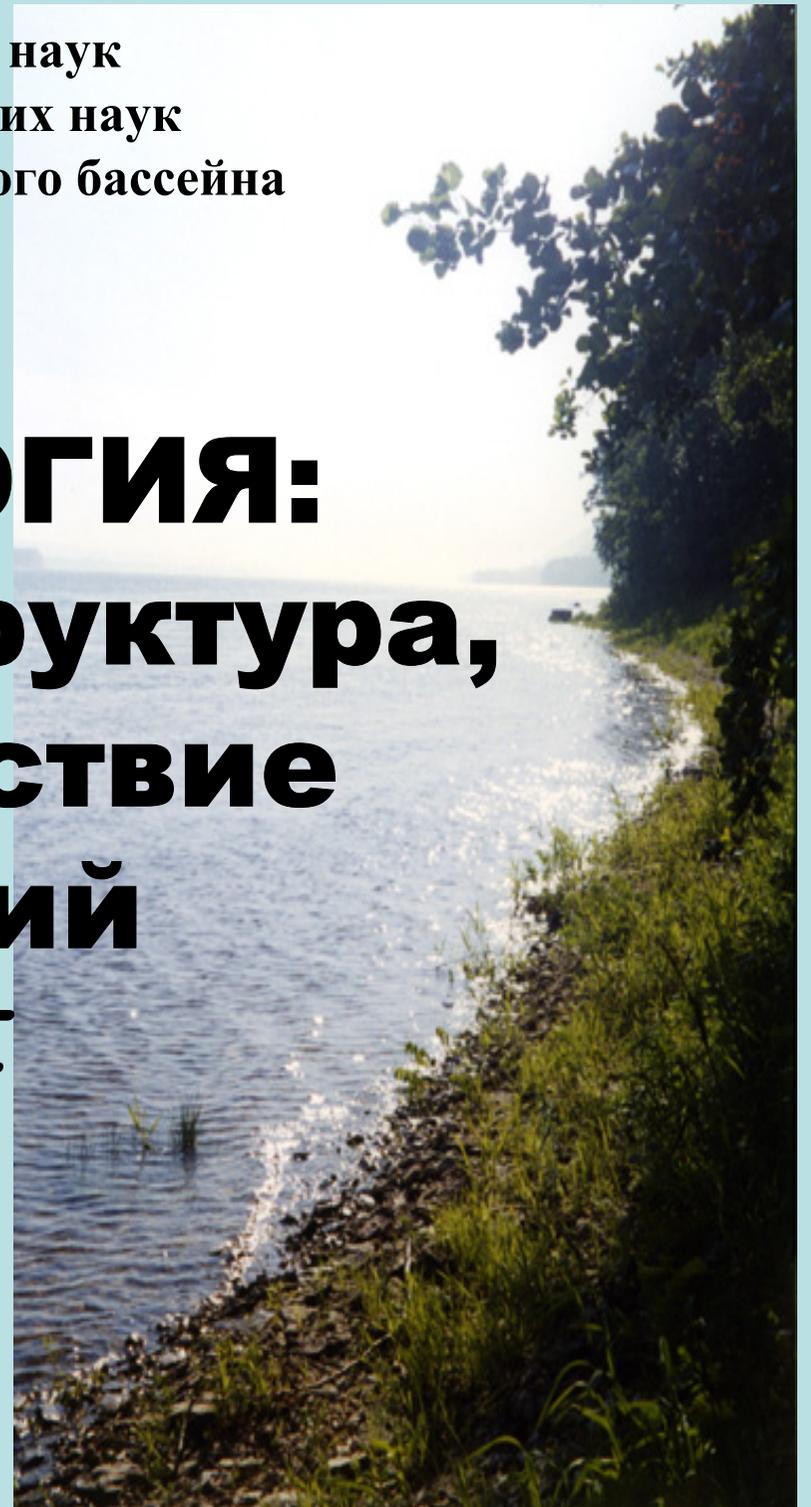


Российская академия наук
Отделение биологических наук
Институт экологии Волжского бассейна

**ДЕМЭКОЛОГИЯ:
динамика, структура,
взаимодействие
популяций**

Часть I

Г.С. Розенберг

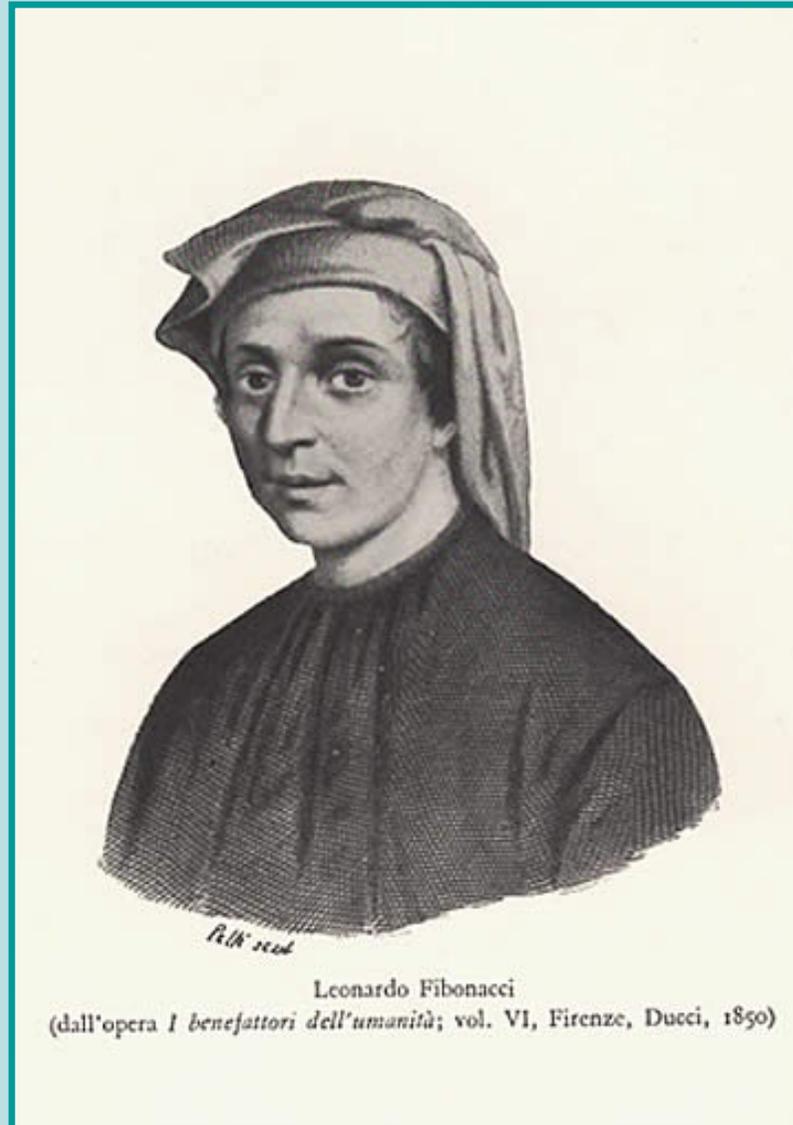


ДЕМЭКОЛОГИЯ. ОПРЕДЕЛЕНИЯ

Разделение экологии на **аут-**, **дем-** и **синэкологию** (экологию особей, популяций и сообществ) стало общепринятым.

И если вопросы аутэкологии чаще всего «переадресовываются» блоку физиологических наук, то **дем- и синэкология – это и есть, собственно, экология.**

И популяционный, и экосистемный подходы в экологии имеют достаточно развитые аппараты методов исследований и свои теоретические построения.



Леонардо из Пизы,
Леонардо Фибоначчи
(сын Боначчи), 1180-1240

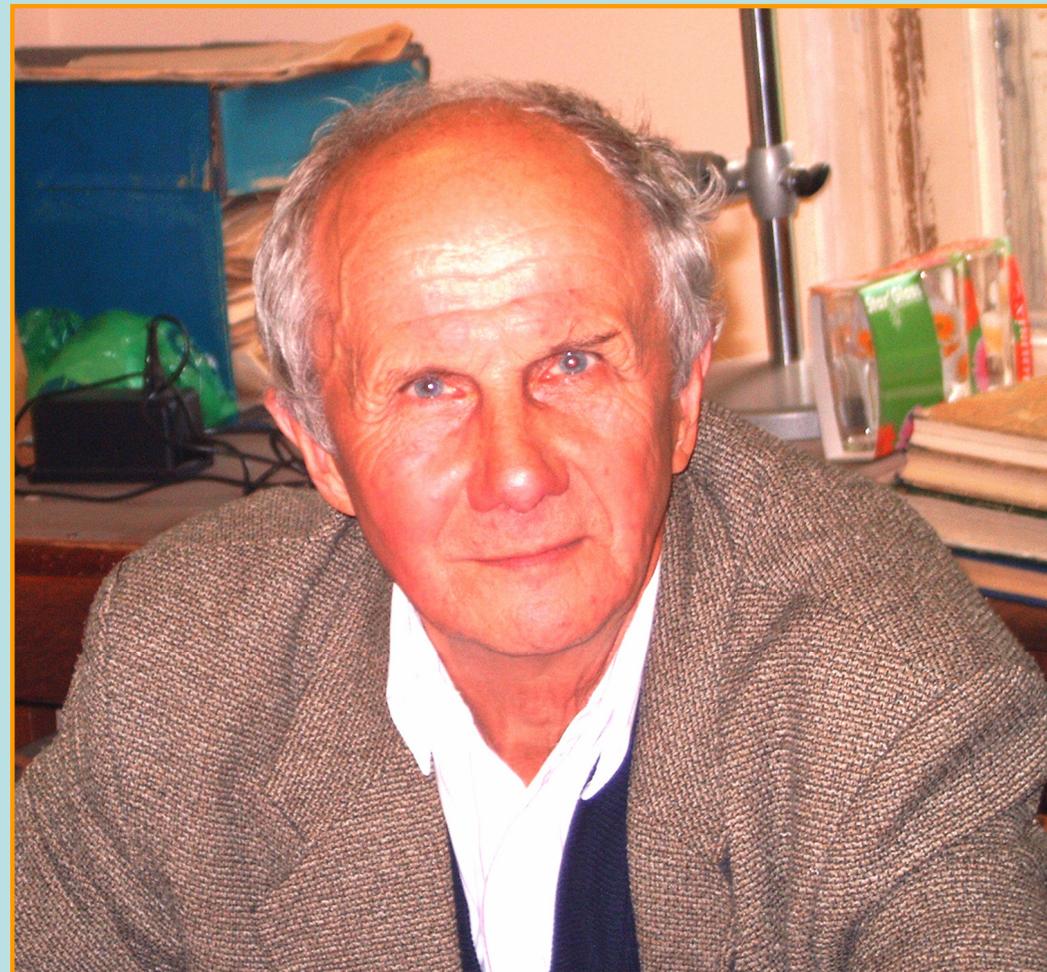
Можно считать, что **теоретические популяционные исследования** ведут свою историю с работ **Леонардо из Пизы (Фибоначчи; 1202 г.)**, но лишь вторая четверть XX века справедливо может быть названа «золотым веком теоретической экологии» в рамках популяционного подхода.

Популяция (от лат. *populus* – народ, население) – совокупность особей одного вида с общим генофондом, которая формируется в результате взаимодействия потока генов и условий внешней среды в пределах определенного пространства. Генетическое единство популяции определяет ее основное положение как элементарной единицы эволюционного процесса.

В экологии часто используется упрощенное (прагматическое) понятие **локальной популяции** – совокупность особей одного вида на определенной экологически однородной территории.

Близким к этому является понятие **ценопопуляция** (предложено в 1961 г. **В.В. Петровским**) – совокупность особей вида в пределах сообщества (чаще используется в фитоценологии).

**Владислав Владимирович
Петровский (г.р. 1930)**



Популяция, как и любая сложная система, характеризуется динамикой, структурой и системными (групповыми) свойствами-характеристиками.

- ***Плотность популяции*** – число особей или биомасса популяции (реже используются другие показатели; например, содержание ДНК или РНК) в расчете на единицу площади или объема.

Одно из основных затруднений при измерении и выражении плотности популяции возникает в связи с тем, что особи популяции размещены в пространстве неравномерно и потому различают **среднюю плотность** (параметр популяции на единицу всего пространства) и **экологическую плотность** (параметр популяции на единицу заселенного популяцией пространства).

Так, по наблюдениям **Д.Б. Гелашвили**, в Туркмении осенью, когда начинают спускать воду в арыках, орошающих хлопковые поля, обитающие в них рыбы начинают скапливаться в глубоких местах и после осушения арыка их можно собирать руками в ямах на дне.



**Давид Бежанович
Гелашвили (г.р. 1946)**

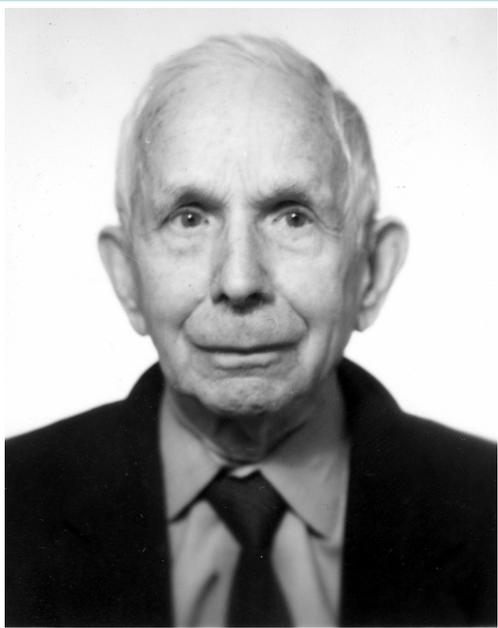
- **Рождаемость** – рост числа новых особей популяции за счет размножения, среднее число потомков (на сотню, тысячу или другое число размножающихся особей) в единицу времени.

Максимальная рождаемость (абсолютная или физиологическая) – образование теоретически максимально возможного количества новых особей в идеальных условиях; **экологическая рождаемость** (реализованная) – рождаемость при фактических или специфических условиях среды.

Удельная рождаемость – это рождаемость, отнесенная к общему числу особей популяции в начальный момент времени.

- ***Смертность*** – среднее число особей популяции, умерших или погибших (на сотню, тысячу или другое число особей всей популяции или ее части) в единицу времени.

Естественная смертность – число умерших от обычных причин; аналогично рождаемости различают также *минимальную, экологическую и удельную смертность*.



Тихон Александрович
Работнов (1904-2000)



Алексей Александрович
Уранов (1901-1974)

- **Возрастной состав популяции** – соотношение в составе популяции особей разного возрастного состояния, что определяет ее способность к размножению как в данный момент, так и в прогнозируемом будущем.

Для растений Т.А. Работнов и А.А. Уранов определили четыре группы, взяв за основу разграничение жизненного цикла растений на четыре периода – **латентный** (период первичного покоя – семена, плоды, клубни, луковички и пр.), **виргинильный** (молодые особи), **генеративный** (зрелые) и **сенильный** (старые).

- **Виталитет** (син. жизненность, от лат. *vitalis* – жизненный) – показатель жизненного состояния особи, обеспечивающий реализацию генетически обусловленной программы роста и развития.

Ю.А. Злобин (1989) различает виталитет на уровне особей, ценопопуляций и видов.



**Юлиан Андреевич
Злобин (г.р. 1932)**

На уровне особей виталитет определяется, прежде всего, биомассой (чем лучше развит организм, тем он крупнее; различают **крупные**, **средние** и **мелкие** особи), продукционным процессом и степенью контроля особью окружающей среды (для растений – **фитогенное поле**, для животных – **информационное**).



Существует прямая связь виталитета и плотности популяции (например, особи мари белой [*Chenopodium album*] из ценопопуляций с низкой и высокой плотностью могут различаться по фитомассе в **20 тысяч (!) раз**; Наумова, 1995).

На уровне ценопопуляций виталитет определяется соотношением особей разного типа: различают **процветающие** ценопопуляции (преобладают крупные и средние особи), **равновесные** (все группы представлены более или менее равномерно) и **депрессивные** (преобладают мелкие особи).

На уровне видов виталитет оценивается с помощью **шкал жизненности** (например, для растений такая шкала была предложена Ж. Браун-Бланке и Ю. Павийяром [Pavillard Jules; 1868-1961]).

- ***Половая структура популяции*** – соотношение полов в популяции.

Численное соотношение полов и, особенно, доля размножающихся самок в популяции, имеет большое значение для дальнейшего роста ее численности. Соотношение полов зависит прежде всего от биологии вида и сильно различается у моногамных (журавли, лебеди; соотношение полов, примерно, **1:1**) и полигамных животных (морские котики, павианы и пр.; типично преобладание самок).

- **Устойчивость** – один из основных системных параметров, **способность популяций противостоять возмущающим факторам среды в целях своего сохранения.**

Естественно, что не существует одного типа механизма управления устойчивостью популяций.

Различают:

надежность (сохранение популяции за счет переменности ее особей);

устойчивость по Ляпунову (отсутствие резких колебаний численности);



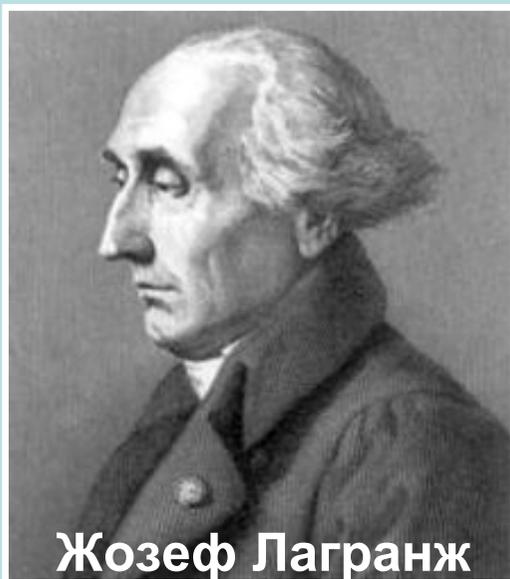
**Александр Михайлович
Ляпунов (1857-1918)**

устойчивость по Лагранжу, или **относительную стабильность** (относительное постоянство численности популяции);

устойчивость по Холлингу, или **упругость** (сохранение внутренних взаимосвязей популяции при возмущении ее состояния за счет изменения биомассы, возрастной структуры, динамики численности);

устойчивость по Флейшману, или **живучесть** (способность активно противостоять вредным воздействиям среды);

устойчивость по Свирежеву иерархическая (сохранение структуры популяции за счет стабилизирующего действия всего сообщества или экосистемы).



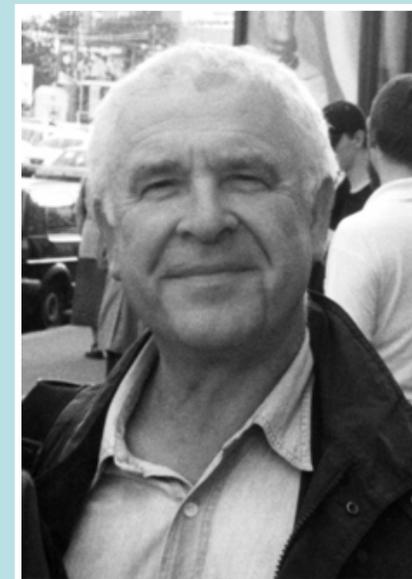
Жозеф Лагранж
Joseph-Louis
Lagrange (1736-1813)



Крауфорд Холлинг
Crawford Stanley
Holling (г.р. 1930)



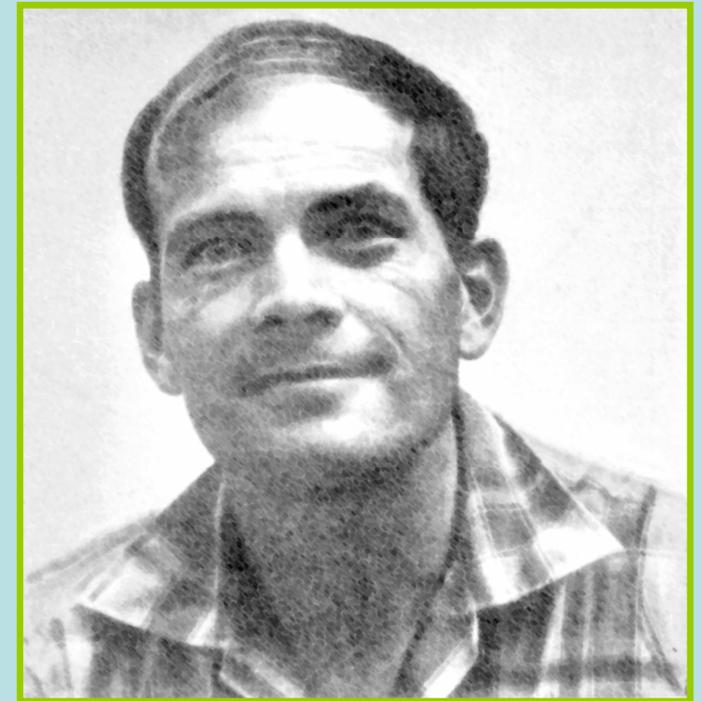
Бенцион Семенович
Флейшман (г.р. 1926)



Юрий Михайлович
Свирежев (1938-2007)

- **Минимальная жизнеспособная популяция** – минимальный размер популяции, способной сохранять свое существование в меняющихся условиях среды, «...выживание популяции в состоянии, обеспечивающем сохранение ее жизненной силы и возможности эволюционного становления адаптаций» (Сулей, 1989, с. 10).

Понятие «минимальной жизнеспособной популяции» предложил **Р. Мак-Артур** в 1967 г.



Роберт Мак-Артур
Robert MacArthur (1930-1972)

ДЕМЭКОЛОГИЯ.

ДИНАМИКА

КОНЦЕПЦИЯ УСТОЙЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ

Концепция, связанная со **вторым началом термодинамики**, согласно которой любая естественная система с проходящим через нее потоком энергии развивается в сторону устойчивого состояния при помощи саморегулирующих (буферных) механизмов.

Способность самостоятельно достигнуть устойчивого состояния свойственна только живым системам.

В случае кратковременного дестабилизирующего воздействия факторов среды на систему (популяцию) буферные механизмы обеспечивают возврат к устойчивому состоянию.

Два подхода для объяснения устойчивости популяций

- **Регуляционизм.** Относительно стабильные популяции контролируются, в основном, **зависимыми от плотности** пределами увеличения популяции сверх допустимой численности. Размещение популяций в пространстве обусловлено абиотическими факторами (не зависящими от плотности), а динамика – биотическими (как правило, зависящими от плотности).
- **Стохастизм.** Подход, базирующийся на другой гипотезе и считающий, что «равновесный уровень численности» – это **артефакт усреднения** за длительный срок. Популяции, не являющиеся относительно стабильными, могут достигать устойчивого состояния лишь благодаря факторам, которые определяют нижние границы их флуктуаций. Размещение популяций в пространстве и их динамика во времени ограничены одними и теми же факторами.

ГИПОТЕЗА Николсона ("эффект зависимости от плотности") - **регуляционизм**

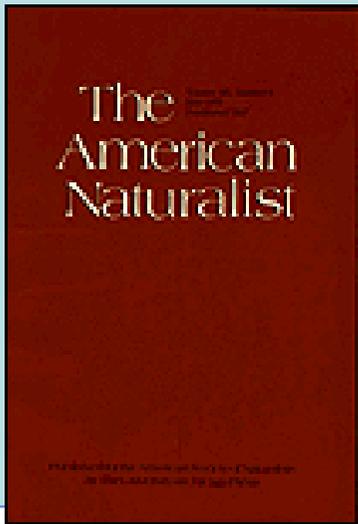
Популяции представляют собой стабильные системы, способные благодаря компенсаторным механизмам противостоять лимитирующему действию факторов внешней среды; при этом контролирующие стабильность факторы управляются ***плотностью популяции***.

Эта гипотеза разрабатывалась австралийским энтомологом **А. Николсоном** (Nicholson, 1933).

Примерами могут служить:

- работы **Ф. Смита** (Smith, 1963), экспериментально подтвердившие прямую зависимость скорости роста популяции рачка *Daphnia magna* от ее плотности;
- аналогичные эксперименты **А. Николсона** (Nicholson, 1954) с лабораторной популяцией падальной мухи (*Lucilia cuprina*); было доказано, что основная причина возникновения циклических колебаний численности при лимитировании пищей личинок – это периодический рост смертности, а при лимитировании пищей взрослых особей – периодическое снижение рождаемости;
- **Д. Лэк** (Lack, 1954, 1966) на примере большой синицы (*Parus major*) показал, что с ростом плотности возрастает смертность молодых птиц в первый год их жизни (особенно в период после вылета из гнезда и до поздней осени) и почти не снижается среднее число яиц в кладке.





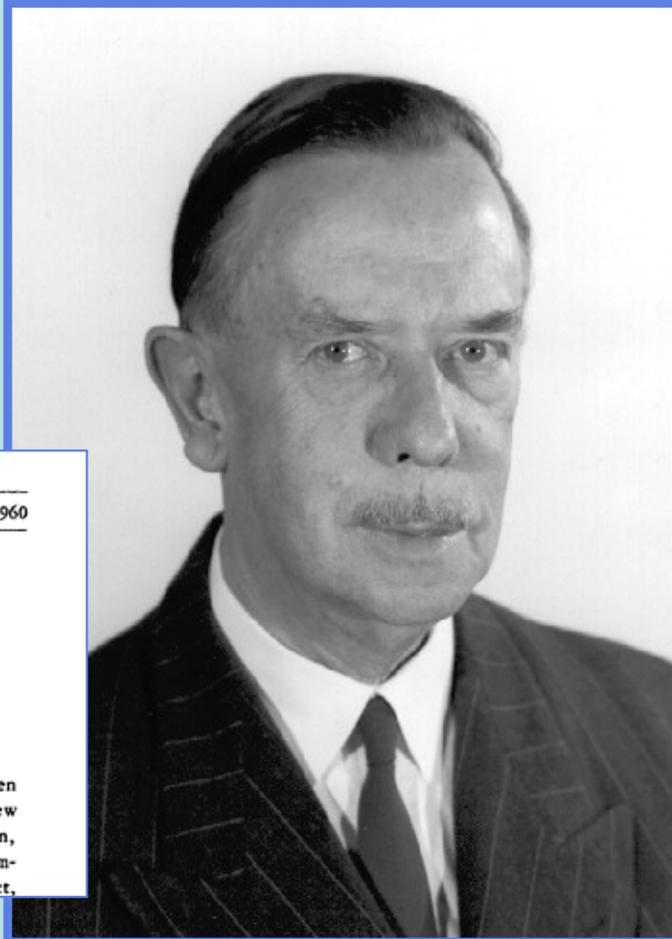
Vol. XCIV, No. 879 The American Naturalist November-December, 1960

COMMUNITY STRUCTURE, POPULATION CONTROL,
AND COMPETITION

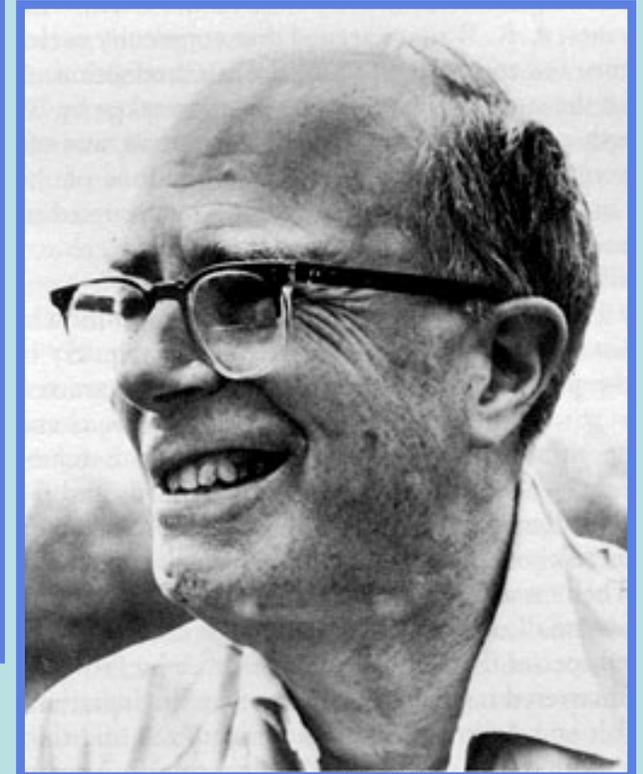
NELSON G. HAIRSTON, FREDERICK E. SMITH,
AND LAWRENCE E. SLOBODKIN

Department of Zoology, The University of Michigan, Ann Arbor, Michigan

The methods whereby natural populations are limited in size have been debated with vigor during three decades, particularly during the last few years (see papers by Nicholson, Birch, Andrewartha, Milne, Reynoldson, and Hutchinson, and ensuing discussions in the Cold Spring Harbor Symposium, 1957). Few ecologists will deny the importance of the subject.



Александр Николсон
Alexander John
Nicholson (1895-1969)



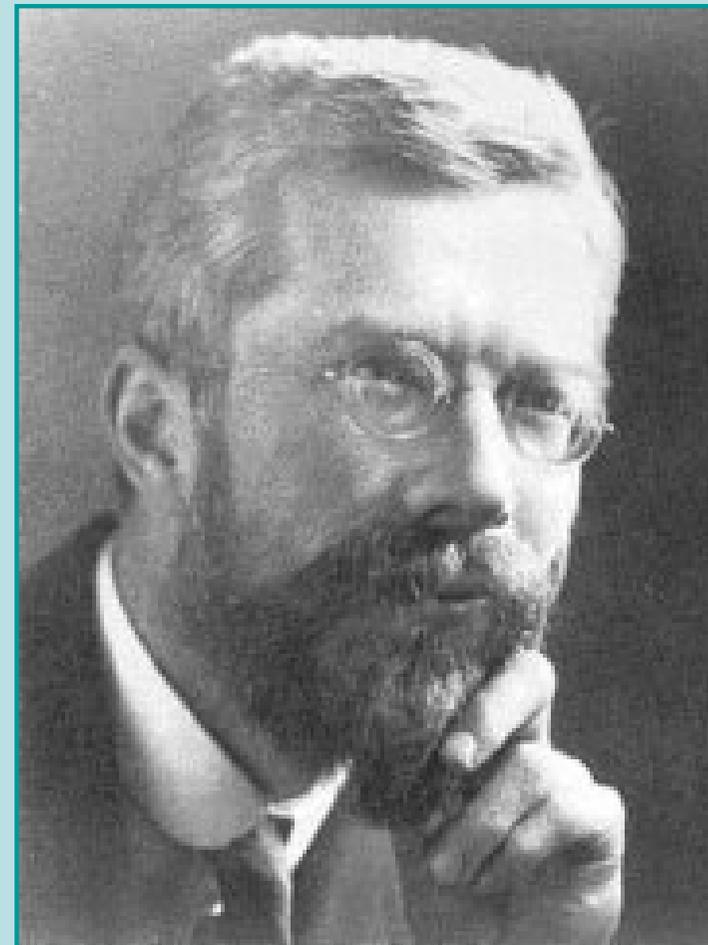
Дэвид Лэк
David Lambert
Lack (1910-1973)

Фредерик Смит
Frederick E. Smith
(1912-1975)

ГИПОТЕЗА РАВНЫХ ЗАТРАТ Фишера

**Предположение об
оптимальном значении
соотношения полов 1:1.**

Гипотеза предложена
Рональдом Фишером в
1930 г.



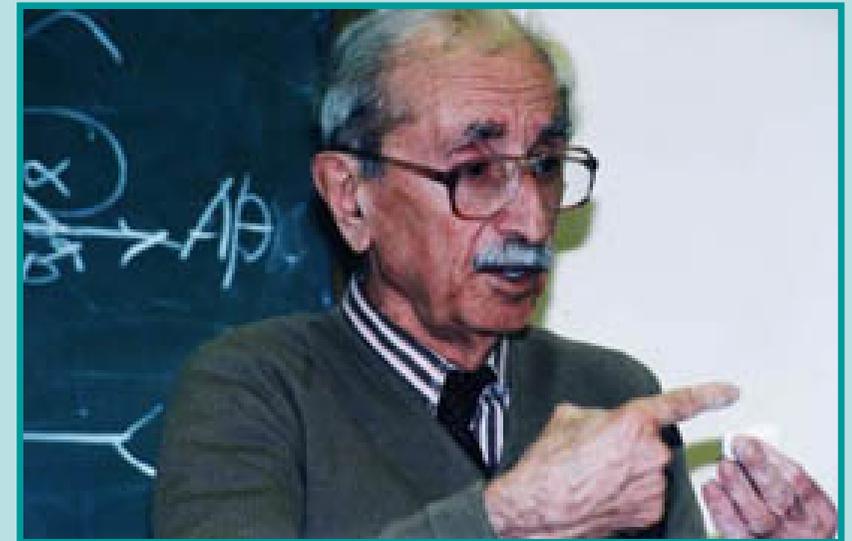
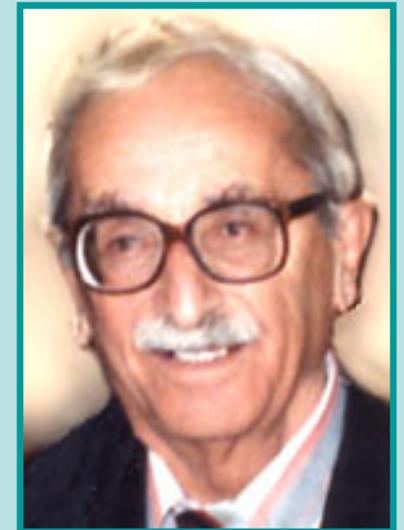
Рональд Эймлер Фишер
Ronald Aylmer Fisher
(1890-1962)

ГИПОТЕЗА ДИФФЕРЕНЦИРОВАННОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ ПОЛОВ Геодакяна

Дифференциация полов происходит по двум основным направлениям эволюции: **изменению** (мужской пол) и **сохранению** (женский пол).

Поскольку на разных этапах эволюции и в разных условиях среды требуется различная эволюционная пластичность популяции, то существует оптимальное соотношение полов (для групп половой зрелости), отличное от 1:1.

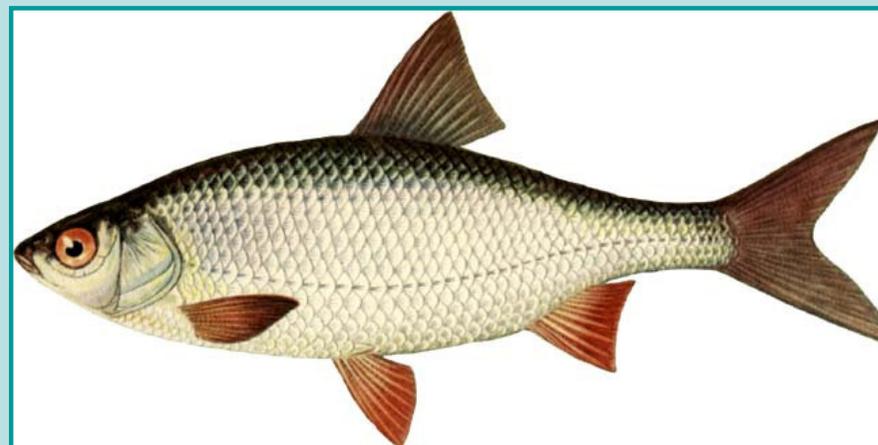
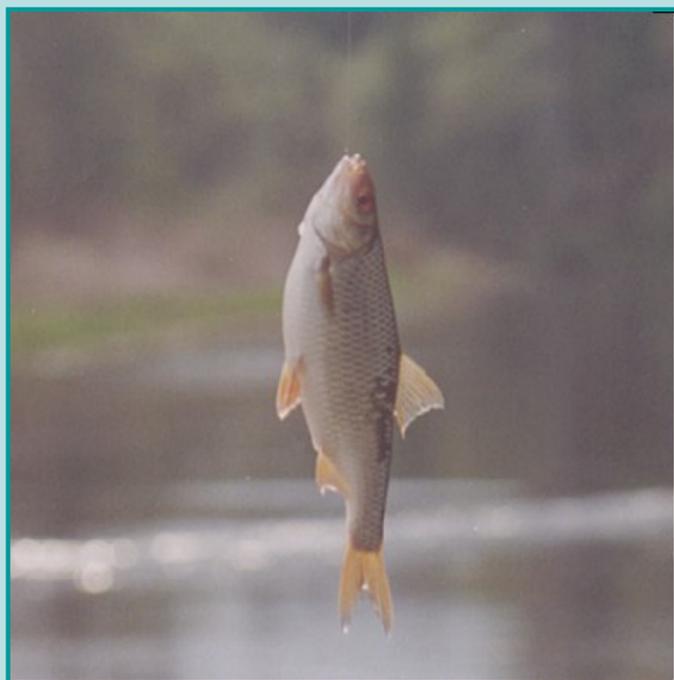
Эти представления развиваются **В.А. Геодакяном** (1967, 1972).



**Виген Артаваздович
Геодакян (г.р. 1925)**

В качестве примеров укажем на увеличение в условиях стресса доли мужских особей в популяциях двудомных растений (у видов из родов *Salix*, *Populus*, *Juniperus*; Миркин и др., 1989),

или сложившееся (по-видимому, оптимальное) соотношение полов в системе паразит-хозяин (филометра [*Philometra rischta* Skrjabin, 1923] – плотва; Казаков, 1996): самцы : самки – примерно, 3:1.

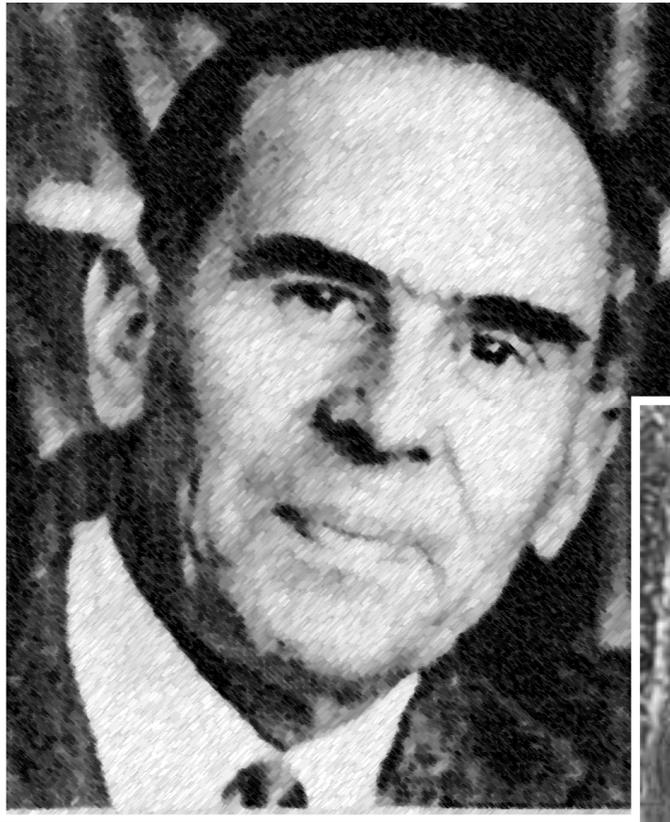


ГИПОТЕЗА ЛИМИТИРОВАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ Андревоты – Бёрча (**стохастизм**)

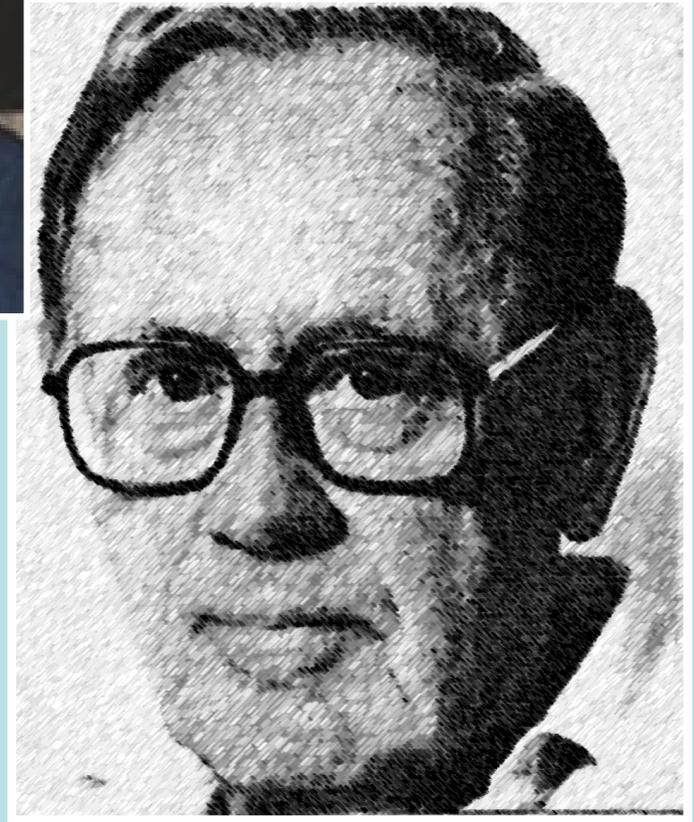
Численность естественных популяций лимитируется:

- коротким периодом, в течение которого скорость роста популяции сохраняет положительное значение;
- истощением или недоступностью пищевых ресурсов;
- условиями размножения (скорость роста численности популяции становится максимальной при оптимальном сочетании основных экологических факторов и отсутствии конкуренции между популяциями).

Гипотеза была предложена в 1954 г. австралийскими экологами **Х. Андревотой** и **Л. Бёрчем**.



Герберт Джордж Андревота
Herbert George Andrewartha
(1907-1992)



Л. Чарльз Бёрч
L. Charles Birch
(г.р. 1918)

ГИПОТЕЗА "РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РИСКА"

(англ. spreading of risk) - **СТОХАСТИЗМ**

Численность любой популяции в природе поддерживается на определенном уровне (в определенных границах) постольку, поскольку риск гибели особей от каких-либо неблагоприятных факторов случайно распределен и в пространстве, и во времени.

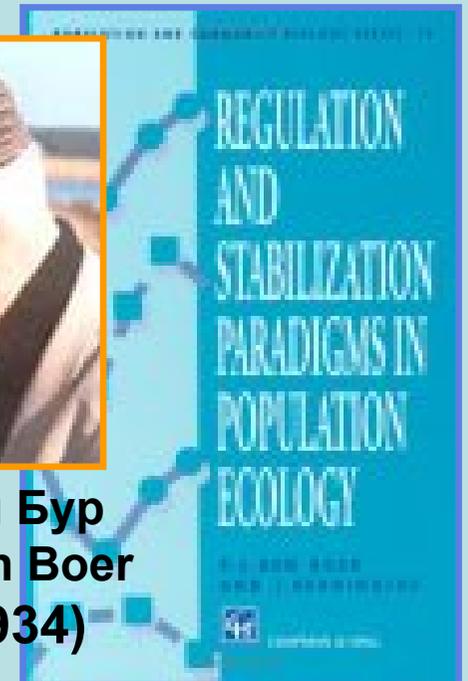
Гипотеза была предложена в 1968 г.

П. Буром и **Янес Редингиусом**
(Joannes Reddingius). Важнейшее условие «распределения риска»

– гетерогенность конкретных местообитаний.



Пит ден Бур
Piet J. den Boer
(г.р. 1934)



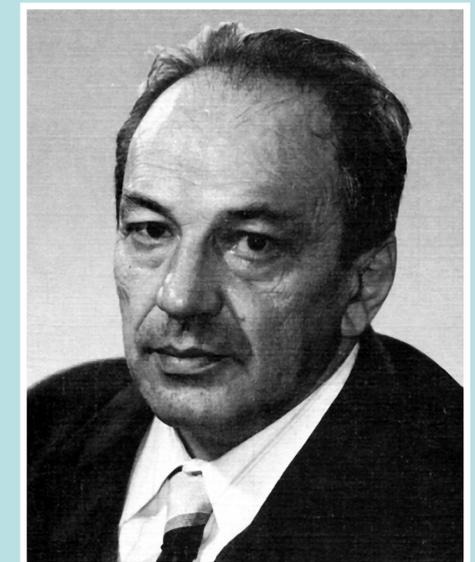
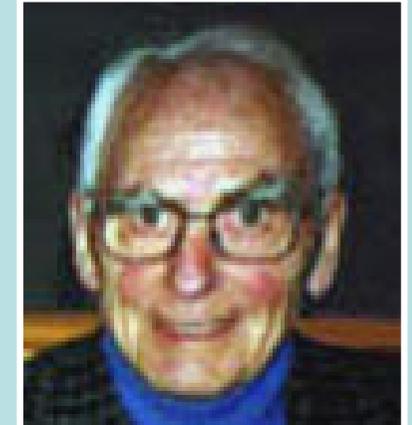
ГИПОТЕЗА САМОРЕГУЛЯЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ

Любая популяция способна, в принципе, сама регулировать свою численность так, чтобы не подрывались возобновляемые ресурсы местообитания и не требовалось вмешательства каких-либо внешних факторов (например, хищников или неблагоприятной погоды).

Одним из авторов этой гипотезы стал английский эколог **Д. Читти** (Chitty, 1960); у нас в стране эти идеи пропагандировались **С.С. Шварцем** (1969 и др.).



Фото 1930 г. **Денис Читти**
Dennis Hubert Chitty
(г.р. 1912)



Станислав Семенович
Шварц (1919-1976)

Саморегуляция осуществляется через:

- ❖ **"механизмы стресса"** (гормональные сдвиги под влиянием нервного возбуждения, тормозят деятельность половых желез, изменяются другие физиолого-биохимические показатели),
- ❖ **поведенческие реакции** (защита территории при возрастании плотности популяции становится все более затруднительной, и вытесненные особи вынуждены мигрировать в менее благоприятные места, где возрастает их смертность),
- ❖ **генетические механизмы регуляции** (на примере пенсильванской полевки [*Microtus pennsylvanicus*] показано, что на пиках численности доминирует генотип с меньшей плодовитостью, а в периоды депрессий – с большей).

ГИПОТЕЗА РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ ЭКОЛОГО– ЦЕНОТИЧЕСКИХ СТРАТЕГИЙ (ЭЦС) ПОПУЛЯЦИЙ

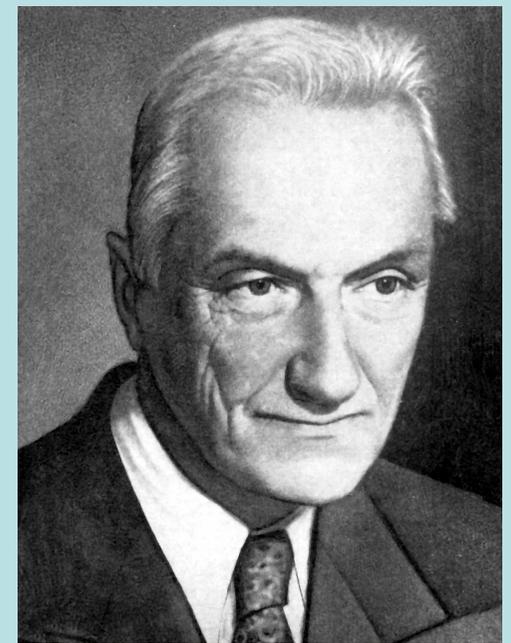
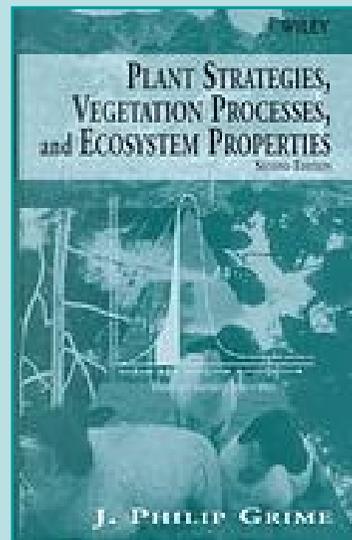
Все популяции различаются по типам ЭЦС.

Разделение популяций (без использования понятия «стратегия») на разные типы по отношению к тому или иному фактору (или группе факторов) изучалось еще в конце XVIII столетия.

Так, по отношению к фактору «роль репродуктивного усилия в выживании» еще в 1884 г. **Дж. Мак-Лиод** (J. MacLeod) разделил все растения (*вот оно влияние марксизма!*) на **«пролетариев»** (растения-малолетники, зимующие в виде семян) и **«капиталистов»** (растения, зимующие с капиталом органического вещества – клубнями, толстыми стеблями, корневищами и пр.).

Еще одна система типов ЭЦС была разработана в 30-х годах прошлого века **Л.Г. Раменским** (виды **львы**, **верблюды** и **шакалы**) и в 70-х годах в других терминах сформулирована и подробно проанализирована английским экологом **Д. Граймом**.

В отличие от системы Мак-Лиода эта система двумерна: типы стратегий отражают отношения популяций к факторам «благоприятность условий местообитаний» и «нарушение» (так называемый, **«треугольник Грайма»**).



Леонтий Григорьевич Раменский (1884-1953)



Джон Филипп Грайм
John Philip Grime (г.р. 1935)

Первичные типы стратегий Раменского – Грайма

Л.Г. Раменский		Дж. Грайм		Содержание
название	образ	название	обозначение	
Виолент (от лат. <i>violent</i> – неистовый, склонный к насилию)	“Лев” СИЛОВИК	Конкурент	С-стратег	Виды, определяющие облик сообщества, способные к подавлению конкурентов при отсутствии нарушений и в благоприятных условиях.
Пациент (от лат. <i>patiens</i> – терпеливый)	“Верблюд” ВЫНОСЛИВЕЦ	Стресс-толерант	S-стратег	Виды, способные выживать в неблагоприятной среде в отсутствие конкуренции.
Эксплерент (от лат. <i>explere</i> – наполняющий, заполняющий)	“Шакал”	Рудерал	R-стратег	Быстро размножающиеся и быстро расселяющиеся виды в условиях сильных нарушений местообитаний.

Треугольник Грайма

Несколько видоизменив систему Раменского – Грайма, **Б.М. Миркин** «укрупнил» некоторые *вторичные* (смешанные, переходные) типы стратегий и предложил следующую систему

синтетических типов

стратегий: виоленты (С),

пациенты экотопические (S;

популяции, испытывающие

постоянный абиотический

стресс) и **биоценотические**

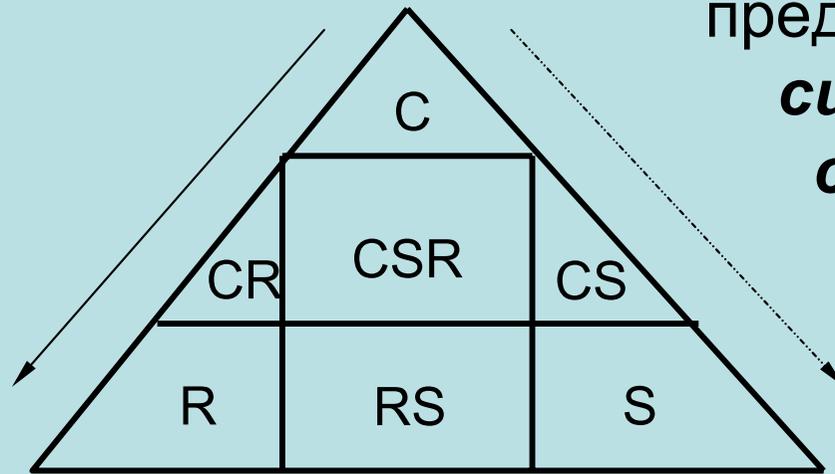
(SC; популяции в условиях

постоянного биоценотического

стресса), **эксплеренты**

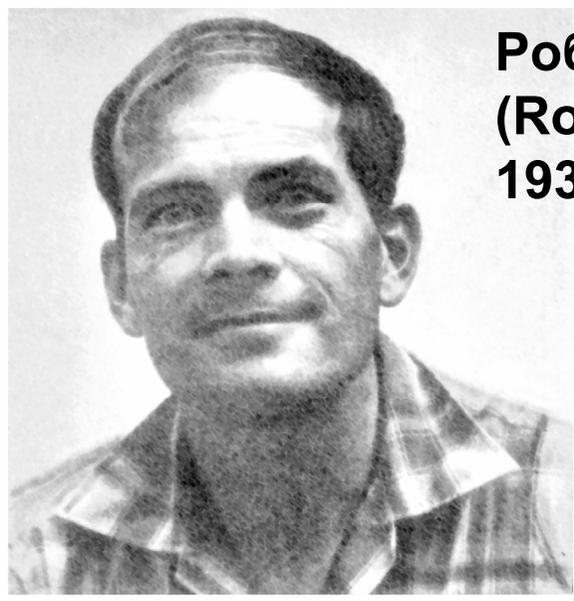
типичные (R; слабая

конкурентная способность, высокая продуктивность, «бродячий» образ жизни) и **ложные (RC;** то же, что и типичные эксплеренты, но постоянные члены сообщества).



Ухудшение условий

Усиление нарушений



Роберт Мак-Артур
(Robert H. MacArthur,
1930-1972)



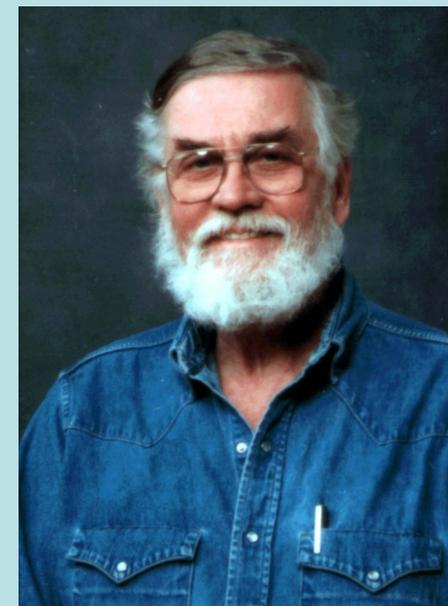
Эдвард Уилсон
(Edward O. Wilson,
г.р. 1929)



В 1967 г. **Р. Мак-Артур** и **Э. Уилсон**, фактически, переткрыли типы стратегий Мак-Лиода и по коэффициентам "**r**" и "**C**" логистического роста численности популяции выделили популяции, соответственно, со стратегиями "**r-отбора**" (увеличение скорости роста популяции при малой ее плотности, эволюция организмов в направлении увеличения затрат на размножение) и "**C-отбора**" (повышение выживаемости и предельной величины плотности в условиях стабилизировавшейся численности при сильном отрицательном воздействии – конкуренции, хищничестве и пр.).

Типы стратегий Мак-Артура – Уилсона получили широкое признание.

Американский эколог и герпетолог **Э. Пианка** в книге "Эволюционная экология", очень подробно рассмотрел *r*- и *S*-отборы, что позволило **Б.М. Миркину** назвать такой вариант поведения популяций *типом стратегий Мак-Лиода – Пианки*.



Эрик Пианка
Eric R. Pianka (г.р. 1939)



Борис Михайлович
Миркин (г.р. 1937)

Сравнительная характеристика типов ЭЦС

Признак	Типы стратегий				
	C	S	S _C	R	R _C
Абиотические условия среды	благоприятные	неблагоприятные	неблагоприятные	благоприятные	благоприятные
Нарушения	нет	нет	нет	есть	есть
Уровень взаимоотношений	высокий	низкий	высокий	высокий	высокий
Способ регуляции плотности популяции	зависимость от смертности	зависимость от абиотического стресса	зависимость от взаимоотношений	упругость популяции	упругость популяции
Возрастной спектр популяции	нормальный	нормальный	нормальный	инвазионный	инвазионный
Характер экологической ниши*	широкая, $N_R \approx N_F$, ДН выражена хорошо	узкая, $N_R \approx N_F$, ДН ниш не выражена	узкая, $N_R \approx N_F$, ДН выражена хорошо	широкая, $N_R \ll N_F$, ДН выражена слабо	широкая, $N_R \ll N_F$, ДН выражена слабо
Пример	Мертвопокровный буковый лес (род <i>Fagus</i>)	Растения пустынь	Клюква на сфагновых болотах	Иван-чай (род. <i>Chamaenerion</i>)	Весенние эфемероиды в лесах

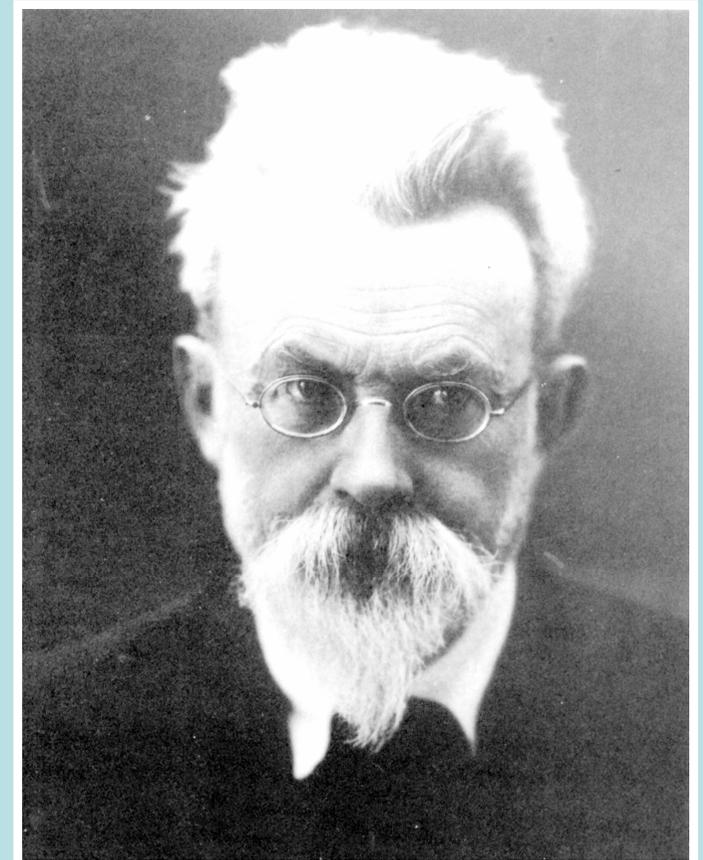
Примечание: * – ширина и дифференциация ниш (ДН), реализованная ниша (N_R) и фундаментальная ниша (N_F).

ПРИНЦИП ЭКСПОНЕНЦИАЛЬНОГО РОСТА ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ В БЛАГОПРИЯТНОЙ И НЕОГРАНИЧЕННОЙ СТАЦИОНАРНОЙ СРЕДЕ

Это один из основных экологических принципов динамики популяций.

В.И. Вернадский называл этот процесс **давлением жизни**.

Владимир Иванович
Вернадский (1863-1945)



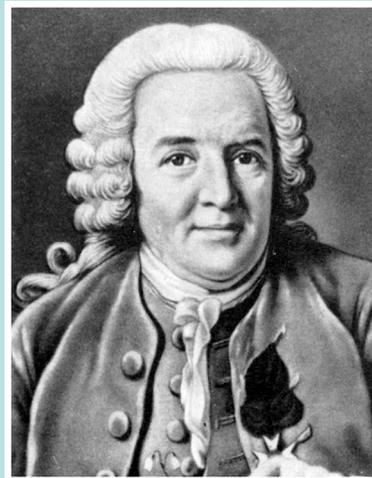
ПРИНЦИП ЭКСПОНЕНЦИАЛЬНОГО РОСТА ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ В БЛАГОПРИЯТНОЙ И НЕОГРАНИЧЕННОЙ СТАЦИОНАРНОЙ СРЕДЕ

В природе экспоненциальный рост популяции практически никогда не наблюдается (если и происходит, то в течение очень непродолжительного времени, сменяясь спадом численности или выходом ее на некоторый стационарный уровень) – **размер популяции всегда ограничен сверху.**

О возможности геометрического роста численности организмов упоминали **Ж. Бюффон** и **К. Линней**, расчеты **Т. Мальтуса** оказали большое влияние на **Ч. Дарвина** и **А. Уоллеса** при формировании **концепции естественного отбора**.



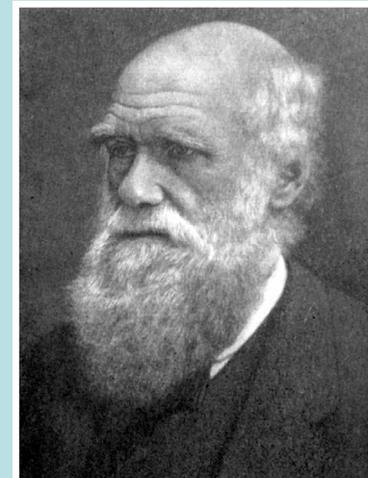
Бюффон
Жорж Луи Леклерк
Georges-Louis
Leclerc
Buffon (1707–1788)



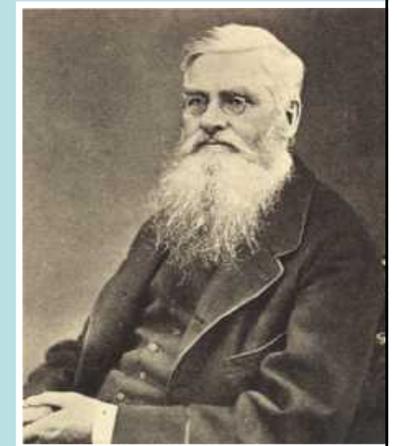
Карл Линней
Carl von Linné
(1707-1778)



Томас
Мальтус
Thomas Robert
Malthus
(1766-1834)



Чарльз Дарвин
Charles Robert
Darwin (1809-1882)



Альфред Уоллес
Alfred Russel
Wallece
(1823-1913)

- Так, **Чарльз Дарвин** рассчитывал потенциальные возможности роста популяций разных организмов (по его оценкам, например, число потомков **пары слонов** – животных, размножающихся очень медленно, – через **750 лет** должно было бы достигнуть **19 миллионов**).



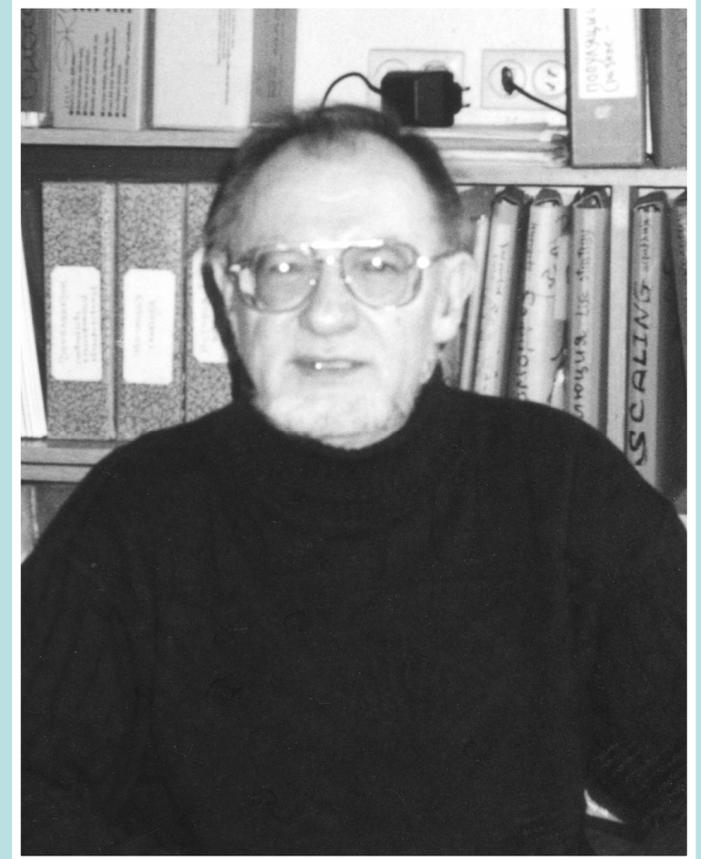
- Бактерия *Vacillus coli* делится каждые **20 минут**; при такой скорости размножения достаточно **36 часов**, чтобы этот одноклеточный организм покрыл **весь земной шар** сплошным слоем.

- А **одна** инфузория (*Paramecium caudatum*) могла бы за несколько дней произвести такое количество протоплазмы, которая по объему в **10 тысяч раз** превысила бы **объем земного шара**.
- Наконец, наибольшей интенсивностью размножения на Земле отличается, видимо, гриб дождевик гигантский – каждый его экземпляр способен давать по **7,5 миллиардов** (!) спор; если все споры пойдут в дело, то уже во **втором поколении** объем дождевиков в **800 раз** превысит объем нашей планеты...



Langermannia gigantea (Pers.) Rostk.
(*Calvatia gigantea*)

«Данный принцип используется в экологии, прежде всего, для того, чтобы охарактеризовать (причем количественно!) потенциальные возможности популяции к росту. Оценивая разность между той численностью, которая могла бы быть достигнута популяцией при сохранении в течение некоторого времени экспоненциального роста, и той, которая реально наблюдалась через это время, можно практически измерить интенсивность смертности (или эмиграции), а проанализировав информацию о динамике смертности, выявить и факторы, ограничивающие рост изучаемой популяции» (Гиляров, 1990, с. 77).



**Алексей Меркурьевич
Гиляров (г.р. 1943)**

МОДЕЛЬ ЭКСПОНЕНЦИАЛЬНОГО РОСТА Мальтуса

Одна из первых моделей динамики роста популяций, предложенная **Т. Мальтусом** в 1798 г.

Численность или плотность популяции $N(t)$ описывается уравнением:

$$\frac{dN}{dt} = (B - D) \cdot N ,$$
$$N(t) = N_0 \cdot \exp(r \cdot t) ,$$

где **B** – коэффициент рождаемости;
D – коэффициент смертности популяции (постоянные величины или в общем случае они могут зависеть от времени t , численности или плотности популяции N).



Томас Роберт Мальтус
(Thomas Robert Malthus,
1766-1834)

Между величинами $r = B - D$ (скорость роста популяции; подчеркнем, что для экспоненциального роста $r = const$) и N очень часто наблюдается статистически достоверная **обратная зависимость**

(интересно отметить, что **единственная популяция, у которой отмечена статистически достоверная **положительная зависимость** этих параметров – это популяция человека!**).

МОДЕЛЬ ОГРАНИЧЕННОГО РОСТА ПОПУЛЯЦИИ

Модель в 1825 г. предложил английский актуарий (страховщик) и математик-самоучка **Бенджамин Гомпертц**, введя в уравнение Мальтуса следующую зависимость для разницы между коэффициентами рождаемости и смертности:

$$r(N) = r \cdot \ln(N / K) / \ln K ,$$

где K – предельное значение характеристики популяции, которое может быть достигнуто при ее росте ($r = \text{const} > 0$).

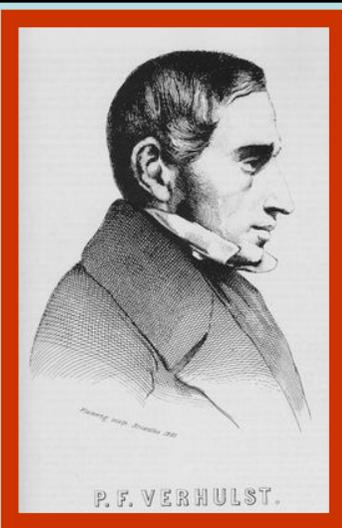
Это уравнение для оценки человеческой смертности до сих пор остается основой всех страховых вычислений.



Бенджамин Гомпертц
Benjamin Gompertz
(1779-1865)

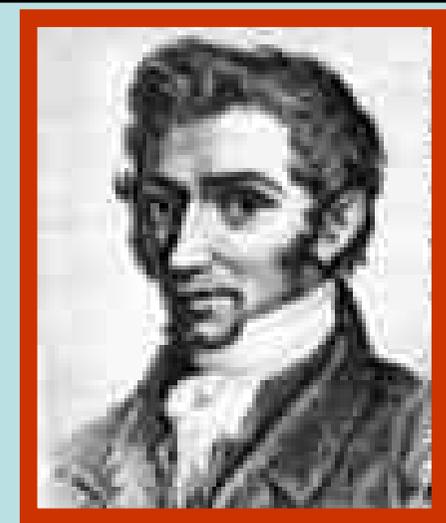
МОДЕЛЬ ЛОГИСТИЧЕСКОГО РОСТА

Эмпирические исследования роста целого ряда популяций показали, что «насыщение» (достижение порогового значения K) происходит гораздо раньше, чем это следует из модели Гомпертца, и в 1835 г. бельгийскими статистиками **Л. Кетлэ** и **П. Ферхюльстом** была предложена модель роста народонаселения, переоткрытая в 1920 г. американцами **Р. Пирлом** и **Л. Ридом** и получившая наименование **модели Ферхюльста – Пирла**.



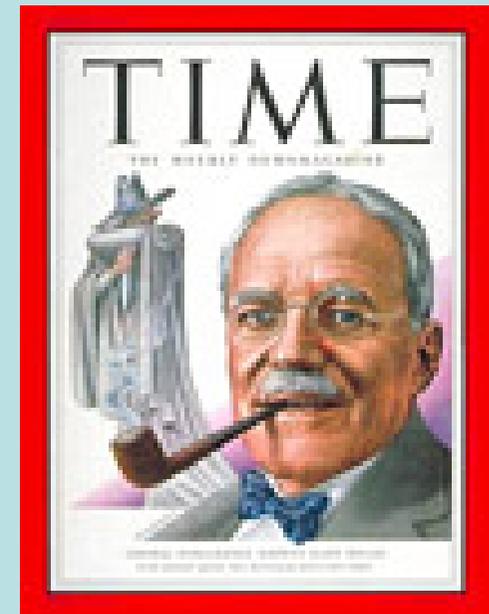
Пьер Ферхюльст
(Pierre-Francois Verhulst,
1804-1849)

Раймонд Пирл
(Raymond Pearl, 1879-1940)



Ламберт Кетле
(Lambert-Adolphe-Jacques
Quetelet, 1796-1874)

Ловелл Рид
(Lowell J. Reed, 1886-1966)



Модель Ферхюльста – Пирла (уравнение динамики численности или плотности популяции при условии ограниченного сверху роста):

$$r(N) = r \cdot (K - N) / K \quad \text{или} \quad r(N) = (a - b \cdot N),$$

где $a = r$, $b = r / K > 0$ – параметры линейной зависимости r от N (см. далее рис., часть а, кривая 1). Тогда

$$dN / dt = (a - b \cdot N) \cdot N = rN \cdot (1 - N / K),$$

$$N(t) = \frac{K}{1 + (K / N_0 - 1) \cdot \exp(-r \cdot t)}.$$

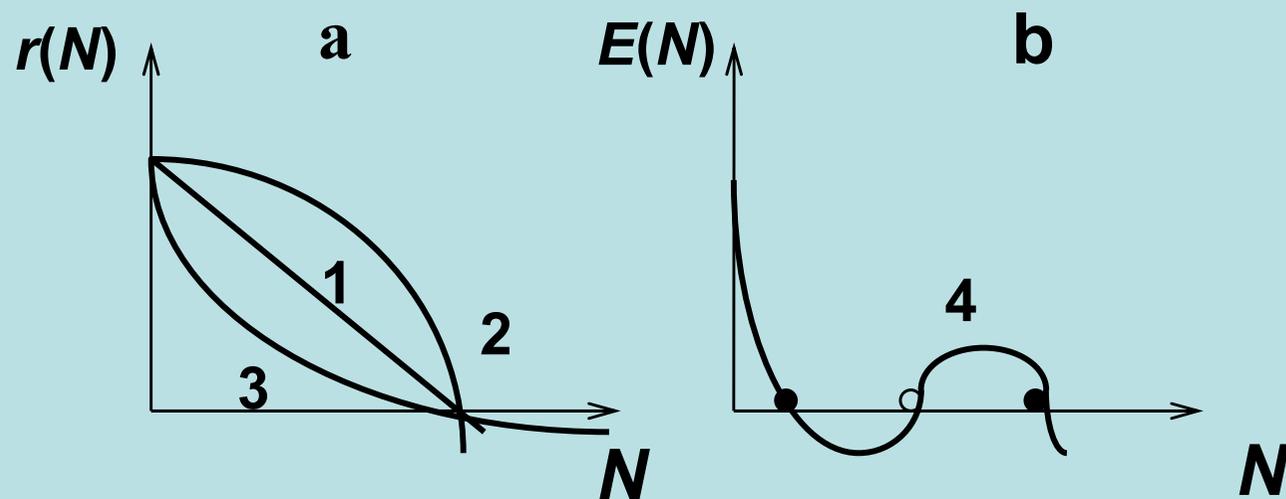


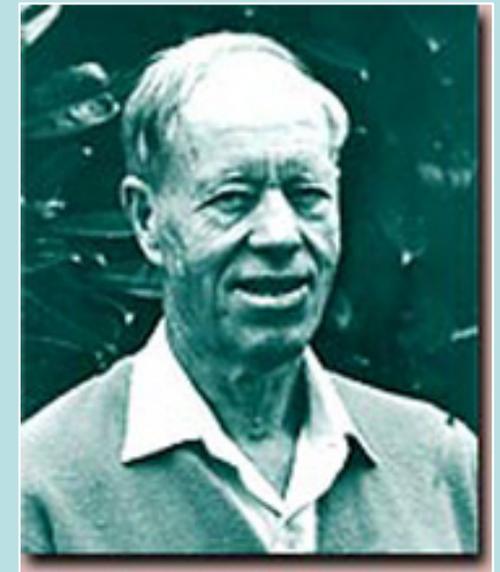
Рис. Два типа зависимости коэффициента прироста от численности популяции (а - монотонная, б - немонотонная; темные точки – устойчивые состояния, светлая – неустойчивое)

Уравнение Ферхюльста – Пирла может быть записано и в более общем виде (не только линейная зависимость r от N ; рис., часть а, кривые 2 и 3):

$$r(N) = r \cdot [1 - \varphi(N)] ,$$

где $\varphi(N)$ – зависимость интенсивности лимитирования от численности или плотности популяции.

Логистическое уравнение с такой функцией $\varphi(N)$ иногда называют **обобщенным уравнением роста Чапмена – Ричардса** и используют как для описания роста отдельных организмов, так и популяций в целом.



Дуглас Чапмен
Douglas G. Chapman
(1920-1996)

УРАВНЕНИЕ РОСТА С НЕМОНОТОННОЙ КРИВОЙ Олли

Уравнение роста с немонотонной кривой Олли имеет еще более общий вид:

$$dN / dt = E(N) \cdot N ,$$

где $N(t)$ – плотность популяции; $E(N)$ – немонотонная кривая типа Олли (рис., часть b, кривая 4), приводящая к возникновению двух и более устойчивых стационарных состояний. Это уравнение получило имя **Уарда Олли (Warder Clyde Allee; 1885-1955)**, так как используется при формализации **принципа агрегации особей**.

Модель логистического роста лежит в основе формализации **закона ограниченного роста Дарвина** – окружающая среда действует как лимитирующий фактор на биоценотический потенциал популяции (прежде всего на потенциал размножения).

МОДЕЛЬ РОСТА ПОПУЛЯЦИИ Лесли

Описание динамики численности или плотности популяции с учетом возрастной структуры; в простейшем случае – это матричный аналог модели Мальтуса. Модель была предложена в 1945 г. Патриком Лесли.



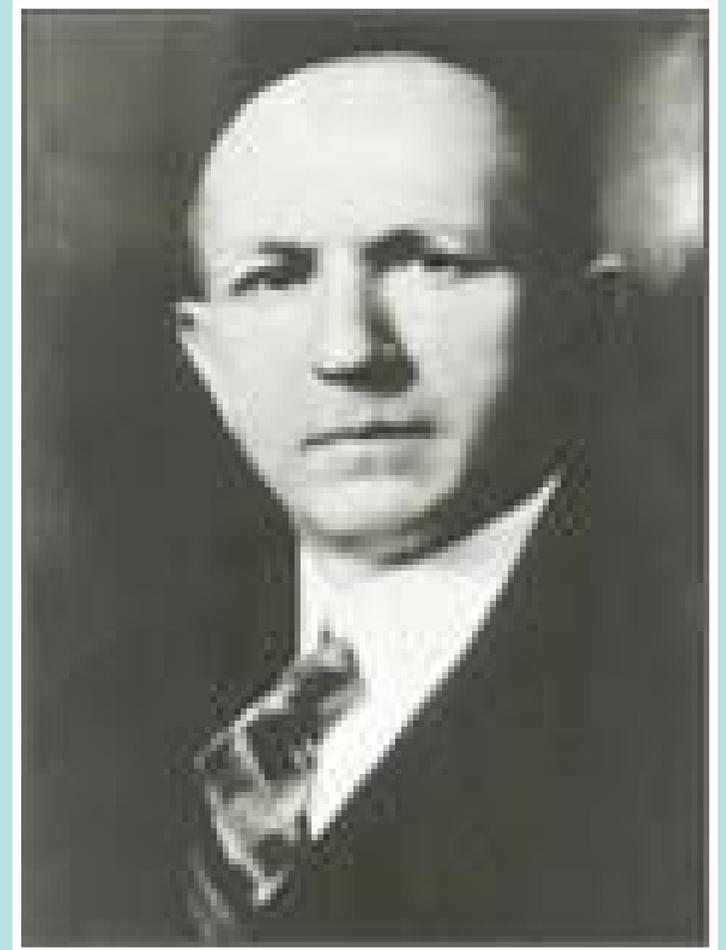
Патрик Лесли
Patrick
H. Leslie
(1890-1974)

В качестве примера укажем на описание возрастной структуры ценопопуляции овсеца Шелля (*Helictotrichon schellianum* [Hack.] Kitag.; Розенберг, 1982).



ЗАКОНА СТАБИЛЬНОСТИ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ Лотки

Модель Лесли лежит в основе формализации **закона стабильности возрастной структуры Лотки** – любая природная популяция стремится к установлению стационарного состояния возрастной структуры (т.е. для популяции существует некоторый стабильный тип распределения организмов по возрастам и реальное состояние колеблется вблизи этого распределения, возвращаясь к нему в тех случаях, когда происходят незначительные его нарушения вследствие посторонних воздействий).



Альфред Джеймс Лотка
Alfred James Lotka (1880-1949)

МОДЕЛИ С ЗАПАЗДЫВАНИЕМ

Класс аналитических моделей, учитывающих «лаг-эффект»

[наблюдающееся практически в каждой популяции запаздывание реакции организмов (рост смертности или замедление размножения) на изменения факторов окружающей среды и физиологически детерминированное (в первую очередь для популяций животных) запаздывание в воспроизводстве потомства (после достижения репродуктивного возраста)].

Теоретические исследования **моделей с запаздыванием** позволяют определить условия возникновения колебательных режимов.



Благодарю за внимание ...