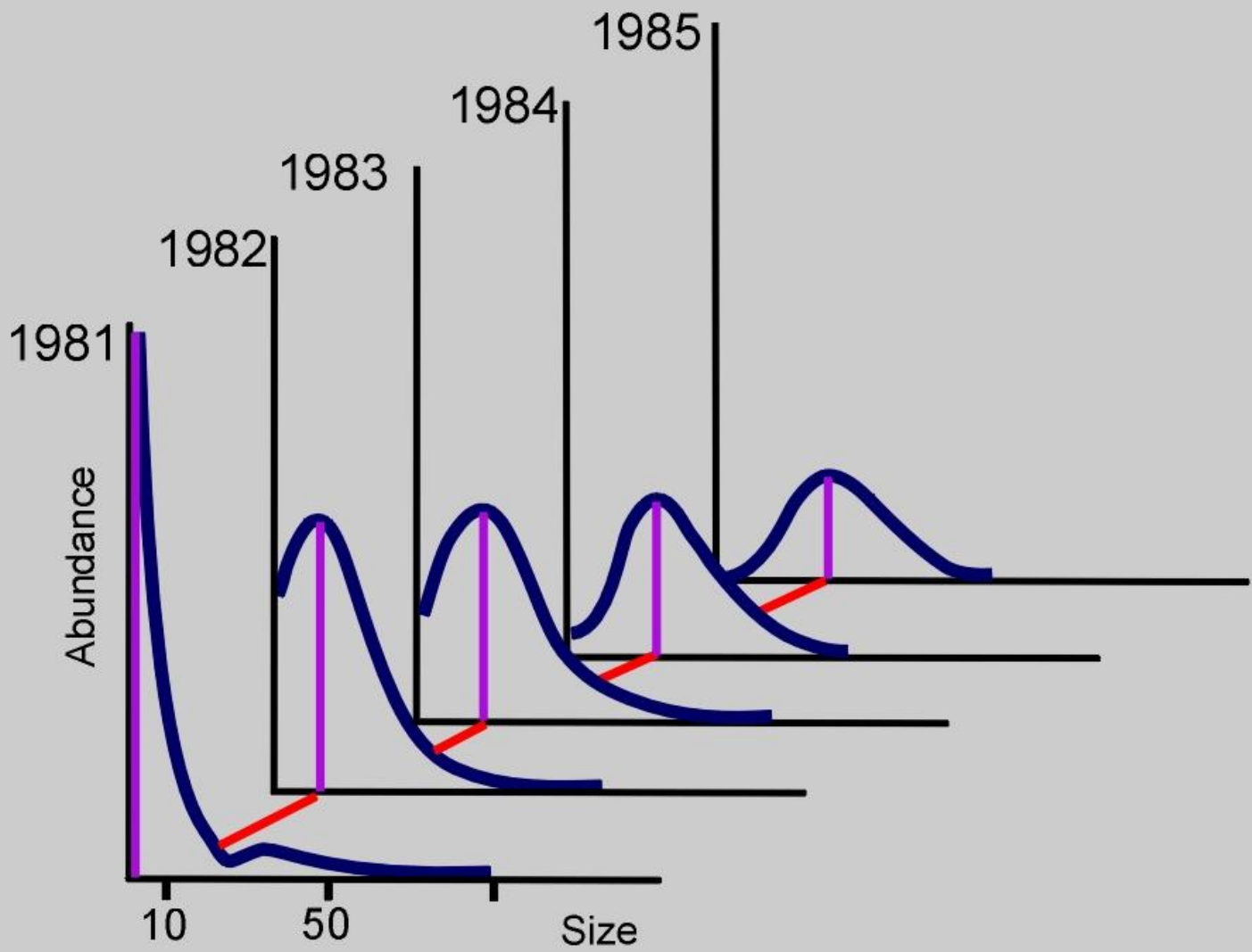
*The dynamics of mussel bed
In the Knazhaya Bay
(Lukanin et al., 1990)*



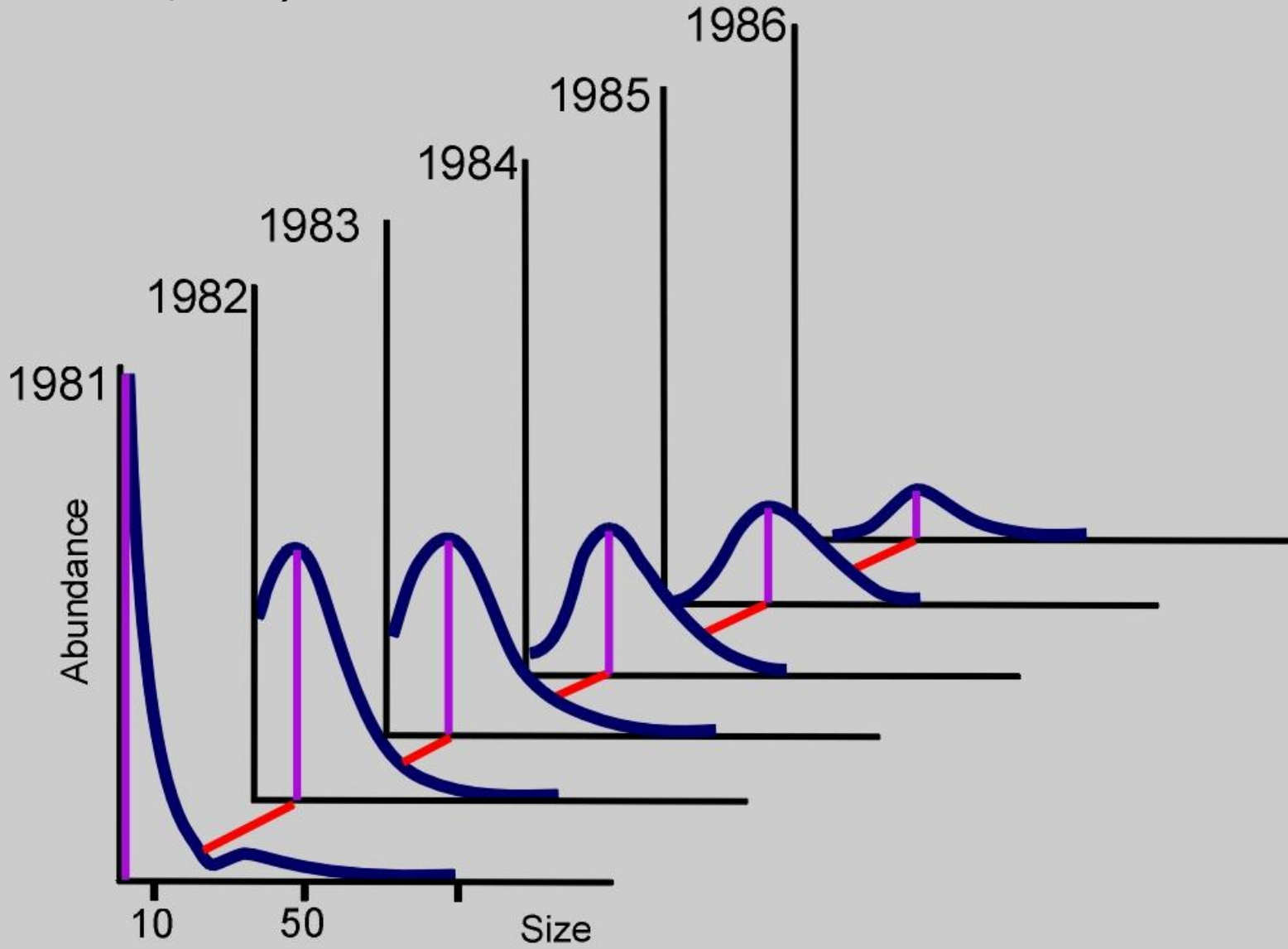
*The dynamics of mussel bed
In the Knazhaya Bay
(Lukanin et al., 1990)*



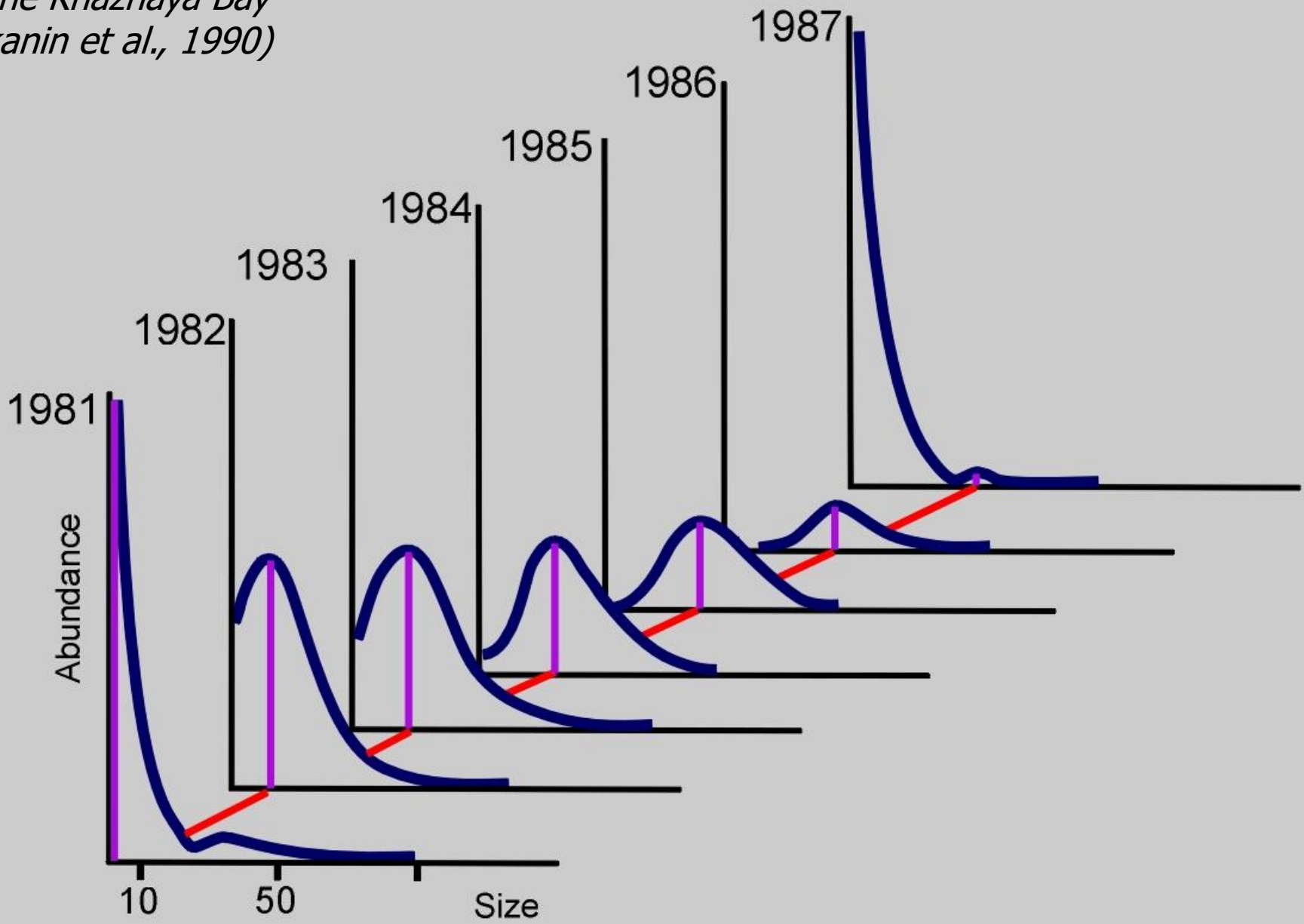
*The dynamics of mussel bed
In the Knazhaya Bay
(Lukanin et al., 1990)*



*The dynamics of mussel bed
In the Knazhaya Bay
(Lukanin et al., 1990)*



*The dynamics of mussel bed
In the Knazhaya Bay
(Lukanin et al., 1990)*



Динамика поселения мидий (концептуальная модель)

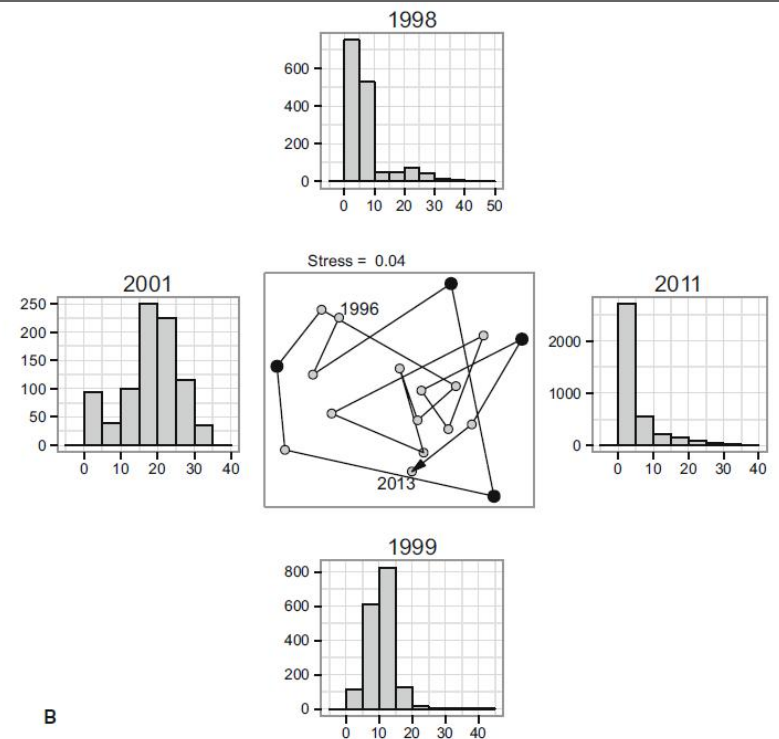
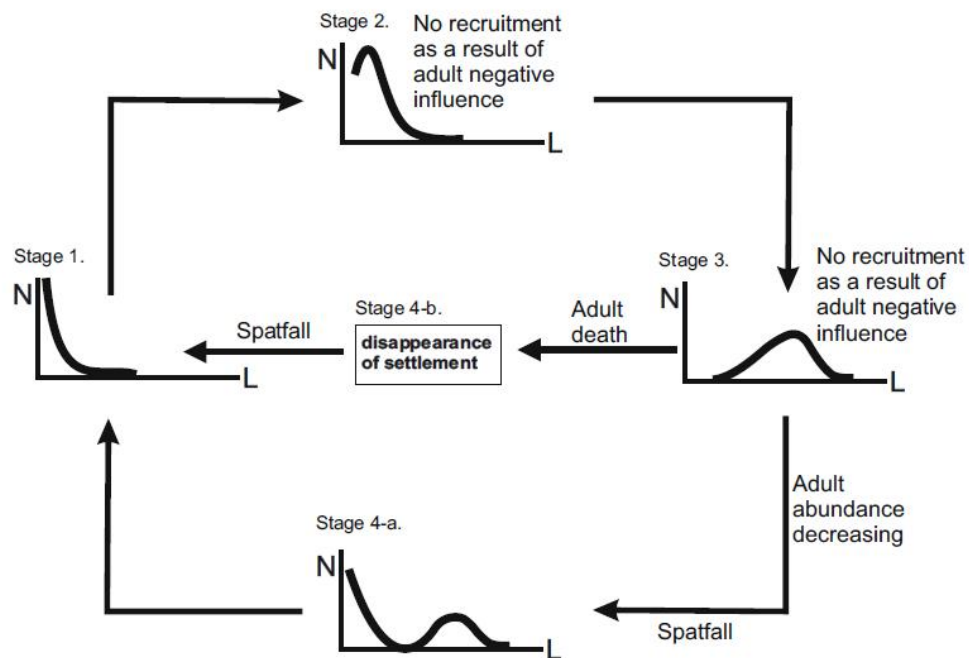
Hydrobiologia
DOI 10.1007/s10750-016-2837-0



PRIMARY RESEARCH PAPER

The cycle of mussels: long-term dynamics of mussel beds on intertidal soft bottoms at the White Sea

Vadim M. Khaitov · Natalia V. Lentsman



B

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.
- Между разными возрастными группами могут наблюдаться как позитивные, так и негативные взаимоотношения.

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