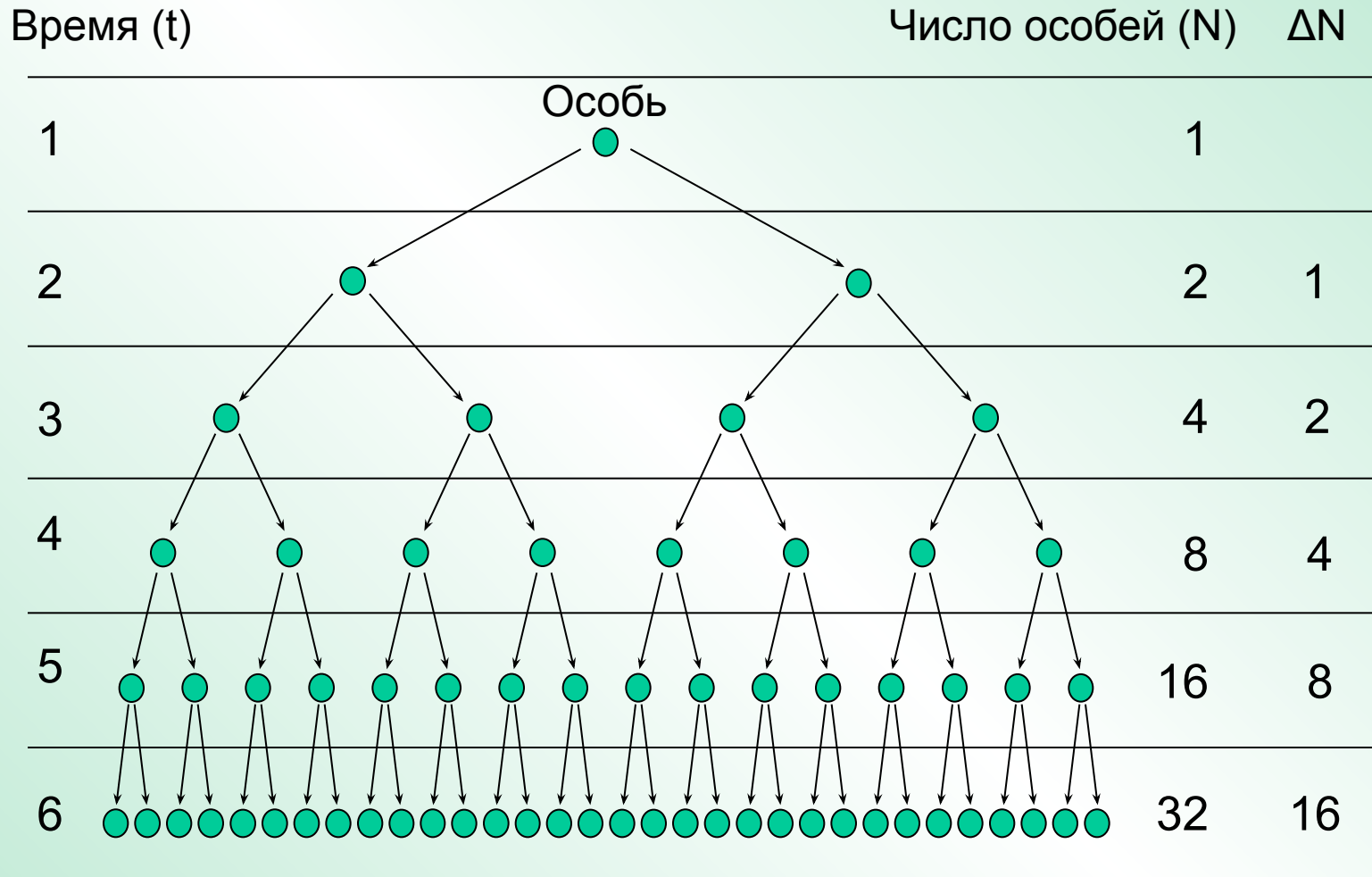


# Динамика популяций

# Экспоненциальный рост

Размножение удвоением через равные промежутки времени



$$N = 2^t$$

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = \frac{1}{2} N$$

$$\frac{dN}{dt} = \text{const} * N$$

# Экспоненциальный рост

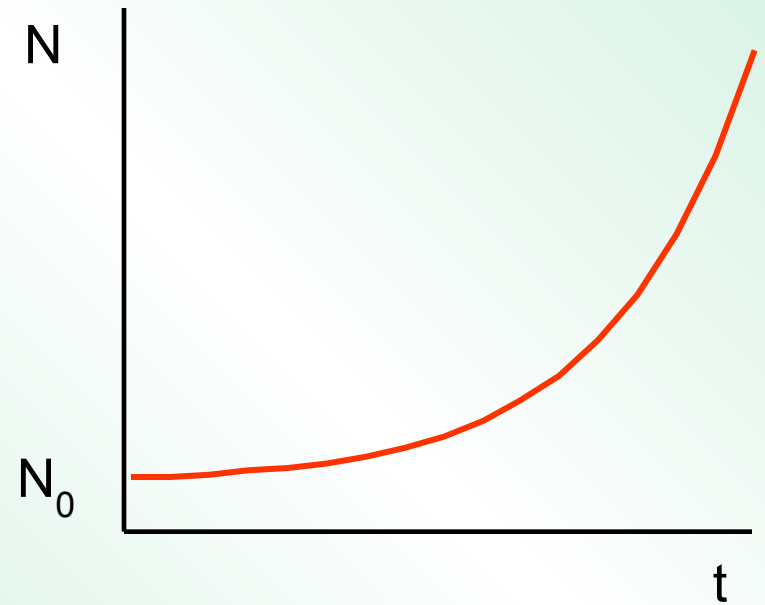
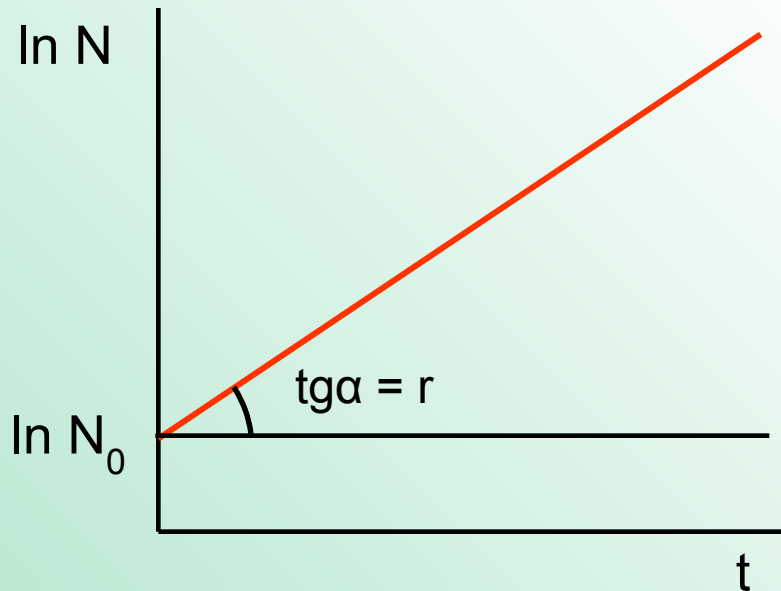
Скорость появления числа особей, появившихся в единицу времени

постоянно

$$\frac{dN}{dt} = rN$$

$$N = N_0 e^{rt}$$

$$\ln N = \ln N_0 + rt$$



# Примеры экспоненциального роста

Инвазии в Австралии: [www.invasives.org.au](http://www.invasives.org.au)



The image shows a screenshot of a web browser displaying the homepage of the Invasive Species Council. The browser window title is "Invasive Species Council - home page". The address bar shows the URL "http://www.invasives.org.au/index.htm". The website features a green header with the text "Invasive Species Council" and a navigation menu with links: "home", "photo gallery", "hot issues", "newsletters", "links", "join us", and "help". Below the header, there is a section titled "a continent under threat" with a paragraph of text. To the right, there are sections for "Latest updates" and "Latest news".

[back to cover](#)

*working to stop further invasions*

**Latest updates**

- [newsletter 1:8, December 2004](#)
- [support ISC's Priorities](#)
- [2004 ISC Froggatt Award](#)
- [Invasive Species Forum](#)

**a continent under threat**

Invasive species are a growing problem all over the world, and Australia, an isolated island state with a unique fauna and flora, is especially vulnerable. Over the years incredible harm has been done by such pests as foxes, rabbits, toads, carp, prickly pear, blackberries, rubber vine and the tree-killing disease phytophthora. At last count Australia had 2700 weed species and more than 200 marine invaders.

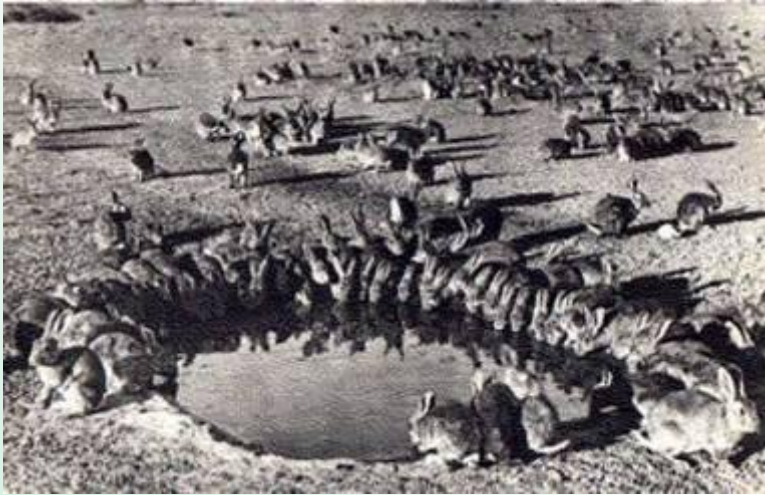
**Latest news**

[Send an eCard](#)

Support our campaign to get the new Federal Ministers to close the gaping hole in our weed import process.

Join the [Invasive Action](#) email network for invasives campaigning.

# Инвазии в Австралии – примеры экспоненциального роста популяции



Кролики, завезены в 1859 г.



Кактусы рода *Opuntia*



Белая улитка (*Theba pisana*)



Кудзу (*Pueraria lobata*)

# Кудзу- *Pueraria lobata*

- Это удивительное растение стало настоящей проблемой для таких стран, как Вануату, Фиджи, Австралия, Новая Зеландия, Италия, Канада и США. Родиной этой лианы является Япония и Юго-Восточный Китай. В 1876 году кудзу был завезен в США в качестве декоративного растения, которое привлекло внимание туристов благодаря своим душистым цветам, крепким лианам и крупным листьям. Наряду с красотой и быстрым ростом, это растение обладало полезными медицинскими свойствами, из него получались крепкие корзины, а корни служили в качестве сырья для продуктов питания и напитков. Невероятно крепкие корни этого растения также помогали в борьбе с оползнями. К сожалению, даже ряд этих существенных преимуществ не смог перевесить вред, который это растение причиняло местной растительности. За короткий промежуток времени эта лиана вытеснила почти все виды в Джорджии, а ее ареал распространился до северного побережья озера Эри. «Корова не станет есть кудзу, скорее кудзу вытеснит корову».

# Кролики в Австралии

- Австралия плохими словами вспоминает своего фермера Томаса Остина. Ведь именно он в 1859 году выпустил на свободу 24 серых кролика. Прошло всего 40 лет, ушастые зверьки расплодились настолько, что под угрозу встал не только животный мир материка, но и его почвы. Численность кроличьего народа в 75 раз превышала людское население континента. В 1930-х ситуация стала настолько критичной, что власти вынуждены были даже применить биологическое оружие - в природу был запущен вирус миксоматоза. Появилась знаменитая фотография, на которой кролики пьют зараженную воду искусственного водоема. Эффективность вируса составила 90%, однако к 1950 году кролики смогли выработать против него иммунитет, численность популяции восстановилась до 200-300 млн. За время эпидемии число зверьков сократилось "всего" на полмиллиарда особей.

# Опунция в Австралии

- 31 мая 1939 года в Австралии состоялось последнее заседание Комиссии по борьбе с опунцией. Председатель комиссии взял слово и поздравил всех с победой. После чего объявил Комиссию ликвидированной. Это была война не на жизнь, а на смерть, и длилась она порядка 150 лет, с 1789 по 1939 годы.
- Опунция крупноколючковая - растение семейства кактусов. Очень жизнестойкое и способное расползаться по месту обитания с быстротой стаи саранчи. Опунция попала в Австралию в 1787 году, когда один бразильский переселенец решил захватить на новую родину «любимый фикус», то бишь кактус. К его радости, кактус быстро прижился, разросся и начал плодоносить. А еще через несколько лет опунция начала свое триумфальное шествие по Австралии. Спустя 150 лет лучшие пастбища страны были самозасеяны опунцией. Сочные зеленые растения охотно начали поедать коровы и овцы. Но среди парнокопытных начался самый настоящий мор – они гибли сотнями, их рубцы разрывались в клочья колючками опунции.
- В 1925 году в Австралию для борьбы была завезена аргентинская кактусовая бабочка-огневка (*Cactoblastis cactorum*). Активная фаза войны с опунцией длилась до 1937 года. Благодарные австралийские фермеры поставили специальный памятник личинкам, спасшим Австралию.



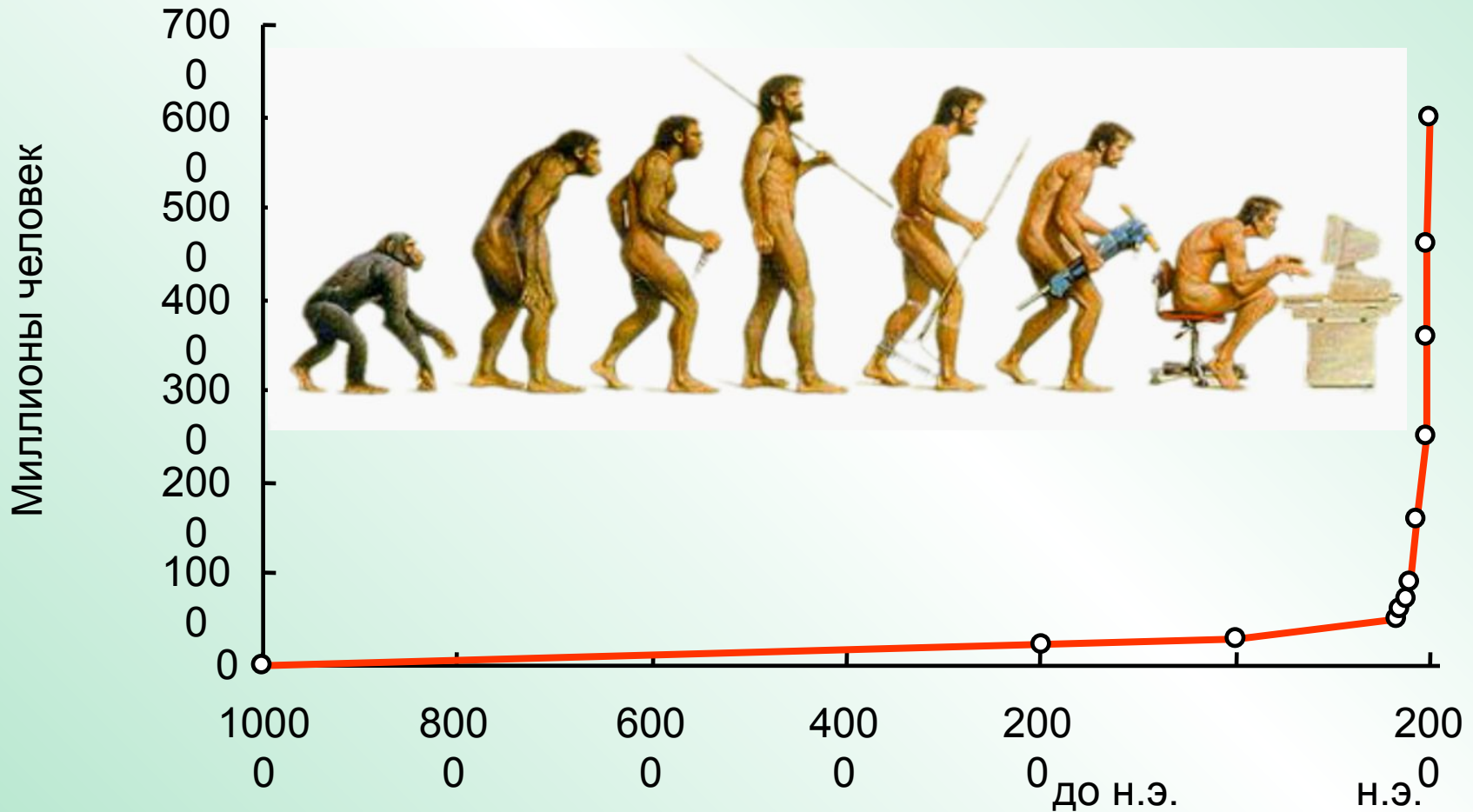
# Примеры экспоненциального роста

## Инвазии саранчи *Schistocerca gregaria*



# Примеры экспоненциального роста

## Рост численности человечества

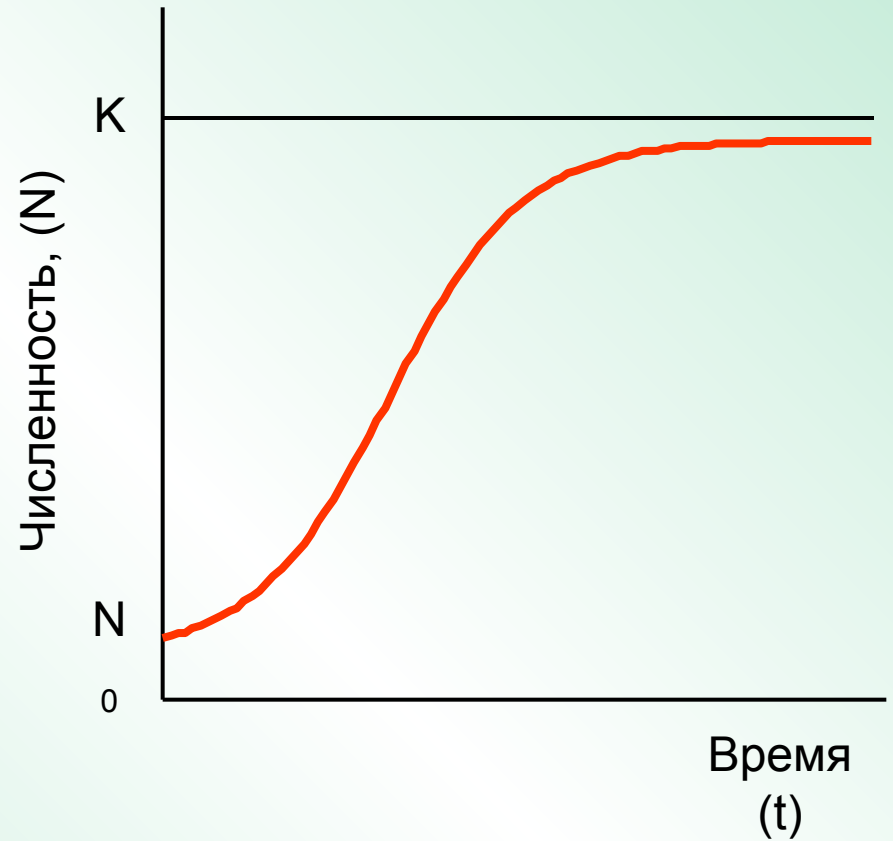


# Логистический рост

Емкость среды (K) – максимально возможная численность популяции в данном местообитании

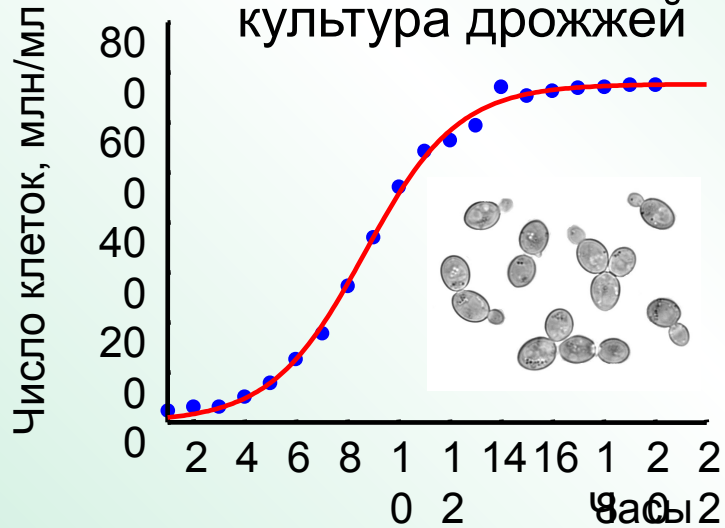
$$\frac{dN}{dt} = rN \left( \frac{K - N}{K} \right)$$

$$N_t = \frac{K}{1 + ((K - N_0) / N_0) e^{-rt}}$$

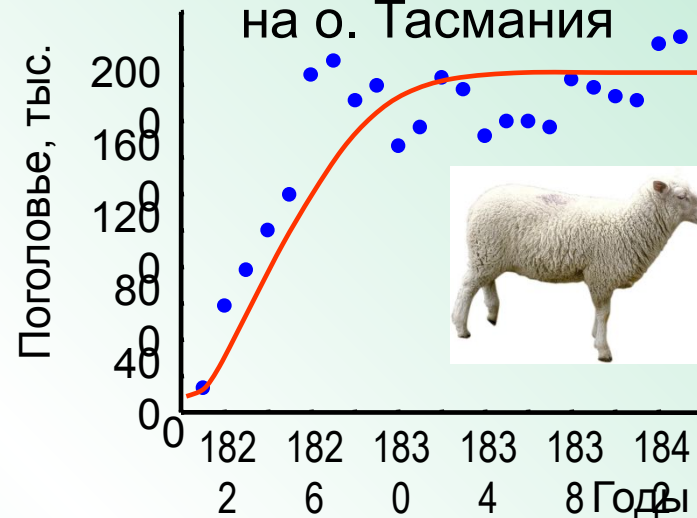


# Примеры логистического роста

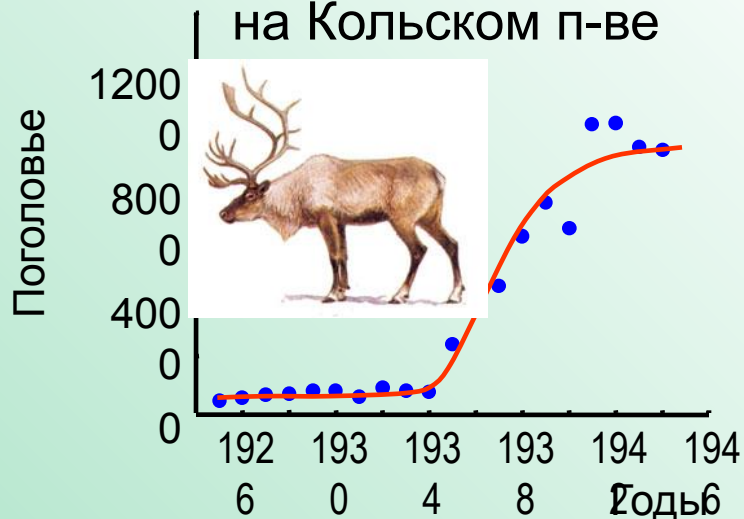
## Лабораторная культура дрожжей



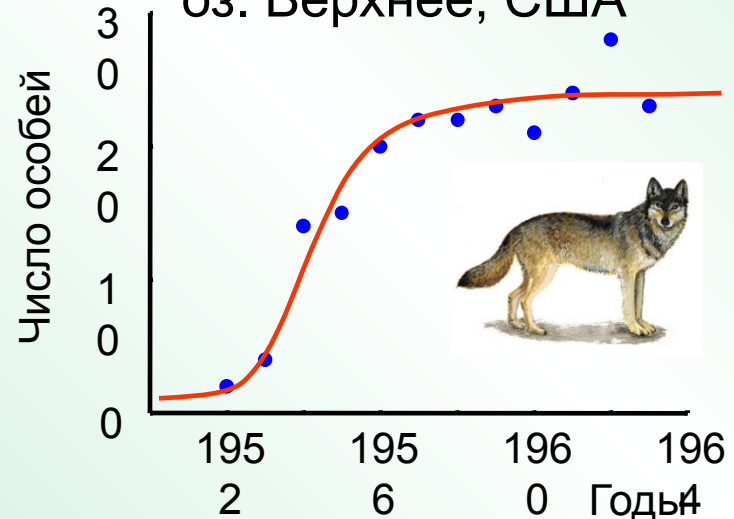
## Поголовье овец на о. Тасмания



## Северный олень на Кольском п-ве



## Волк на о. Ройал, оз. Верхнее, США



# Сравнение экспоненциального и логистического роста

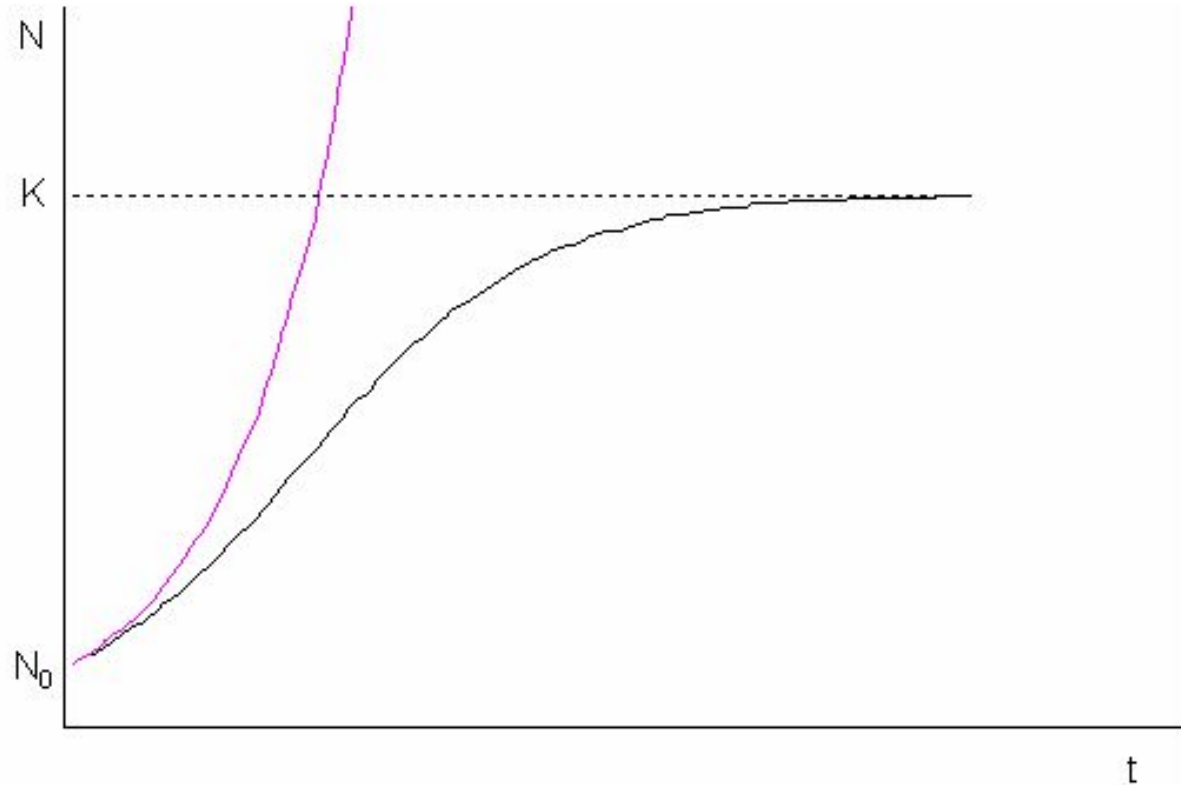
Скорость,  $r$ :

Начальное,  $N_0$ :

Емкость,  $K$ :

$$\frac{dN}{dt} = rt$$

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



# Внутренние процессы в изменяющейся популяции

$$N = N_0 + N_{\text{род}} - N_{\text{ум}} + N_{\text{эмигр}} - N_{\text{иммигр}}$$

$N$  – число особей в популяции

$N_0$  – начальное число особей

$N_{\text{род}}$  – число родившихся

$N_{\text{ум}}$  – число умерших

$N_{\text{эмигр}}$  – число эмигрировавших

$N_{\text{иммигр}}$  – число  
иммигрировавших


Скорость роста = рождаемость – смертность + скорость эмиграции – скорость иммиграции

# Рождаемость

Абсолютная рождаемость - число новых особей, появляющихся в популяции за единицу времени.

Удельная рождаемость – средний прирост численности на особь за единицу времени.

Факторы, влияющие на рождаемость:



1. Доля особей, способных к размножению

- половая структура
- возрастная структура

2. Особенности жизненного цикла

- моноциклические – полициклические
- монокарпические – поликарпические

# Репродуктивное усилие

Две альтернативы



Высокое репродуктивное усилие



Низкая рождаемость



Низкая смертность потомства



Низкое репродуктивное усилие



Высокая рождаемость



Высокая смертность потомства



# Смертность

Абсолютная смертность - число особей, умерших за единицу времени.

Удельная смертность – средняя доля особей, умерших за единицу времени.

Факторы, влияющие на смертность:

1. Генетическая и физиологическая полноценность особей
2. Влияние неблагоприятных условий среды
3. Биотические взаимодействия (хищники, паразиты, аменсалы)



Зависят от стадии онтогенеза!

# Таблицы выживания



Усоногие раки  
Balanus glandula

$x$  – время

$n_x$  – число особей живых в момент времени  $x$

$l_x$  – доля особей, доживших до времени  $x$

$d_x = n_x - n_{x+1}$  – число погибших особей

$q_x = \frac{d_x}{n_x}$  – смертность

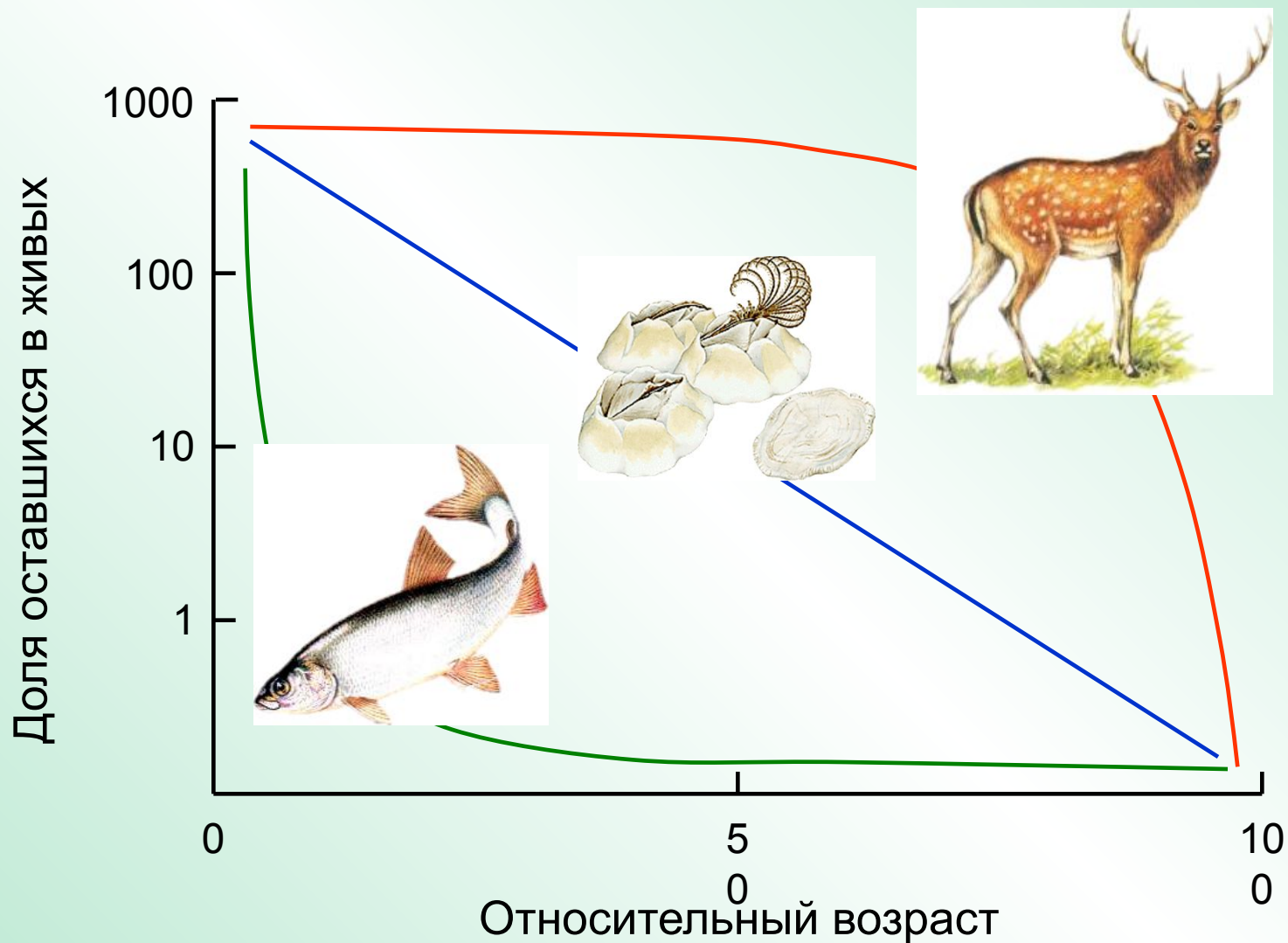
$L_x = \frac{n_x + n_{x+1}}{2}$  – среднее число живых

$T_x = \sum_x^{\infty} L_x$

$e_x = \frac{T_x}{n_x}$  – средняя ожидаемая продолжительность жизни

$x$	$n_x$	$l_x$	$d_x$	$q_x$	$L_x$	$T_x$	$e_x$
1	80	1.00	40	0.50	60	110	1.38
2	40	0.50	20	0.50	30	50	1.25
3	20	0.25	10	0.50	15	20	1.00
4	10	0.13	10	1.00	5	5	0.50
5	0	0.00	0		0	0	

# Кривые выживания



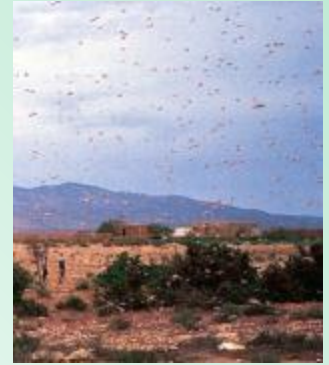
## **Почему рост численности популяций никогда не бывает бесконечным?**

- **Безграничный рост губителен** для любого вида, так как приводит к подрыву его жизнеобеспечения →
  - При **увеличении численности популяции** включаются **регуляторные системы** природного сообщества – хищники, паразиты, возбудители инфекционных заболеваний →
  - При еще более **высокой плотности** вступает в силу **внутривидовая конкуренция** →
  - Вся **эволюция видов** шла в таком направлении, что выработались **механизмы реакции на собственную плотность**. Таким образом, на пути увеличения численности вида возникает множество последовательных преград, образующих надежную систему регуляции →
  - Поэтому, хотя в природе миллионы видов, большинство из них не дает вспышек массового размножения →

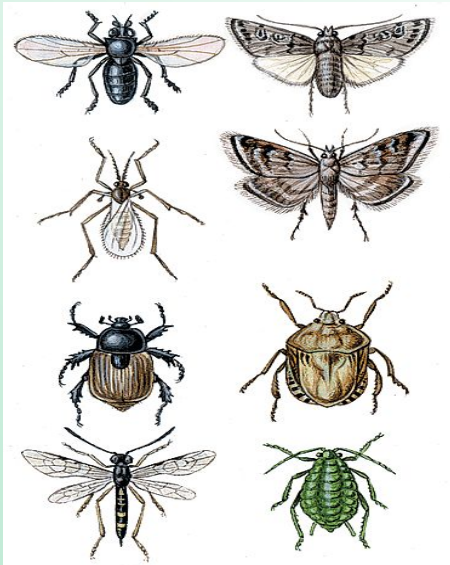


# Модели развития популяций

- модель неограниченного роста (теоретическая);
- модель ограниченного роста (практическая);
- модель ограниченного роста с отловом;
- модель «хищник – жертва» (взаимодействия с другими популяциями).



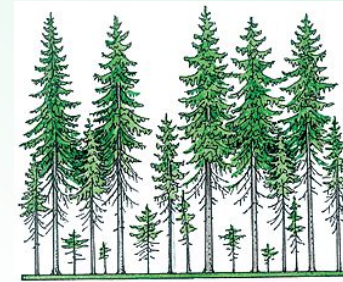
Саранча



Вредители сельскохозяйственные



Волки и лоси



Самоизреживание



Антилопы



Корюшка



Сибирский шелкопряд

# Закон Мальтуса (A)

## Модель неограниченного роста

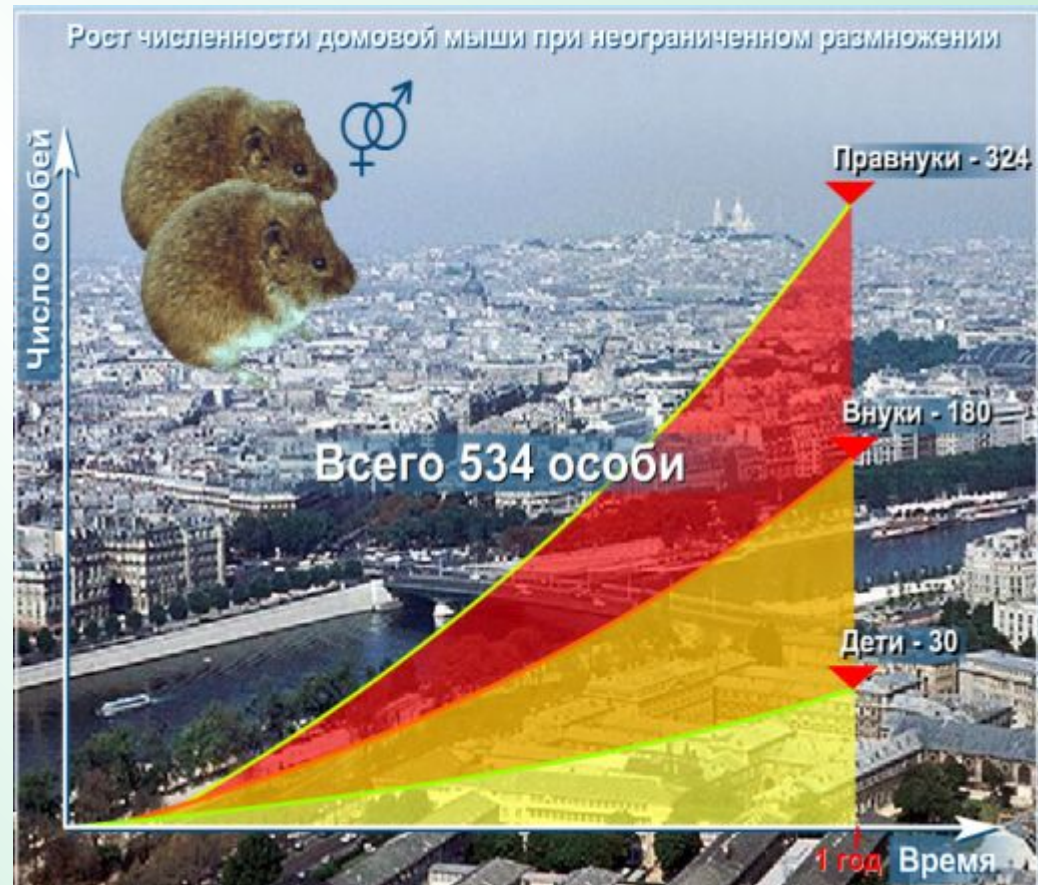
$$N_t = N_0 e^{rt}$$

$N_0$  – исходная  
численность

$N_t$  – численность во  
время  $t$

$e$  – основание  
натуральных  
логарифмов

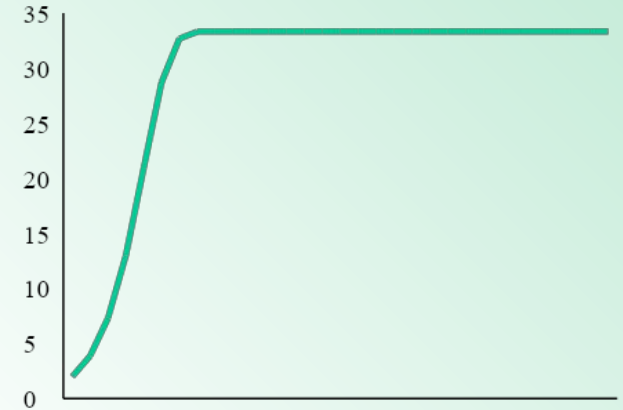
$r$  – врожденная  
скорость роста  
(если рост 5%, то  $r = 1,05$ )



# Модель Ферхюльста.

## Модель ограниченного роста.

$$N_t = \frac{N_0 K}{N_0 + (K - N_0) e^{-r t}}$$



K- поддерживающая емкость среды,

$N_0$  – исходная численность,

$N_t$  – численность во время t,

e - основание натуральных логарифмов,

r – врожденная скорость роста

(если рост 5%, то  $r = 1,05$ ).

# Модель ограниченного роста с отловом

$$N_t = (r - b N_0) N_0 - c,$$

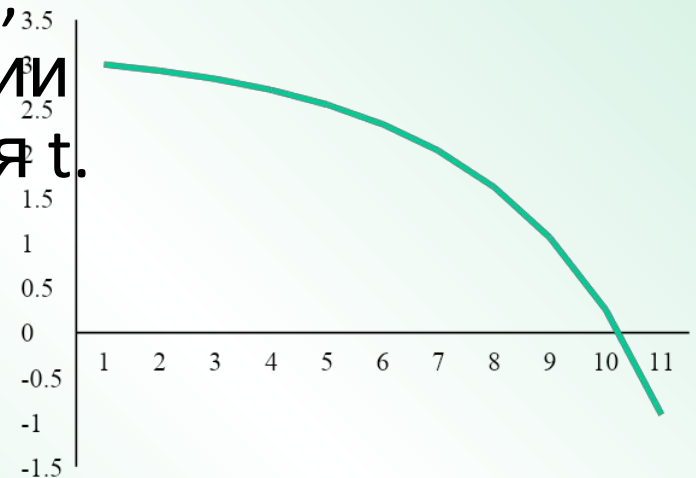
$c$  – величина ежегодного отлова,

$r$  – коэффициент роста,

$b$  – коэффициент перенаселённости,

$N_0$  – численность популяции  
текущего года, исходная,

$N_t$  – численность популяции  
следующего года, во время  $t$ .





# Модель «хищник – жертва»

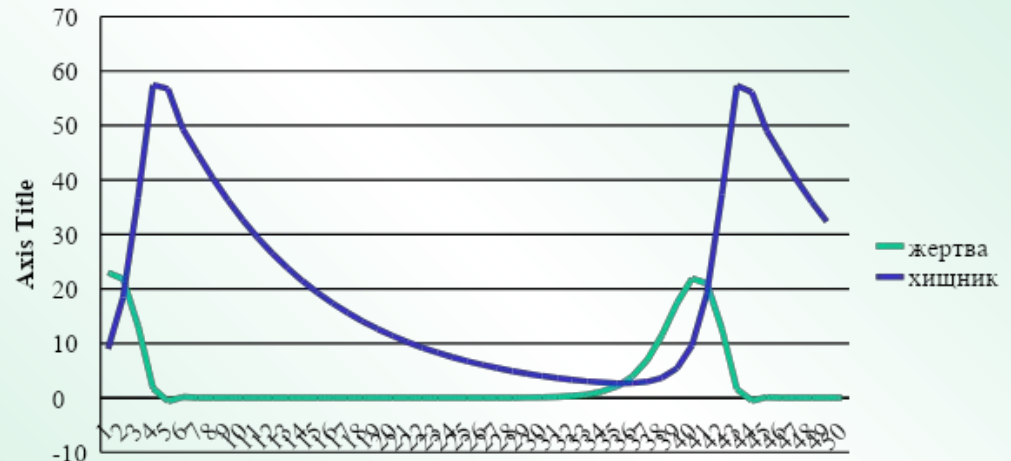
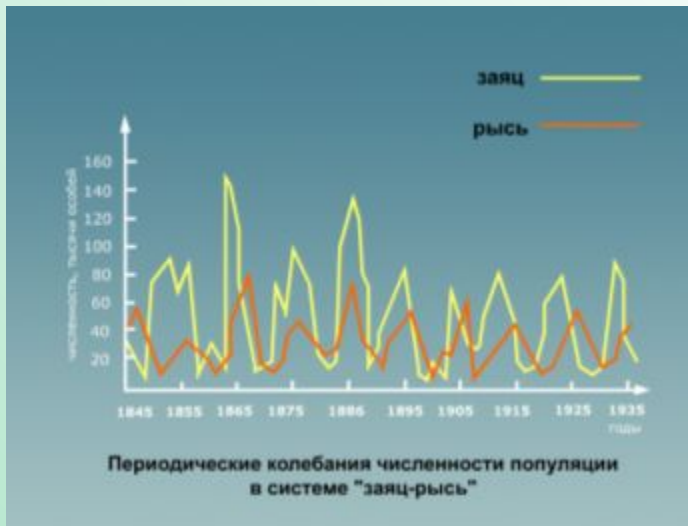
$$N_t = (r - b x_n) x_n - c - f x_n y_n,$$

$f$  - возможность гибели жертвы при встрече с хищником,

$x_n$  – количество жертв,

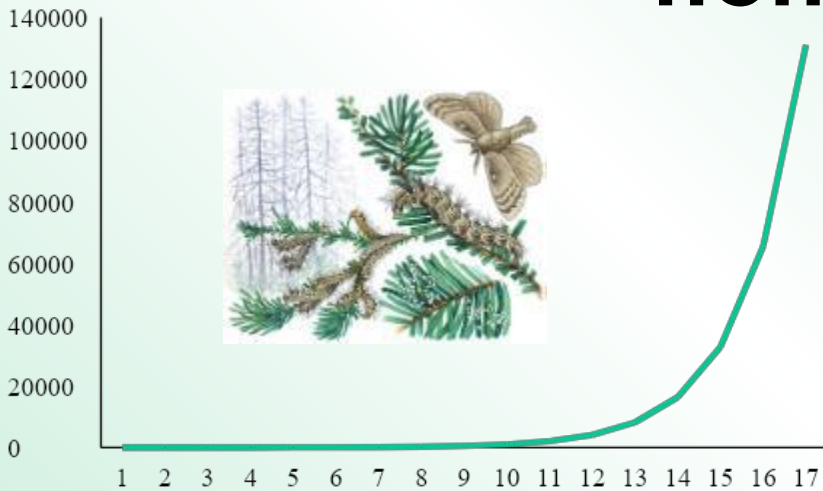
$y_n$  – количество хищников.

Модель "хищник- жертва"

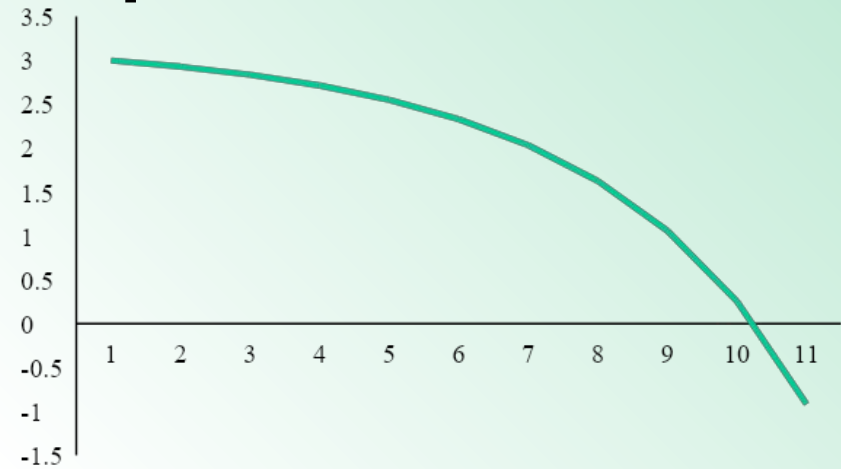


# Графики изменения численности популяций

Модель неограниченного роста



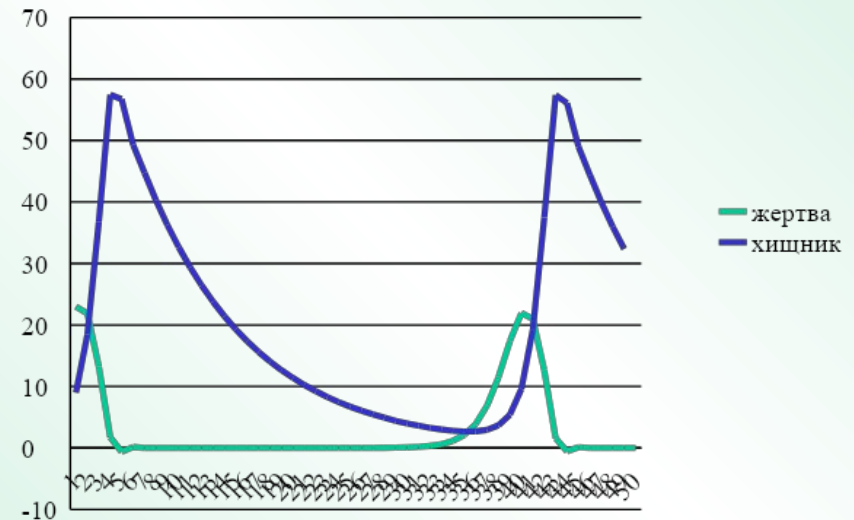
Модель неограниченного роста с отловом



Модель ограниченного роста



Модель "хищник- жертва"



# Типы динамики численности популяций животных по С.А. Северцову (40-е гг. XX в.)

## 1. **Стабильный**

(крупные млекопитающие – китообразные, копытные, и птицы – н.- р, орлы).

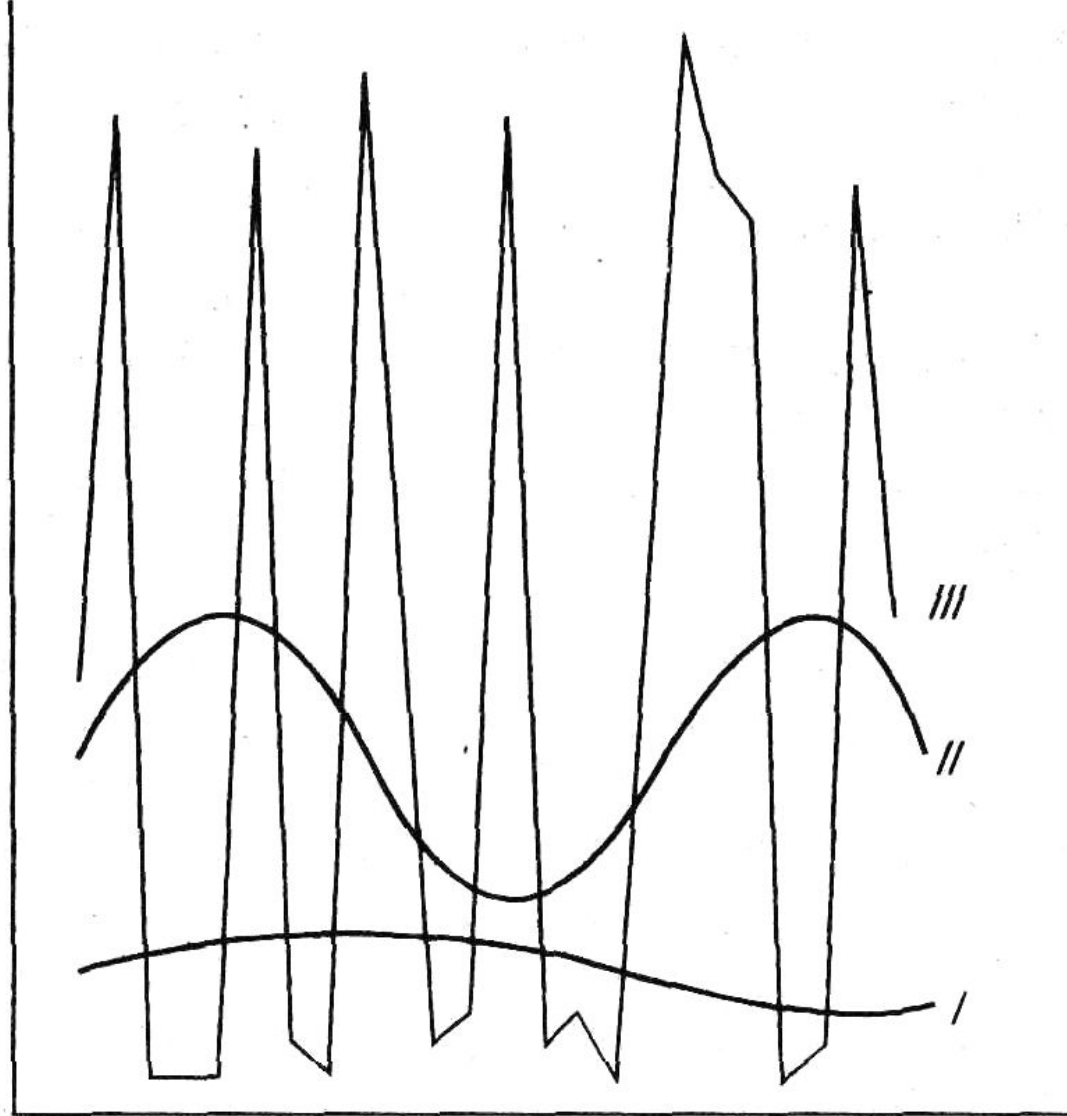
## 2. **Лабильный**

(насекомые с длинным циклом развития, крупные грызуны, зайцеобразные, многие птицы, рыбы).

## 3. **Эфемерный**

(насекомые с короткими циклами развития, мелкие грызуны).

Численность популяции

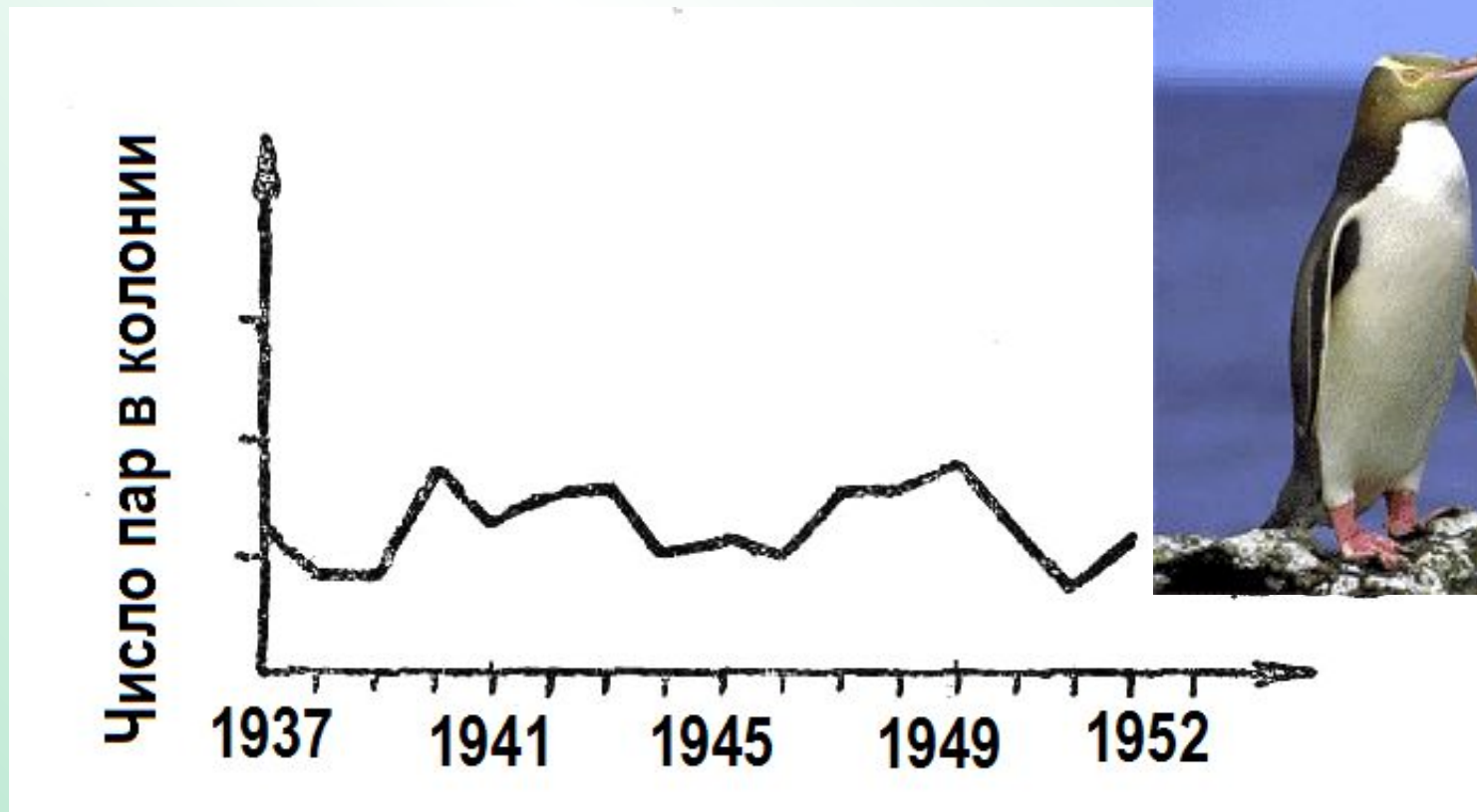


Годы

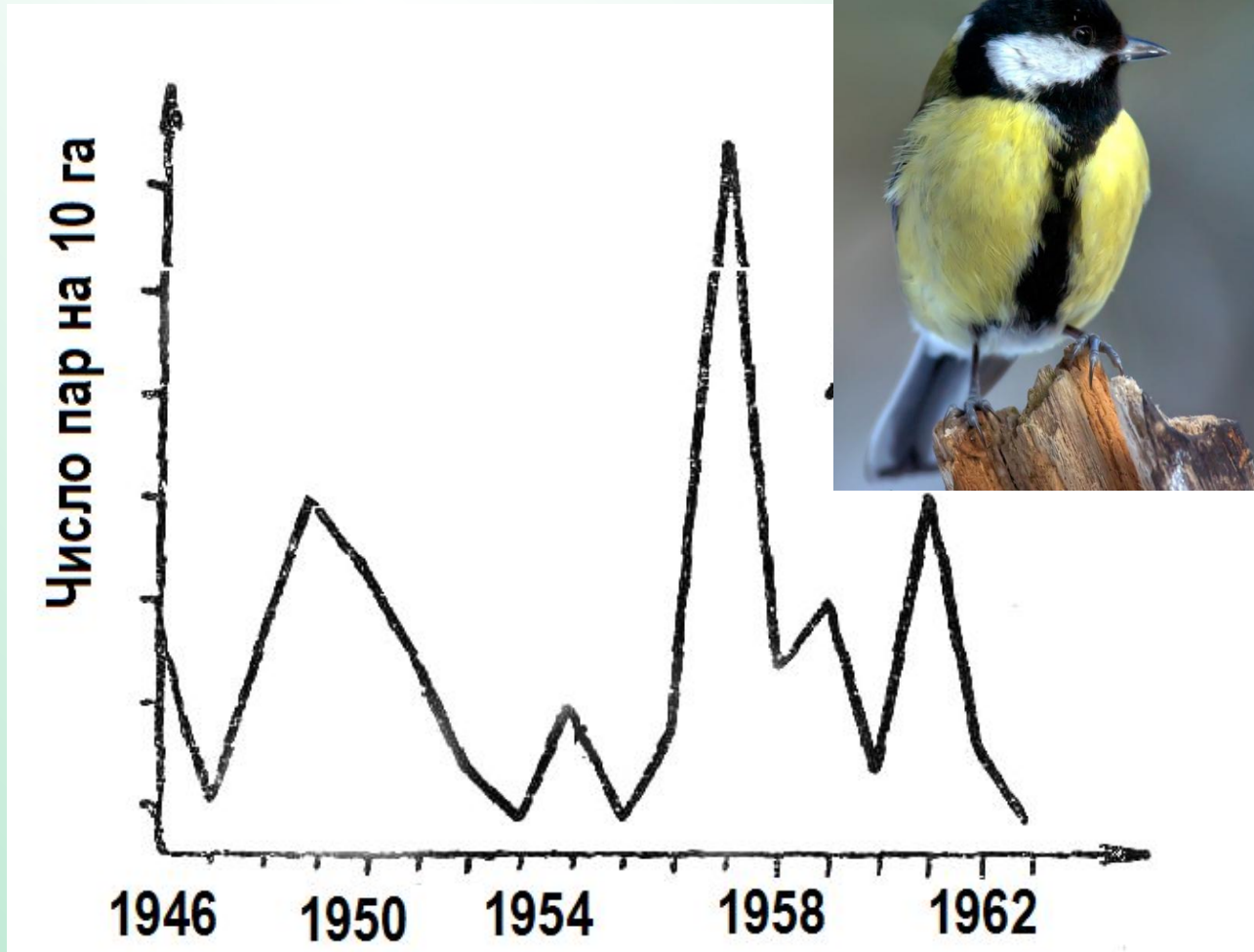
**Типы динамики численности популяций: I – стабильный, II – лабильный, III - эфемерный**

# Типы динамики численности популяций животных по М. Уильямсону (1975):

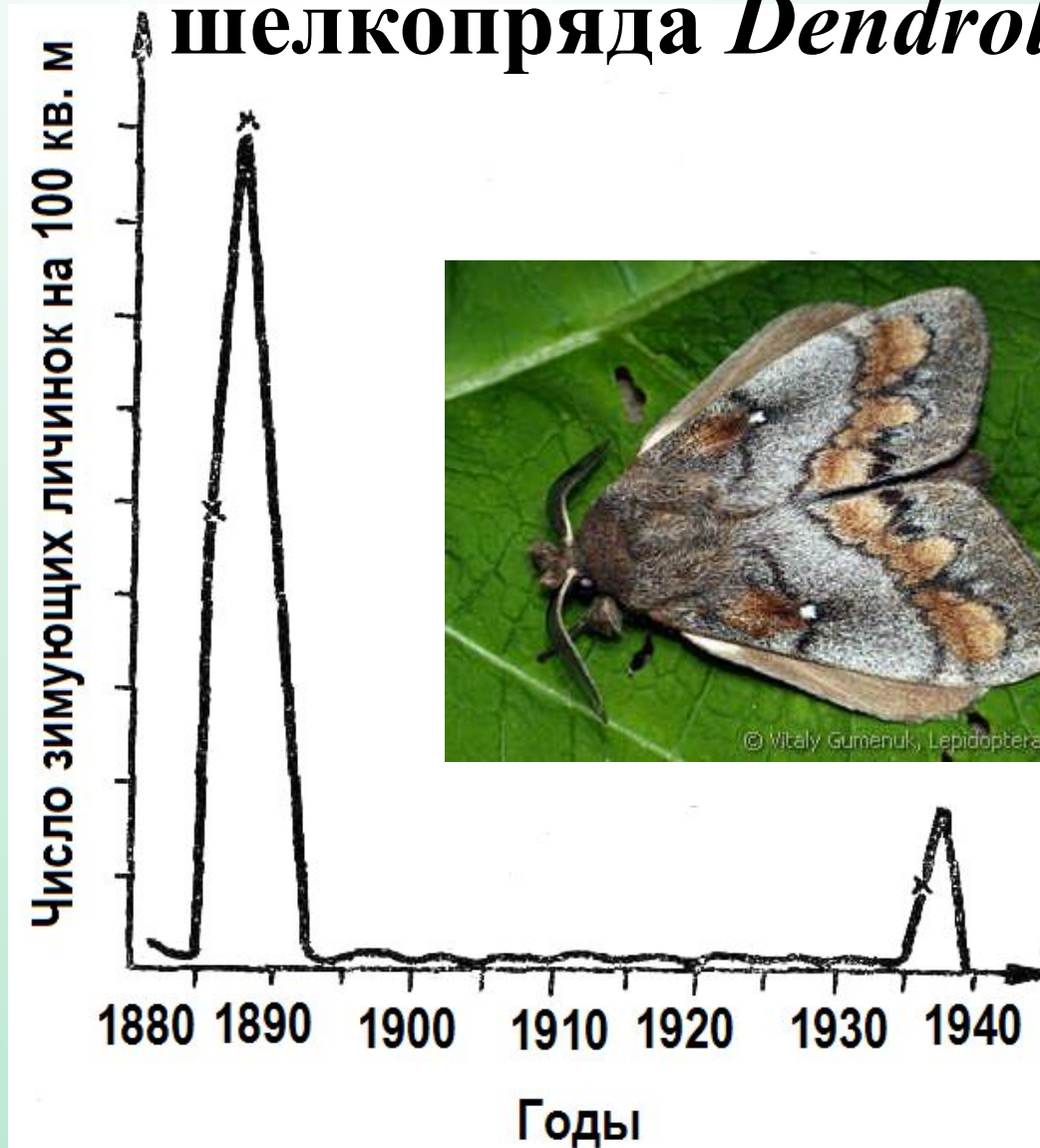
1. **Стабильный** (популяции пингвина великолепного *Megadyptes antipodes*)



## 2. **Флюктуирующий** (популяции синицы большой *Parus major*)



### 3. **Взрывной** (колебания численности популяции зимующих гусениц соснового шелкопряда *Dendrolimus pini*)



# Типы популяционной динамики

Существуют ли механизмы поддержания средней численности популяции?

1. Регуляционизм: для популяции имеется оптимальная средняя численность, которая поддерживается эндогенными механизмами (по типу обратной связи).
2. Стохастизм: средняя численность – расчетная величина, которая определяется только экзогенными факторами среды.



# Регуляционизм



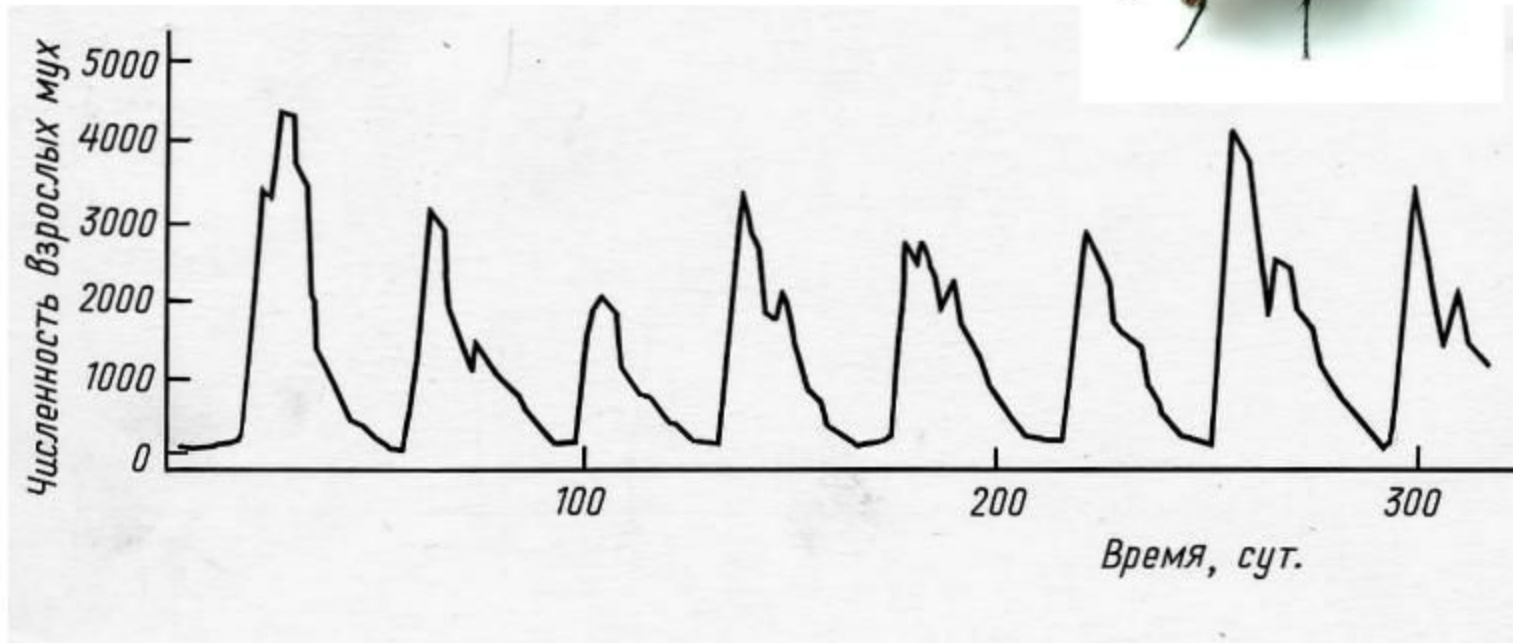
Alexander Nicholson  
(1895-1969)

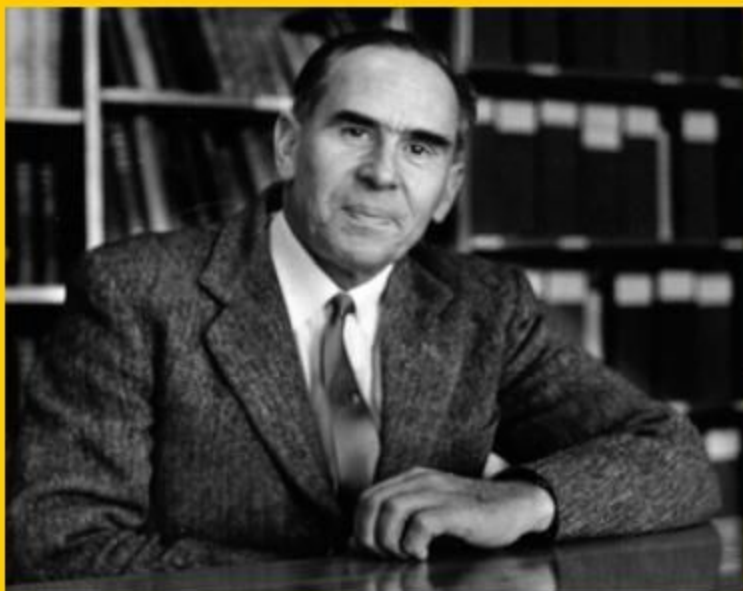


# Динамика численности – автоматически регулируемый процесс

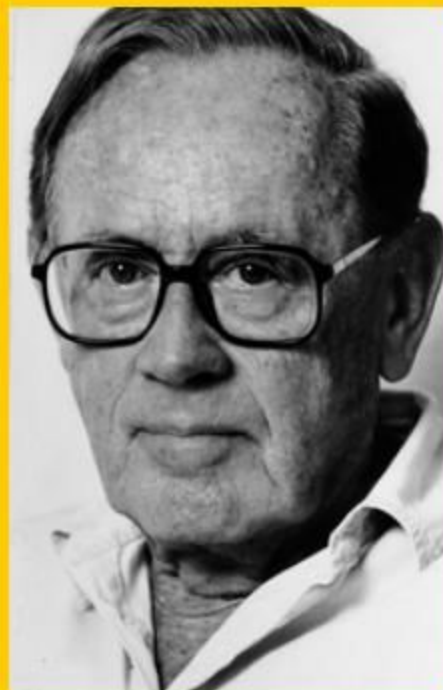
- Основная роль принадлежит факторам, зависящим от плотности
- *Nicholson (1933)* «Управляющие реакции, вызванные изменениями плотности популяции, удерживают популяцию в состоянии равновесия со своей средой...» «Механизм управления плотностью – это почти всегда внутривидовая конкуренция – или среди особей данной популяции за ресурсы, или среди их хищников, для которых ресурсы – особи жертвы...»

# Динамика численности *Lucilia cuprina* в опытах А.Никольсона





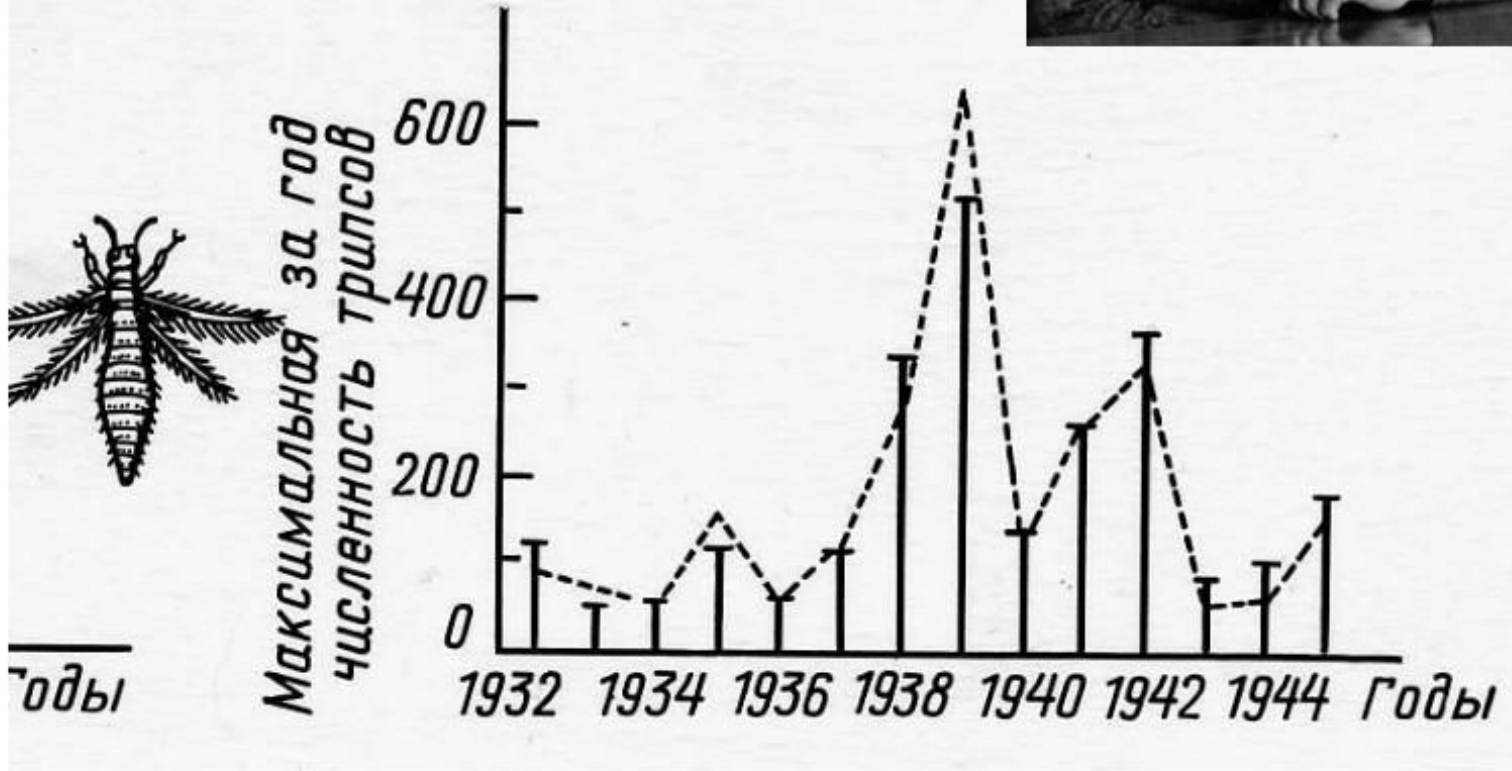
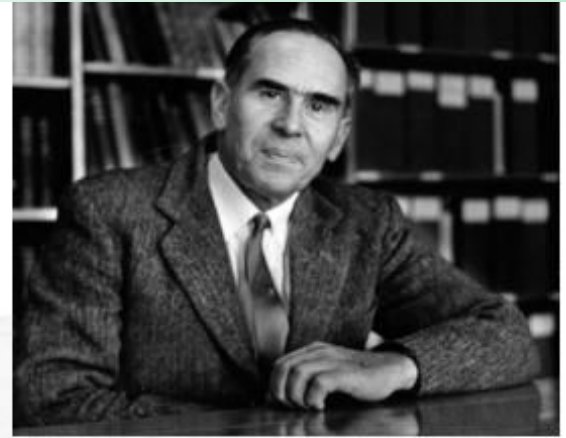
Andrewartha, Herbert George  
(Australia 1907-1992)



L.C. Birch

## Основоположники стохастизма Andrewartha и Birch





$$\text{Lg } Y = -2.390 + 0.125x_1 + 0.201x_2 + 0.186x_3 + 0.085x_4$$

**Где: Y – максимальная за год численность; а  $X_1$ ,  $X_2$ ,  $X_3$  и  $X_4$  – показатели состояния погоды за определенный период**

- $X_1$  – сумма эффективных температур с начала прорастания семян однолетников до 31 авг (конец зимы южн. полушария);  $X_2$  – суммарное количество осадков в сентябре-октябре (весна южн. полушария);  $X_3$  – средняя эффективная температура в сентябре-октябре;  $X_4$  – значение  $X_3$  в предыдущий год.
- Модель объясняла 78% дисперсии максимальной достигнутой за год численности



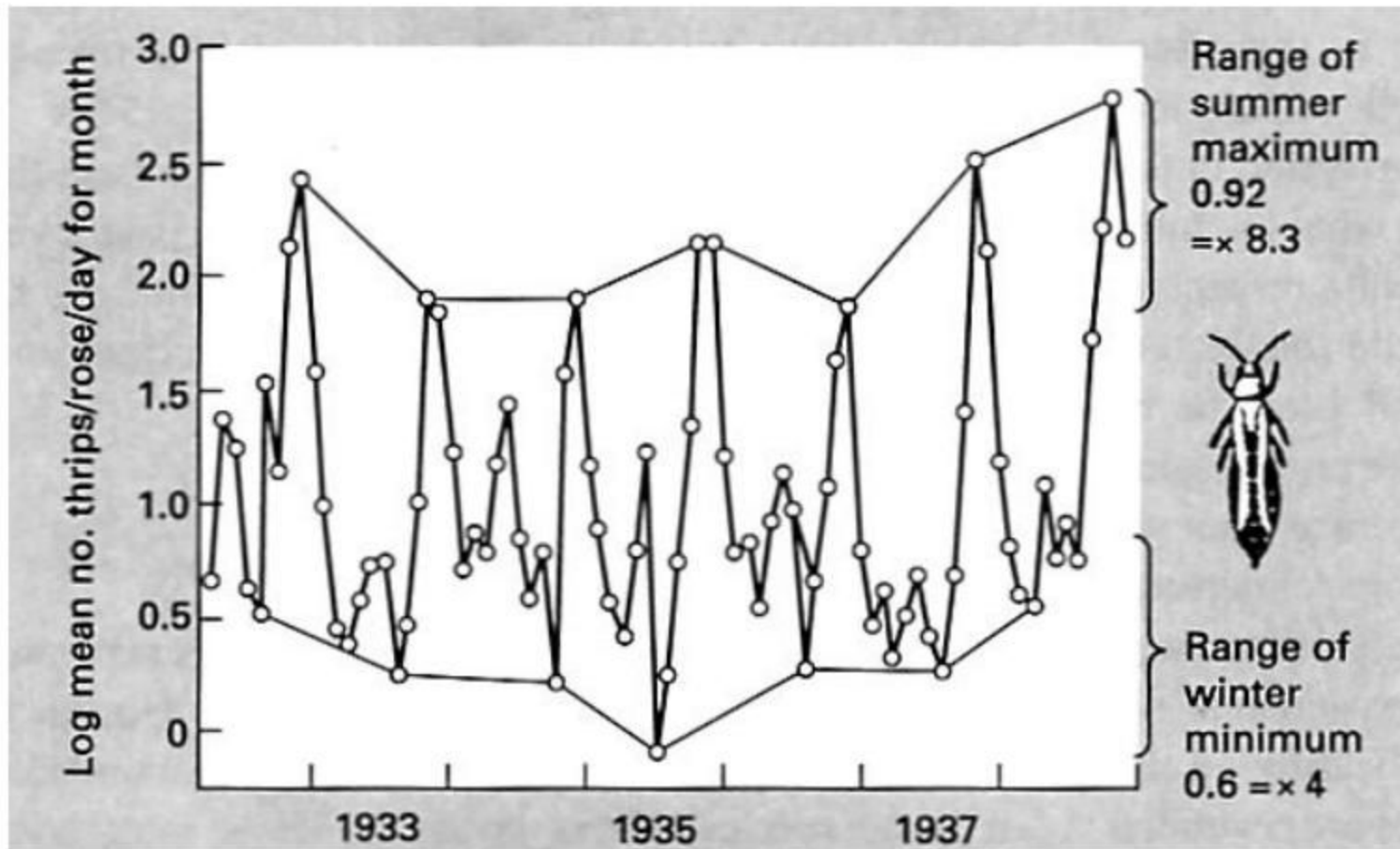


Fig. 6.1 Mean monthly population counts of adult *Thrips imaginis* in roses at Adelaide, Australia (Davidson & Andrewartha, 1948a) (After Varley *et al.*, 1975.)

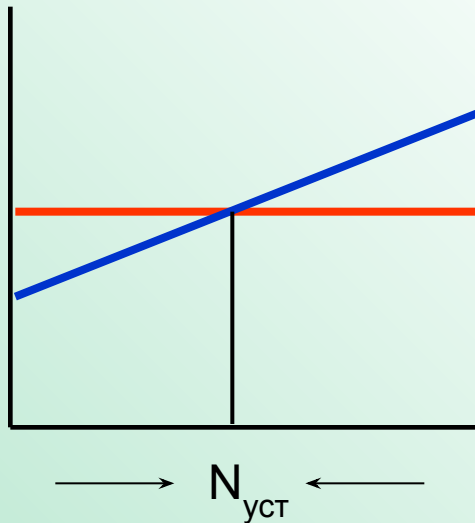
## **Численность природных популяций ограничена:**

- **1) Нехваткой ресурсов (пищи, укрытий, мест для размножения и т.п.) - наименее важное;**
- **2) Недоступностью этих ресурсов (несоответствия способностям животных к расселению и поиску)**
- **3) Ограниченностью времени, в течение которого  $r$  имеет положительное значение - наиболее важное по мнению Андресварты и Бёрча**

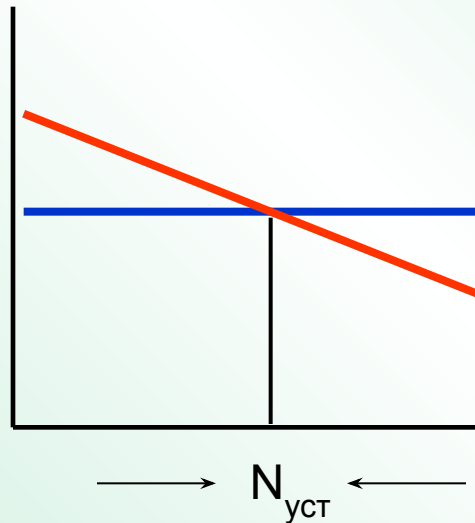
# Гомеостаз популяции: факторы, зависящие от плотности

Регуляция численности популяций:

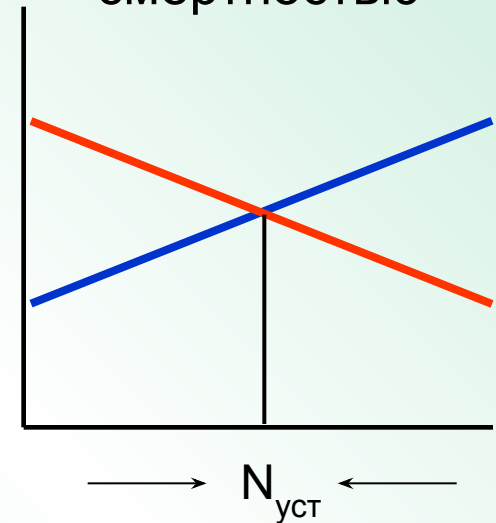
Зависимой от плотности смертностью



Зависимой от плотности рождаемостью



Зависимой от плотности рождаемостью и смертностью

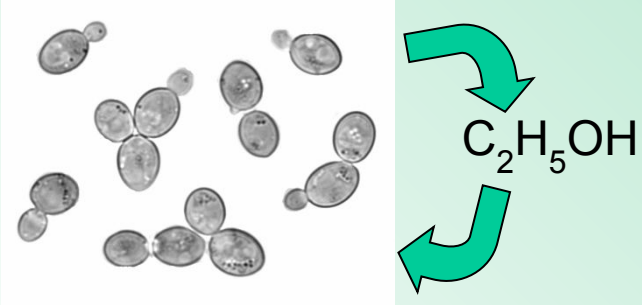
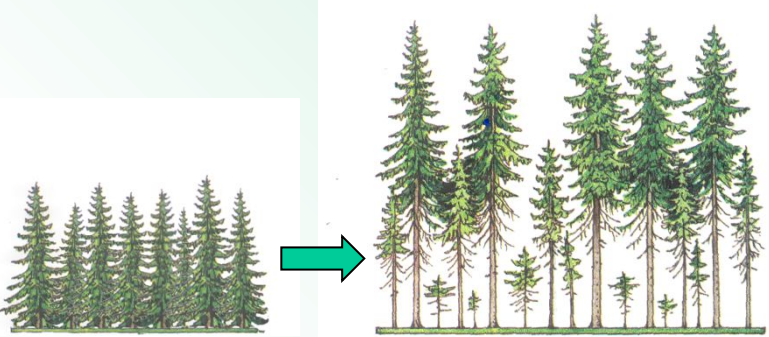
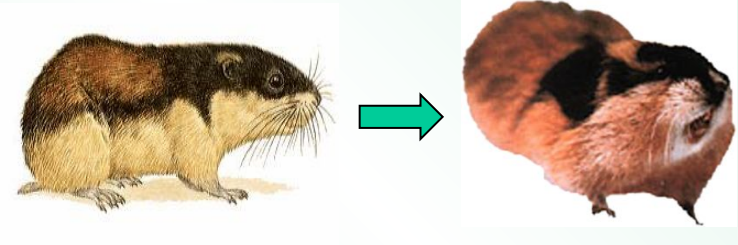


Плотность популяции

— Рождаемость

— Смертность

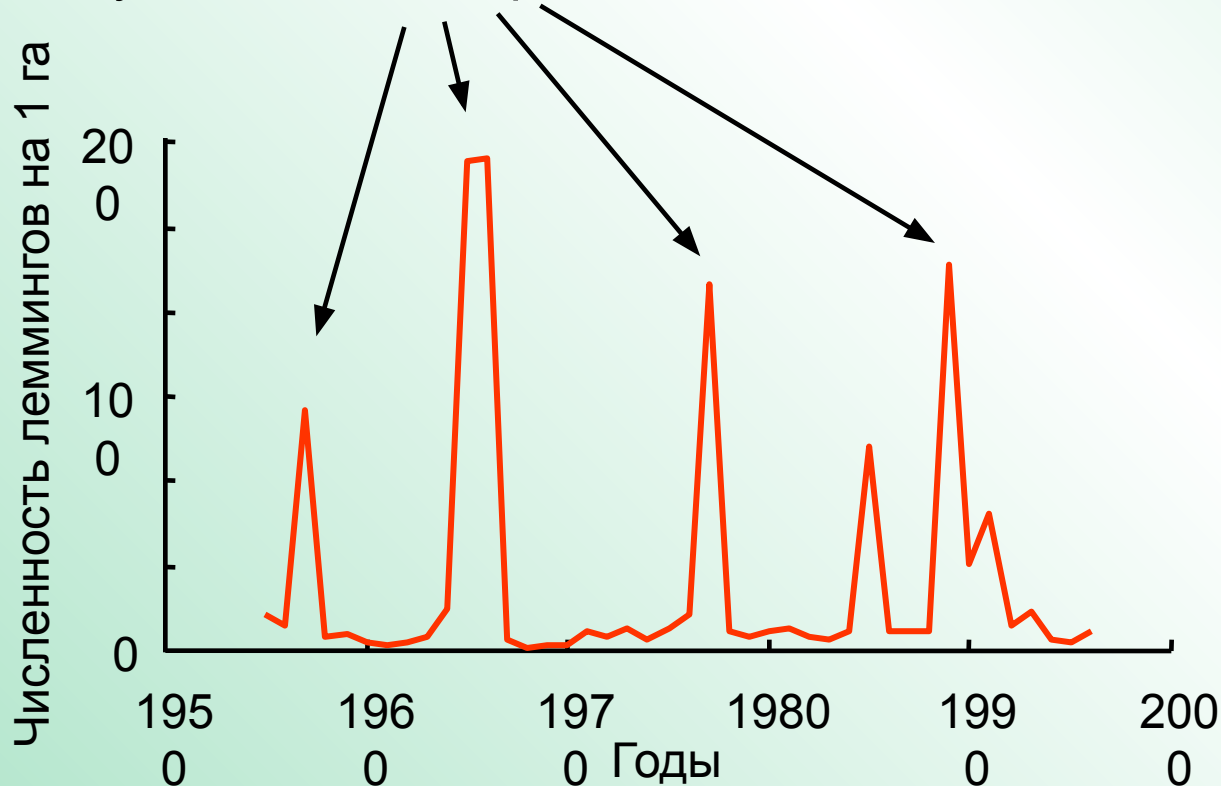
# Механизмы гомеостаза

Микроорганизмы	Аутоингибирование метаболитами	 <p>The diagram shows several yeast cells on the left. On the right, a green arrow points to the chemical formula <math>C_2H_5OH</math>, and another green arrow points back to the yeast cells, illustrating a feedback loop where ethanol production inhibits further yeast growth.</p>
Растения	Самоизреживание	 <p>The diagram shows a row of small, young pine trees on the left. A green arrow points to a row of taller, more mature pine trees on the right, with some smaller trees removed, illustrating the process of self-thinning in a forest.</p>
Животные	Поведенческие механизмы	 <p>The diagram shows a brown and black squirrel on the left. A green arrow points to a squirrel on the right that has a large, fluffy, reddish-brown tail, illustrating a behavioral or physiological adaptation.</p>

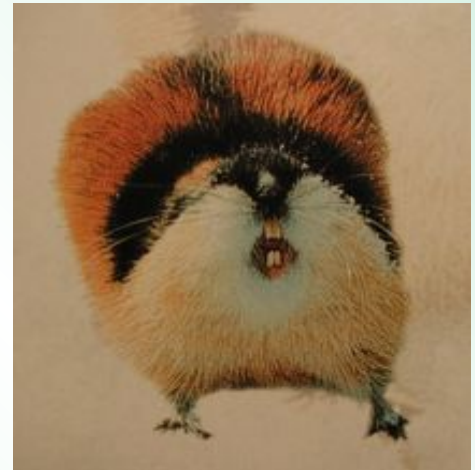
# Регуляция численности в популяциях лемминга сибирского: эндокринные механизмы

В период пиков численности происходят гормональные перестройки:

1. Деструктивные изменения в яичниках самок  $\Rightarrow$  снижение рождаемости
2. Избыточная активность и агрессивность  $\Rightarrow$  увеличение смертности



Низкая численность – скрытное поведение

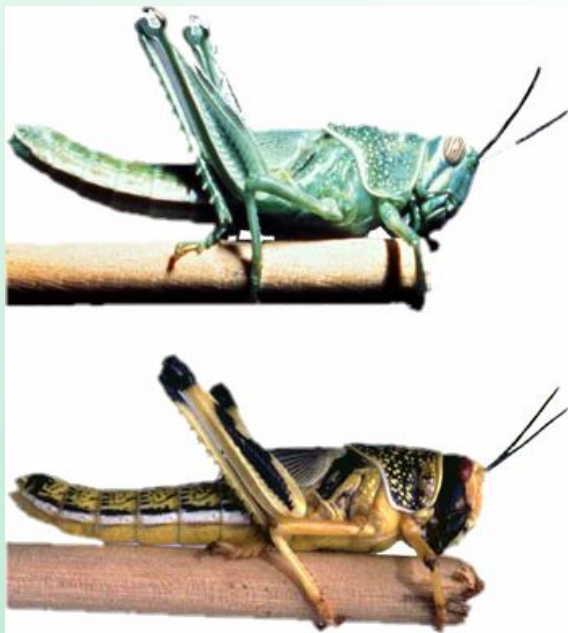


Высокая численность – агрессивное поведение

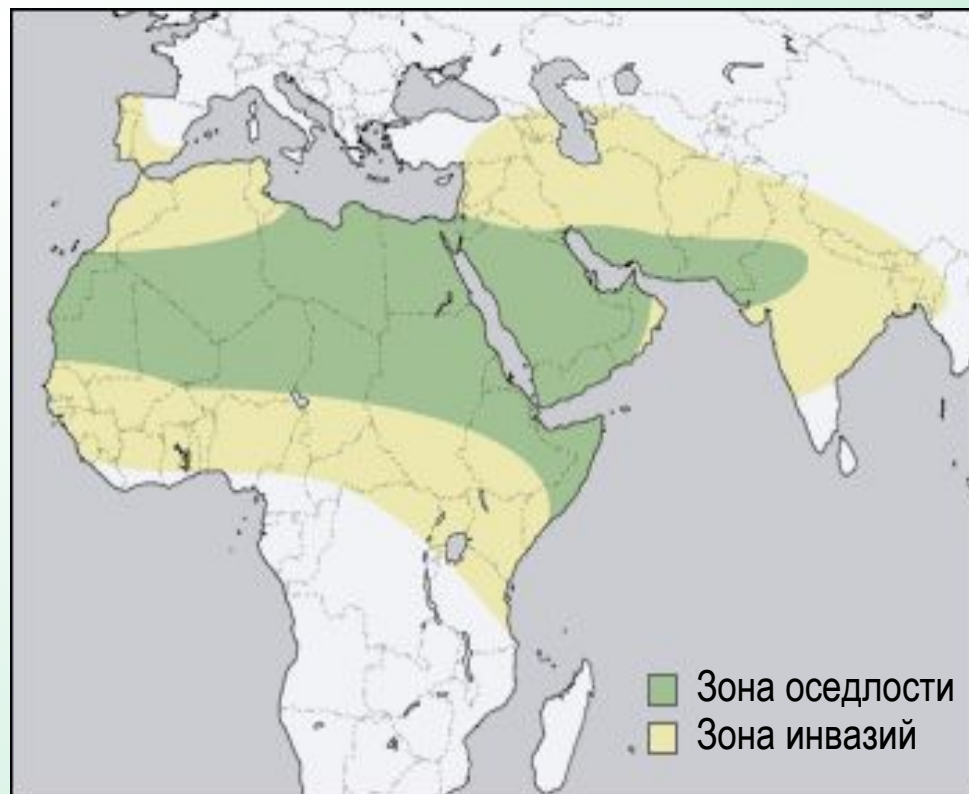
# Нашествия саранчи – регуляции численности миграцией

При массовом размножении часть популяции переходит в стадную форму, не способную к размножению и мигрирует. Миграции – механизм снятия перенаселенности

Оседлая форма



Мигрирующая форма

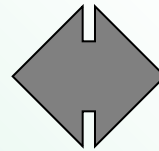
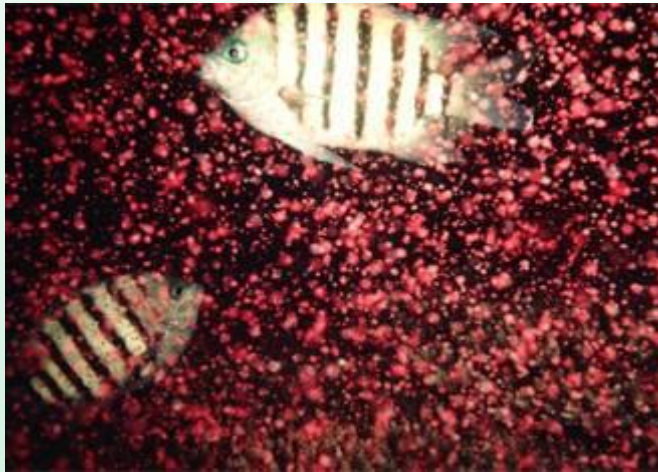


# Экологические стратегии

Мы видим полярность между питанием, поддержанием организма с одной стороны, и деторождением – с другой; и смотря по перевесу того или иного отправления, порода поддерживается или быстрым размножением, или долговечностью особей, но никогда обоими вместе.

Н.А.Северцов, 1855

Стратегия большого числа потомков с  
высокой смертностью



Стратегия малого числа потомков с  
высоким выживанием

Основные типы экологических стратегий  
живых организмов  
(Р. Мак-Артур и Э. Уилсон, 1967 г.)

**1. *K* – стратегия**

**(*K* – удельная скорость роста  
численности популяции).**

**2. *r* – стратегия**

**(*r* – предельная плотность популяции).**



# К- и r-отбор

Признак	r-отбор	К-отбор
Смертность	Не зависит от плотности	Зависит от плотности
Конкуренция	Слабая	Острая
Продолжительность жизни	Короткая	Долгая
Скорость развития	Быстрое	Медленное
Сроки размножения	Ранние	Поздние
Репродуктивное усилие	Слабое	Большое
Тип кривой выживания	Вогнутая	Выпуклая
Размер тела	Мелкий	Крупный
Характер потомства	Много, мелкие	Мало, крупные
Размер популяций	Сильные колебания	Постоянный
Предпочитаемая среда	Изменчивая	Постоянная
Стадии сукцессии	Ранние	Поздние

# СИСТЕМА ТИПОВ СТРАТЕГИЙ РАМЕНСКОГО-ГРАЙМА



# Различия популяций растений с разными эколого-фитоценотическими стратегиями

Признак	Виолент (С)	Пациент (S)	Эксплерент (R)
Способ регуляции плотности популяции	Зависимость от смертности	Зависимость от абиотического стресса	Пластичность популяции
Тип возрастного состава популяции	Нормальный (реже инвазионный или регрессивный)	Нормальный (реже инвазионный или регрессивный)	Инвазионный
Наличие банка семян	Нет	Нет	Есть
Наличие банка проростков	Есть	Нет	Нет
Роль вегетативного размножения	Высокая	Низкая	Только у многолетников

# Популяции - заключение

1. Популяция - группа сходных особей (одного вида) в определенном пространстве.
2. Популяция – особый уровень организации жизни. Два аспекта:
  - 1) эволюционно-таксономический (совокупность популяций – вид),
  - 2) функциональный (элементарная единица биоценоза).
3. Существуют формальный и неформальный подходы к выделению популяций (любая совокупность, население ↔ целостная система)
4. Разные популяции – отличаются по структуре (численность, пространственная, половая, возрастная, этологическая).
5. Изменение популяций во времени - можно описать простыми уравнениями (экспоненциальный и логистический рост)
6. На уровне популяций возникают разные типы отбора (стратегии): как можно быстрее ↔ как можно надежней
7. Существуют механизмы саморегуляции популяций (гомеостаз). По принципу обратной связи (факторы, зависящие от плотности).