

ДемЭКОЛОГИЯ

*Вадим Михайлович Хайтос
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

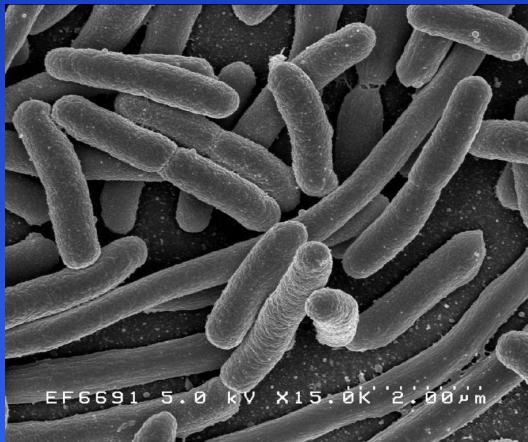
- Особи одного вида (взаимодействующие друг с другом)
- Длительное время обитающие на одной территории (самовоспроизведение)
- Совокупность частично или полностью изолирована от других подобных групп

Фундаментальные популяционные параметры

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

Две формы организации тел организмов

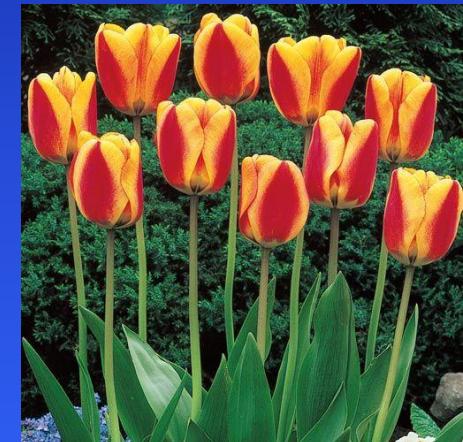
- Унитарные организмы



https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/3/32/EscherichiaColi_NIAID.jpg/913px-EscherichiaColi_NIAID.jpg



<http://interesting-information.ru/wp-content/uploads/2017/>



<https://www.brecks.com/images/500/82101.jpg>

Две формы организации тел организмов

- Модулярные организмы



<https://web.stanford.edu/group/seanet/images/plumularia580.jpg>

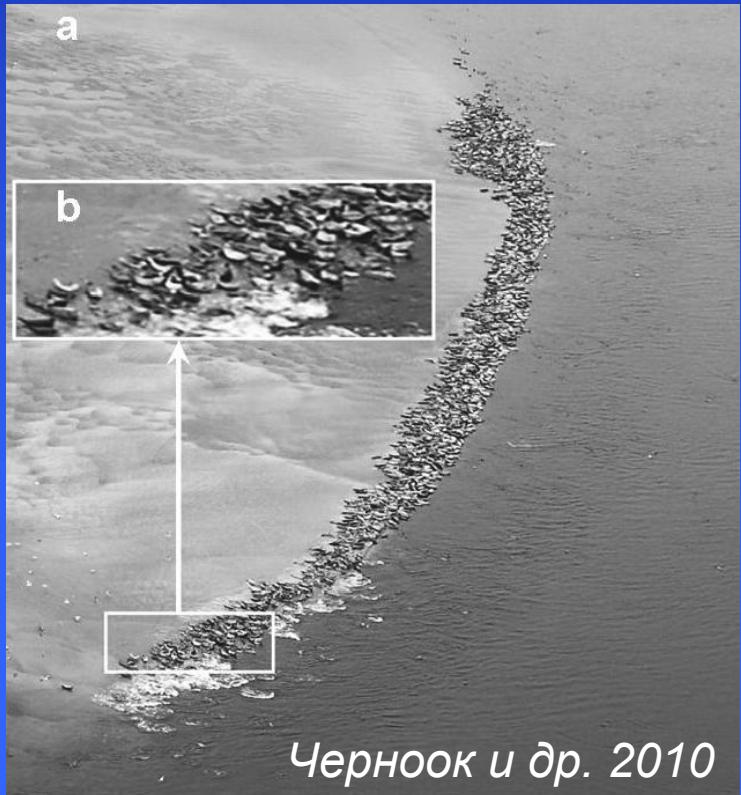


Показатели обилия популяции

- 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

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



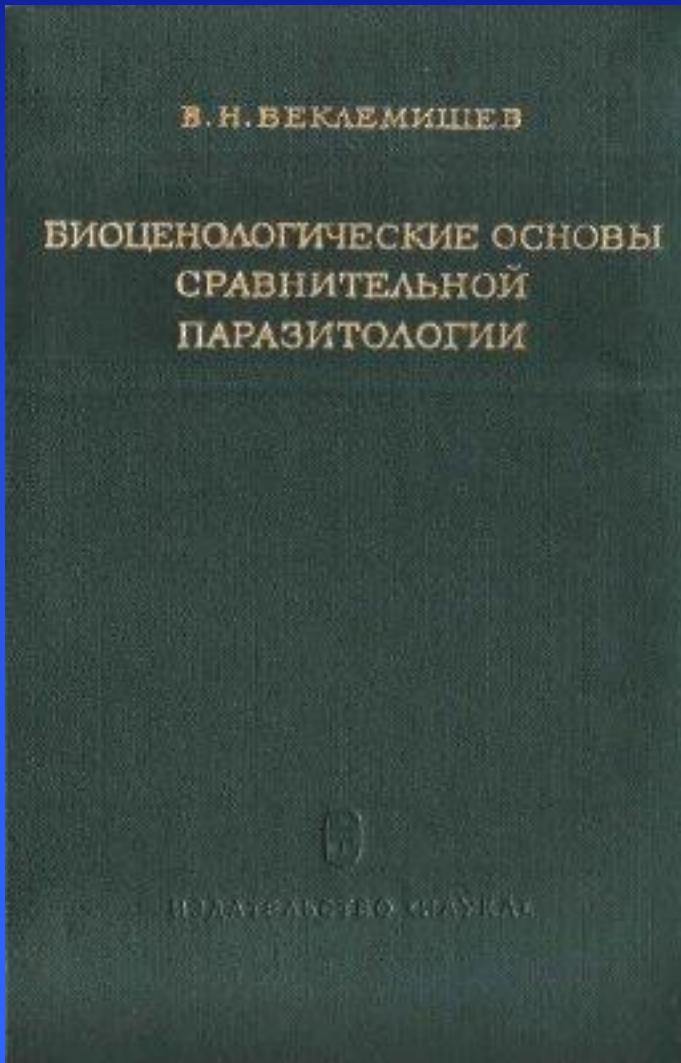
Методы оценки обилия

- Выборочные оценки плотности (покрытия)



Типы популяционных группировок

Владимир Николаевич Белемишев



Независимые популяции

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

$B > D$ 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

Самовспроизведение 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?

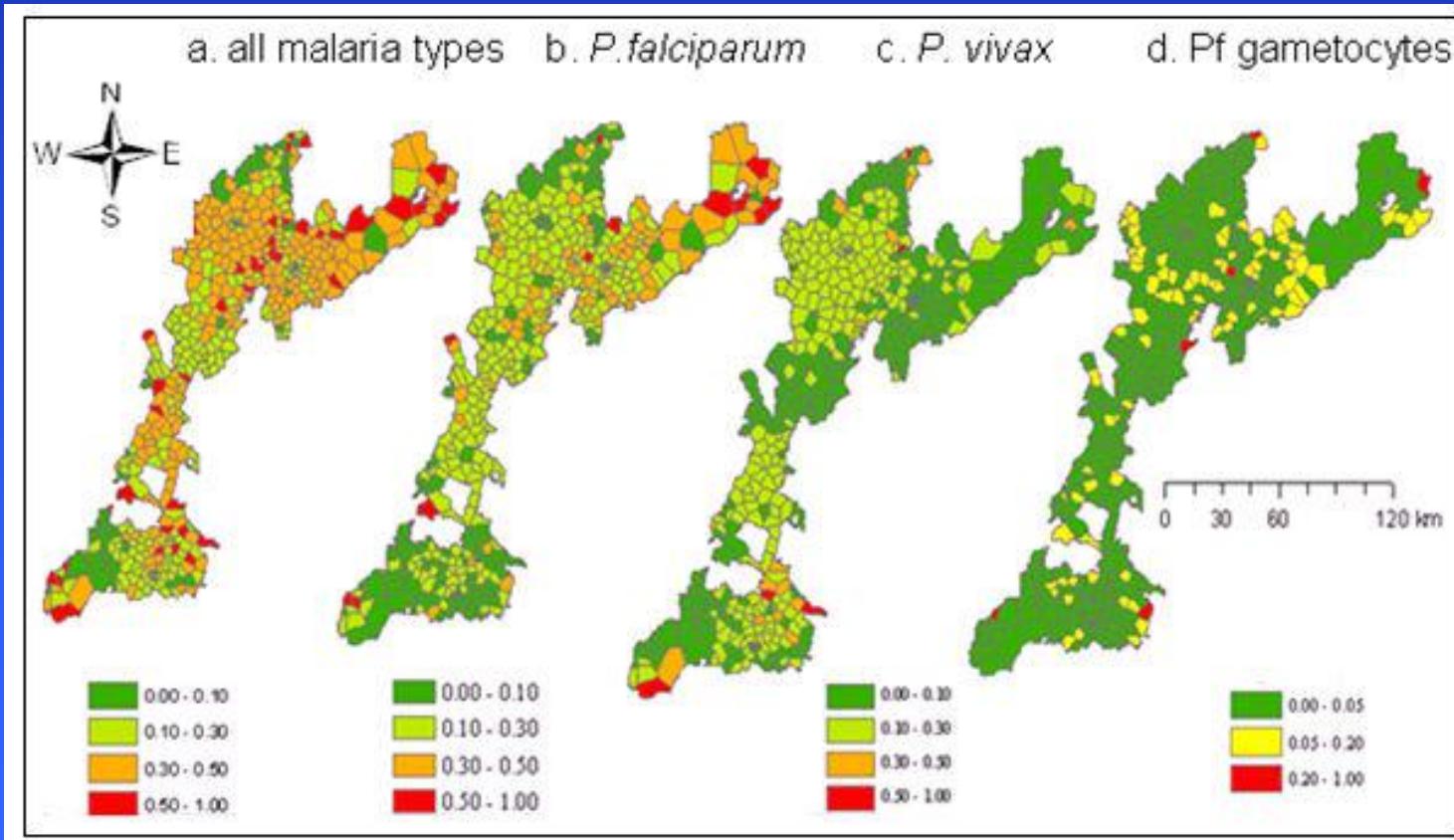
Spatial analysis of malaria incidence at the village level in areas with
unstable transmission in Ethiopia

Asnakew K Yeshiowondim^{1,2}, Sucharita Gopal¹, Afework T Hailemariam²,
Dereje O Dengela² and Hrishikesh P Patel¹

Address: ¹Boston University, Department of Geography and Environment, 675 Commonwealth Ave., Boston, MA 02215, USA and ²Federal
Ministry of Health, PO Box: 1234, Addis Ababa, Ethiopia

Email: Asnakew K Yeshiowondim* - nati.k.asnakew@gmail.com; Sucharita Gopal - suchi@bu.edu;
Afework T Hailemariam - afeworkt@yahoo.com; Dereje O Dengela - odereje@yahoo.com; Hrishikesh P Patel - hppatel@bu.edu

* Corresponding author



Зависимые популяции

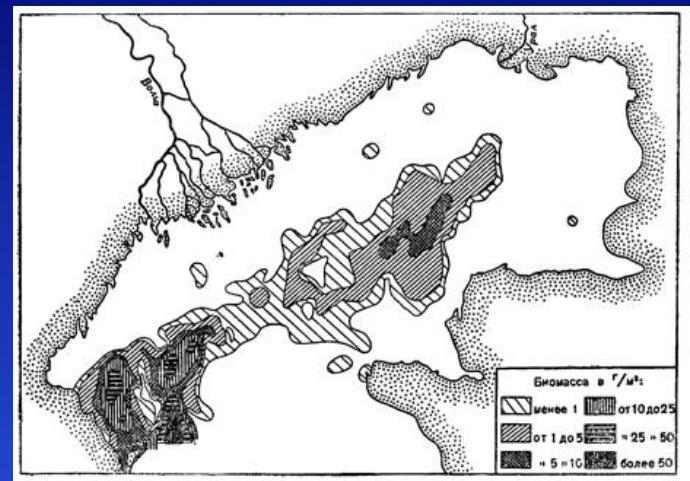
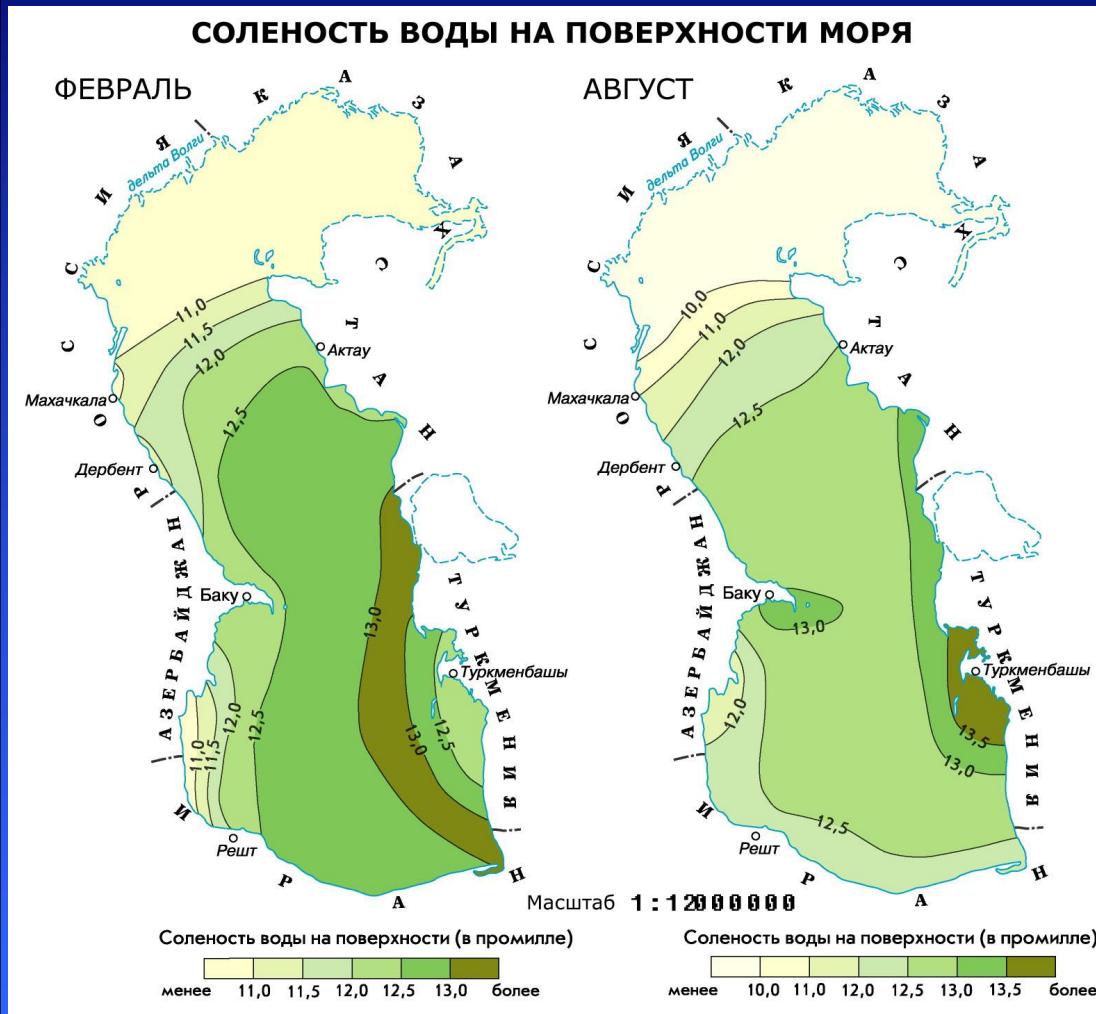
Особи способны к размножению, но группировка не способна к самовоспроизведению, численность популяции поддерживается за счет иммигрантов.

$$B < D$$

$$I > 0$$

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

Бывает и такое



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

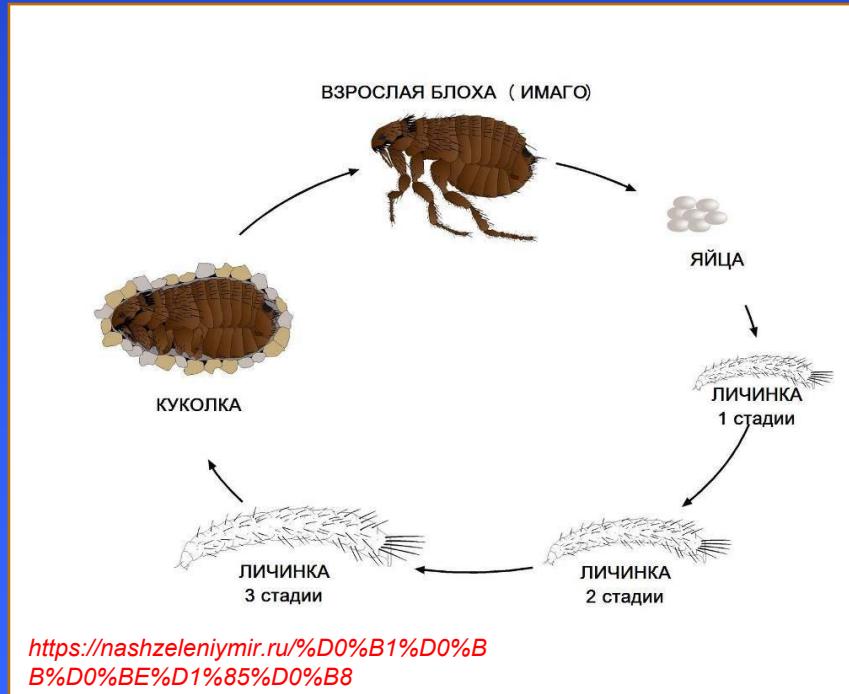
При благоприятных условиях популяция возникает и может существовать несколько поколений. При смене условий на неблагоприятные исчезает.

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

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.

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

Гетеротопные организмы



<https://macroid.ru/mdata/20/56773.jpg>



https://c1.staticflickr.com/8/7353/9091128783_24ed52a734_c.jpg

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



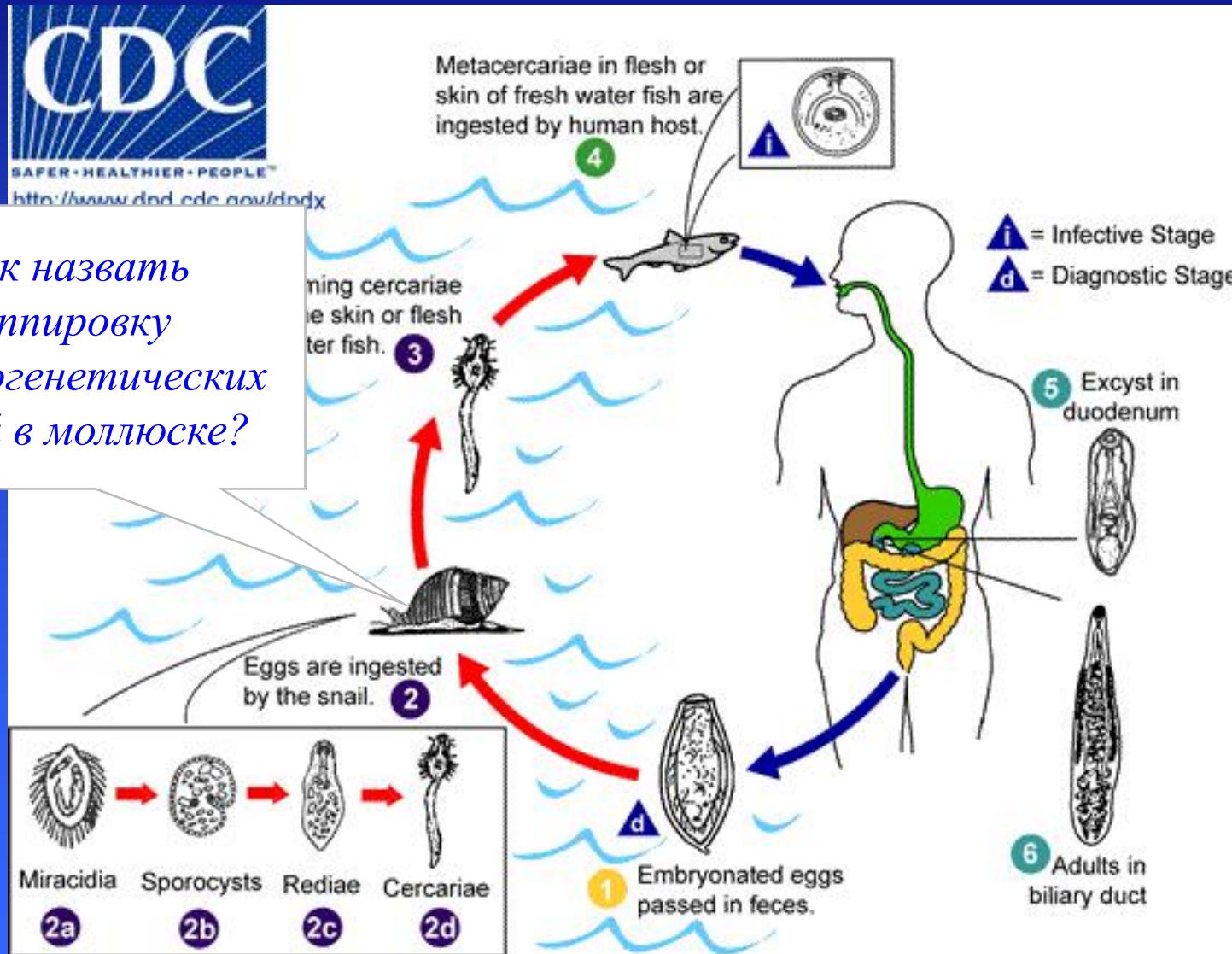
<https://bugguide.net/images/cache/>

Гемипопуляции

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

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

Гемипопуляции у паразитов



А что такое мидиевая банка?

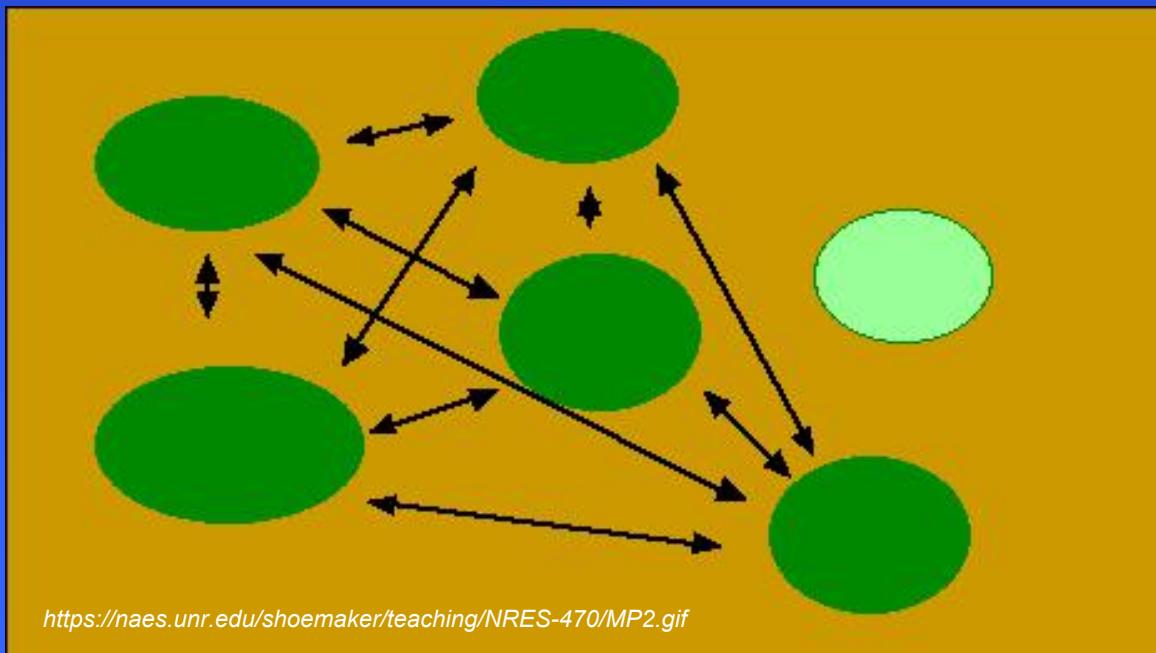


Поселения

- 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?

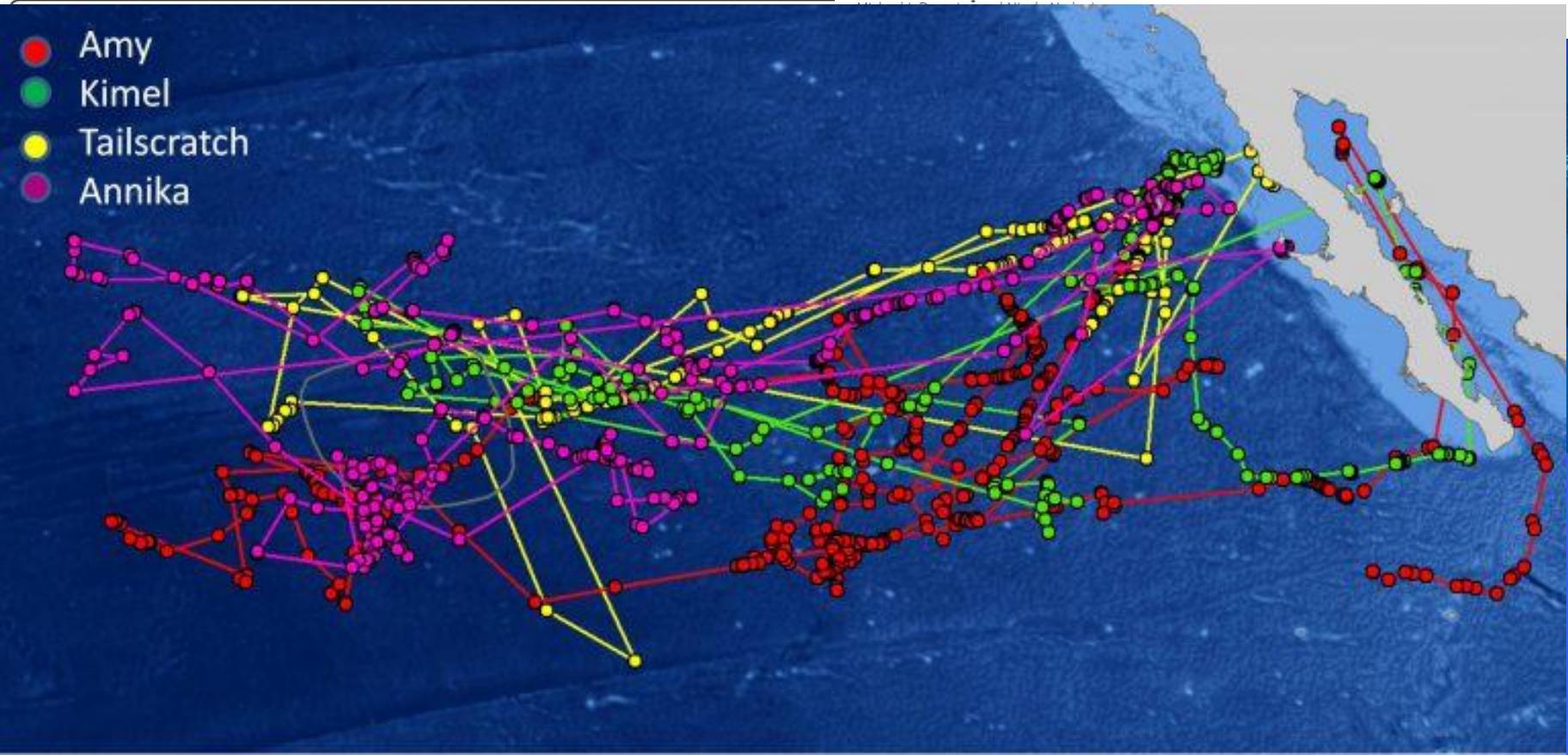
Domeier and Nasby-Lucas *Animal Biotelemetry* 2013, 1:2
<http://www.animalbiotelemetry.com/content/1/1/2>



RESEARCH

Open Access

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



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

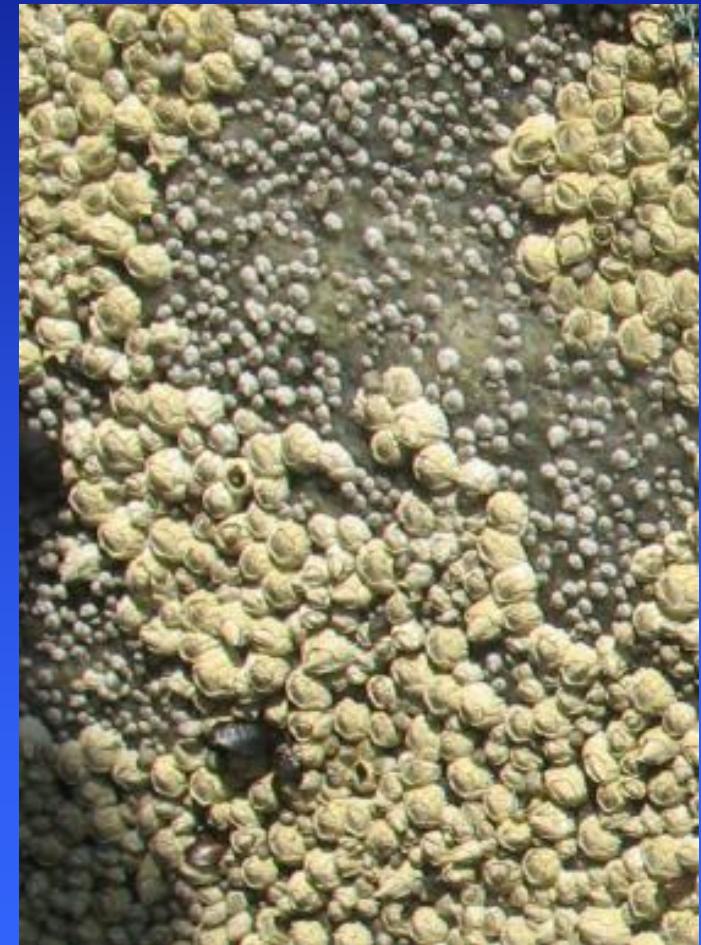
- Вегетативное размножение



<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

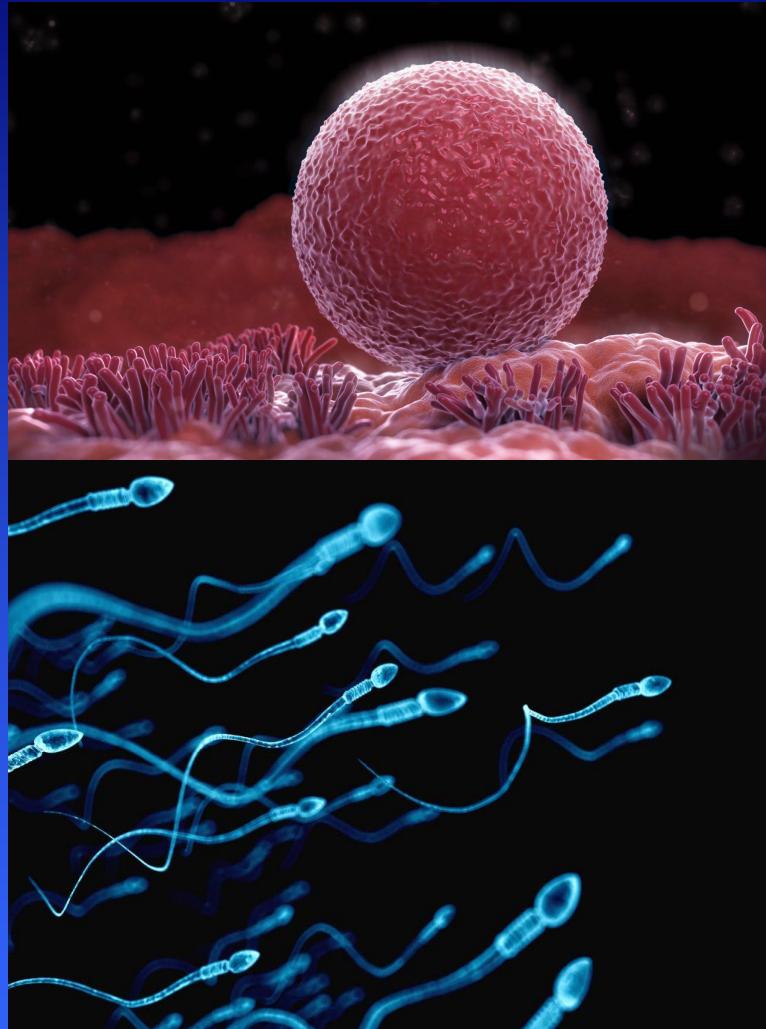
Половая структура популяции

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

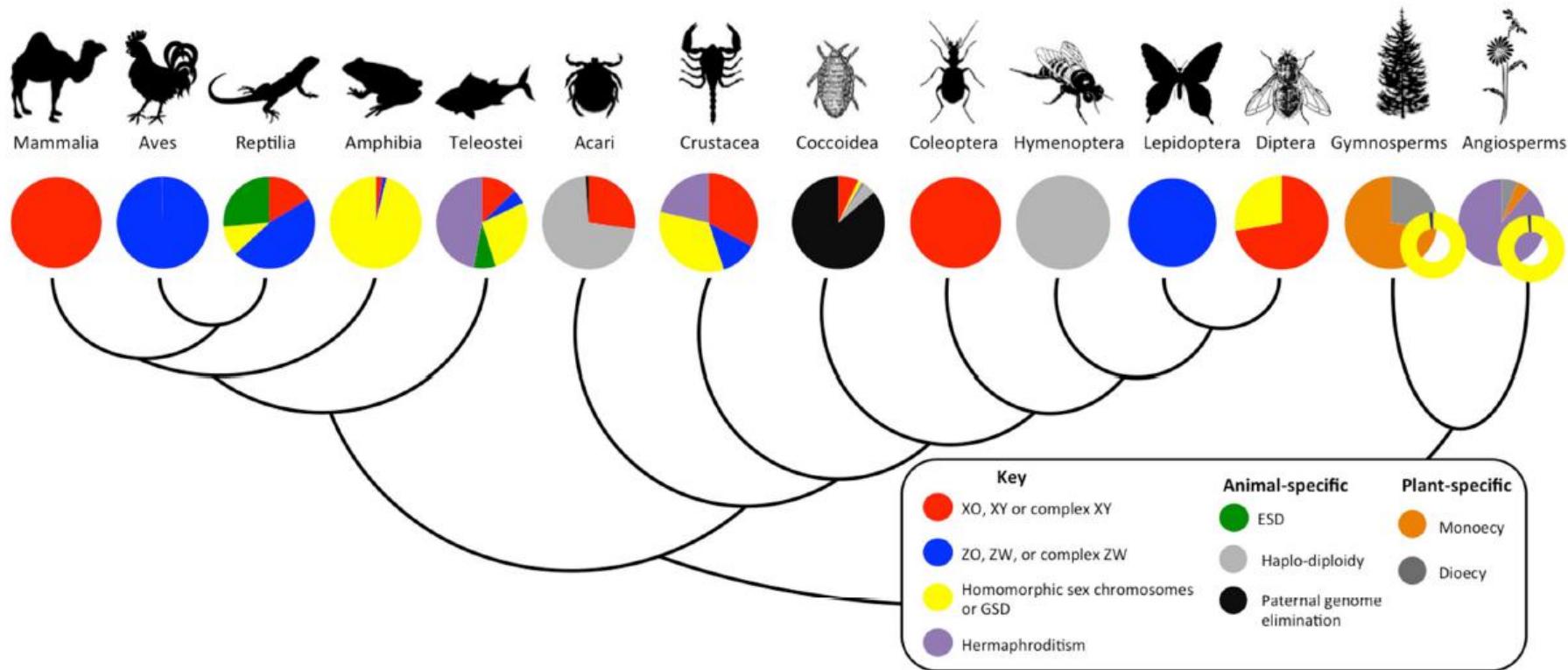
OPEN  ACCESS Freely available online

PLOS BIOLOGY

Essay

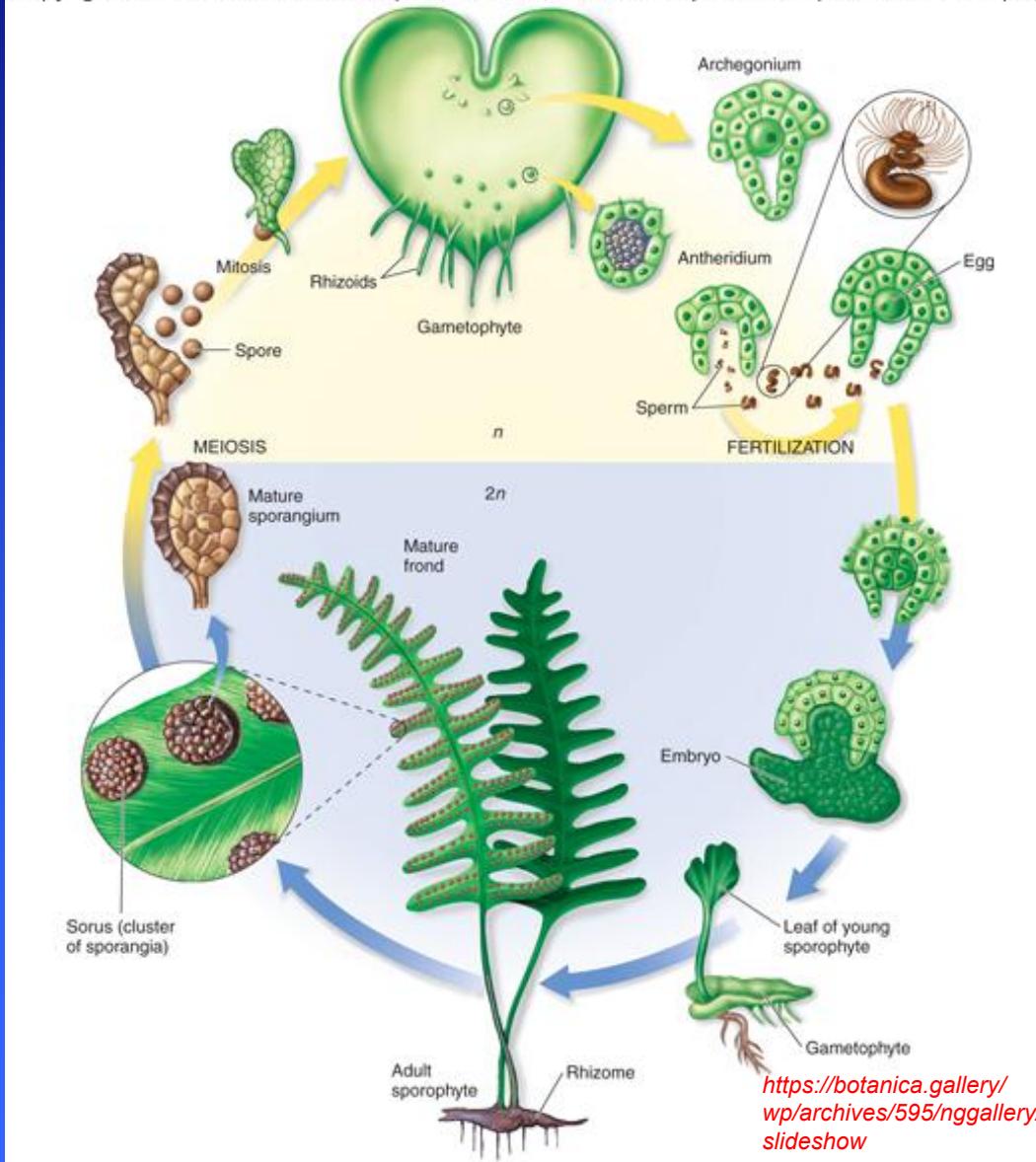
Sex Determination: Why So Many Ways of Doing It?

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

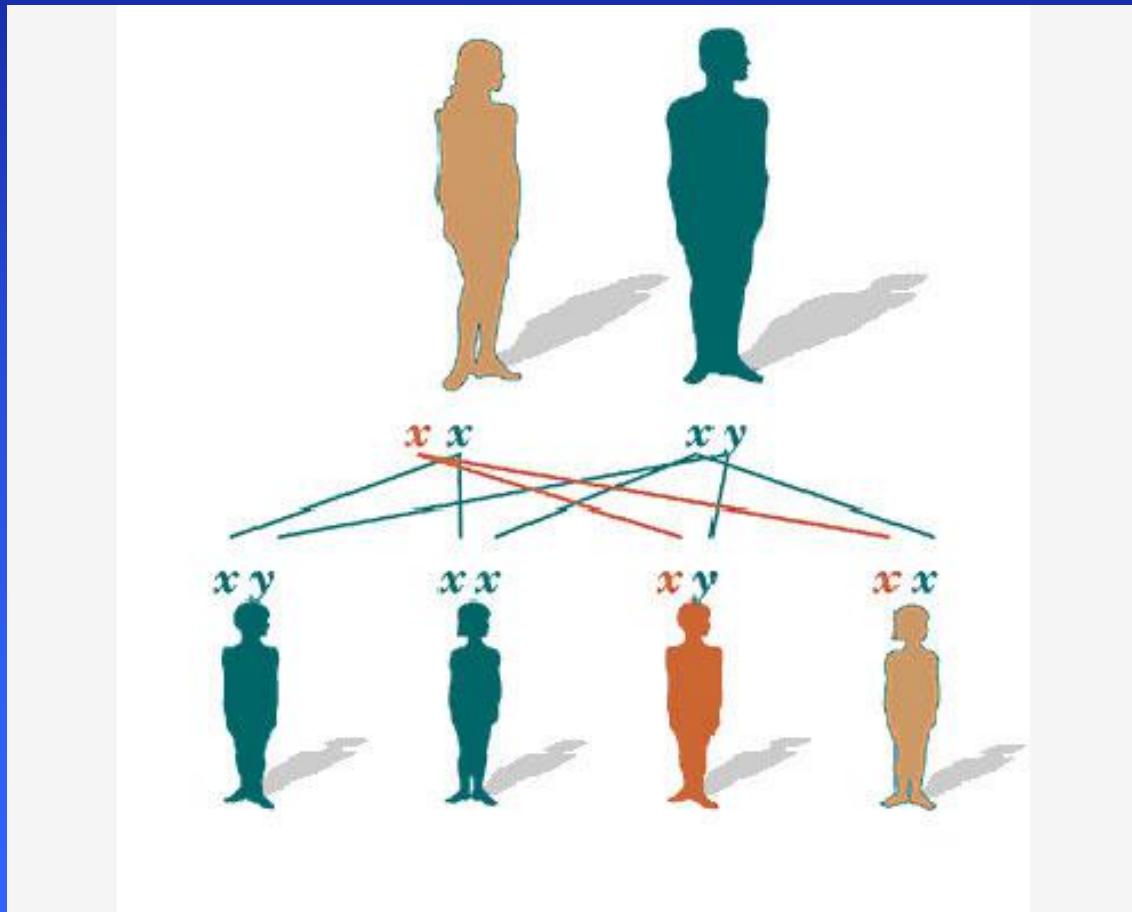


Организмы с метагенетическим жизненным циклом

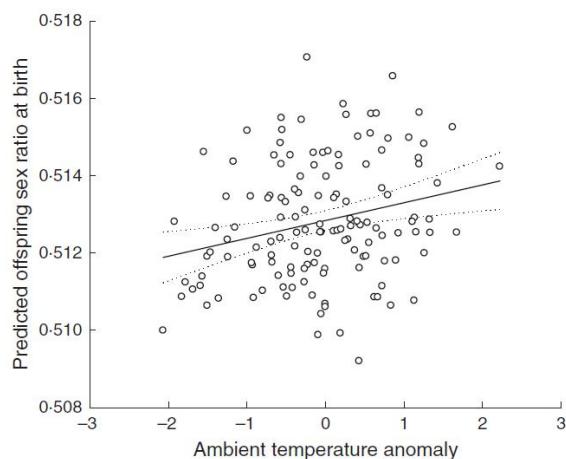
Copyright © The McGraw-Hill Companies, Inc. Permission required for reproduction or display.



Половая структура у млекопитающих



Половая структура может зависеть от влияния экологических факторов



Journal of Animal Ecology

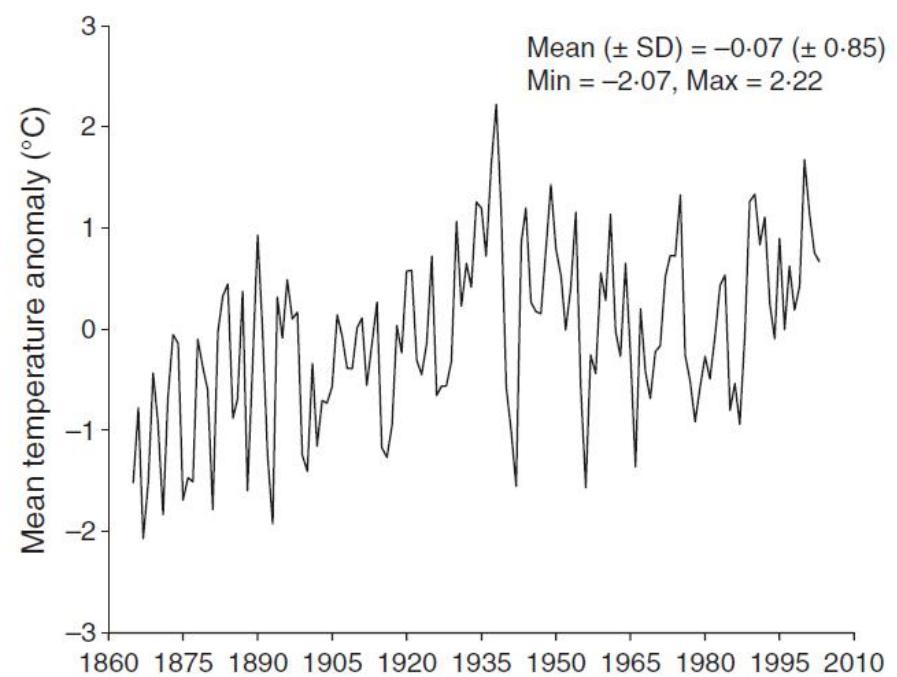
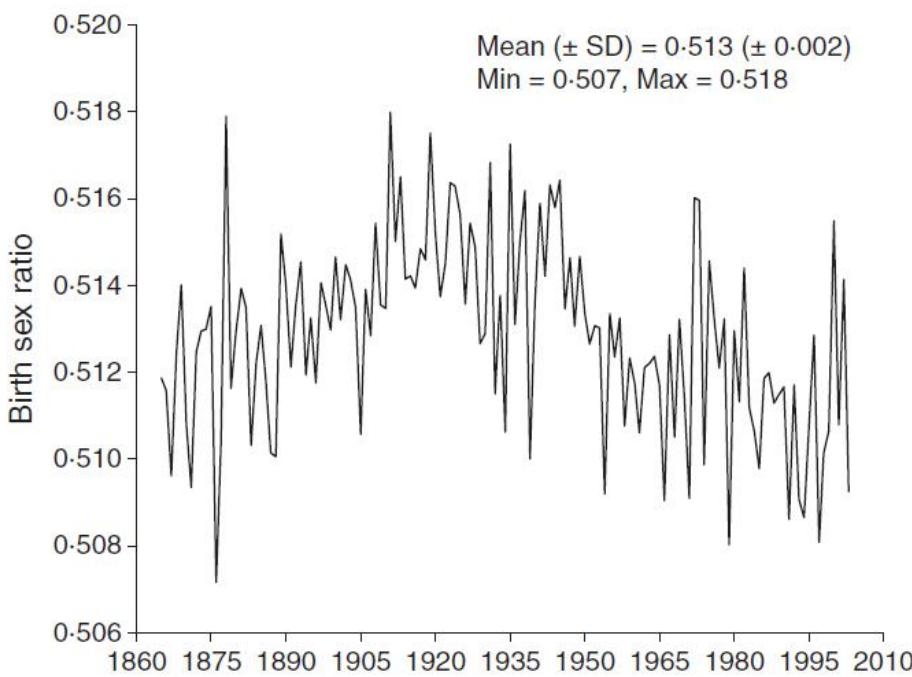
Journal of Animal Ecology 2009, **78**, 1226–1233



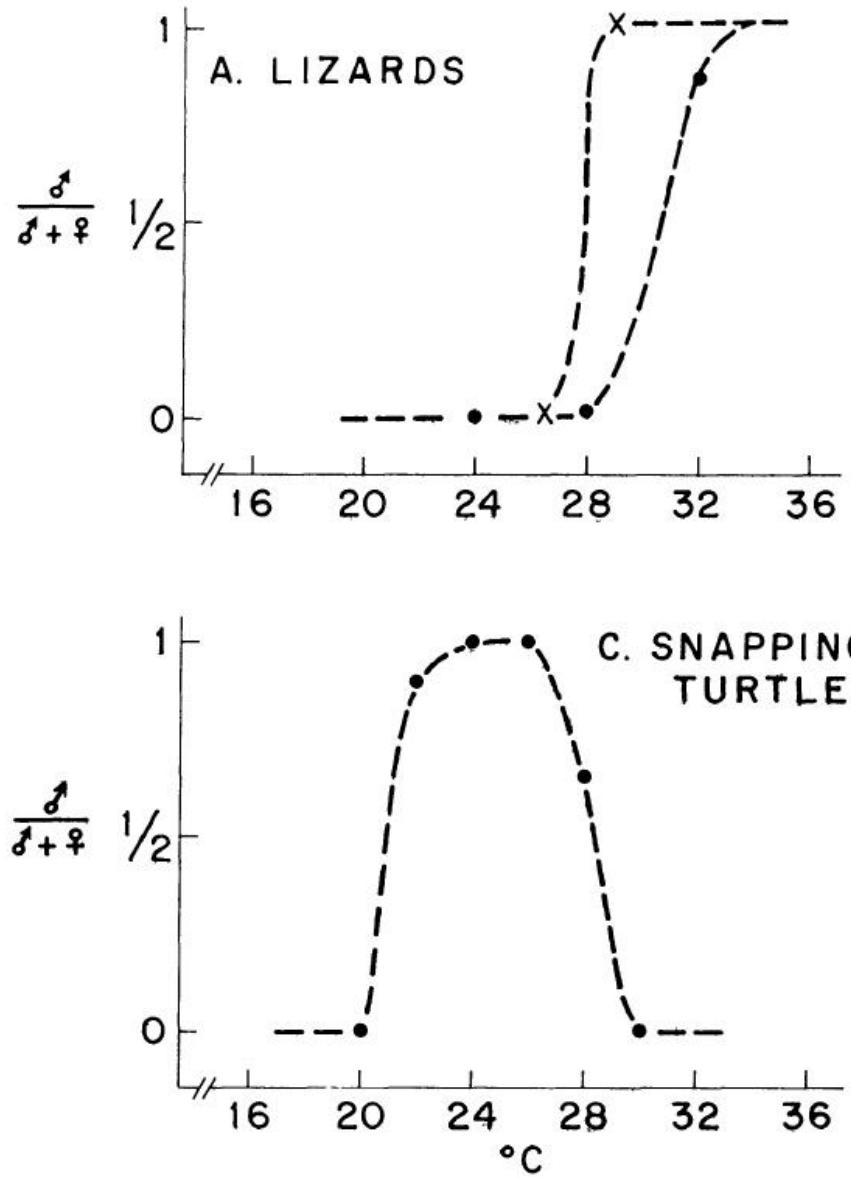
doi: 10.1111/j.1365-2656.2009.01598.x

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



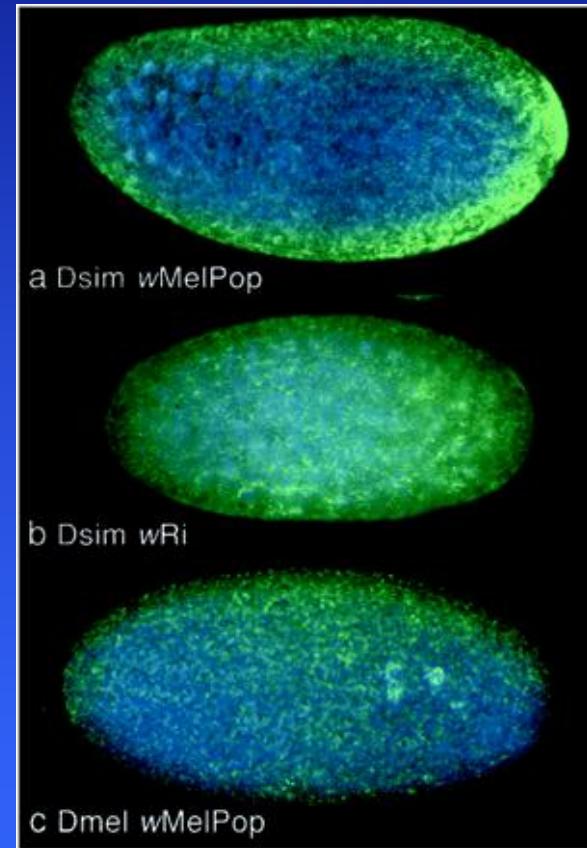
SEX DETERMINATION IN REPTILES

By J. J. BULL



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

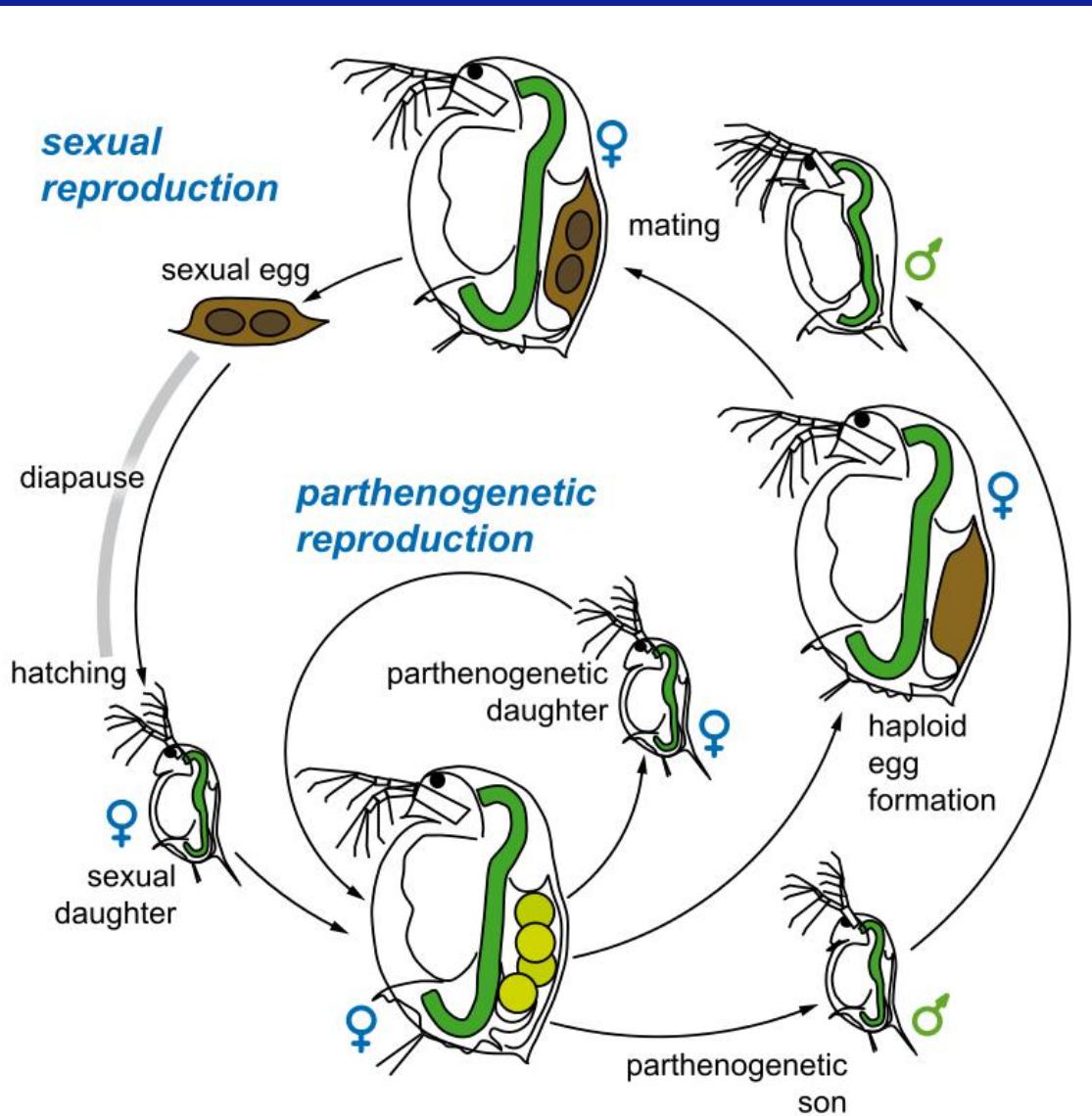
- Дегенерация мужских эмбрионов (у бабочек и двукрылых)
- Остановка первого митотического деления зиготы (неоплодотворенной), удвоение хромосом, формирование диплоидного женского эмбриона (у наездников).
- Ингибирование выработки мужских гормонов (у изопод)



McGraw et al 2002

Циклические изменения половой структуры

Daphnia spp.

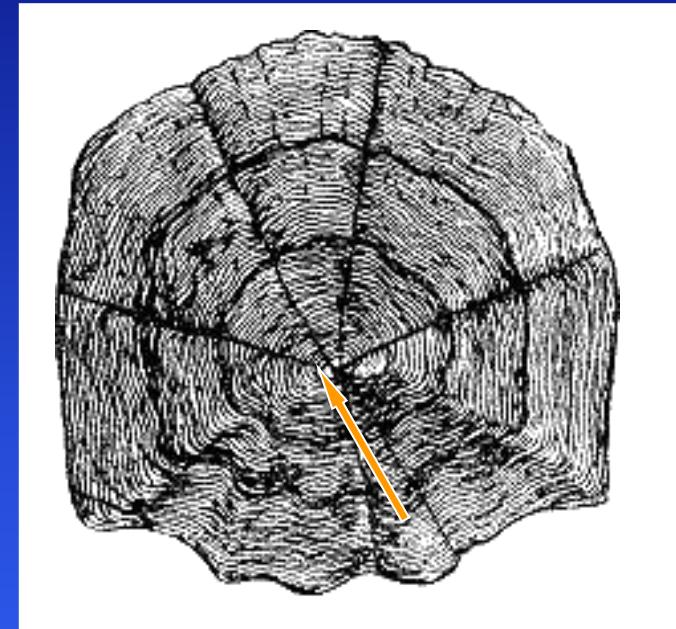


https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/3/37/DaphniaMagna_LifeCycle_DVizoso.svg/330px-DaphniaMagna_LifeCycle_DVizoso.svg.png

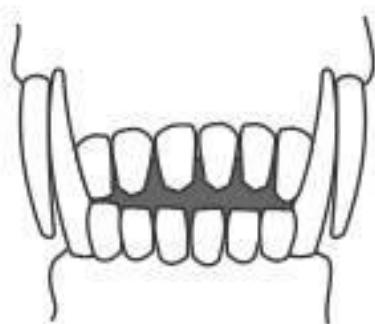
Возрастная структура популяции

Как оценить возраст
организмов?

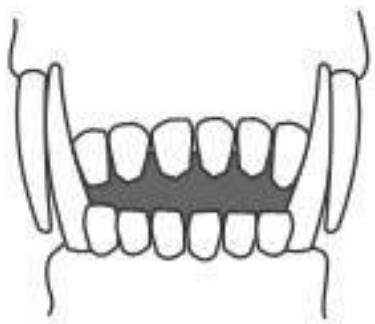
Оценка возраста по темпофиксирующим признакам



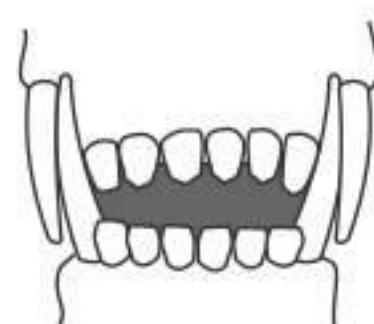
Оценка возраста по темпофиксирующими признакам



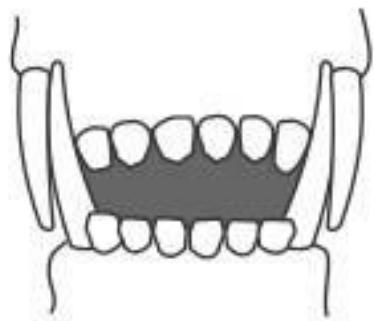
Зубы молодой собаки



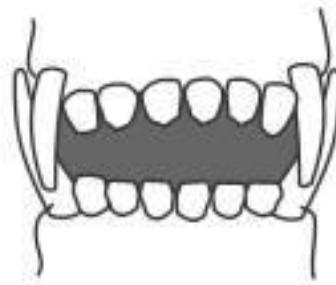
Зубы собаки двух лет



Зубы собаки трех лет



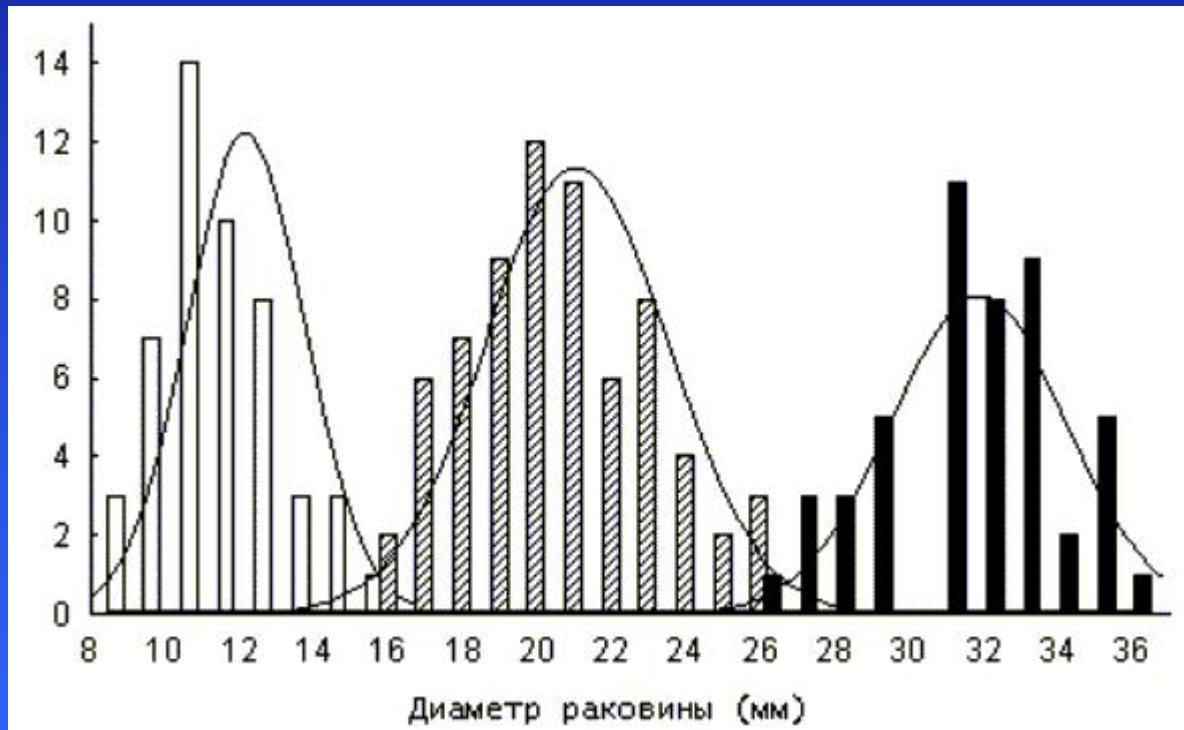
Зубы собаки четырех лет



Зубы собаки пяти лет

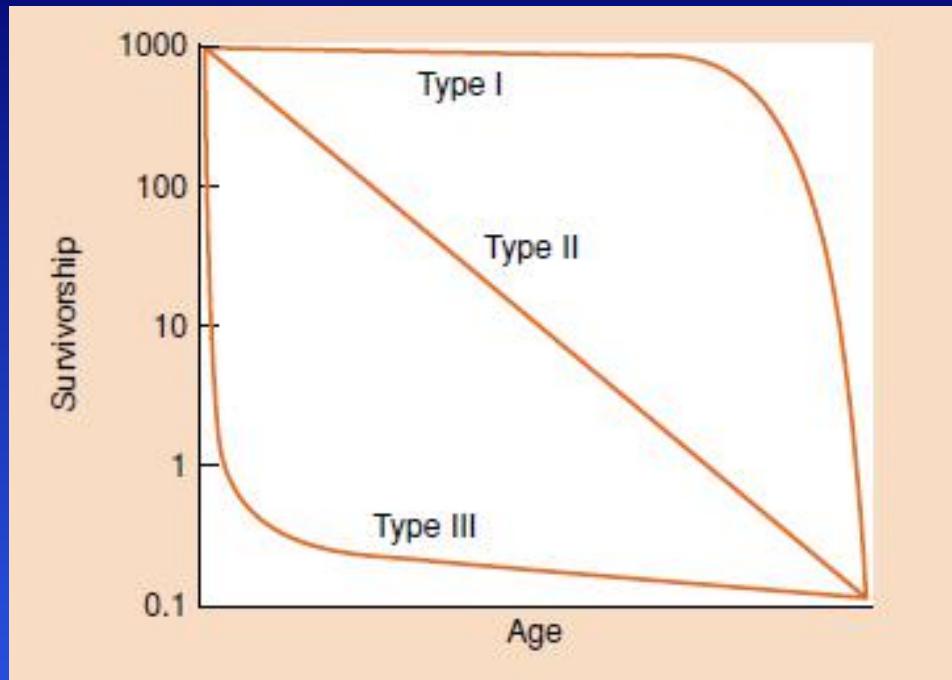
Оценка возраста по размерам организмов

Частотное распределение размеров раковины улиток



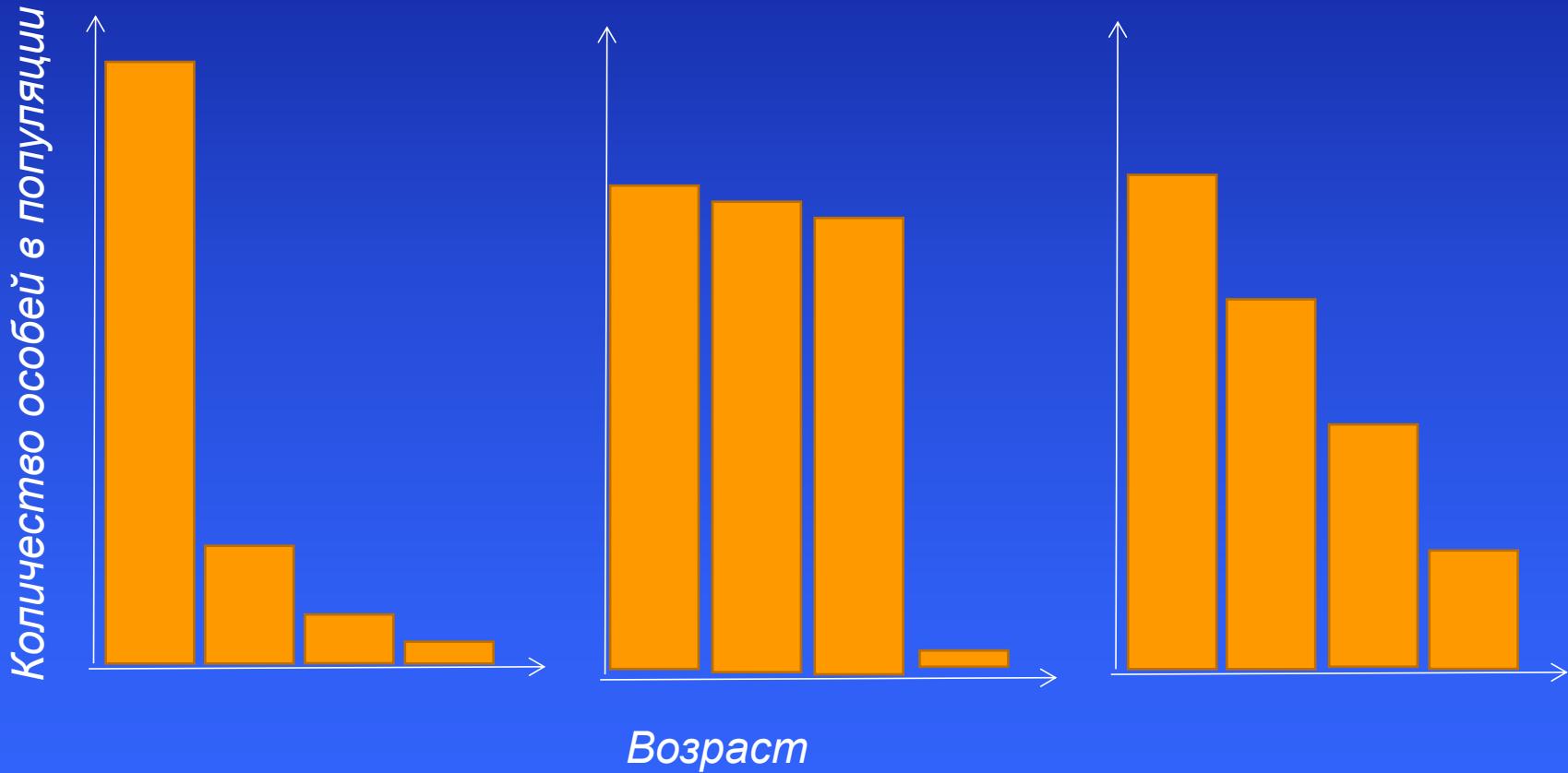
(<http://www.ievbras.ru/ecostat/Kiril/Article/A18/Vol3/Kramar3.html>)

Три типа кривых выживания



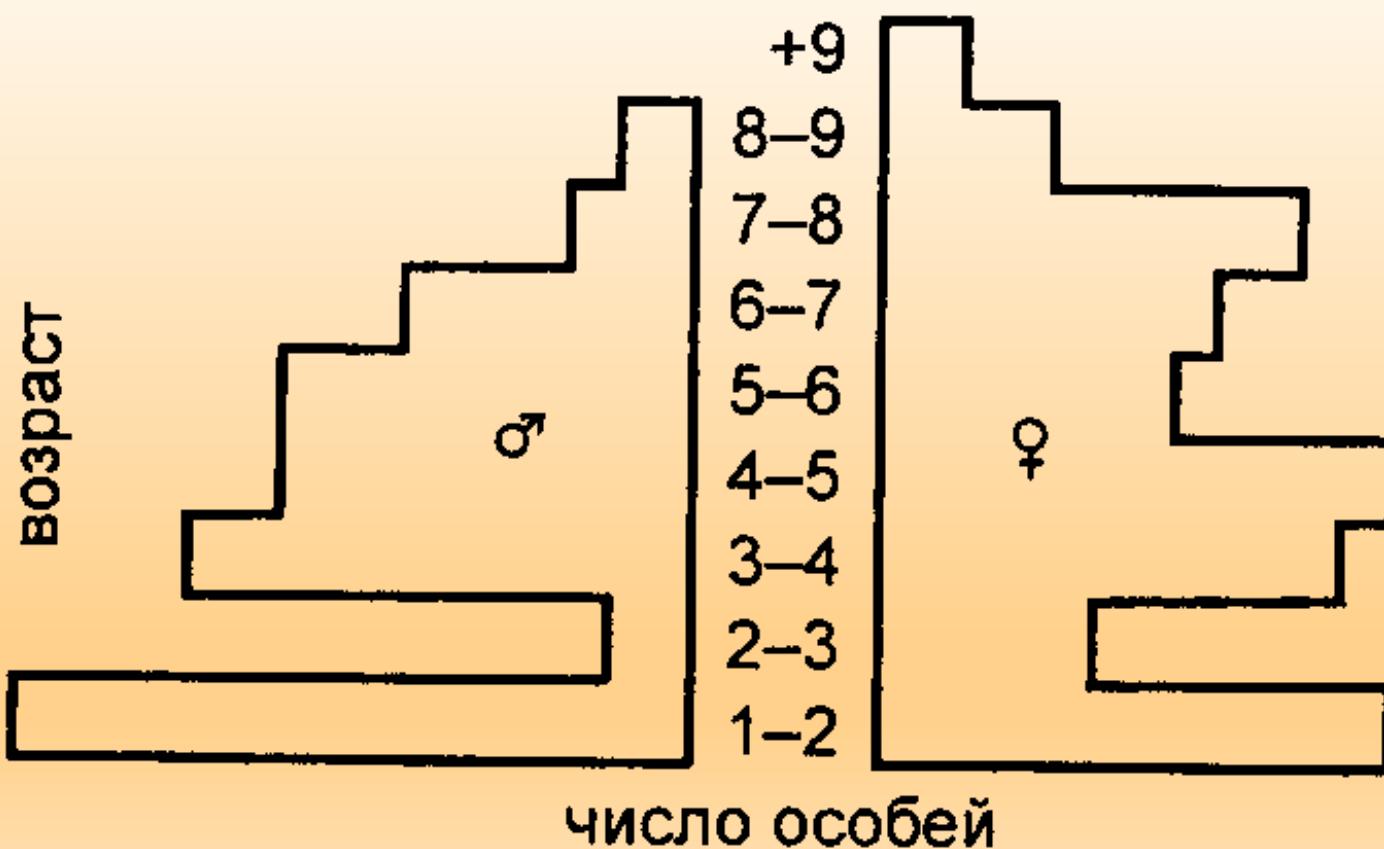
- I - Потомство выживает с высокой вероятностью. Пик смертности приходится на старых особей.
- II - Вероятность гибели более или менее равна для всех возрастов.
- III - Пик смертности приходится на ранние стадии онтогенеза. Пережившие эту стадию гибнут с меньшей вероятностью.

Нормальная возрастная структура популяции - соответствует кривой выживания



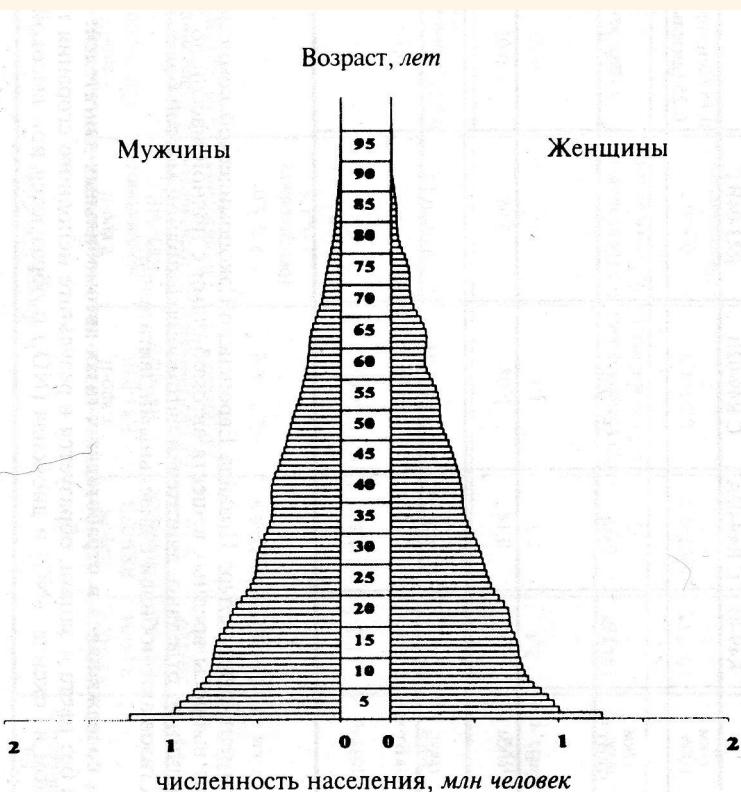
«Аномальная» возрастная структура

- Муфлоны на Корсике

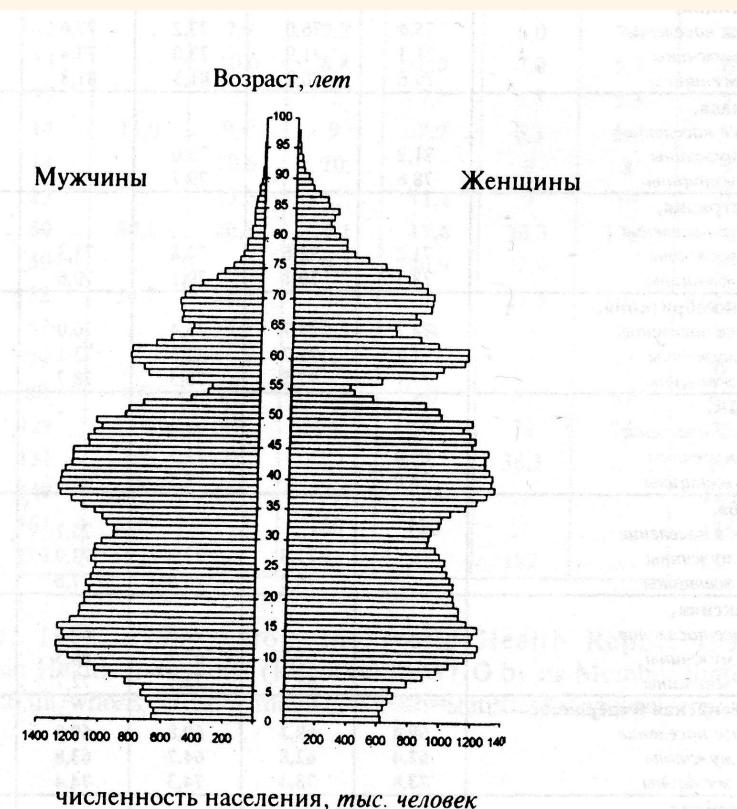


«Аномальная» возрастная структура

- *H.sapiens* в России



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

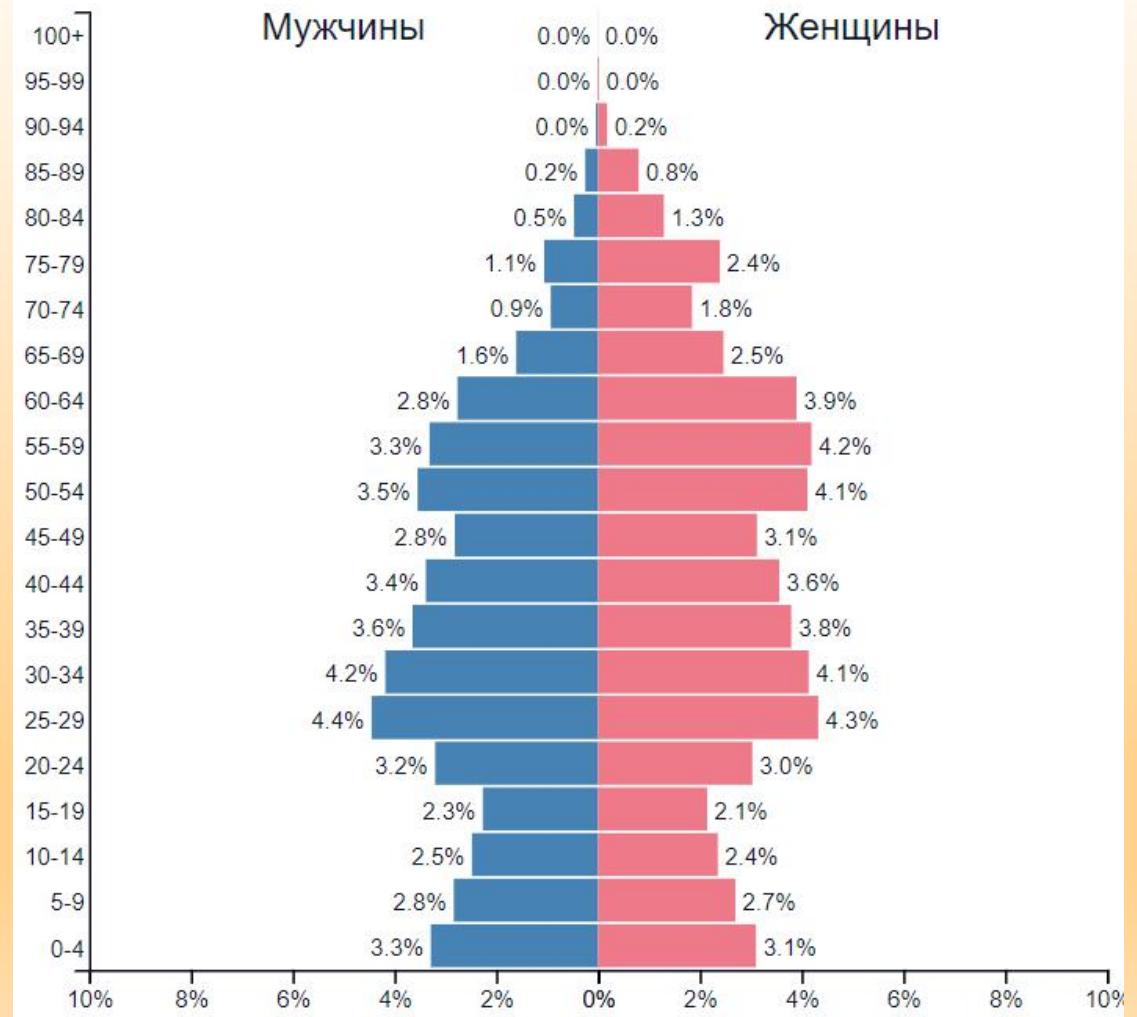


Возрастно-половая структура населения Российской Федерации на 1 января 1999 г.

«Аномальная» возрастная структура

- *H.sapiens* в России

2017 (модель)

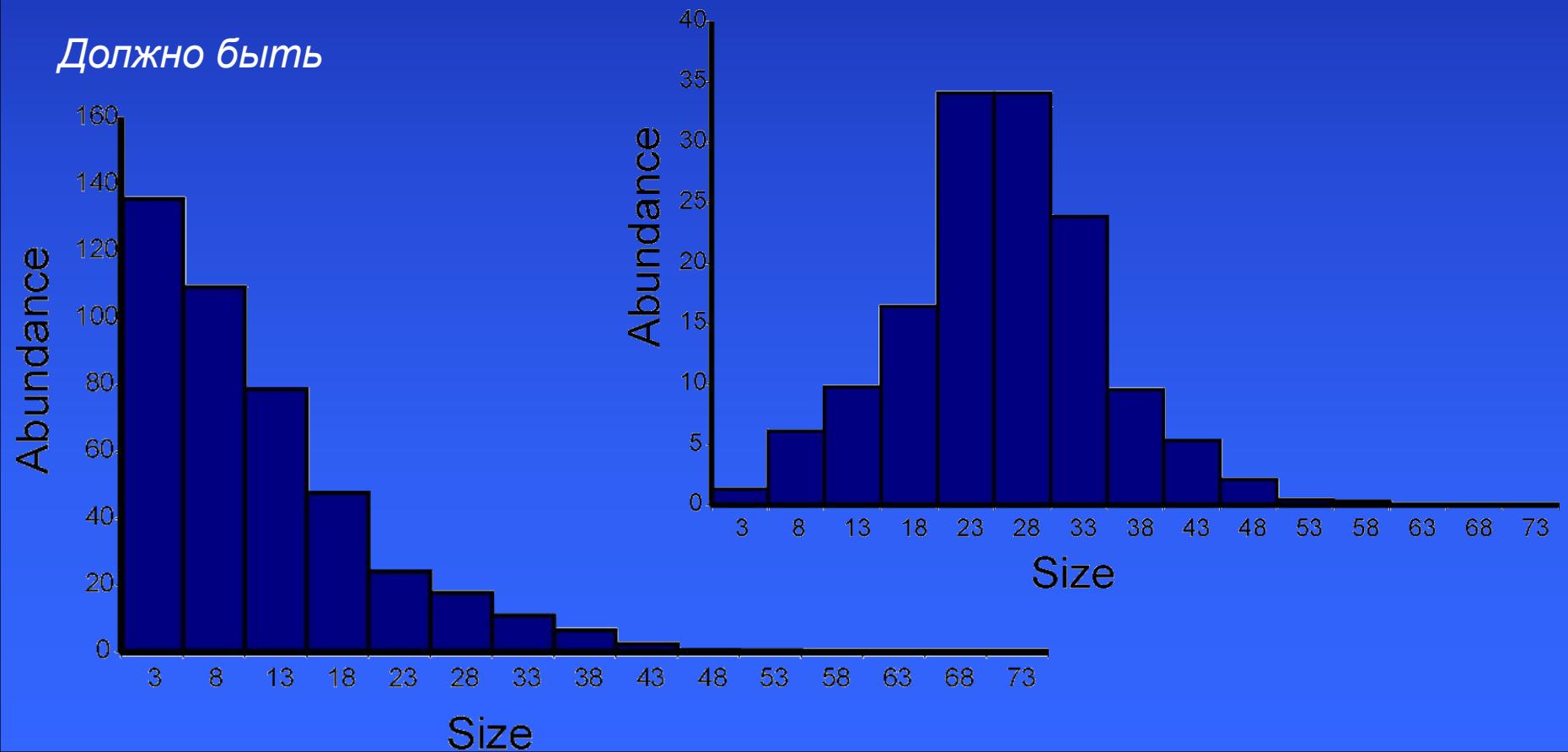


«Аномальная» возрастная структура

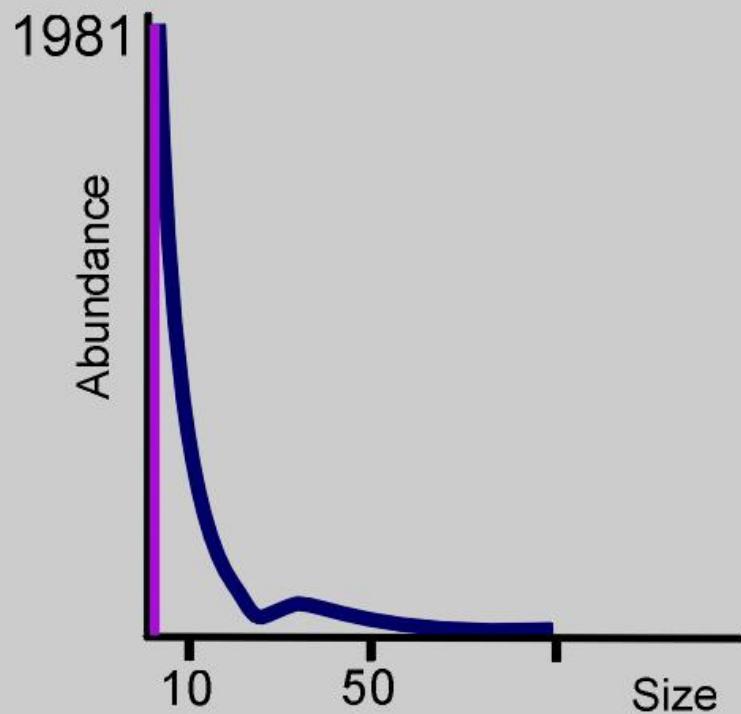
Mytilus spp. на Белом море

Но обычно так

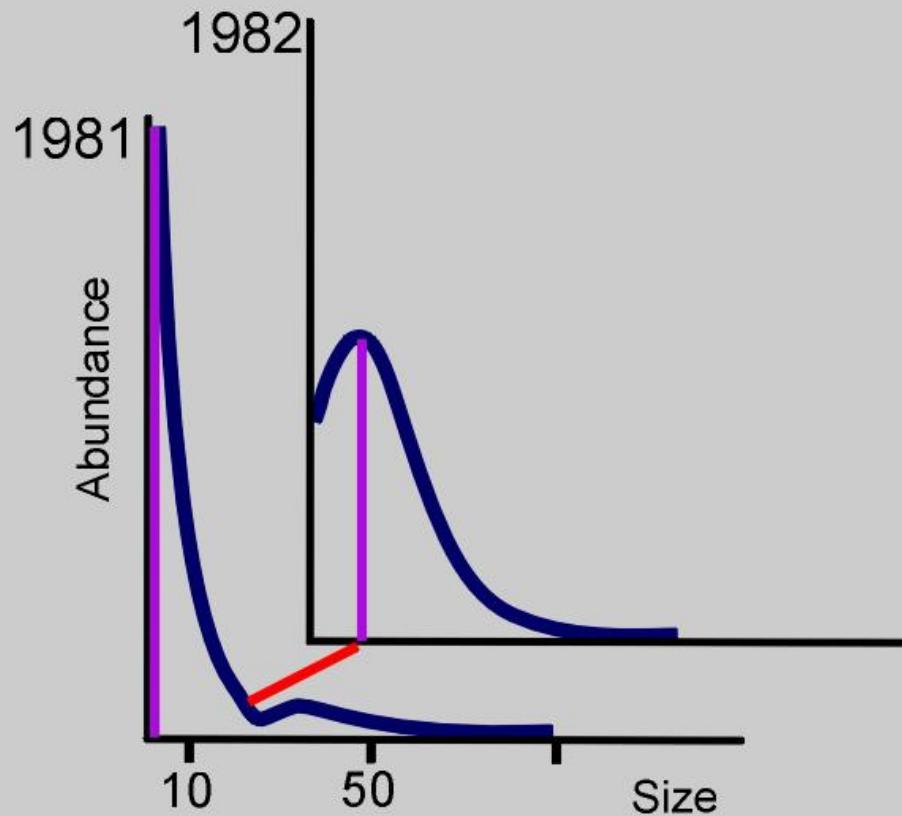
Должно быть



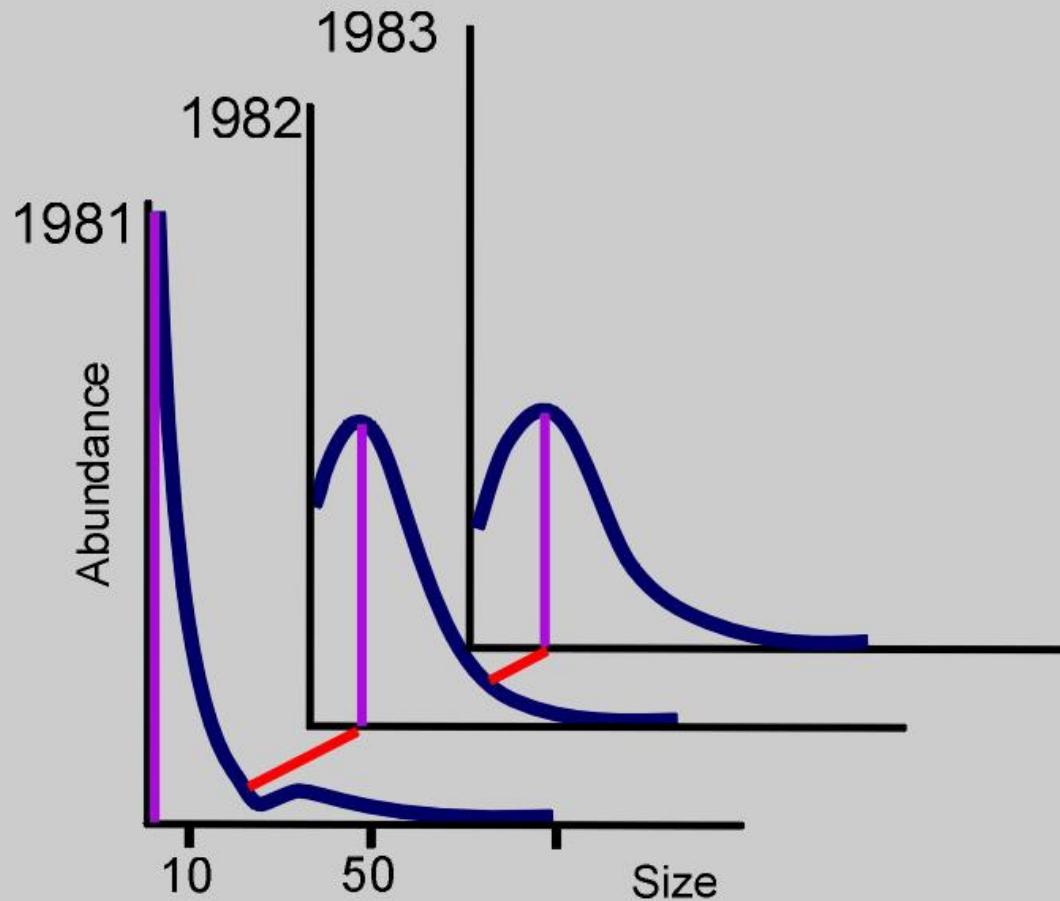
*The dynamics of mussel bed
In the Knazhaya Bay
(Lukanin et al., 1990)*



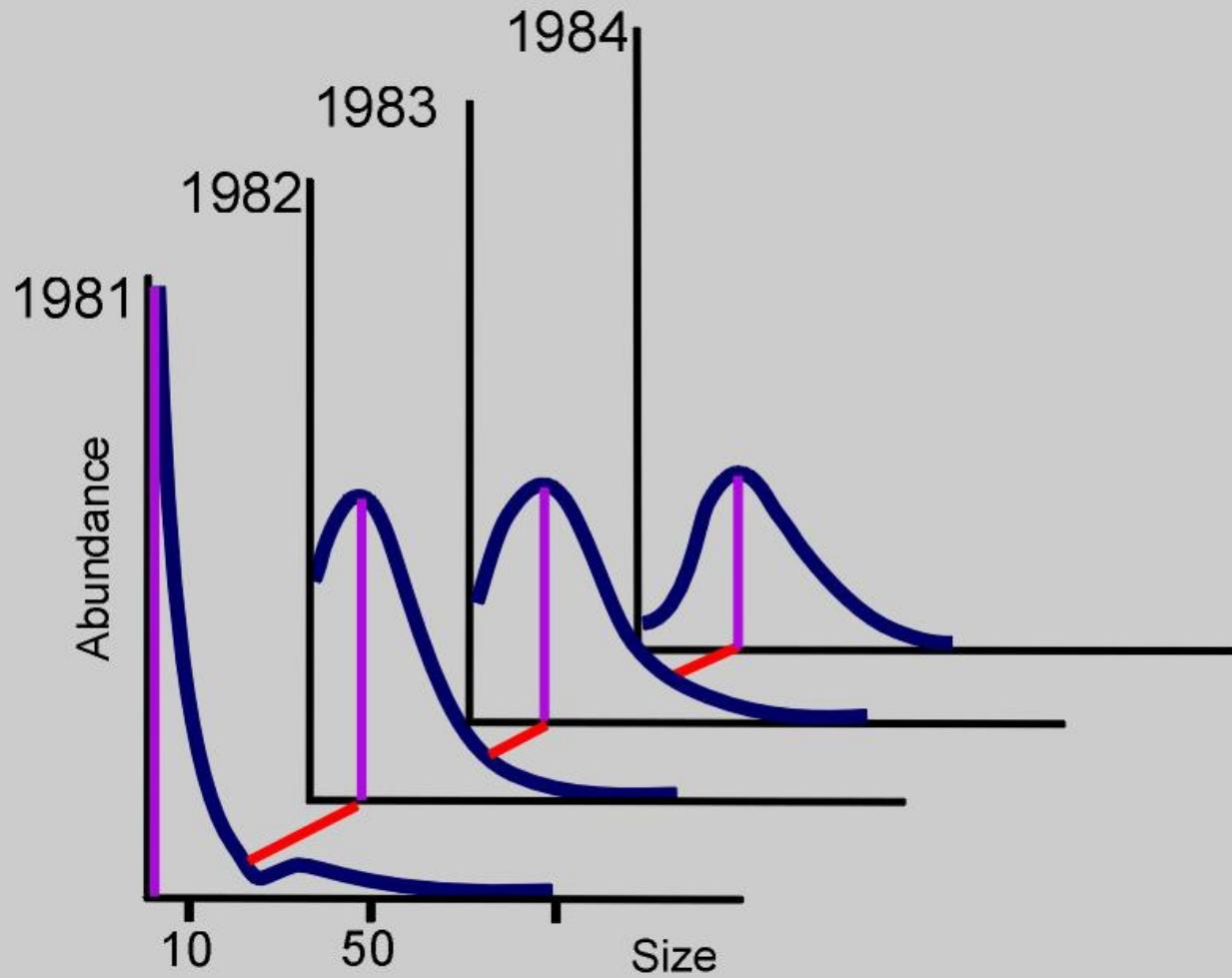
*The dynamics of mussel bed
In the Knazhaya Bay
(Lukanin et al., 1990)*



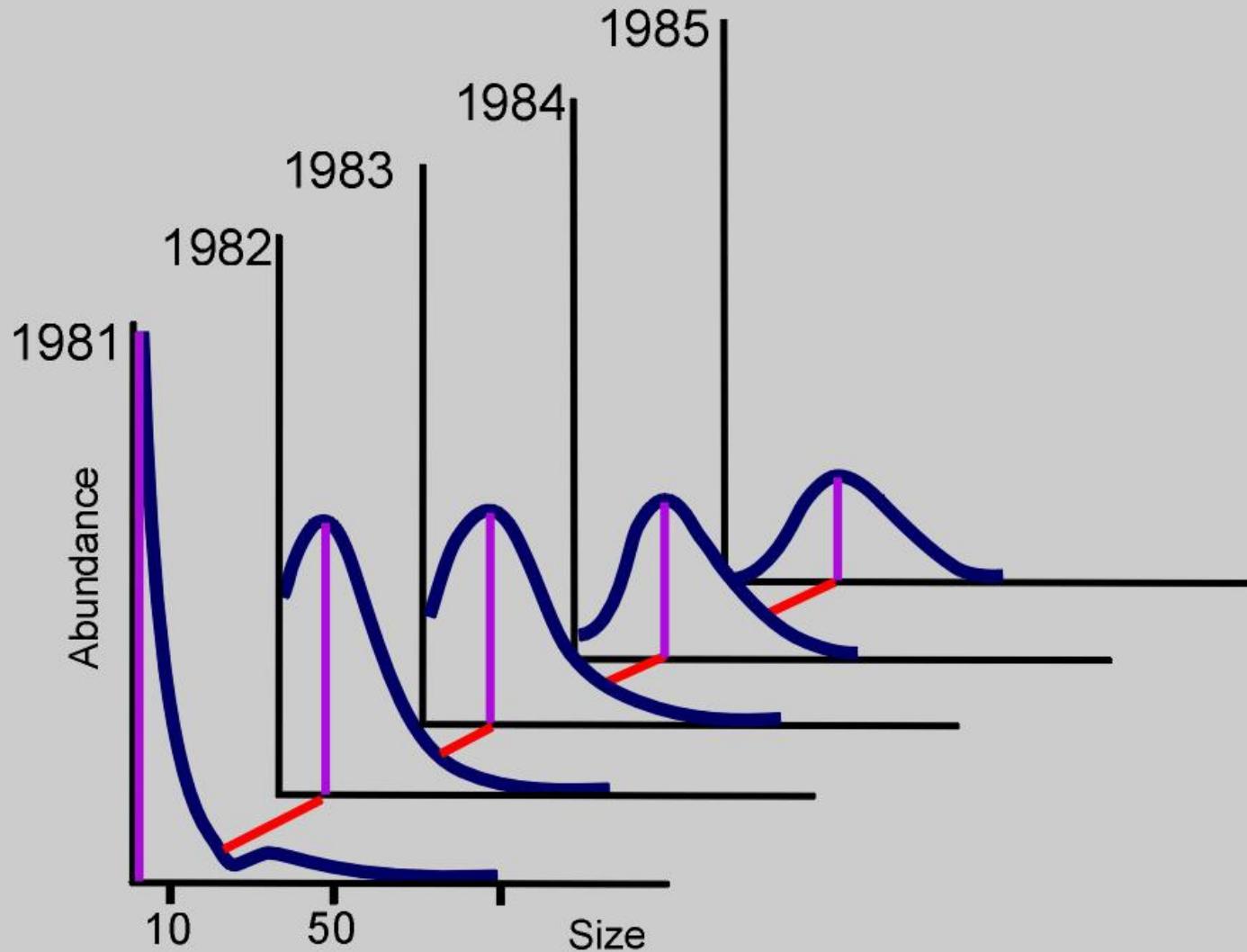
*The dynamics of mussel bed
In the Knazhaya Bay
(Lukanin et al., 1990)*



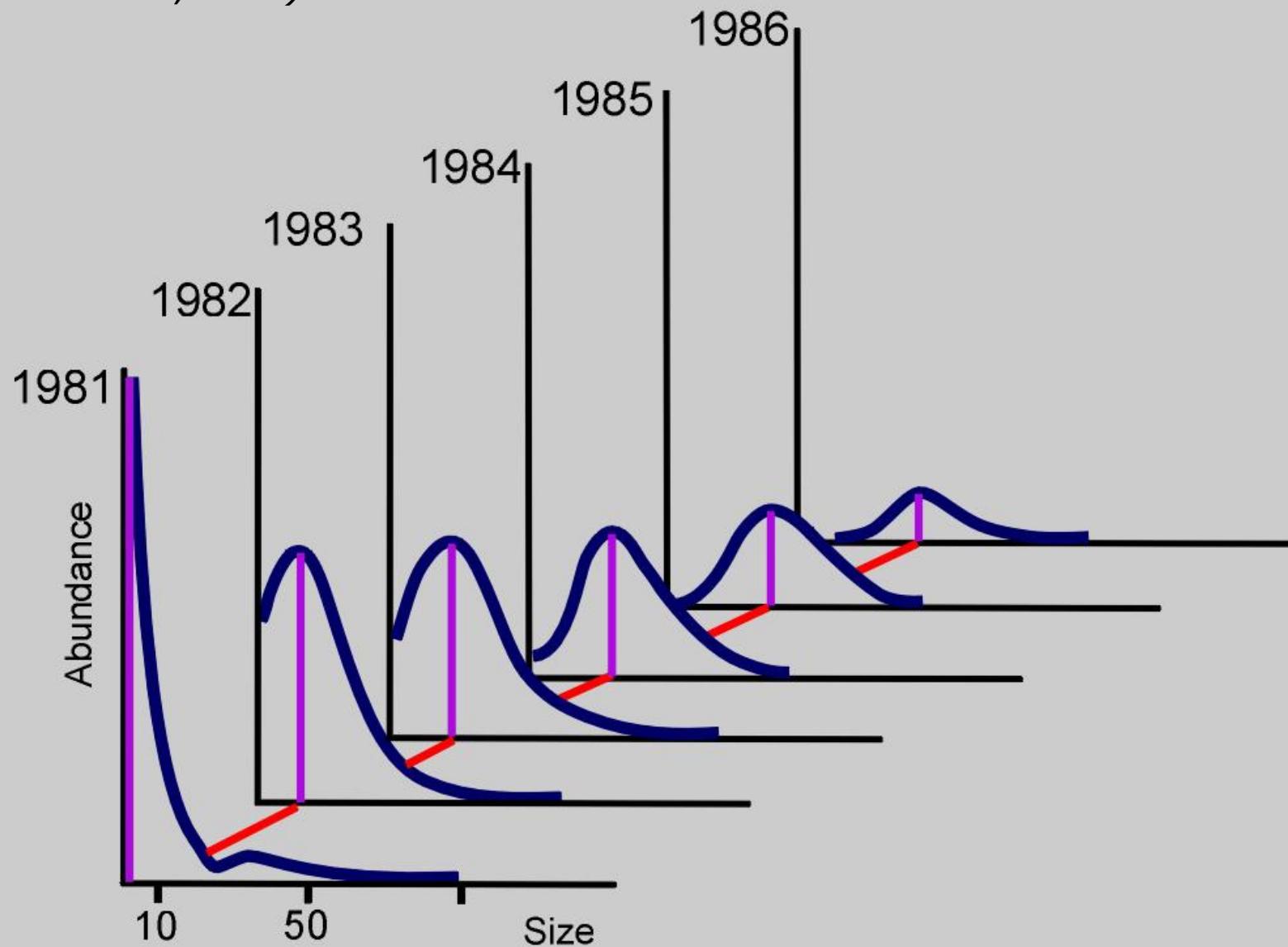
*The dynamics of mussel bed
In the Knazhaya Bay
(Lukanin et al., 1990)*



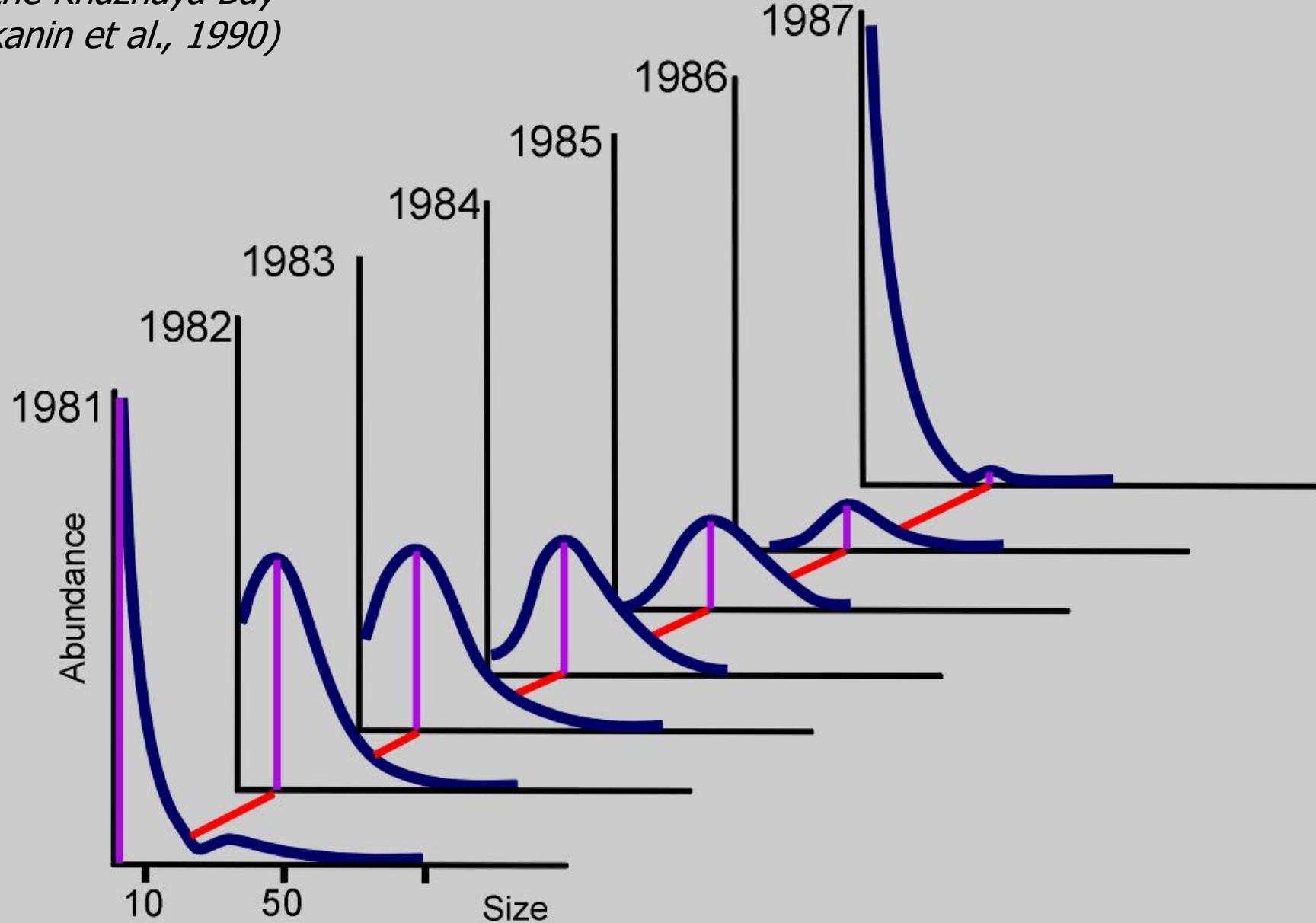
*The dynamics of mussel bed
In the Knazhaya Bay
(Lukanin et al., 1990)*



*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)

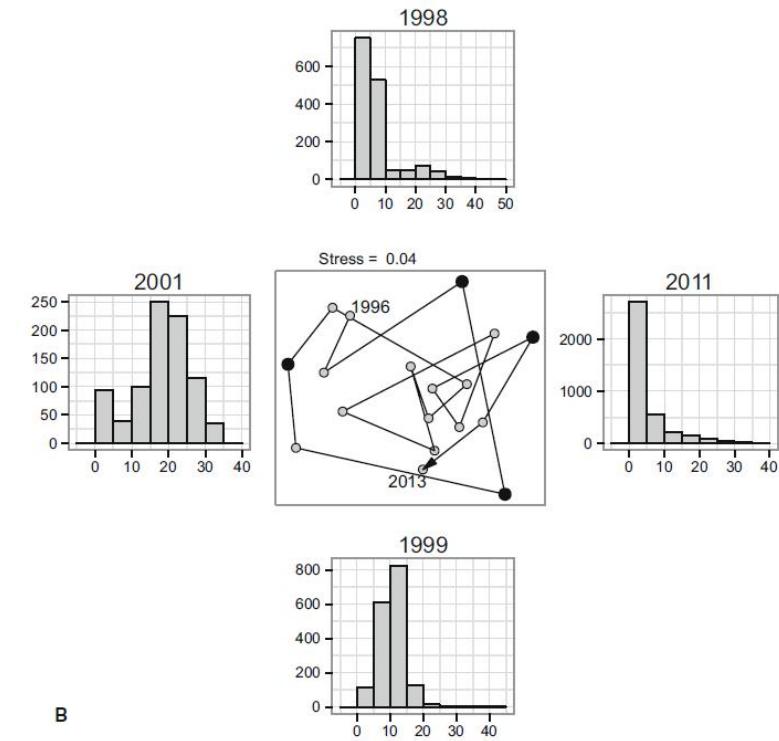
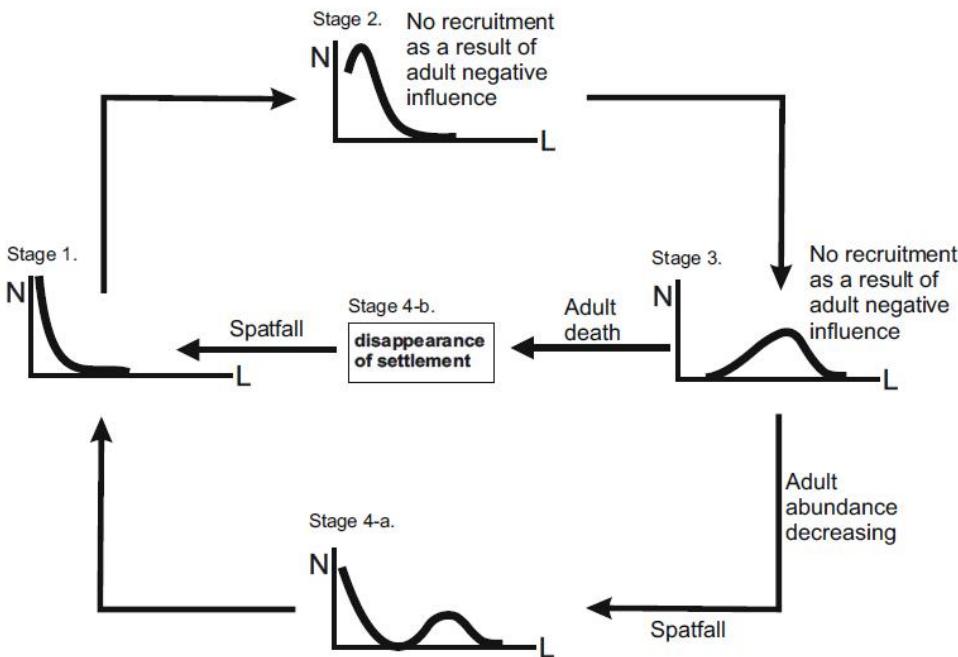
Hydrobiologia
DOI 10.1007/s10750-016-2837-0



PRIMARY RESEARCH PAPER

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

Vadim M. Khaityov · Natalia V. Lentsman



Take home message

- 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, популяции и сообщества. 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 гlosсарий

- 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 гlosсарий

- 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