

Пространственная структура популяции – важнейшее

понятие в системе

представлений И. А. Шилова.

Это размещение особей и
группировок по отношению к
элементам ландшафта и к друг
другу.

**Если топография расположения
- это морфология.**

**Взаимоотношения — это
функция.**

Поэтому можно говорить о
**ПРОСТРАНСТВЕННО-
ЭТОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЕ**

**Как следует из определения популяции, она
занимает некоторое пространство**

**Пространственная структура популяции отражает
распределение в нем составляющих популяцию
особей и групп особей**

Особи

Группы

могут размещаться:

- 1) случайно;**
- 2) равномерно (регулярно);**
- 3) агрегированно, т.е. группами
(неравномерно и неслучайно).**

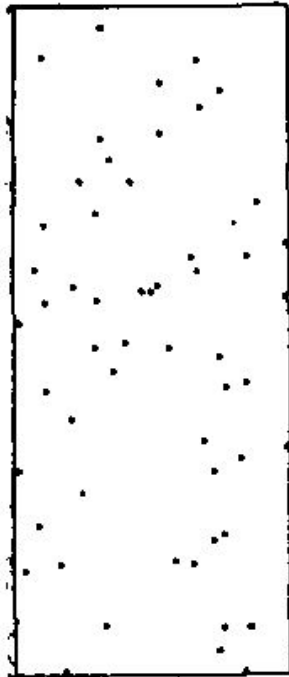
- 1) случайно;**
- 2) группами**

**Неравномерность распределения особей
объясняется вариабельностью характеристик среды**

Размещение особей

Случайное

А

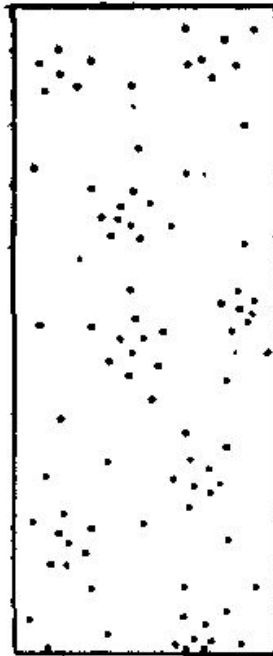


Случайное

$$\frac{\sum^2}{\bar{\chi}} = 1; \Sigma^2 = \bar{\chi}$$

Агрегированн

В

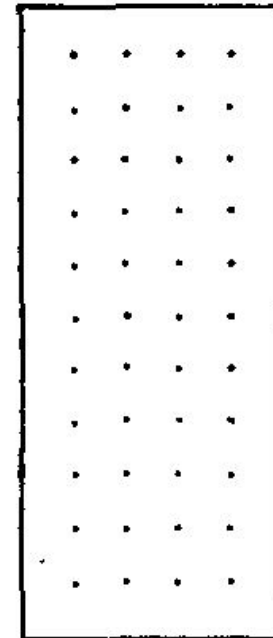


Групповое

$$\frac{\sum^2}{\bar{\chi}} > 1$$

Регулярное

Б



Регулярное

$$\frac{\sum^2}{\bar{\chi}} < 1; \Sigma^2 < \bar{\chi}$$



Закономерности миграций



- Ежесуточные и приливно-отливные миграции
- Сезонные переселения из одного местообитания в другое
- Миграции на большие расстояния
- Миграции по схеме «один раз туда – один раз обратно»
- Переселения в «один конец»

Факторы, ограничивающие распространение особей и популяций

- Для каждого вида организмов существуют предельные (min/max) значения любого жизненно важного физического или химического фактора среды
- В пределах зоны толерантности существуют более или менее благоприятные для организмов значения рассматриваемого фактора. Толерантность может быть описана кривой, максимум которой соответствует наиболее благоприятному значению данного фактора
- Для разных стадий жизненного цикла одного вида границы зоны толерантности и положение оптимума могут сильно меняться
- Отдельные популяции одного вида могут существенно различаться между собой как по границам толерантности, так и по положению оптимума
- Факторы (абиотические и биотические) между собой могут взаимодействовать

Расселение

- Особи покидают непосредственное окружение своих родителей и соседей и тем самым разреживают скопления
- Расселение сопряжено с риском.

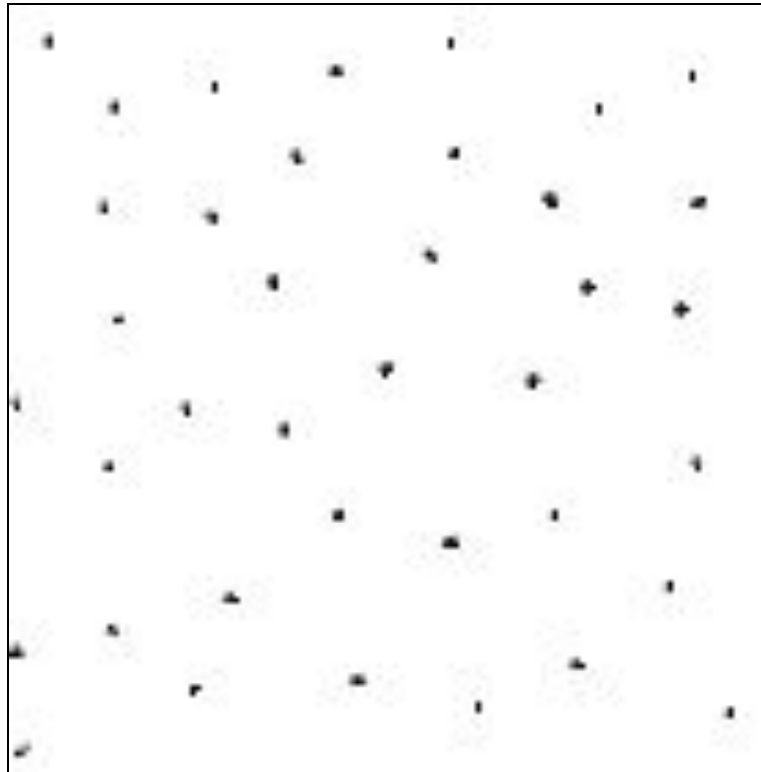
Выделяют



- Активное расселение
- Пассивное расселение по суше и воздуху
- Пассивное расселение при помощи активного носителя
- Пассивное расселение течением воды

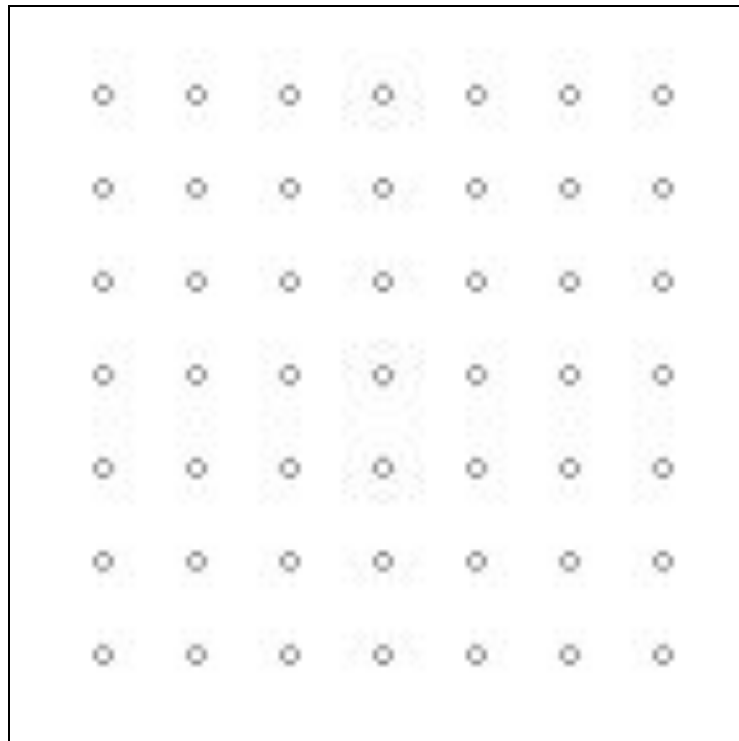
Случайное распределение

**встречается редко, как правило, когда среда
крайне монотонна (равномерна),
конкуренция между особями не актуальна, а
групповые формы поведения не выражены**



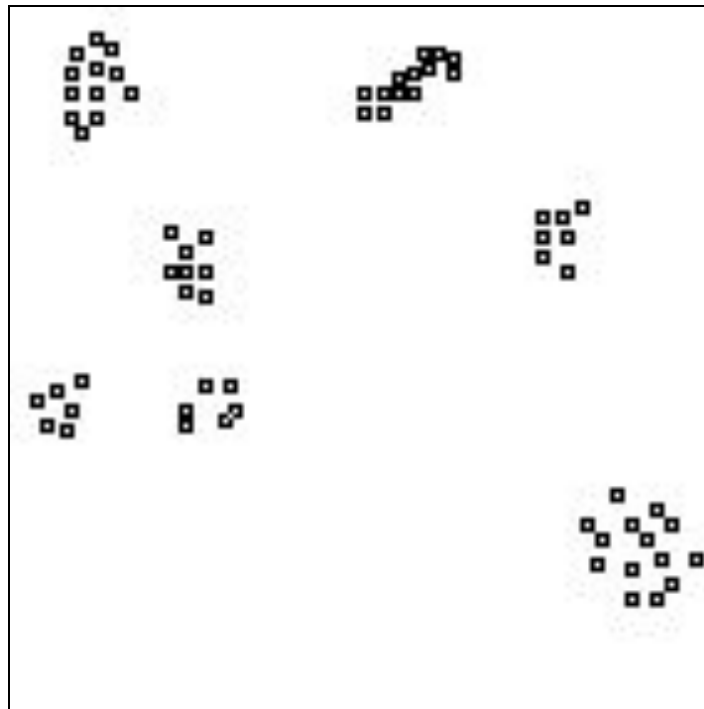
Равномерное распределение

встречается у животных очень редко, в основном у малоподвижных и сидячих форм на выровненных по условиям участках



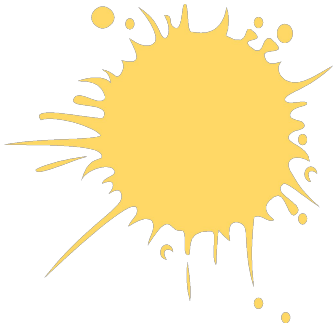
Агрегированное распределение

имеет подавляющее большинство животных, то есть они группируются в пространстве тем или иным образом. Размеры и другие параметры существующих пространственных группировок могут быть различными

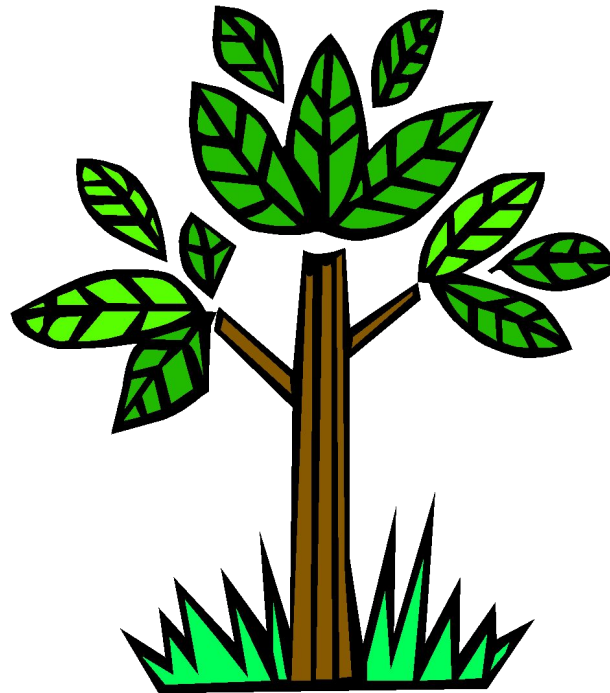


Агрегирование может происходить:

1. Вследствие локальных различий в местообитаниях



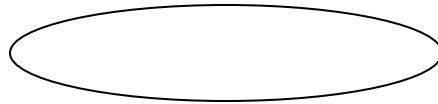
инсоляция



затенение

Агрегирование может происходить:

**2. Под влиянием суточных и сезонных ритмов
внешней среды**



Классификация биологических ритмов

1. Суточные ритмы
2. Циркадные ритмы («circa» -- около, «dies» -- день)
3. Приливо-отливные ритмы
4. Синодические ритмы
5. Годичные ритмы
6. Цирканые ритмы («annus» -- год)

Агрегирование может происходить:

3. В связи с процессами размножения



Агрегирование может происходить:

4. **В результате социального поведения —
специфического поведения в отношении особей
своего вида,
и социальных связей**



У разных видов и в различных условиях степень агрегации и уровень плотности, при которых обеспечено процветание популяции, разумеется, различны. В большинстве случаев имеется оптимальный диапазон, за пределами которого данные факторы оказывают уже отрицательное влияние.

Данная закономерность была выявлена Олли (Allee) и известна под названием «принцип Олли»

**По типу использования
пространства все подвижные
животные делятся
на 2 группы:**

оседлых и кочевых

**У оседлых животных может иметься
территориальный участок,
размеры которого зависят от:**

□ пола особи

□ возраста особи

□ конкретных особенностей среды обитания

**Под показателем
радиуса репродуктивной активности
понимается расстояние между местом рождения и
местом размножения
95% особей данного поколения**

**бабочки-шашечницы, живородящая ящерица — 135-140 м,
зайц-беляк — 400 м,
зяблик — 2 км,
самцы глухаря и березовой пяденицы — 5-6 км,
коростель — 18 км,
тетерев — 27 км,
лисица обыкновенная (рыжая) — 100 км,
волк — 190 км,
соболь и болотный лунь — 200 км,
песец — 250 км,
черный коршун, пустельга — 1000 км,
лысуха — 1670 км,
человек (сельские районы различных регионов Европы
до начала XX века — 10-15 км.**

У ПТИЦ МОЖЕТ ОХРАНЯТЬСЯ:

- 1) весь участок, где происходит кормление, спаривание и выведение птенцов (мухоловки);**
- 2) участок, где происходит спаривание и выведение птенцов, но не кормление (скворцы, некоторые зерноядные воробьиные);**
- 3) только участок, где происходит спаривание (рябчики, дрофа-джек);**
- 4) только гнездо (колониальные виды);**
- 5) участки, не связанные с размножением (у дневных хищников — господствующие над окрестностями возвышения).**

Виды территориальной активности:

- осуществление обычной жизнедеятельности (поиск корма);**
- обслуживание территории (контроль территории и установление отношений с соседями).**

Территория может закрепляться:

□ прямой охраной

встречи заканчиваются:

- ✓ драками (крупные богомолы, пауки)
- ✓ ритуалами (зебры)

□ патрулированием (стрекозы-коромысла)

□ слежением с возвышенности (стрекозы-полевики)

□ метками (медведи, тигры, волки)

Виды меток

] **химические специальные — секреты-экскреты:**

шмели — мандибулярные железы

соболя — железы на лапках

серны — железы позади рогов

] **химические неспециальные — обычные экскреты:**

собачьи — метят мочой выступающие предметы

лемуры — втирают мочу в подушечки лапок

бегемоты — разбрасывают экскременты на границах

] **визуальные (задиры на коре, сделанные медведями,
крупными кошками)**

Типы пространственной структуры популяций оседлых видов, обусловленные неоднородностью среды обитания

- 1. диффузный тип (имеет место при выравненной среде обитания — тушканчики в пустыне, малые суслики в степях, фоновые виды крупных жужелиц-карабусов в широколиственном лесу);**
- 2. мозаичный тип (обитатели верховых болот);**
- 3. пульсирующий тип (виды с резкими колебаниями численности: диффузное распределение сменяется мозаичным, мозаичное -- диффузным (панцирные клещи, ногохвостки);**
- 4. циклический или переложный (попеременное использование территории в течение года — копытные и обские лемминги зиму проводят на возвышенных участках, тогда как летом перемещаются в низинах)**

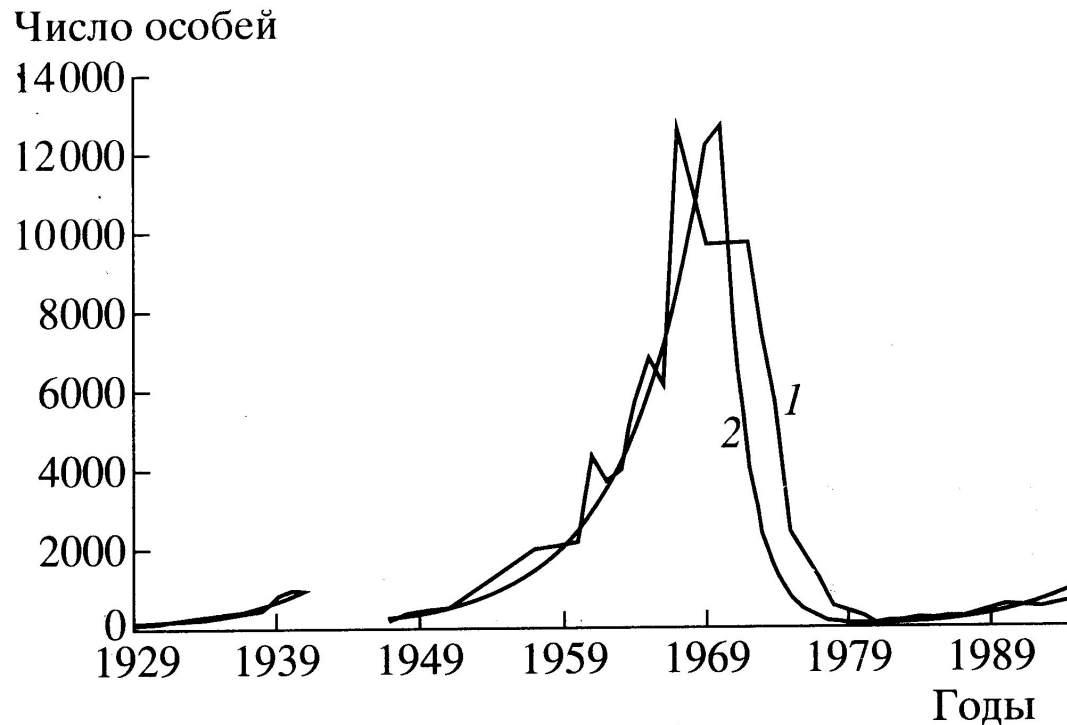
Если мы вернемся к представлению о пространственной структуре популяций как «морфологической» основы популяционного гомеостаза, то возникает вопрос, **как же объяснить огромное разнообразие пространственных организаций популяций?**

Возникает вопрос, как же
объяснить огромное разнообразие
пространственных организаций
популяций.

Типы использования территории по И.А. Шилову

- **Интенсивный тип** (У видов с оседлым образом жизни. Одиночки или небольшие группы эксплуатирующие ресурсы на небольшом пространстве)
- **Экстенсивный тип** (У видов с номадным образом жизни (кочующие). Многочисленные группы перемещаются по обширной территории)

Условность терминов «интенсивный» и «экстенсивный»



Фактическая (1) и теоретическая (2) динамика численности изолированной западной группировки северного оленя Мурманской обл. (Лапландский заповедник) в 1929–1995 гг. Разрыв в 1942–1947 гг. связан с Отечественной войной, когда производились заготовки оленя на мясо.

По Лопатину, Абатурову, (2000)

Интенсивный тип.

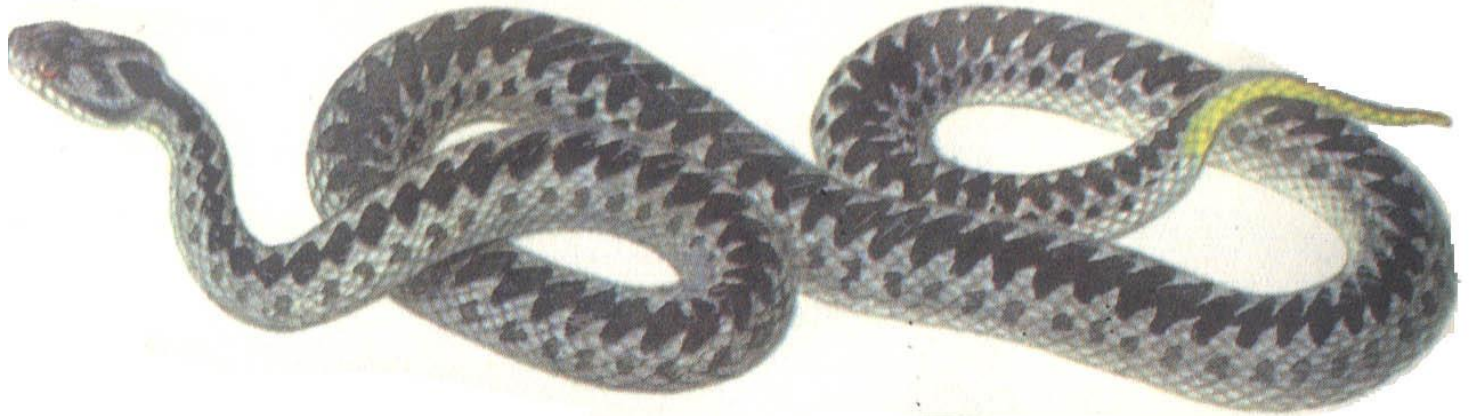
(Оседлые животные. Участки обитания)

Привязанность к территории дает преимущества

- Знакомство с территорией ее освоенность (система ориентиров, троп, знание кормовых участков (кормовых пятен), убежищ, запасов)
- Нет затрат на исследовательское поведение
- Благоустройство участка – убежища, система переходов, кормовых столиков и запасов
- Оседлые животные гибнут реже, чем «внутрипопуляционные мигранты»

Несколько примеров

- Гадюки чаще ловили рыжих полевок мигрантов, успех охоты гадюк зависел от знакомства с территорией (Польша)

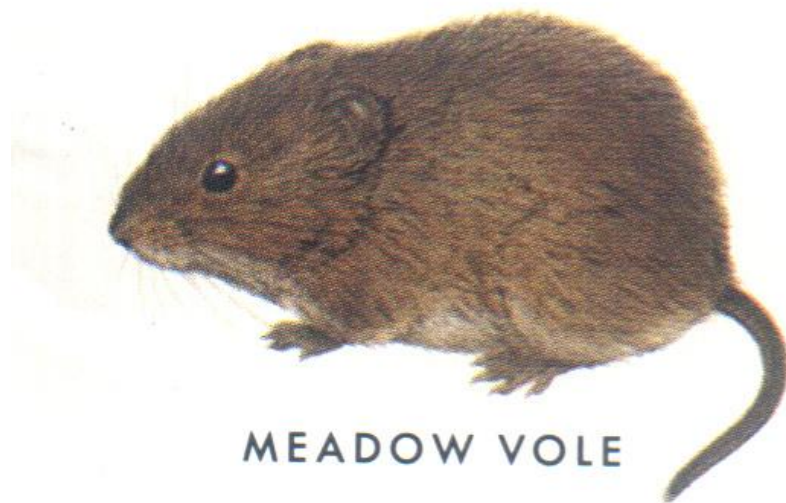




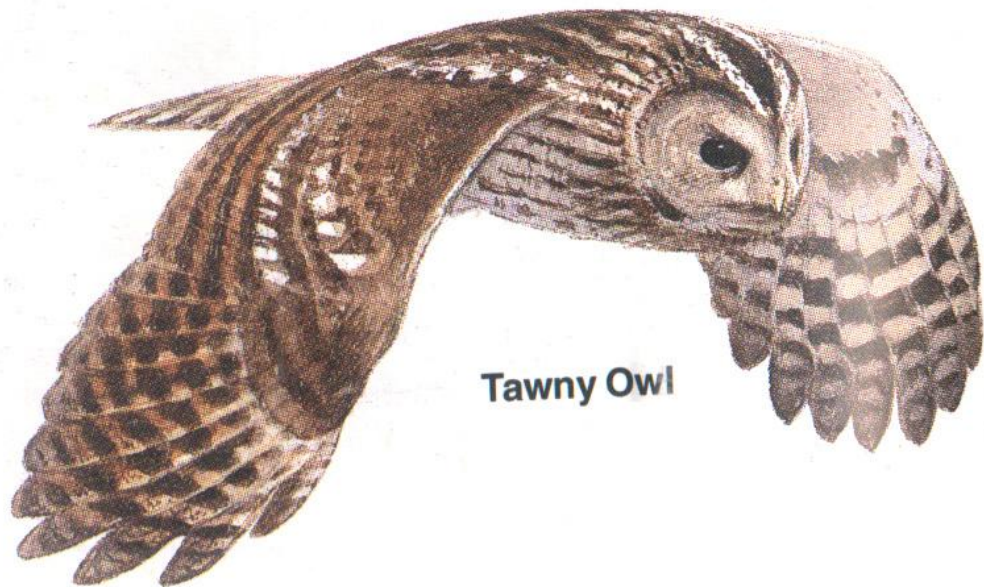
- Ушастая сова (*Asio otus*) в экспериментальной камере из 20 «оседлых» оленьих хомячков (*Peromyscus leucopus*) поймали 2 из 20, а мигрантов – 11 из 20.



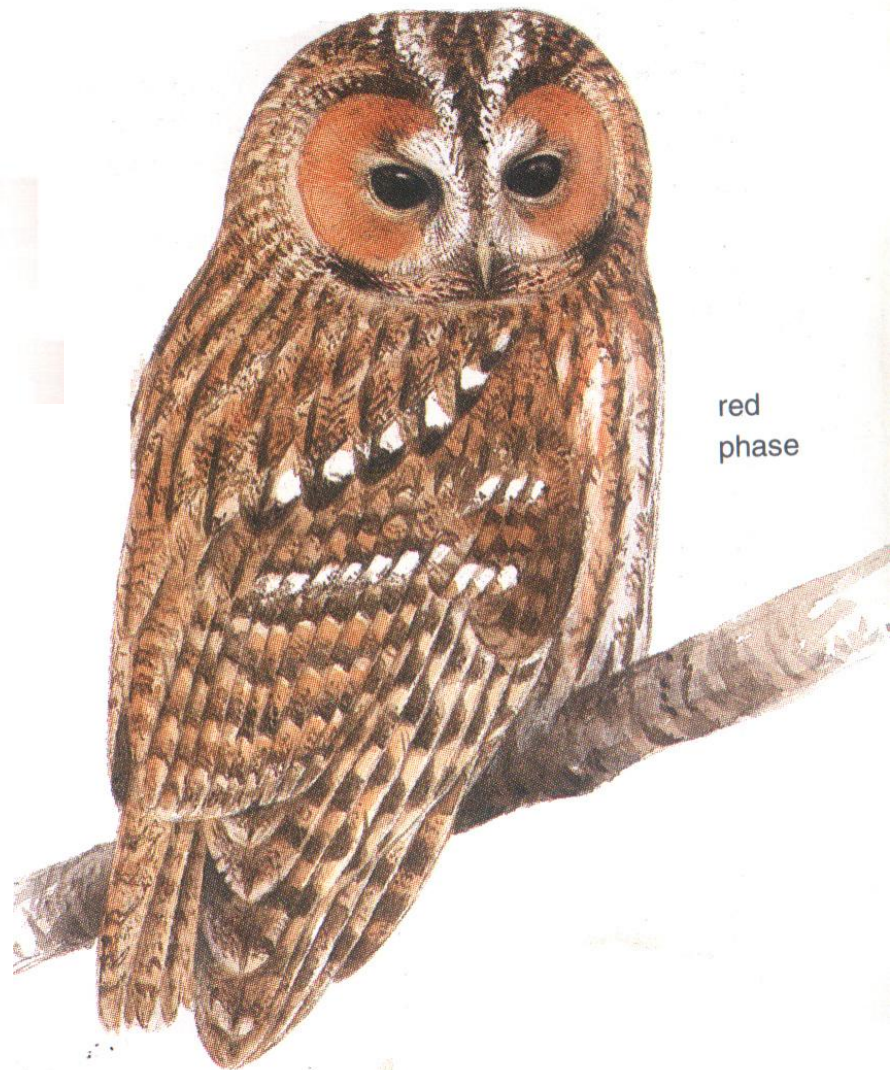
Сипуха (*Tyto alba*) на отлов
пенсильванской полевки
(*Microtus pennsylvanicus*),
незнакомой с территорией,
тратит 4-14 часов, а знакомой
10-43 ч.



MEADOW VOLE



Tawny Owl



red
phase

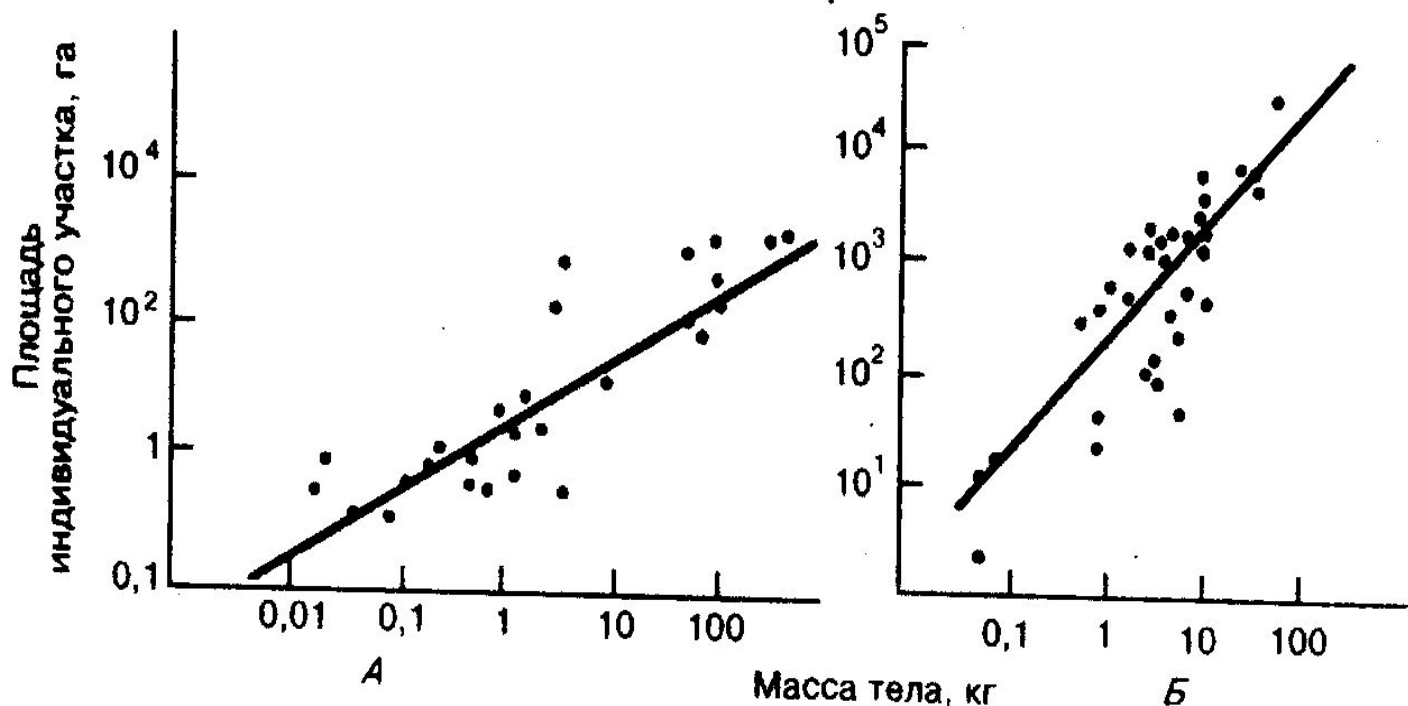
Территориальные неясыти (*Strix aluco*) живут до 5 лет, а нетерриториальные на 2 года меньше (Оксфорд, Англия).

***Формирование участка
обитания***

(или вернее от каких
параметров зависят его
размеры)

Оседлые

1. Тип питания



. Зависимость площади участка обитания от массы тела у млекопитающих

A – травоядные

B – хищные

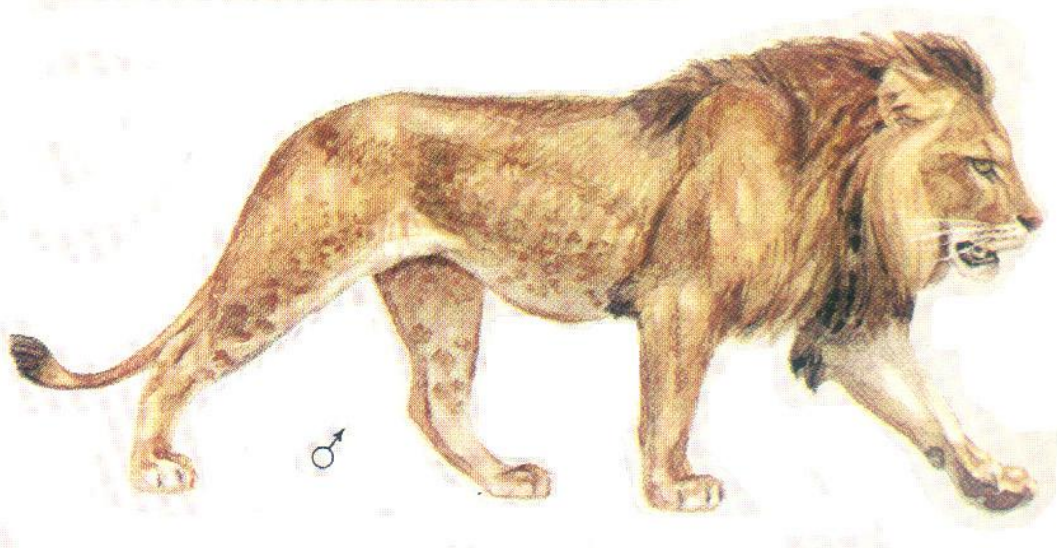
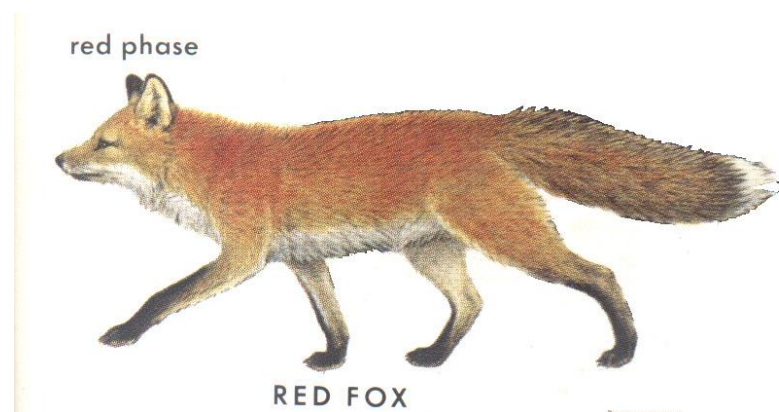
Размер участка и для хищных и для травоядных зависит от массы тела прямопропорционален – коэффициенты $2.71w^{1,02}$ и $170w^{1,03}$.

2. Кормность

Сокращение участка с увеличением его кормности показано для грызунов, хищных птиц и др).

Два примера:

участок лисы 57-160 га,
в некормных с/х угодьях
- 520 га (шт. Висконсин)



У льва в Кении
25-50 км в кв. и
Калахари
150-500 км в кв.

Экспериментально показано: увеличение подкормки приводит сокращению участков, увеличению плотности, если нет других лимитирующих факторов.

3. Убежища

Дуплонездники: можно очень сильно менять плотность
Развешивая искусственные гнездовья

4. Структурированность участка

Чем сложнее местность, тем меньше размеры участка

5. Тип коммуникации вида

Дистанция восприятия информации от соседей,
устойчивость сигналов, особенности акустической среды

Таким образом:

Естественные убежища определяют центр, обилие и распределение кормовых ресурсов – минимальный размер, а условия и возможности коммуникации – максимальные размеры.

Стереотип поведения

- В процессе освоения занятого участка формируется стереотип поведения
- Он является механизмом удерживающим животное (вне участка – ориентировочная реакция)
- Можно назвать «физиологический механизм оседлости»

Экстенсивный тип использования ресурсов (Номадные)

**Пространственные взаимоотношения
особей в стадах и стаях.**

Структурированность стада – результат регуляции расположения и синхронизации их активности.

Индивидуальные дистанции (минимальные расстояния), причём сзади и с боков меньше, чем спереди.

Социальные дистанции (максимальные расстояния).

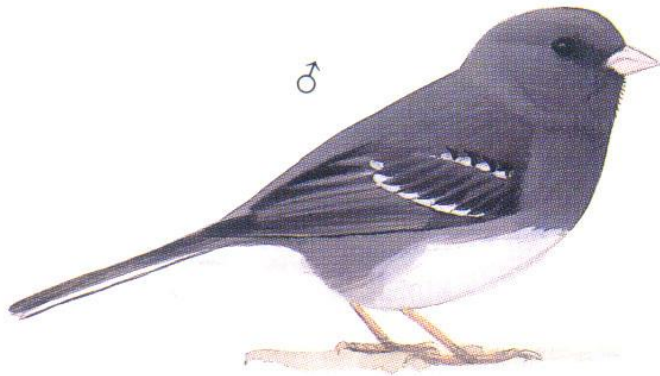
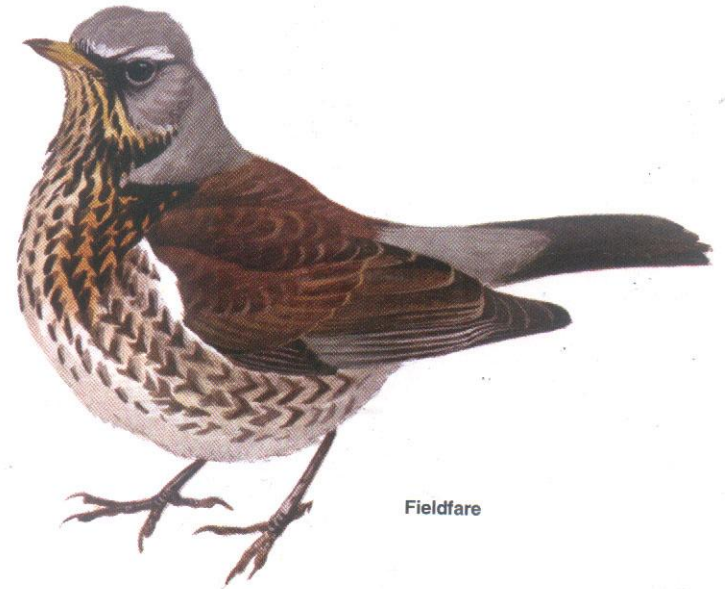
- Групповой образ жизни (стада, стаи) тесно связан с кочевками, что перераспределяет нагрузку на пищевые ресурсы, приводит к их иному использованию.

КАКИЕ ПРЕИМУЩЕСТВА

- **Эффективность питания** выше в стае.
- У птиц (синицы, морские птицы) – кормовые пятна
- У зерноядных птиц (трата на ориентировочную реакцию меньше)
- У северных оленей – успешней разрывание снега, сокращаются затраты на ориентировочную реакцию
- Эффективность охоты возрастает (пеликаны, гиеновые собаки, (у 4-6 особей – неэффективна), красные волки)

1. Защита от хищников

- У рябинников гибель внутри колоний меньше.



- У юнко и многих др. реакция на появление хищника приводит к увеличению стаи с 3.9 до 7.3.

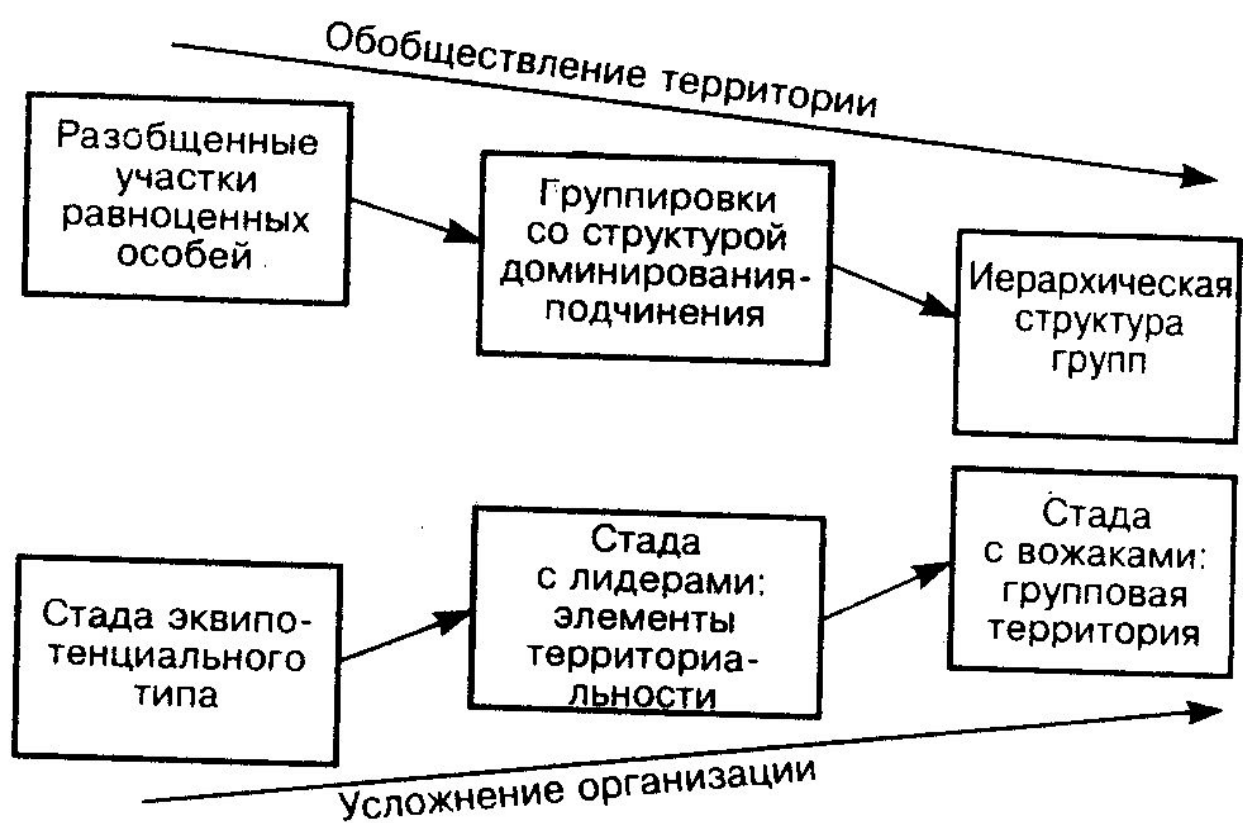
- Оповещение alarm calls (стаи птиц, суслики)
- У верховок реакция одинакова на вещество испуга и внешней вид щуки
- Активная оборона (стаи, стада).

2. Метаболический «эфффект группы»

3. Передача опыта (наблюдения Бардина за гайчками)

- Фронтальный строй из 25 птиц в 3 раза позволяет снизить мощность для развития подъемной силы.
- Организованное положение рыб имеет адаптивный характер и, по Н.В. Кокшайскому, улучшает гидродинамические условия.

- Таким образом с одного полюса мы имеем одну систему адаптаций, с другого – другую. По И.А. Шилову, все разнообразие социальных систем укладывается в спектр переходов между этими двумя полюсами.



Сравнение соотношения пространственного и этологического аспектов структуры популяций у оседлых и стадных показывает, что увеличение интегрированности открывает возможность совмещения преимуществ группового образа жизни и интенсивного использования освоенной территории

Популяционный гомеостаз
является системой адаптаций
популяционного уровня (biotic
adaptation)



ANIMAL DISPERSION

in relation to Social Behaviour

V. C. WYNNE-EDWARDS
Regius Professor of Natural History
University of Aberdeen

OLIVER AND BOYD
EDINBURGH AND LONDON

Веро Винн-Эдвардс в экспедиции
на Баффиновой Земле, 1950 г.

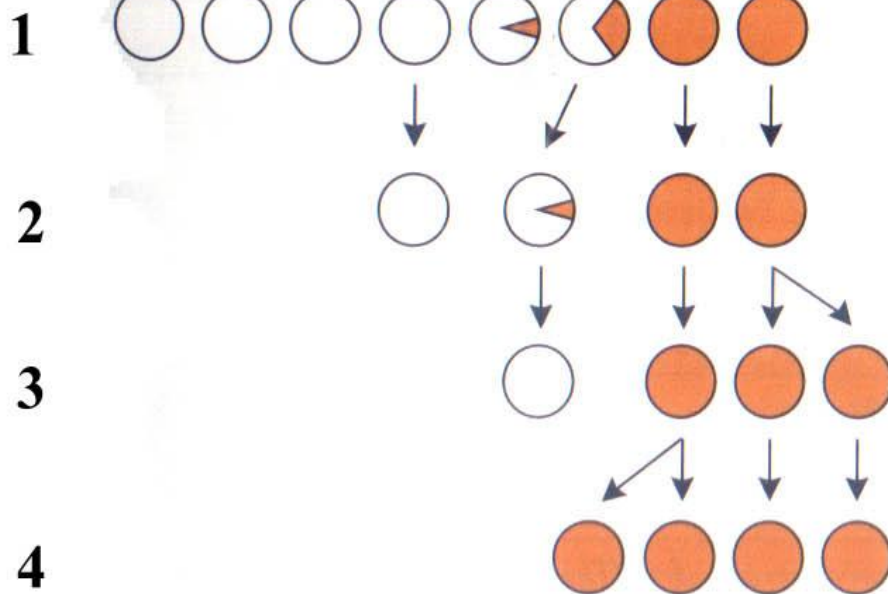
- Территориализм предохраняет от переэксплуатации
- Эпедейктическое поведение (примерный перевод с гр. представление и анализ выборки)

- Вскоре после публикации книги Винн-Эдвардса (1962) на нее обрушились с критикой.
- Одним из основных критиков был Джорж Уильямс (George Williams, 1966). Он опубликовал книгу “Adaptation and Natural Selection”, где утверждал, что адаптаций на популяционном уровне не бывает.

Изменение состава популяции (по признаку альтруистического поведения) под действием группового (А) и индивидуального (В) отбора

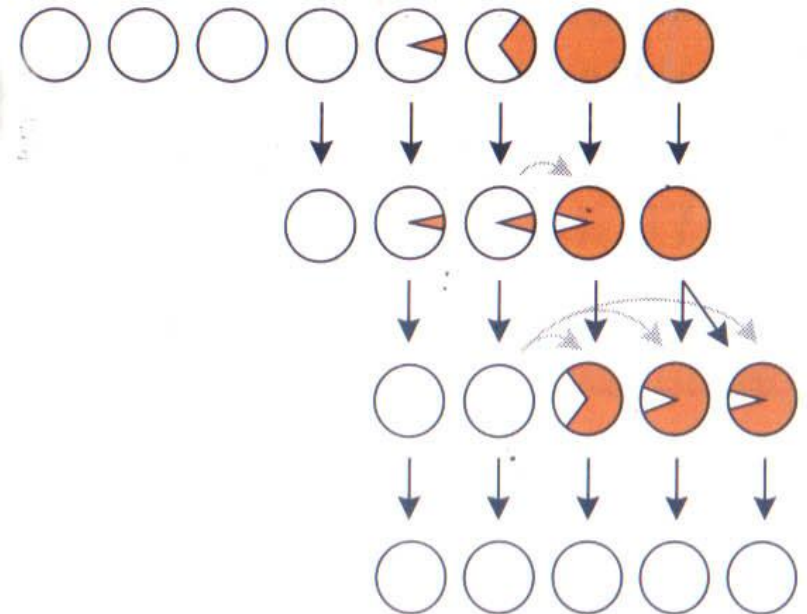
(А)

время



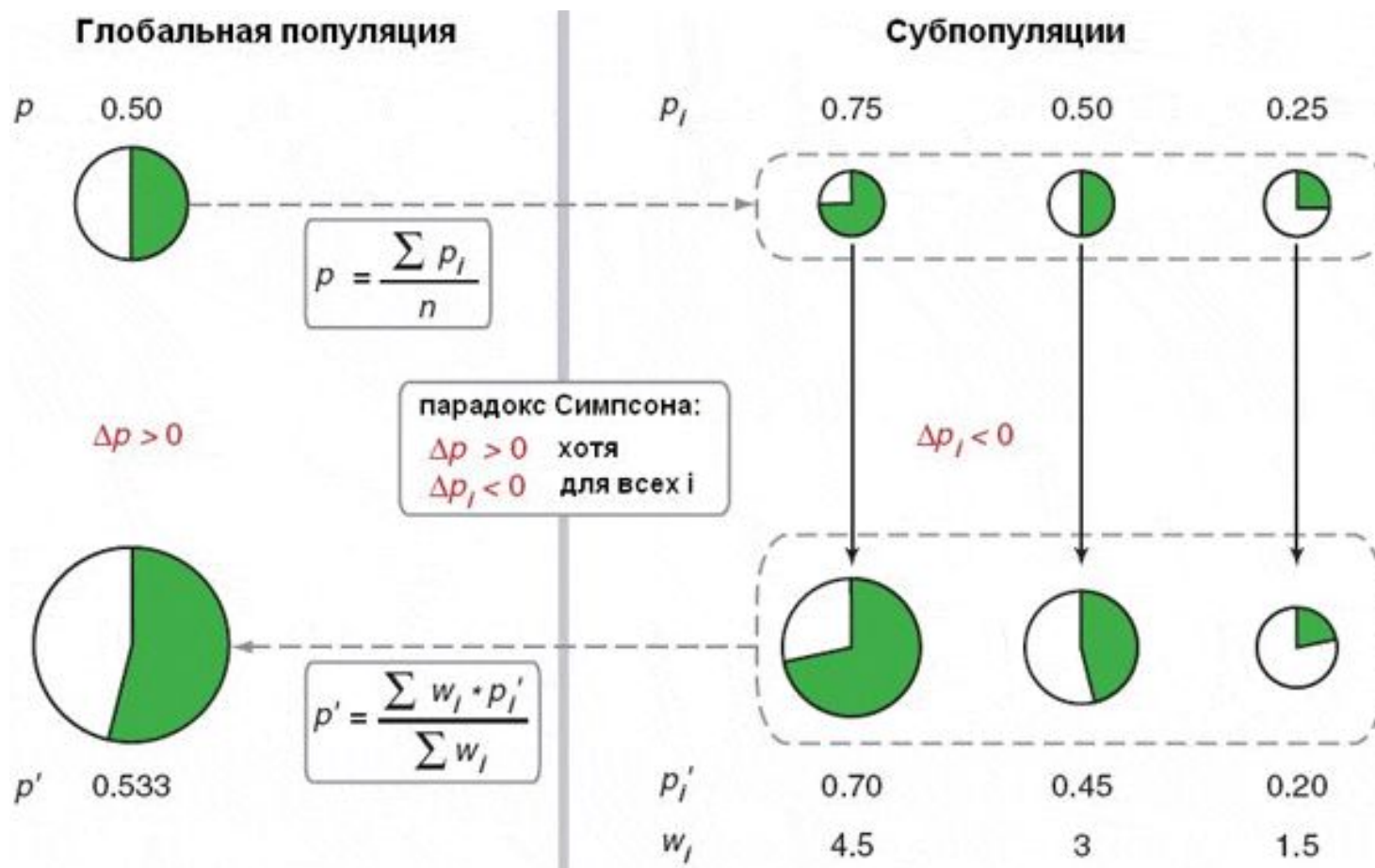
Остались только «альтруисты»

(В)



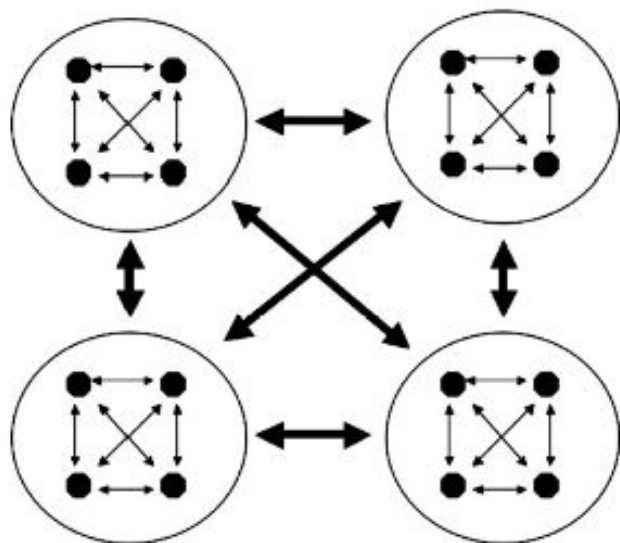
Не осталось «альтруистов»

Парадокс Симпсона



p — доля альтруистов, w — численность популяции.

Межгрупповая конкуренция способствует внутригрупповой кооперации



«Вложенное перетягивание каната». Члены группы соревнуются за свою долю общественного пирога. Размер пирога зависит от успешности группы в соревновании с другими группами. Чем больше сил тратят особи на внутригрупповую борьбу, тем меньше их остается на общественно-полезную деятельность.

Анализ этой модели показал, что **межгрупповая конкуренция может быть мощным стимулом для развития внутригрупповой кооперации даже при низком уровне внутригруппового родства.**