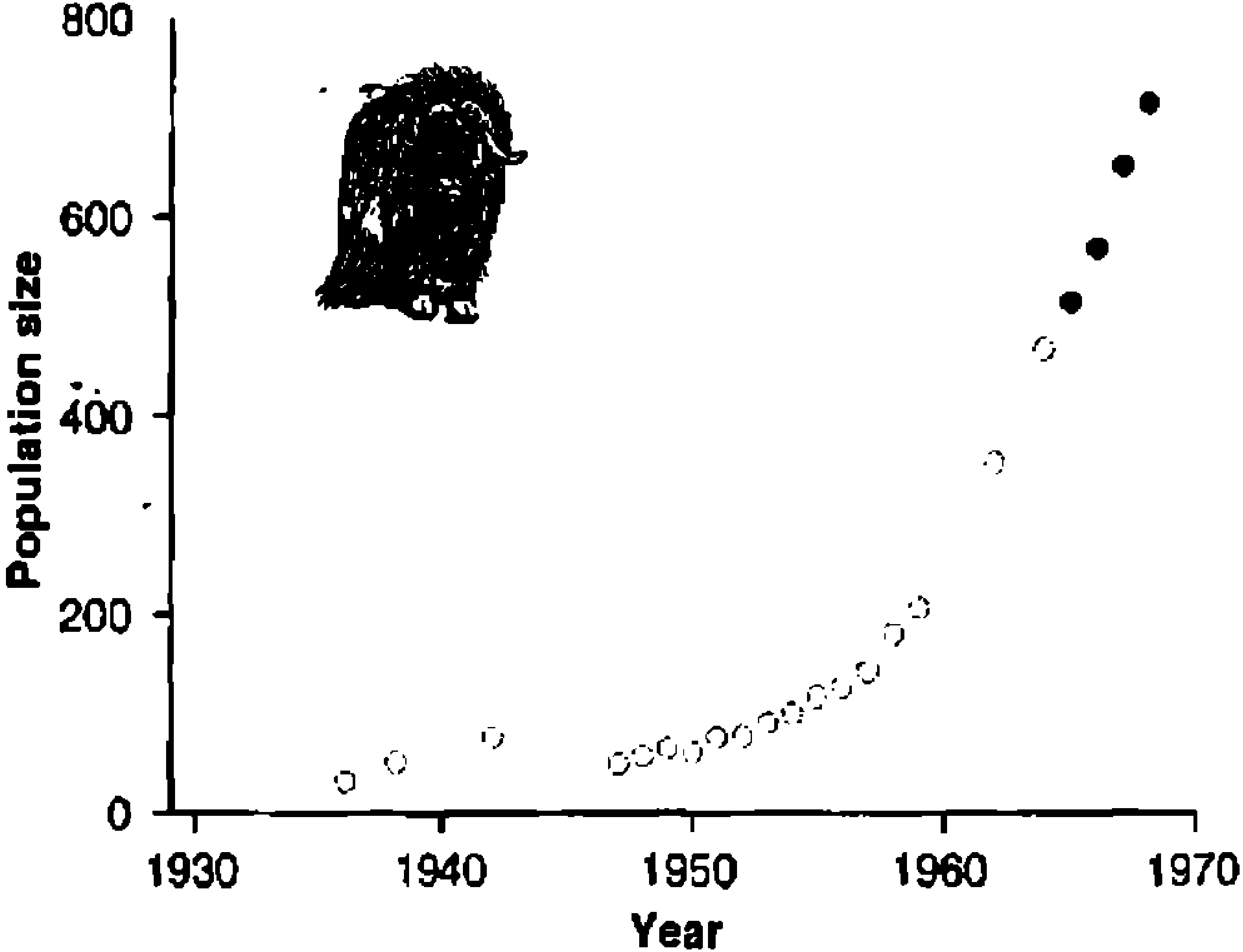
Популяционная экология (рыб)

Рост популяции

$$N(t+1) = N(t)R$$

Весенний семестр 2022

Последний овцебык на территории Северной Америки был истреблён в конце XIX века. В 1936 г. 31 особь овцебыка была интродуцирована на остров Нунивак для восстановления вида в условиях изолированного заповедника. В дальнейшем по мере роста этой популяции её особи использовались для реинтродукции на территорию Аляски.



Данные учета популяции овцебыка на острове Нунивак между 1936 и 1968 годами. В течение последних четырех лет учёта, с 1965 по 1968 годы (показаны заштрихованными кружками) некоторые животные были изъяты с острова и переселены на новые места.

Простейшая формула для расчёта численности популяции в дискретный интервал времени от *t* до *t+1:*

$$N(t+1) = N(t)+B-D+I-E$$

N — численность популяции
B — число родившихся особей
D — число умерших особей
I — число иммигрантов (вселенцев, интродуцированных особей)
E — число эмигрантов (покинувших ареал популяции, истреблённых браконьерами и т. д.)

Изменение численности популяции от момента времени t до момента $t+1$ высчитывается как $N(t+1) - N(t)$

В том случае, когда популяция закрыта (например, на острове), и для неё немыслимы (либо несущественны) такие процессы, как иммиграция и эмиграция, формула приобретает следующий вид:

$$N(t+1) = N(t)+B-D$$

Экспоненциальный рост

У *однолетних* организмов все особи, являющиеся живыми в момент времени t, умирают до наступления момента времени $t+1$. Таким образом, количество особей в популяции такого типа в следующем году будет рассчитываться как количество особей этого года, умноженное на среднее количество потомков в пересчёте на одну особь.

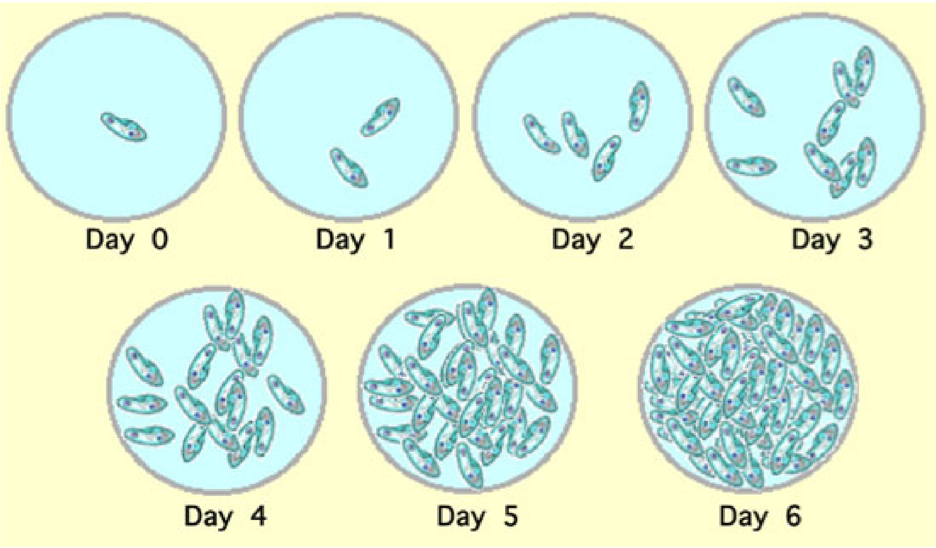
$$N(t+1) = N(t)f,$$

f — скорость воспроизводства (плодовитость), или среднее количество потомков от одной особи (являющейся живой в момент времени t), которые смогли выжить, чтобы быть посчитанными в момент времени $t+1$.

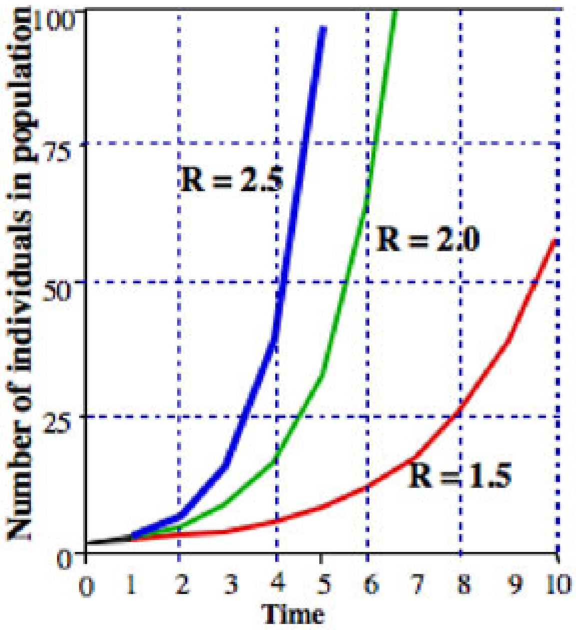
Для однолетних организмов плодовитость и есть скорость роста популяции:

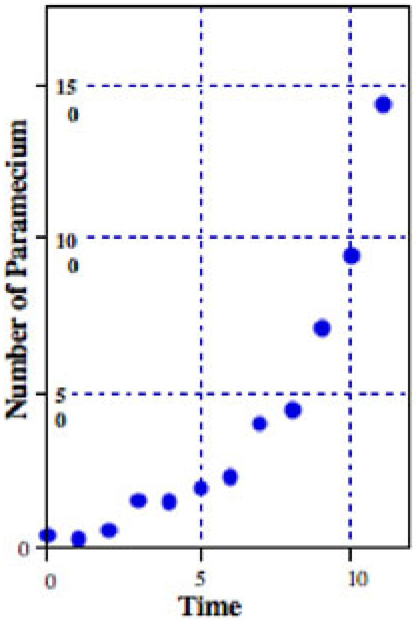
$$N(t+1) = N(t)R$$

Если $R > 1$, то популяция *растёт*
Если $R < 1$, то популяция *уменьшается*
Если процессы рождаемости и смертности уравновешены, то $R=1$ и численность популяции остаётся неизменной.



Изменения в популяции *Paramecium* в течение шести дней. Каждая особь в популяции делится один раз в день.





Слева: общая форма экспоненциального роста популяции. Справа: фактическое количество *Paramecium* в образце лабораторной культуры объемом 1 см^3.

Экспоненциальный рост

Если же нам необходимо предсказать размер популяции *однолетних* организмов через 2 года, то мы просто используем данное уравнение дважды:

$$N(t+2) = N(t+1)R$$
$$N(t+1) = N(t)R$$

$$N(t+2) = N(t)RR$$
$$N(t+2) = N(t)R^2$$

В общем виде:

$N(t) = N(0)R^t$ – это и есть уравнение, описывающее экспоненциальный (или геометрический, или Мальтусовский) рост.

Экспоненциальный рост

А как же быть с *долгоживущими* видами??

Логично, что нужно как-то учитывать тех, кто не умер в первый год жизни.
Для этого вводится показатель выживаемости S — количество организмов из интервала времени t, которые дожили до интервала времени $t+1$. Теперь формула расчёта численности популяции в момент времени $t+1$ приобретает следующий вид:

$$N(t+1) = N(t)S+N(t)f$$

$$N(t+1) = N(t)(S+f)$$

$S+f$ описывает совокупный эффект плодовитости и выживаемости. Если их сложить, то в принципе получится…

$$N(t+1) = N(t)R$$

Экспоненциальный рост

~~Нафига~~ зачем нужна эта модель??

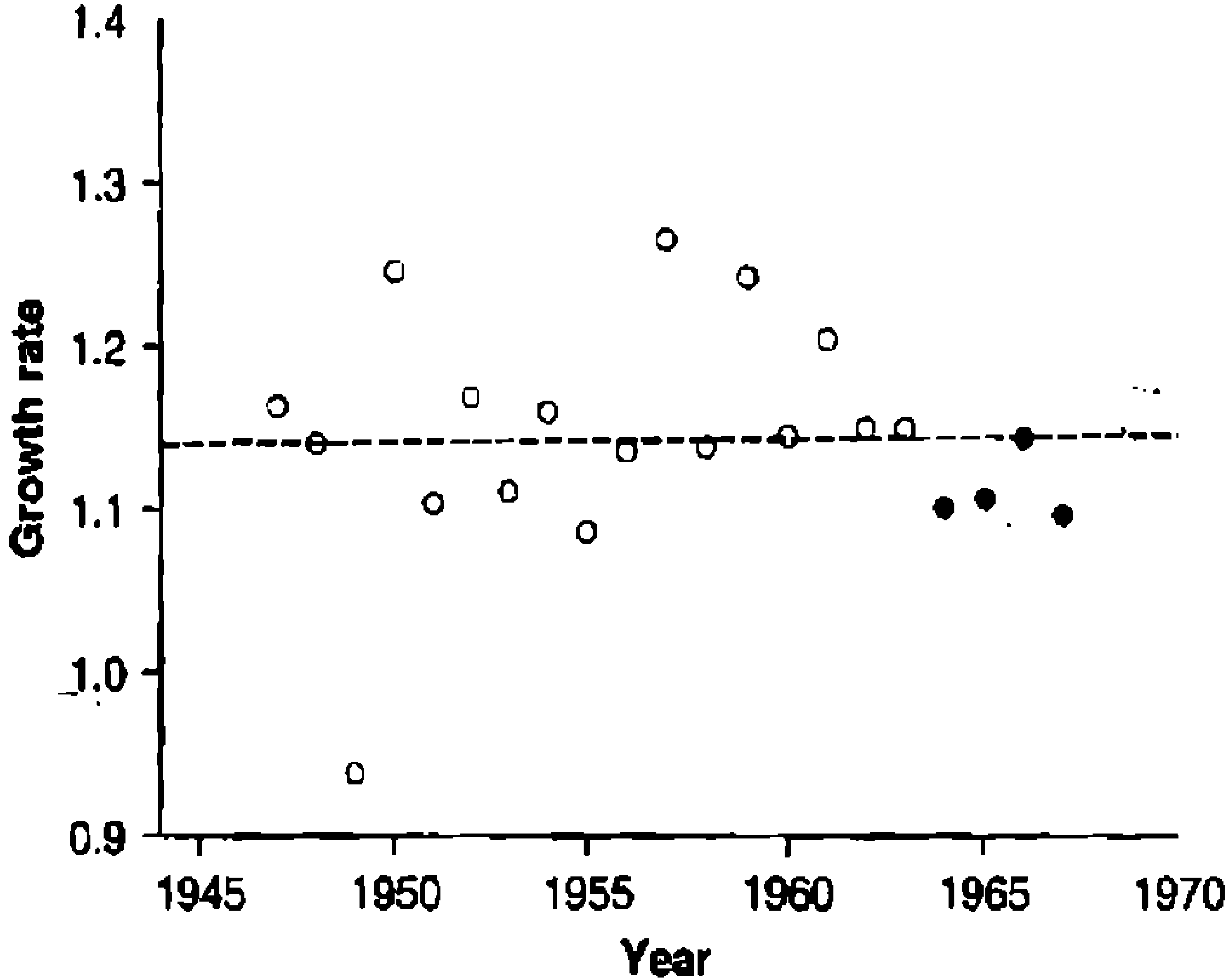
1. Мы можем вычислять *скорость размножения* популяции.

Если $N(t+1) = N(t)R$, то

$N(t+1)/N(t) = R$

Например, если размеры популяции овцебка в 1947 и 1948 гг. были 49 и 57, соответственно, то скорость размножения за этот период составит 57/49=1,163

Мы можем рассчитать это параметр для всех доступных данных по годам...



Темпы роста популяции овцебыка на острове Нунивак между 1947 и 1968 годами. Заштрихованные круги относятся к годам, в которые животные изымались из популяции. Прерывистая горизонтальная линия — среднее значение *R*.

Экспоненциальный рост

~~Нафига~~ зачем нужно знать скорость размножения популяции??

2. На основе этого мы можем прогнозировать *численность* популяции.

Однако для начала нам необходимо вычислить *среднюю скорость увеличения популяции* за весь период наблюдений.
Для этого необходимо найти *геометрическую среднюю* от всех наблюдаемых скоростей размножения.
Так, на промежуток между 1947 и 1964 годами приходится 17 отдельных скоростей размножения, для каждого из смежных годов. *Геометрическая средняя* может быть вычислена перемножением всех 17 значений с последующим извлечением корня в 17 степени из этого произведения:

R^{17} = (1.16 x 1.14 x 0.94 x 1.25 x 1.1 x 1.17 x 1.11 x 1.16 x 1.09 x 1.14 x 127 x 1.14 x 1.24 x 1.14 x 1.2 x 1.15 x 1.15) = 10.392

$R = \sqrt[17]{10,139}$

R = 1.148 (или же 14.8%)

Т.е. *средняя скорость увеличения популяции* овцебыков в период с 1947 по 1964 годы — 14.8%

Экспоненциальный рост

~~Нафига~~ зачем нужно знать скорость размножения популяции??

2. На основе этого мы можем прогнозировать *численность* популяции.

Используя рассчитанный показатель, и предполагая, что средняя скорость роста популяции в ближайшем будущем не будет сильно изменяться, мы можем, например, спрогнозировать количество овцебыков в популяции на 1968 год при учёте, что в 1965 году их насчитывалось на острове 514 голов. Для этого:

$$N(t) = N(0)R^t$$

$$N(1968) = N(1965) \cdot R^3 = 514 \cdot (1{,}148)^3 = 777{,}7$$

Логарифмическая шкала — шкала, длина отрезка которой пропорциональна логарифму отношения величин, отмеченных на концах этого отрезка.

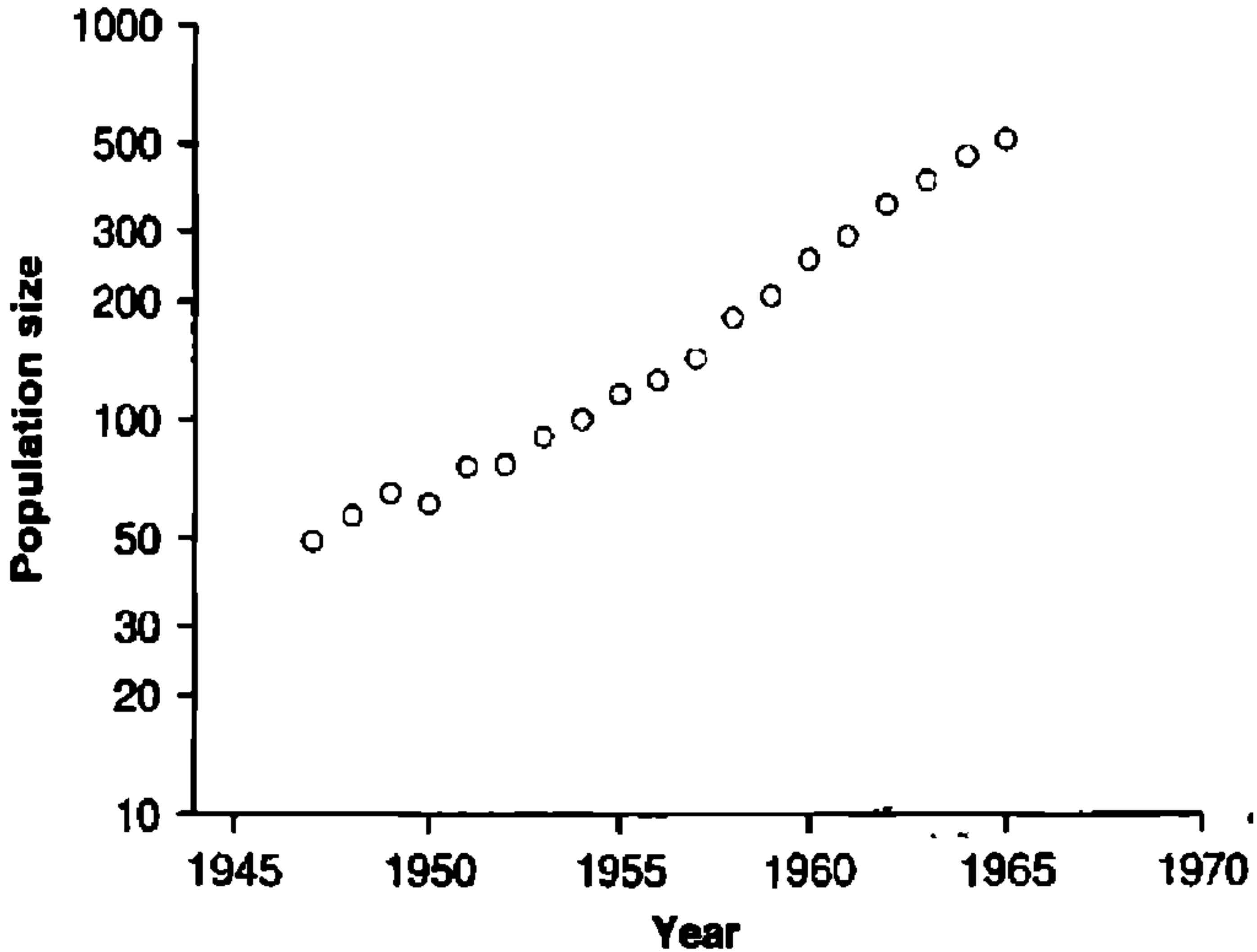


График зависимости численности популяции от времени для популяции овцебыка острова Нунивак. Размер популяции приведён в логарифмической шкале. Если данные роста популяции, отображенные в логарифмической шкале, приближены к линейной зависимости — это является непосредственным свидетельством его экспоненциального характера.

Время удвоения популяции

В научной литературе часто можно встретить такой термин как время удвоения популяции. Это такое отношение $N(t)/N(0)$ при котором оно равняется 2.
Иными словами:

$$N(t) = N(0)R^t$$
$$R^t = N(t)/N(0)$$

При $N(t)/N(0) = 2$ имеем:

$$R^t = 2$$

Для преобразования необходимо взять натуральные логарифмы от обоих частей уравнения:

$$ln(R^t) = ln(2)$$

Преобразуем $ln(R^t) = t \cdot ln(R)$, т. к. $\log_b(m^n) = n \cdot {}^b\log(m)$

$$t \cdot ln(R) = ln(2)$$
$$t = ln(2)/ln(R)$$

Время удвоения популяции

$t = ln(2)/ln(R)$

Тогда время удвоения популяции овцебыка при вычисленном ранее значении скорости роста его островной популяции (1,148) рассчитывается как:

$ln(2)/ln(1{,}148) = 5$ (лет)

Допущения данной модели экспоненциального роста

1. В эту модель не вмешиваются параметры внешней среды.

2. Модель игнорирует тот факт, что популяции обычно подразделены на микропопуляции — сплоченные группы особей (семьи, например).

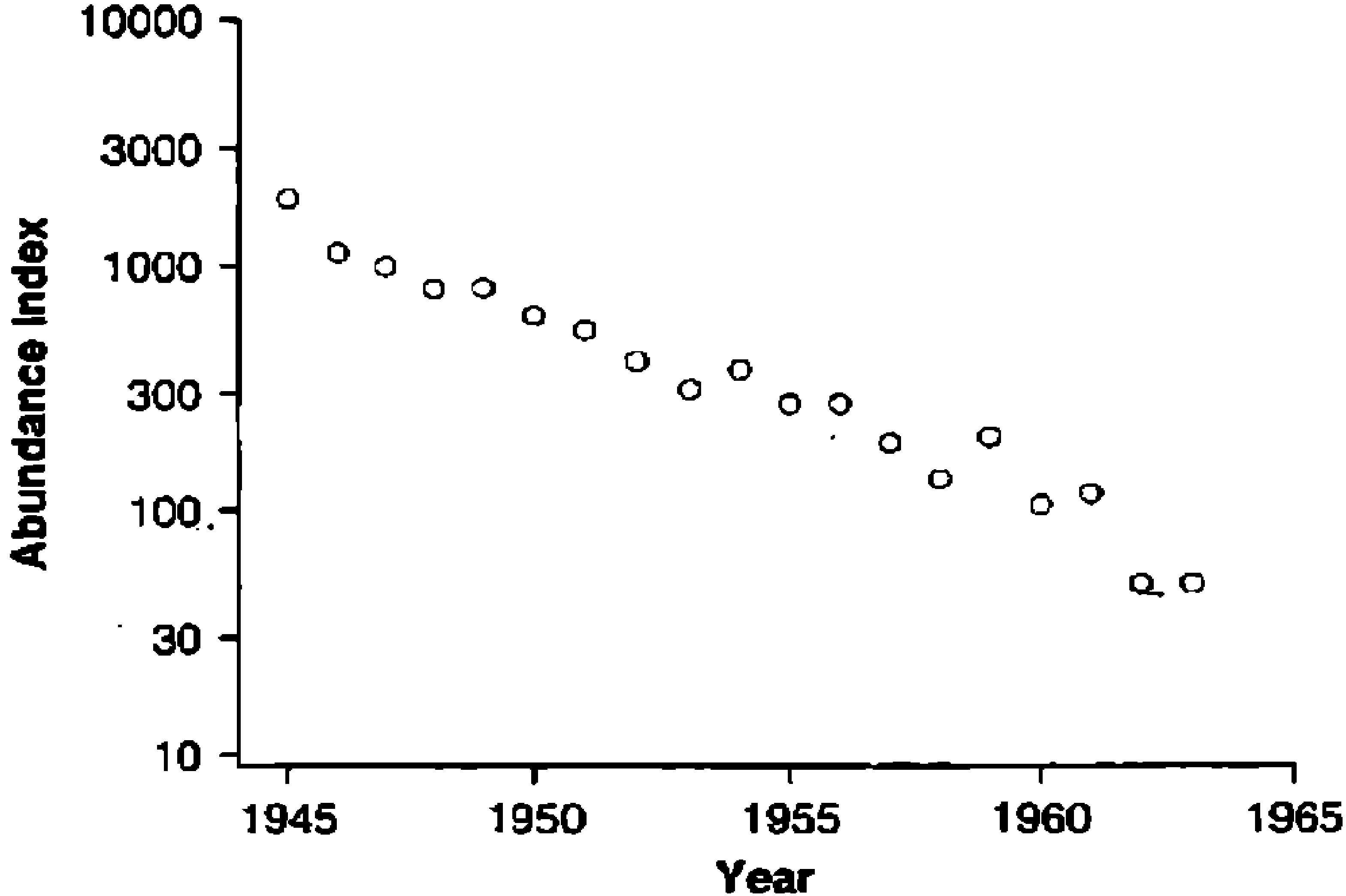
3. Она не учитывает плотности популяции, предполагая, что среди её членов не возникает конкуренции за ресурсы.

4. Предполагает, что все особи в популяции одинаковы. Нет возрастной и половой структуры.

5. Популяция в этой модели является панмиктической.

6. Процессы рождения и смерти индивидуумов происходят в дискретные моменты времени (раз в год, например), и не взаимосвязаны.

Задание



Индекс плотности популяции синего кита, построенный по логарифмической шкале.

Динамика популяции синего кита и прогнозы уровней добычи были сделаны с использованием экспоненциальных моделей. Скорость роста (R) популяции за период, представленный на рисунке (см. предыдущий слайд), составила 0,82. т.е. популяция сокращалась на 18% в год. Плодовитость синего кита оценивается от 0,06 до 0,14, а естественная смертность - около 0,04. В отсутствие промысла темп роста популяции составил бы от 1,02 до 1,10. Мы хотим оценить время, которое потребуется популяции синих китов для восстановления уровня 1930-х годов. Предполагая, что в 1963 году численность популяции составляла 10000 особей, а целевая численность (т. е. та, до которой мы хотели бы восстановить популяцию) - 50000 особей, рассчитайте, сколько лет потребуется для восстановления популяции:

(a) если темп ее роста составляет 1,10
(b) если темп роста составляет 1,02

Подсказка: используйте метод расчета времени удвоения популяции, но с коэффициентом, отличным от 2.