

Лекция 13

Динамика численности природных популяций

Рождаемость и смертность особей значительно изменяются с возрастом.

Это отражается на динамике численности популяций.

Целостное представление об этих процессах дают *демографические таблицы*.

С их помощью можно также рассчитать удельную скорость роста у популяций видов с длительным жизненным циклом.

Первую попытку их составления предпринял английский демограф *Джон Грант* для Лондона еще в середине XVII века. Однако он потерпел неудачу, поскольку рост населения английской столицы происходил преимущественно за счет миграции из сельской местности, а не за счет естественного прироста.

Первую таблицу, близкую к современным, составил в 1693 г. для прусского города Бреслау (ныне польский Вроцлав) английский астроном *Эдмунд Галлей*, описавший знаменитую комету.

Демографические таблицы бывают двух видов – **статические** и **когортные**.

В *статических таблицах* приводятся величины рождаемости и смертности для всех возрастных групп, имеющих в популяции, за определенный период времени.

Для популяций человека этим периодом времени является календарный год.

Возрастные группы могут быть различными.

Когортные таблицы представляют данные для отдельных когорт, т.е. групп одновозрастных индивидуумов, как правило, одного года рождения, если имеются данные по изменению численности данной когорты за весь период ее существования.

Статическая таблица населения города

Возрастная группа	Общее число человек	Общее число новорожденных	Общее число умерших	ОКР, на 1000 человек	ОКС, на 1000 человек	ЕПН, на 1000 человек
0 – 1	17 000	0	160	0	9,41	-9,41
1 – 4	69 000	0	34	0	0,49	-0,49
5 – 9	88 000	0	22	0	0,25	-0,25
10 – 14	98 000	0	23	0	0,23	-0,23
15 – 19	116 000	3200	57	27,6	0,49	+27,11
20 – 24	114 000	6800	62	59,6	0,54	+59,11
45 – 49	62 000	650	166	10,5	2,67	+7,81
50 – 54	61 000	0	257	0	4,21	-4,18
65 – 69	41 000	0	680	0	16,6	-16,07
70 – 74	33 000	0	842	0	25,5	-25,86
>74	24 000	0	10 003	0	416,8	-416,8
Суммарные значения	723 000	10 650	12 306	14,7	-17.2	-2,5

Значение ЕПН, рассчитывается на 1000 человек:

$$\text{ЕПН} = \frac{dN}{dt \cdot N}$$

где:

ΔN изменение численности выборки из популяции (в данном случае – 1000 человек) за единицу времени (Δt , в данном случае – за год).

Значения ЕПН имеют размерность $[1000 \cdot \text{время}^{-1}]$, в данном случае - $[1000 \cdot \text{год}^{-1}]$.

Значение ЕПН, деленное на 1000, по существу является значением *удельной скорости численности популяции (r)*.

Удельная скорость роста численности популяции соответствует изменению численности популяции за единицу времени в расчете на одну особь.

Величины r имеют очень важное свойство. Если они остаются достаточно постоянными в течение ряда лет, то рост численности популяции в этот период происходит с постоянной скоростью.

В таком случае рост численности населения описывается экспоненциальным уравнением:

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

где

N_0 – численность популяции в начале отсчета;

N_t – численность популяции через временной промежуток, равный t ;

e – основание натурального логарифма.

Период удвоения численности популяции при экспоненциальном росте равен:

$$\tau_{2N} = \ln 2 / r .$$

Когортные таблицы

В первый столбец (x) вносятся возрастные классы особей в когорте – от нулевого (новорожденные особи) и до предельного.

При этом возрастные классы не обязательно равны одному году.

Во второй столбец вносятся данные по численности соответствующих возрастов когорты (l_x).

Обычно используются значения относительной численности когорты.

Число особей в нулевом возрасте принимается за единицу, а число особей в остальных возрастах выражается в долях от единицы.

В третий столбец (m_x) вносятся данные по индивидуальной плодовитости особей в пределах соответствующего возрастного класса.

Используются данные по средней плодовитости, в расчете на всех особей этого возраста, независимо от их пола.

Четвертый столбец представляет произведение $l_x m_x$ для всех возрастных классов.

Пятый столбец представляет произведение $x l_x m_x$ для всех возрастных классов.

В шестой столбец вносятся расчетные данные по *ожидаемой продолжительности жизни* (E_x) особей каждого возраста когорты.

Они рассчитываются следующим образом:

Для нулевого возраста (новорожденные особи):

$$E_0 = \frac{l_0 + l_1 + l_2 + l_3 + \dots + l_n}{l_0}$$

Для первого возраста:

$$E_1 = \frac{l_1 + l_2 + l_3 + \dots + l_n}{l_1}$$

и т.д.,

где $l_0, l_1, l_2, l_3, \dots, l_n$ – численность особей нулевого, первого, второго, третьего..., n -ного (предельного) возрастного класса.

В *седьмой столбец* вносятся данные по *репродуктивной ценности особей* (V_x).

Она означает, какое количество потомства может произвести особь в последующий период своей жизни.

Репродуктивная ценность особей нулевого возраста (V_0) рассчитывается следующим образом:

$$V_0 = \frac{l_0}{l_0} \cdot m_0 + \frac{l_1}{l_0} \cdot m_1 + \frac{l_2}{l_0} \cdot m_2 + \dots + \frac{l_n}{l_0} \cdot m_n$$

ИЛИ

$$V_0 = \frac{l_0 m_0 + l_1 m_1 + l_2 m_2 + \dots + l_n m_n}{l_0}$$

Репродуктивная ценность особей первого возраста (V_1) определяется по формуле:

$$V_1 = \frac{l_1m_1 + l_2m_2 + l_3m_3 + \dots + l_nm_n}{l_1}$$

И т.д.

В данном случае $l_0, l_1, l_2, \dots, l_n$ – численность особей нулевого, первого, второго, ..., n -ного (предельного) возрастного класса;

m_1, m_2, \dots, m_n – индивидуальная плодовитость особей первого, второго, ..., n -ного возрастного класса.

Пример когортной таблицы для гипотетической популяции

Возраст когорты, (x)	Численность когорты, l_x	Индивидуальная плодовитость, m_x	$l_x m_x$	$x l_x m_x$	Ожидаемая длительность жизни, E_x	Репродуктивная ценность, V_x
0	1,0	0	0	0	3,40	1,00
1	0,8	0,2	0,16	0,16	3,00	1,25
2	0,6	0,3	0,18	0,36	2,67	1,40
3	0,4	1,0	0,40	1,20	2,50	1,65
4	0,4	0,6	0,24	0,96	1,50	0,65
5	0,2	0,1	0,02	0,10	1,00	0,10
6	0,0	0	0	0	0	0
Суммарные показатели			1,00	2,78	---	---

Из таблицы следует, что среднее значение ожидаемой продолжительности жизни (E_x) для новорожденных особей составляет 3,4 года.

Для особей в возрасте 1 год E_x равно 3 годам; т. е. особь, достигшая данного возраста, погибнет в возрасте, равном в среднем $1 + 3 = 4$ года, и т. д.

Величина репродуктивной ценности особей изменяется с возрастом.

Вначале она возрастает, поскольку значительная часть особей погибает на ранних (неполовозрелых) стадиях жизненного цикла.

Затем, после достижения определенного возраста репродуктивная ценность особей снижается.

Сумма данных четверного столбца ($\sum_x m_x$) представляет собой *чистую скорость размножения* (R_0), или среднее число потомков нулевого возраста, произведенное средней особью когорты за всю ее жизнь.

Фактически R_0 представляет собой соотношение численности дочернего (N_{i+1}) и материнского (N_i) поколений,

$$R_0 = \frac{N_{i+1}}{N_i}$$

Если $R_0 > 1$ численность популяции растет.

Если $R_0 = 1$ ее численность не изменяется.

Если $R_0 < 1$ численность снижается.

По данным нашей таблицы значение $R_0 = 1$.

Следовательно, численность нашей популяции на протяжении двух смежных поколений остается постоянной.

Время генерации (T), или средняя продолжительность одного поколения, по данным этой таблицы рассчитывается согласно:

$$T = \frac{\sum x l_x m_x}{\sum l_x m_x}$$

В нашем случае:

$$T = 2,78 : 1 = 2,78 \text{ лет.}$$

Между значениями R_0 и удельной скорости роста численности популяций (r) имеется простое соотношение.

Допустим за промежуток времени, соответствующий времени генерации (T), численность популяции растет экспоненциально. Тогда:

$$N_{i+1} = N_i e^{rT}$$

Однако поскольку $N_{i+1}/N_i = R_0$, то

$$R_0 = e^{rT}$$

Отсюда

$$\ln R_0 = rT$$

Следовательно:

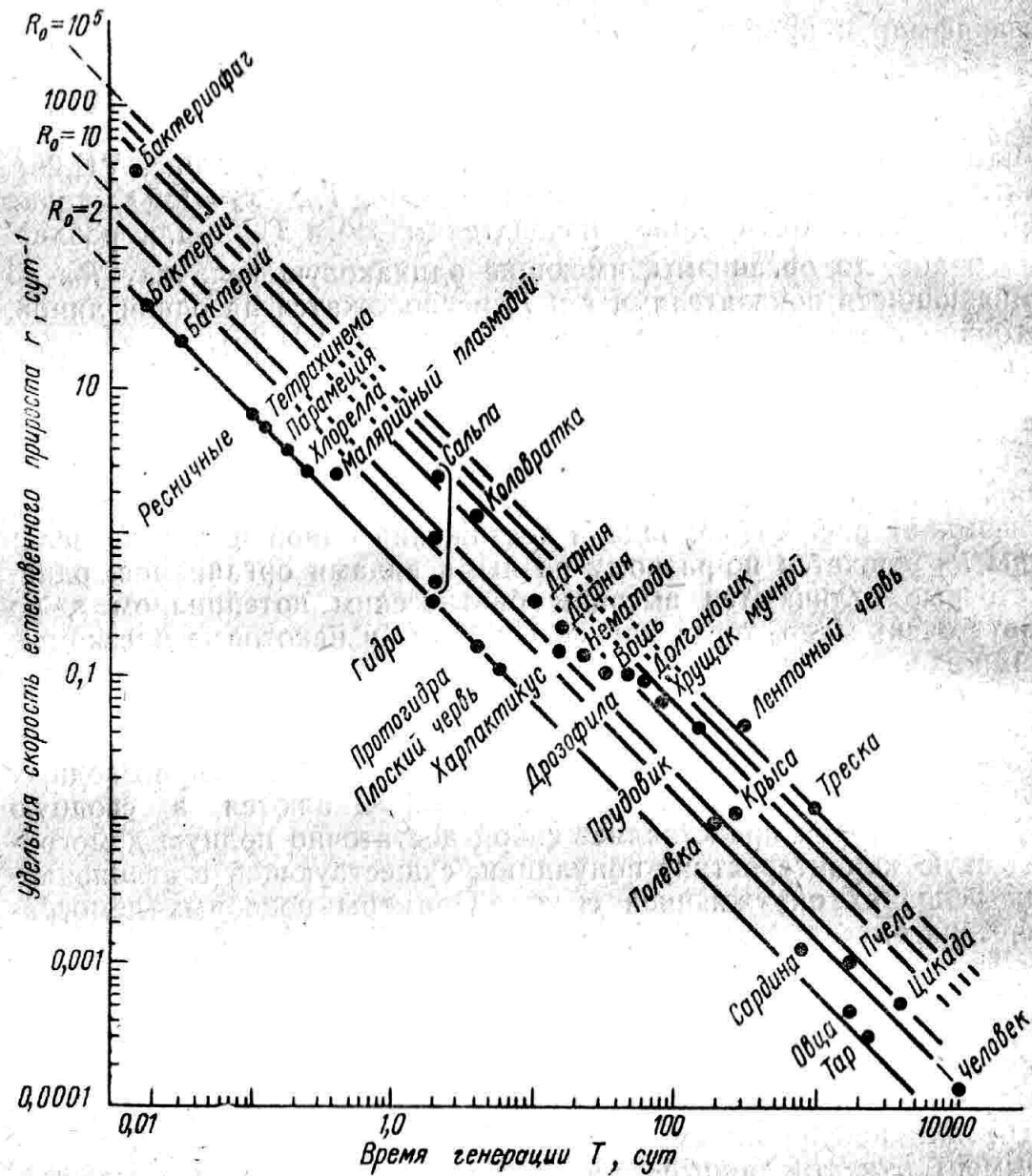
$$r = \ln R_0 / T$$

Согласно уравнению, значение r_{\max} находится в обратной зависимости от длительности генерации T .

Поэтому чем раньше наступает размножение организмов, тем выше скорость роста численности их популяций.

Значения максимальной удельной скорости роста численности популяции (r_{\max}) и среднее время генерации (T) у некоторых гетеротрофных организмов

Таксон	Вид	R_{\max} , сутки ⁻¹	T, сутки
Бактерии	<i>Escherichia coli</i>	≈ 60	0,014
Протисты	<i>Paramecium aurelia</i>	1,24	0,33 – 0,50
-“-	<i>Paramecium caudatum</i>	0,94	0,10 – 0,50
Насекомые	<i>Tribolium confusum</i>	0,120	≈ 80
-“-	<i>Calandra oryzae</i>	0,110	58
-“-	<i>Ptinus tectus</i>	0,057	102
-“-	<i>Gibbium psyllodes</i>	0,034	129
-“-	<i>Stethomezium squamosum</i>	0,025	147
-“-	<i>Mesium affine</i>	0,022	183
-“-	<i>Ptinus sexpunctatus</i>	0,006	215
Млекопитающие	<i>Rattus norvegicus</i>	0,015	150
-“-	<i>Microtus agrestis</i>	0,013	171
-“-	<i>Canis domesticus</i>	0,009	≈ 1000
-“-	<i>Homo sapiens</i>	0,0003	≈ 7000



Соотношение между удельной скоростью роста численности популяций некоторых видов живых организмов (r) и временем их генерации (T)

Когда чистая скорость размножения когорты (R_0) больше нуля, численность каждого последующего поколения (N_{t+1}) в популяции будет больше предыдущего (N_t) в R_0 раз, т. е.

$$N_{t+1} = N_t R_0.$$

Приняв, что R_0 для каждого поколения постоянно, получим:

$$N_t = N_0 R_0^t,$$

где N_t – численность t -того поколения,

N_0 – численность исходного (нулевого) поколения,

t – порядковый номер поколения.

В таком случае численность популяции будет непрерывно увеличиваться во времени по экспоненциальному закону.

Однако, как неоднократно отмечалось выше, в природных условиях экспоненциальный рост популяций встречается лишь в исключительных случаях.

Более реалистичным является логистический рост популяции, когда скорость роста ее численности во времени постоянно снижается и в конечном итоге становится равным нулю.

Популяция в таком случае достигает своей максимальной численности, определяемой емкостью среды.

В случае логистического роста численности популяции, соотношение численности материнского (N_t) и дочернего (N_{t+T}) поколений (R_0) составляет:

$$N_{t+T} = N_t e^{r \left(\frac{K-N}{K} \right)}$$

Значение r является максимальной удельной скоростью роста популяции, достигающейся при ее минимальной плотности, T - продолжительность жизни одного поколения.

Отсюда, чем ближе реальная плотность популяции (N) к ее максимальной плотности (K), тем ниже R_0 .

При $N = K$ (исчерпание емкости среды) получим

$$N_t = N_{t+T},$$

отсюда R_0 становится равным нулю.

Однако изменения численности природных популяций всех видов живых организмов имеют циклический характер; в одни периоды времени численность их возрастает, в другие снижается.



Сезонная и многолетняя динамика численности популяции проломника северного



Во многих случаях в колебаниях численности популяции прослеживается определенная цикличность.

Продолжительность цикла определяется как промежуток времени между соседними максимумами или минимумами численности популяции.

В 1905 г. русский генетик С. С. Четвериков образно назвал колебания численности популяций *волнами жизни*.

Они имеют важнейшее значение не только в экологии, но и в процессах микроэволюции, поскольку являются одними из важнейших факторов изменения генотипа популяции.

Диапазон колебаний численности популяций зависит от многих факторов, в том числе и от размеров особей – чем они крупнее, тем уже диапазон. Некоторые примеры, характеризующие диапазон колебаний численности взрослых особей (численность молодежи, как правило, определить значительно сложнее), приведены ниже.

Соотношение между максимальной и минимальной численностью половозрелых особей в природных популяциях некоторых видов животных

Жесткокрылые насекомые	до 10 000 000
Чешуекрылые и двукрылые насекомые	до 1000
Мышевидные грызуны	до 500
Кролик	до 100
Заяц-русак, белка, сельдевые рыбы	до 50
Горностай	до 35
Камбала, осетровые рыбы, копытные, многие хищники и приматы	до 10

Когда численность популяции снижается ниже определенного уровня, это может поставить под угрозу ее существование.

Например, количество взрослых особей в популяциях мышевидных грызунов, где соотношение полов близко к 1:1, может изменяться в 500 раз, то верхняя граница их численности должна быть не менее 1000 особей.

В противном случае при очередном спаде численности популяции число взрослых особей в ней станет меньше 2, т.е. воспроизводство популяции прекратится.

Для редких и исчезающих видов млекопитающих зависимость между среднегодовой плотностью популяции (N , экз·км⁻²) и массой тела особей (W , кг) следует уравнению

$$N = 8,51W^{-0,68}.$$

Аналогичное уравнение для массовых видов травоядных млекопитающих имеет вид:

$$N = 91,2W^{-0,73}.$$

Из соотношений коэффициентов уравнений (8,51 и 9,12) следует, что если численность популяции какого-либо вида млекопитающих снизится до 10% от своего среднего уровня, она приблизится к своему нижнему критическому уровню.

Выделяют *сезонные* и *многолетние* циклы колебаний численности популяций.

В обоих случаях частота и диапазон колебаний определяется особенностями биологии и экологии видов, абиотическими факторами среды и межпопуляционными отношениями.

Для получения надежных данных о закономерностях динамики популяции необходимо производить периодические определения ее численности через определенные, более-менее равные промежутки времени.

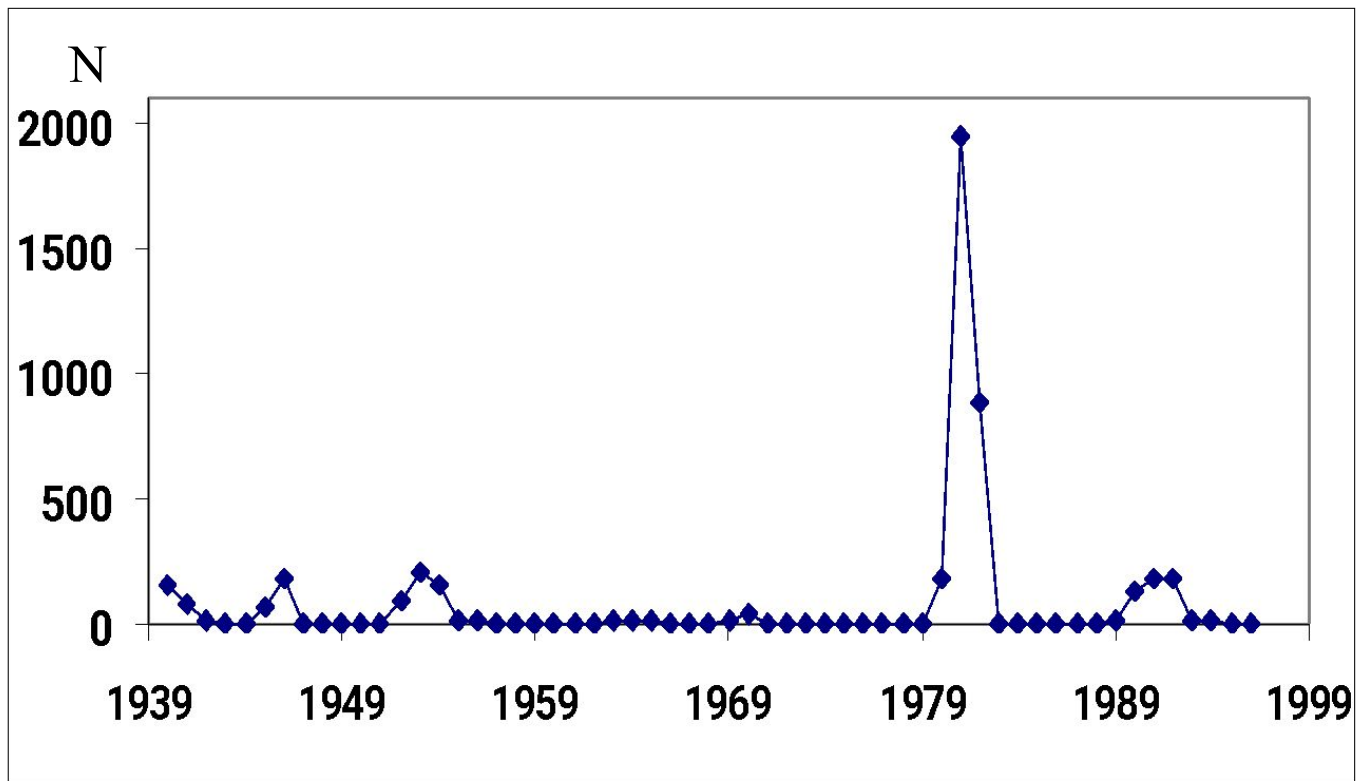
Их длительность для разных видов может существенно различаться – сутки, неделя, декада, месяц, сезон, год, в зависимости от длительности их жизни.

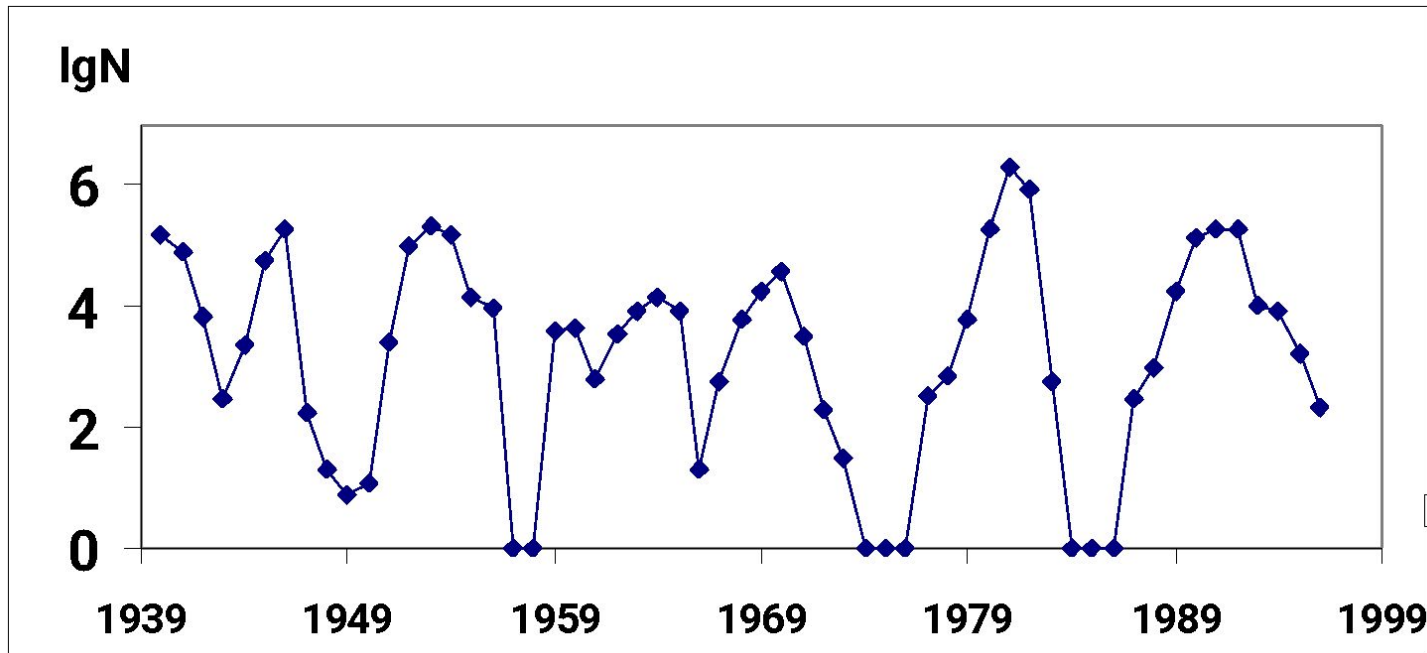
Для популяций короткоживущих (до 1 – 2 лет) видов эти промежутки не должны превышать одного месяца.

Численность популяций долгоживущих видов (птицы, крупные млекопитающие) вполне достаточно определять раз в году, желательно, в один и тот же сезон, например по окончании периода отрождения молодежи.

У многих видов диапазон изменения численности популяций достигает нескольких порядков, поэтому линейный график не способен наглядно отразить их изменения в диапазонах, близких к минимальному пределу численности.

Многолетняя динамика численности популяции березовой пяденицы





Те же данные, когда численность популяции выражена в десятичных логарифмах

Метод «складного ножа» (jack-knife method)

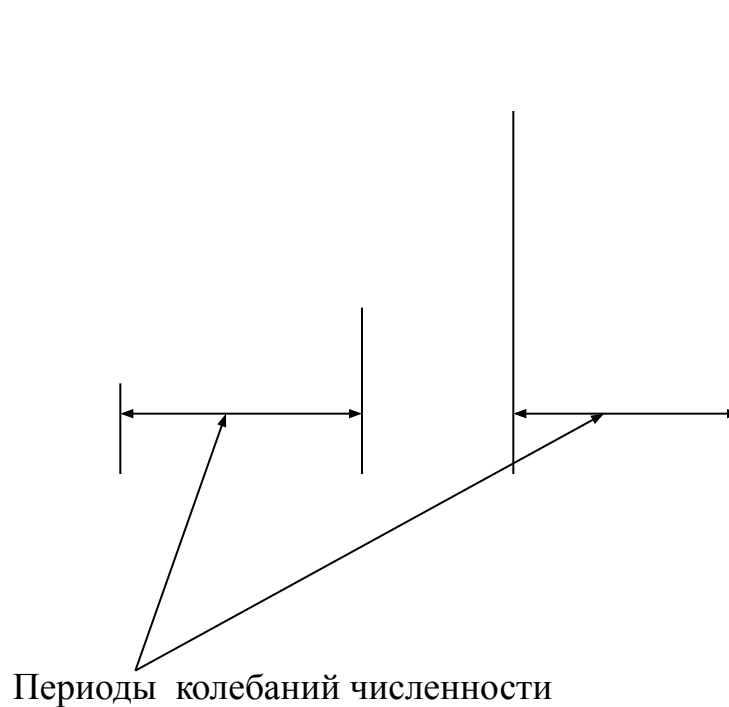
Определение длительности периода колебаний численности популяции можно производить следующим методом.

Он состоит в расчете коэффициентов корреляции (r) между численностью популяции в каждый данный год с ее численностью в каждый из последующих годов при возрастании интервалов между ними.

Такие корреляции для каждой временной серии известны как *автокорреляции*.

График, отражающий изменение r в зависимости от длительности промежутка времени называется *коррелограммой*.

Коррелограмма многолетней динамики численности популяции березовой пяденицы



Продолжительность периода колебаний численности популяции равен промежутку времени между двумя соседними минимумами или максимумами на коррелограмме.

Для популяции березовой пяденицы этот период равен приблизительно 9 – 10 лет.

Следовательно, вспышки численности этого вредителя будут происходить через каждые 9 – 10 лет.

Английский эколог *Ч.Элтон* обобщил имеющиеся литературные данные и установил наличие в 1920–1930-х гг. четко выраженных многолетних циклов у ряда видов птиц и млекопитающих, в частности, 3–4-летних (лемминг в Северной Америке и арктической тундре Европы) и 10–11-летних (заяц-беляк и рысь в Канаде, саджа в Центральной Азии).

В 1960–1970-е годы часто предпринимались попытки связать периодические изменения численности популяций с 11-летними циклами солнечной активности.

На существование связей между солнечной активностью и различными явлениями в земной биосфере русский биолог *А.Л. Чижевский* указал еще в 1905 г.

Действительно, для вспышек численности ряда видов насекомых и динамики популяций мелких грызунов показано удовлетворительное совпадение этих циклов.

Однако большинство подобных наблюдений было сделано в период 1920–1940-е годы. Известно, что два независимых циклических процесса со сходными периодами могут достаточно хорошо совпадать в относительно короткие промежутки времени, однако при анализе более длительных промежутков подобные совпадения, как правило, исчезают.

Большой фактический материал по динамике колебаний численности популяций многих видов насекомых, охватывающий более длительные промежутки времени, не выявил их очевидной связи с циклом солнечной активности.

В большинстве случаев периоды колебаний численности популяций был длиннее или короче периода солнечного цикла.

Например, у азиатской саранчи обнаружены короткопериодические (10–13 лет) и длиннопериодические (19–21 год) циклы, у непарного шелкопряда отмечены 9-летние циклы, у сосновой пяденицы – 8-летние, а у майского хруща – даже 30–35-летние.

В результате зависимость между динамикой численности популяций и солнечным циклом за продолжительный период времени может менять знак

В одни промежутки времени максимум солнечной активности может совпадать с максимальной численностью популяции, а в другие – с ее минимальной численностью.

Более того, продолжительность циклов может существенно различаться даже у разных географических популяций одного вида.

Длительность цикла у зайца-беляка на севере Европейской части России и Карелии обычно составляет 9 лет, в средней полосе – в среднем 7 лет (от 4 до 9), в Якутии – 9 и более лет, в зоне тайги – 10 – 11 лет.

Длительность циклов колебаний численности обычно возрастает с увеличением продолжительности жизни организмов.