

EKOLOGIA

Ekologia populacji

1/55

Populacja – termin różnie rozumiany

- **W demografii (człowieka):** ludzie zamieszkujący określony rejon: np. populacja Krakowa, populacja Polski południowej, populacja Polski, populacja Europy itd.
- **W genetyce:** grupa krzyżujących się osobników tego samego gatunku, izolowana od innych grup tego gatunku
- **W ekologii:** grupa osobników tego samego gatunku, zamieszkujących ten sam teren i mogących się krzyżować

2/55

Cechy osobnicze vs cechy populacji

Cechy osobnicze:

- wiek
- stadium rozwojowe
- rozmiar
- płeć
- behavior



Cechy populacji:

- liczebność, zagęszczenie
- struktura wiekowa
- stosunek płci
- rozmieszczenie przestrzenne

3/55

Procesy osobnicze i na poziomie populacji

Procesy osobnicze:

- rozwój
- wzrost
- odżywianie
- reprodukcja
- śmierć



Procesy w populacji:

- wzrost liczebności lub (i) zagęszczenia
- zmiany struktury wiekowej
- rozrodczość
- śmiertelność

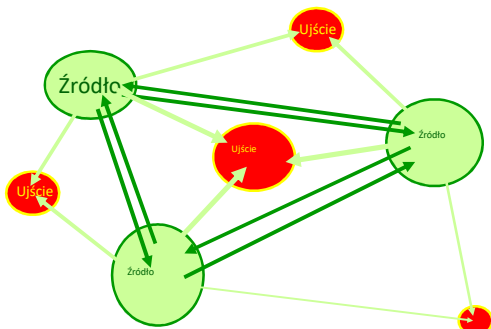
4/55

Metapopulacja – populacja – subpopulacja

- W rzeczywistości organizmy na ogół nie żyją w ściśle izolowanych grupach:
 - ◆ między lokalnymi populacjami następuje wymiana osobników (i przepływ genów) → **metapopulacja**
 - ◆ w obrębie populacji można często wyodrębnić odmienne genetycznie grupy osobników → **subpopulacje**
- **Populacje „źródłowe” i „ujściowe”**

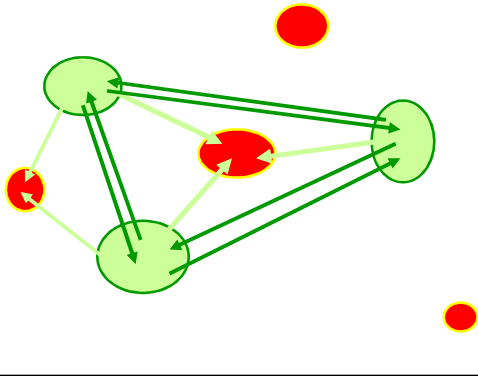
5/55

Funkcjonowanie metapopulacji



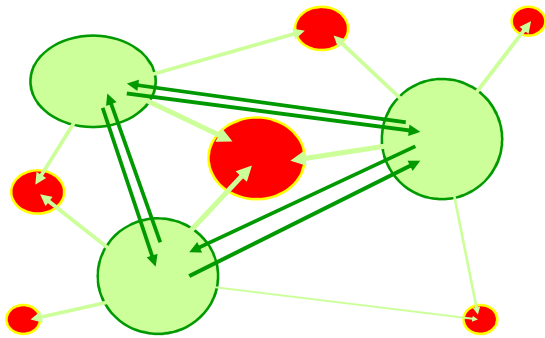
6/55

Funkcjonowanie metapopulacji



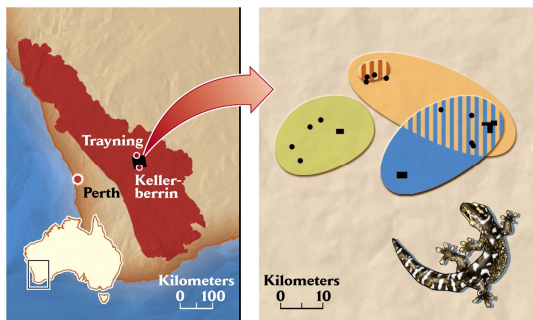
7/55

Funkcjonowanie metapopulacji



8/55

Metapopulacje i subpopulacje



9/55

Co ogranicza obszar występowania populacji?

- Rozkład przestrzenny nadających się do zasiedlenia środowisk
 - Konkurenci
 - Bariery uniemożliwiające rozprzestrzenianie
 - Drapieżniki i pasożyty
- występowanie populacji stanowi podzbiór całkowitego zasięgu gatunku

Każdy z tych czynników determinuje także rozmieszczenie osobników w populacji

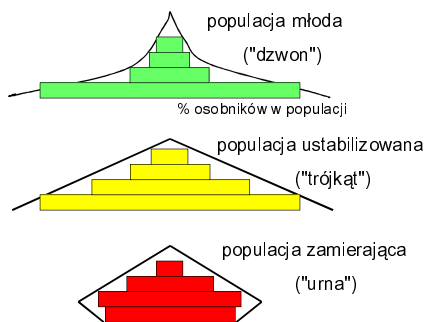
10/55

Struktura populacji

- **Zagęszczenie:** liczba osobników przypadających na jednostkę powierzchni lub objętości (tu problem z 'osobnikami modularnymi' – w tym przypadku lepiej wyrażać zagęszczenie liczbą rametów na jednostkę powierzchni);
- **Struktura wiekowa:**
 - ◆ **stała** (zrównoważona) – gdy proporcje między poszczególnymi klasami wieku nie zmieniają się;
 - ◆ **trwała** (niezmienna) – tylko w populacjach o ustabilizowanej liczebności, gdy liczebność w poszczególnych klasach wieku jest stała

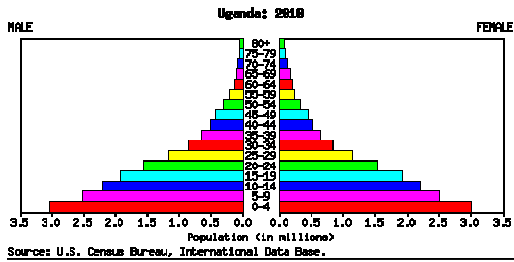
11/55

Struktura wiekowa a potencjał wzrostu



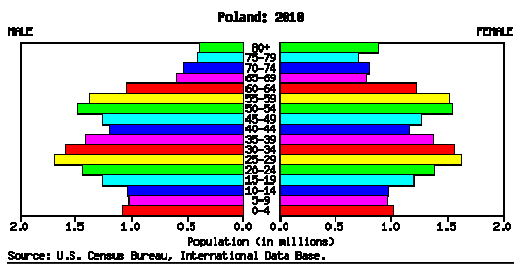
12/55

Piramida wieku dla Ugandy (2010)



13/55

Piramida wieku dla Polski (2010)



14/55

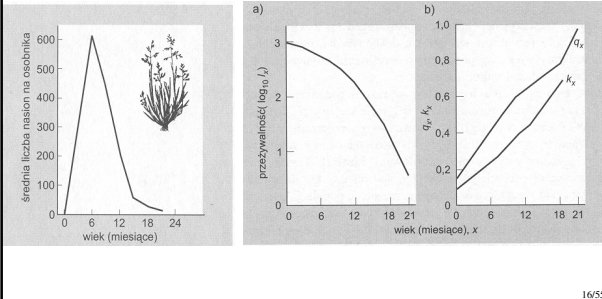
Tabele przeżywania: kohortowe

Tabela 1.1 Tabela przeżywania kohort wiechliny rocznej, P_{0a} annua (Law, 1975, zmodyfikowane)

Klasy wieku (3-miesięczne)	Liczba osobników dożyjących do początku klasy wieku	Względna liczba osobników dożyjących do początku klasy wieku	Względna liczba osobników umierających w klasie wieku x	Wskaźnik śmiertelności d_x/l_x	$\log_{10} a_x$	$\log_{10} l_x$	Siła śmiertelności $\log_{10} a_x - \log_{10} a_{x+1}$	Średnia liczba nasion produkowanych przez osobnika w wieku x
x	a_x	l_x	d_x	q_x	$\log_{10} a_x$	$\log_{10} l_x$	k_x	B_x
0	843	1000	143	0.143	2.926	3.000	0.067	0
1	722	857	232	0.271	2.859	2.933	0.137	300
2	527	625	250	0.400	2.722	2.706	0.222	620
3	316	375	204	0.544	2.500	2.574	0.342	430
4	144	171	107	0.626	2.158	2.232	0.426	210
5	54	64	46.2	0.722	1.732	1.806	0.556	60
6	15	17.8	14.24	0.800	1.176	1.250	0.669	30
7	3	3.56	3.56	1.000	0.477	0.551		10
8	0	0	-					-

15/55

Plodność, przeżywalność (l_x), śmiertelność (q_x) i siła śmiertelności (k_x) w populacji wiechliny

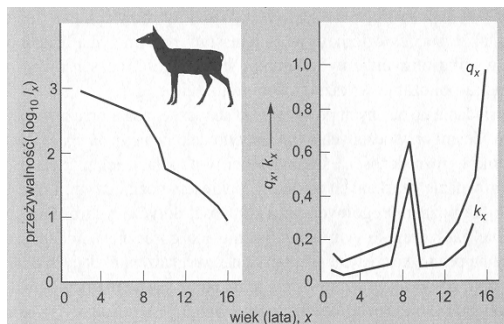


Tabele przeżywania: statyczne

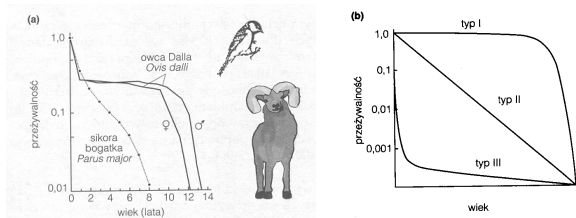
Tabela 1.2 Statyczna tabela przeżywania w populacji jelenia szlachetnego (Lowe, 1969)

x (lata)	x_2	l_x	d_x	q_x	B_x	Dane „wyglądzone”				
						l_x	d_x	q_x	$\log_{10} l_x$	k_x
1	129	1000	116	0,116	0	1000	137	0,137	3,000	0,064
2	114	884	8	0,009	0	863	85	0,097	2,936	0,045
3	113	876	48	0,055	0,311	778	84	0,108	2,891	0,050
4	81	625	23	0,037	0,278	694	84	0,121	2,841	0,056
5	78	605	148	0,245	0,302	610	84	0,137	2,785	0,064
6	59	457	-47	-	0,400	526	84	0,159	2,721	0,076
7	65	504	78	0,155	0,476	442	85	0,190	2,645	0,092
8	55	426	232	0,545	0,358	357	176	0,502	2,553	0,295
9	25	194	124	0,639	0,447	181	122	0,672	2,258	0,487
10	9	70	8	0,114	0,289	59	8	0,141	1,771	0,063
11	8	62	8	0,129	0,283	51	9	0,165	1,708	0,085
12	7	54	38	0,704	0,285	42	8	0,198	1,623	0,092
13	2	16	8	0,500	0,283	34	9	0,247	1,531	0,133
14	1	8	-23	-	0,282	25	8	0,329	1,398	0,168
15	4	31	15	0,484	0,285	17	8	0,492	1,230	0,276
16	2	16	-	-	0,284	9	9	1,000	0,954	-

Przeżywalność (l_x), śmiertelność (q_x) i siła śmiertelności (k_x) w populacji jelenia



Podstawowe typy krzywych przeżywania



19/55

Przewidywane dalsze trwanie życia

x	l'_x	l_x	d_x	q_x	L_x $(l_x + l_{x+1})/2$	T_x	e_x $(T_x/l_x)\alpha$
0	500	100	20	0,20	90	180	1,80
1	400	80	40	0,50	60	90	1,13
2	200	40	30	0,75	25	30	0,75
3	50	10	10	1,00	5	5	0,50
4	0	0	0	-	0	0	-

$$t_{sr} = (d_1 t_1 + d_2 t_2 + \dots + d_n t_n) / (d_1 + d_2 + \dots + d_n)$$

20/55

Sporządzanie tabeli przeżywania na podstawie danych z rocznika statystycznego

TABL. 94 (153). ZGONY WEDŁUG WIEKU I PŁCI
DEATHS BY AGE AND SEX

Lp. No	WYSZCZEGÓLNIENIE SPECIFICATION	Ogółem Total	na 100 tys. ludności danej płci						
			0-4 lat 0 years	1-4	5-9	10-14	15-19	20-24	25-29
1	OGÓŁEM TOTAL	1980 993	2548	80	40	32	71	116	137
2		1990 1024	1934	59	27	29	69	104	119
3		2000 962	811	31	17	19	52	78	89
4		2010 983	498	20	12	15	44	65	70
5		2012 999	464	19	11	14	45	62	69
6		2013 1006	456	18	9	15	45	61	67
7	Mężczyźni Males	1980 1101	2879	90	48	41	103	181	214
8		1990 1133	2159	68	33	35	102	168	187
9		2000 1054	883	35	21	23	74	123	137
10		2010 1072	539	21	13	18	66	107	112
11		2012 1081	501	23	13	16	65	99	111
12		2013 1082	493	20	11	17	66	99	105
13	Kobiety Females	1980 890	2199	69	32	23	36	48	58
14		1990 921	1696	50	22	22	35	38	49
15		2000 876	734	27	13	14	29	31	39
16		2010 899	454	19	10	12	21	22	27
17		2012 919	424	14	10	12	23	23	26
18		2013 934	416	17	8	13	24	22	27

... i tak dalej dla wszystkich klas wiekowych. Dane o śmiertalności wpisujemy jako d_x do tabeli przeżywania.

21/55

Sporządzanie tabeli przeżywania na podstawie danych z rocznika statystycznego

przedział	x	dx/100 000	dx/1000/5lat	$l^i x$	l^x	dx	qx	L^x	T^x	ex
0-4	0	464	2320	183340	100000.0	1265.4	0.0127	99367.3	1565285.8	78
5-9	1	9	45	181020	98734.6	24.5	0.0002	98722.3	1465918.5	74
10-14	2	15	75	180975	98710.0	40.9	0.0004	98689.6	1367196.2	69
15-19	3	45	225	180900	98669.1	122.7	0.0012	98607.8	1268506.6	64
20-24	4	61	305	180675	98546.4	186.4	0.0017	98463.2	1168090.8	59
25-29	5	67	335	180370	98380.1	182.7	0.0019	98288.7	1071435.6	54
30-34	6	86	430	180035	98197.3	234.5	0.0024	98080.1	973146.9	50
35-39	7	134	670	179605	97962.8	365.4	0.0037	97780.1	875066.8	45
40-44	8	224	1120	178935	97597.4	610.9	0.0063	97291.9	777266.7	40
45-49	9	368	1840	177815	96906.5	1003.6	0.0103	96484.7	679994.8	35
50-54	10	620	3100	175975	95902.9	1690.8	0.0176	95137.4	583510.1	30
55-59	11	964	4820	172875	94292.0	2629.0	0.0279	92977.5	488372.7	26
60-64	12	1429	7145	168055	91663.0	3897.1	0.0425	89714.5	395356.2	22
65-69	13	1990	9950	160910	87765.9	5427.1	0.0618	85052.4	305680.7	17
70-74	14	2845	14225	150960	82338.8	7758.8	0.0942	78459.4	220628.3	13
75-79	15	4402	22010	136735	74580.0	12005.0	0.1810	68577.5	142168.9	10
80-84	16	7433	37165	114725	62575.0	20271.1	0.3239	52439.5	73591.4	6
>85	17	15512	77560	77560	42303.9	42303.9	1.0000	21152.0	21152.0	3
	18				0.0					

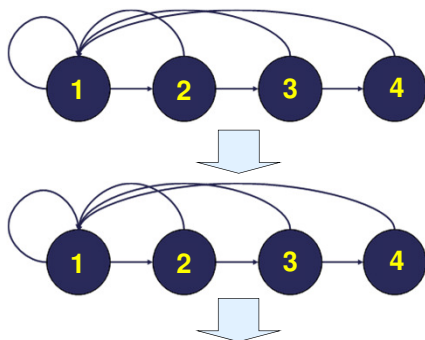
22/55

Zadanie

- Sporządzić tabelę przeżywania dla własnego rocznika i płci na podstawie danych z rocznika statystycznego
- Oszacować dalsze trwanie życia dla kolejnych klas wiekowych
- Sprawdzić tabelę przez niezależne obliczenie średniej długości życia
- Sporządzić wykres przeżywalności w latach

23/55

Historia życia osobników w populacji



24/55

Jak obliczyć liczebność populacji w kolejnych klasach wieku?

$$N_{0,t+1} = N_{0,t} \times F_0 + N_{1,t} \times F_1 + \dots + N_{n,t} \times F_n$$

$$N_{1,t+1} = N_{0,t} \times P_0$$

$$N_{2,t+1} = N_{1,t} \times P_1$$

...

$$N_{n,t+1} = N_{n-1,t} \times P_{n-1}$$

$$\begin{bmatrix} F_0 & F_1 & \dots & F_n \\ P_0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & P_1 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & 0 & P_n & 0 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} n_0 \\ n_1 \\ \dots \\ n_n \end{bmatrix}$$

→ Dominująca wartość własna macierzy projekcji λ (w przybliżeniu N_{t+1}/N_t dla ustabilizowanej struktury wieku)

25/55

Dopuszczalna eksploatacja populacji

Przykład: obliczyć dopuszczalną eksploatację populacji płetwala błękitnego

Klasy wieku: 0-1 2-3 4-5 6-7 8-9 10-11 12+

0	0	0,19	0,44	0,5	0,5	0,45
0,77	0	0	0	0	0	0
0	0,77	0	0	0	0	0
0	0	0,77	0	0	0	0
0	0	0	0,77	0	0	0
0	0	0	0	0,77	0	0
0	0	0	0	0	0,77	0,78

→ $\lambda = 1,0072$ → maksymalna eksploatacja: $100 \times (\lambda - 1) / \lambda = 0,71\%$

26/55

Dynamika liczebności populacji

- Liczebność populacji jest wypadkową śmiertelności (d) i rozrodności (b) oraz imigracji (I) i emigracji (E):

$$N_{t+1} = N_t + b - d + I - E$$

- Tempo zmian liczebności zależy od liczby osobników potomnych w pokoleniu $T+1$ przypadających na jednego osobnika w pokoleniu poprzednim → **współczynnik reprodukcji netto**:

$$R_0 = N_{T+1} / N_T$$

- R_0 można też obliczyć sumując liczbę osobników potomnych rodzonych w kolejnych klasach wieku:

$$R_0 = \sum_x m_x$$

- $R_0 = 1$ → populacja ustabilizowana
- $R_0 < 1$ → liczebność populacji maleje
- $R_0 > 1$ → liczebność populacji rośnie

27/55

Wewnętrzne tempo wzrostu populacji

- W danych warunkach środowiskowych, przy nieograniczonych zasobach każda populacja realizuje maksymalne możliwe tempo wzrostu – jest to **wewnętrzne tempo wzrostu populacji r**
- r zależy od gatunku (maksymalna teoretycznie możliwa reprodukcja i minimalna teoretycznie możliwa śmiertelność) oraz od środowiska (faktycznie możliwa do zrealizowania w danych warunkach rozrodczość i śmiertelność)

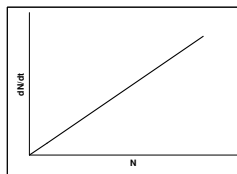
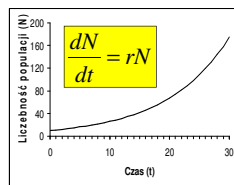
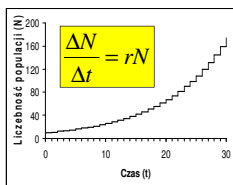
$$r = \frac{\log(\text{średnia_liczba_potomstwa_na_osobnika})}{\text{czas_trwania_pokolenia}} = \frac{\ln R_0}{T}$$

→ zmiana liczebności w czasie $t = \text{wewnętrzne tempo wzrostu} \times \text{liczebność}$

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = rN$$

28/55

Dynamika populacji – model wykładniczy



29/55

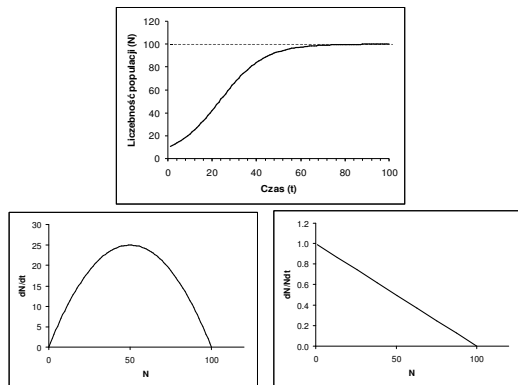
Populacje żyją na ogół w środowiskach o ograniczonych zasobach → model logistyczny

- Pojemność środowiska, K** (*ang. carrying capacity*) – maksymalna liczebność populacji, jaka może istnieć w danym środowisku:
 - wraz ze zbliżaniem się liczebności do K nasila się konkurencja → dostępne do zasiedlenia środowisko jest już pomniejszone o N_t osobników:

$$\frac{dN}{dt} = rN \frac{K - N}{K}$$

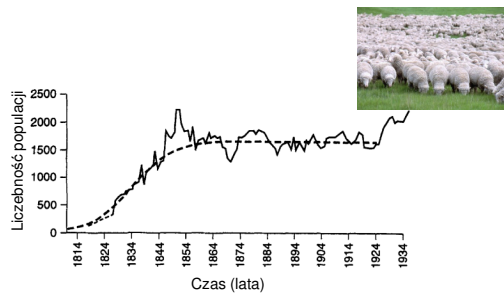
30/55

Logistyczny model wzrostu liczebności populacji



31/55

Dynamika populacji w rzeczywistości: zależność od zagęszczenia

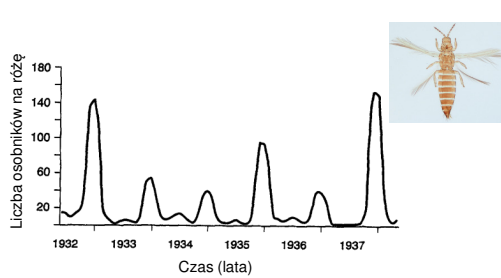


Dynamika populacji owiec po ich sprowadzeniu na Tasmanię

Davidson, 1938; fot.: lifeasahuman.com

32/55

Dynamika populacji w rzeczywistości: brak zależności od zagęszczenia



Dynamika przyłżeńców (Thysanoptera) na różach w Australii

Davidson and Andrewartha, 1948; fot.: <http://www.oztrips.org>

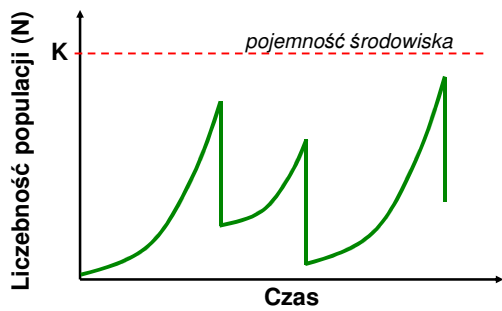
33/55

Czynniki determinujące liczebność populacji

- **Niezależne od zagęszczenia** (hipoteza Andrewarthy i Bircha, 1954):
 - ◆ liczebność populacji jest wciąż redukowana przez zaburzenia środowiskowe, dzięki którym nigdy nie dochodzi do osiągnięcia liczebności K
- **Zależne od zagęszczenia** → regulacja liczebności populacji (hipoteza Lacka, 1954)
 - ◆ liczebność populacji wzrasta aż do osiągnięcia liczebności K , kiedy dalszy wzrost jest niemożliwy ze względu na ograniczone zasoby (wyczerpujące się zasoby pokarmowe, brak siedlisk itp.)

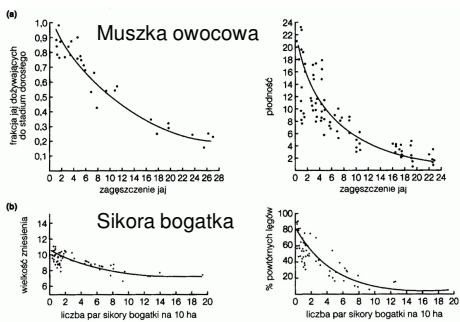
34/55

Regulacja niezależna od zagęszczenia



35/55

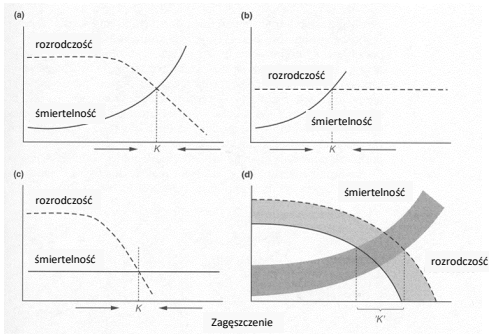
Regulacja zależna od zagęszczenia



Figs. 1. Zależność od zagęszczenia: (a) przeżywalności i płodności w populacji muszki owocowej (*Drosophila melanogaster*), i (b) płodności w populacji sikory bogatki (*Parus major*)

36/55

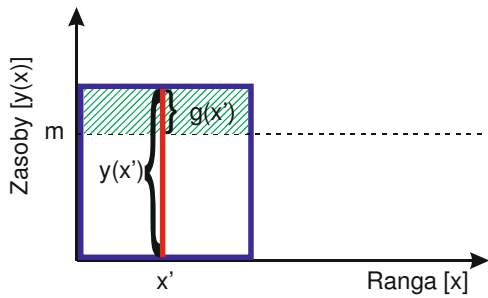
Zależność od zagęszczenia może być różnie realizowana



Begon, Townsend, Mortimer. 1996. Ecology.

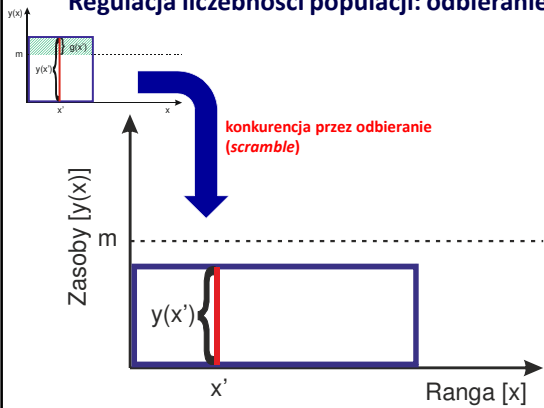
37/55

Regulacja liczebności populacji: model łownickiego

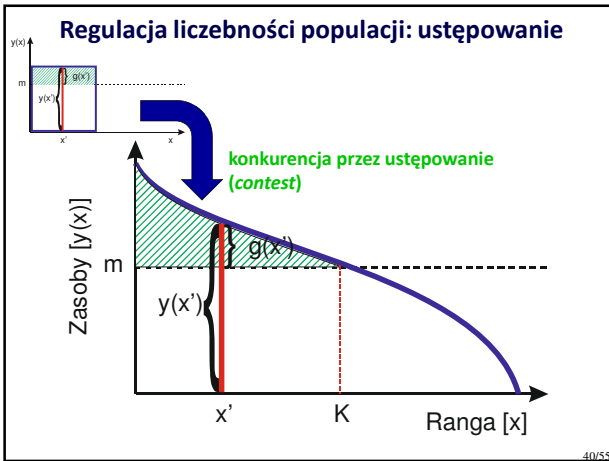


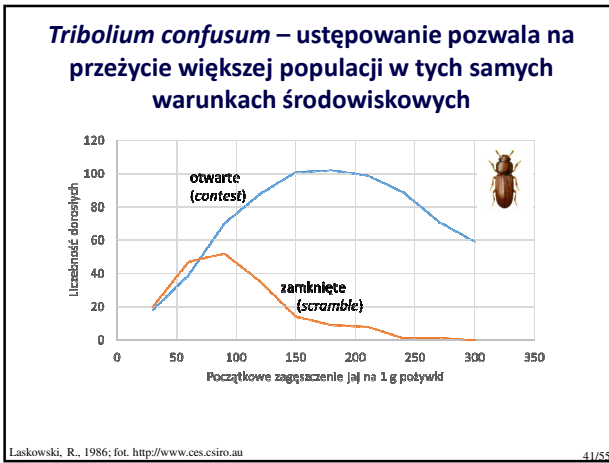
38/55

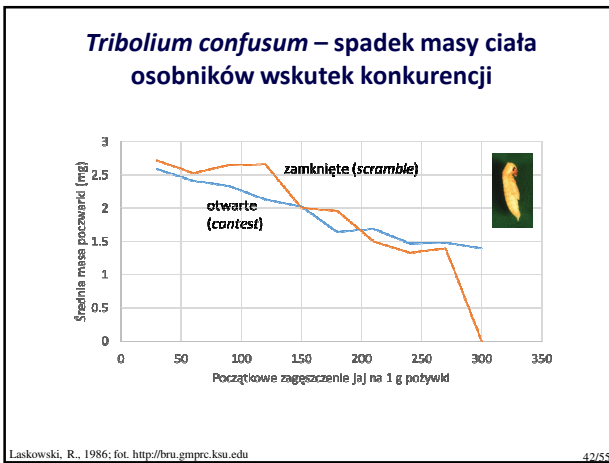
Regulacja liczebności populacji: odbieranie



39/55





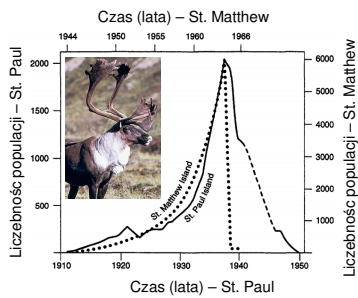


Konkurencja wewnątrzgatunkowa

- Przedmiotem konkurencji mogą być rozmaite zasoby, gdy ich ilość dostępna dla populacji jest ograniczona
- Zasada wzajemności → **wszyscy tracą**:
 - zmniejszenie udziału osobników w tworzeniu następnych pokoleń
- **Sukces reprodukcyjny osobnika w warunkach konkurencji zależy od jego względnego dostosowania**
- Nacisk konkurencji rośnie wraz ze wzrostem zagęszczenia populacji
- Konkurencja przez odbieranie (*scramble*) może prowadzić do ekstynkcji populacji

43/53

Dynamika populacji a zasoby



Dynamika reniferów na wyspach St. Matthew i St. Paul

Scheffer, 1951; Klein, 1968; fot.: Encyclopedia of life (<http://eol.org>)

44/53

Ekstynkcje populacji

- Prawdopodobieństwo ekstynkcji **maleje ze wzrostem**:
 - ◆ **wewnętrznego tempa wzrostu r**
 - ◆ **pojemności środowiska (wielkości stałej K)**
- Prawdopodobieństwo ekstynkcji **rośnie ze wzrostem tempa zmian środowiskowych**
- Czynniki stochastyczne (losowe) mogące wpływać na dynamikę populacji i prawdopodobieństwo ekstynkcji:
 - ◆ **Demograficzne** (stałe wartości F_i i P_i , ale różne faktycznie realizowane);
 - ◆ **Środowiskowe** (losowe zmiany F_i i P_i);
 - ◆ **Genetyczne** (losowe zmiany F_i i P_i).

45/53

Konkurencja międzygatunkowa

- Zasada „jedna nisza - jeden gatunek” – trzy możliwości rozwiązania konfliktu:
 - ◆ Konkurencyjne wypieranie (np. *Tribolium*)
 - ◆ Podział zasobów (np. kraby, lasówki)
 - ◆ Rozchodzenie się cech (np. zięby Darwina)
- W jakich warunkach możliwa jest koegzystencja gatunków konkurujących o te same zasoby?
 - ◆ model Lotki-Volterra

46/55

Konkurencyjne wypieranie: dwa gatunki *Tribolium*

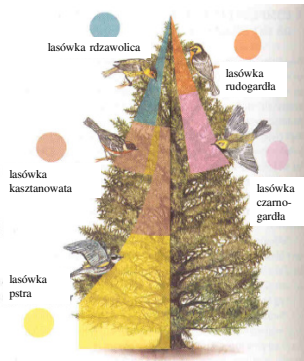
Mikroklimat	Procentowy udział gatunku	
	<i>T. confusum</i>	<i>T. castaneum</i>
Gorący i wilgotny	0	100
Umiarkowany i wilgotny	14	86
Chłodny i wilgotny	71	29
Gorący i suchy	90	10
Umiarkowany i suchy	87	13
Chłodny i suchy	100	0

47/55

Podział zasobów: trzy gatunki krabów pustelników – liczba osobników w zależności od cech środowiska

Siedlisko	<i>Pagarus hirsutiusculus</i>	<i>Pagarus beringanus</i>	<i>Pagarus granosimanus</i>
	muszle ślimaka <i>Littorina sitkana</i>		
Wyższe partie litoralu z udziałem brunatnicy <i>Hedophyllum sessile</i>	20	0	0
Głębsze partie litoralu	10	16	2
Duże głazy w środkowej części litoralu	6	0	2
muszle ślimaka <i>Searlesia dira</i>			
Głębsze partie litoralu	0	18	1
Płytsze części środkowego litoralu	0	0	26

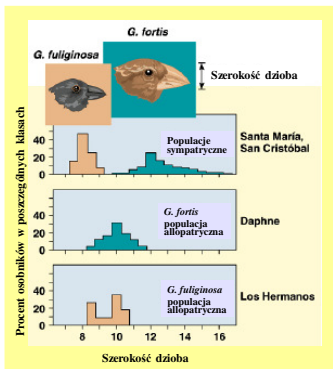
Podział zasobów: pięć gatunków północnoamerykańskich lasówek na świerku



MacArthur, 1958, Ecology.

49/55

Rozchodzenie się cech: zięby na wyspach Galapagos



Grant i Grant, 2002, Pearson Education, Inc. (Benjamin Cummings)

50/55

Konkurencja międzygatunkowa – model Lotki-Volterra

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \frac{K_1 - N_1 - \alpha_{1,2} N_2}{K_1}$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \frac{K_2 - N_2 - \alpha_{2,1} N_1}{K_2}$$

$$\frac{dN_1}{dt} = 0 \Leftrightarrow r_1 N_1 \frac{K_1 - N_1 - \alpha_{1,2} N_2}{K_1} = 0$$

$$\frac{dN_2}{dt} = 0 \Leftrightarrow r_2 N_2 \frac{K_2 - N_2 - \alpha_{2,1} N_1}{K_2} = 0$$

1. $r_1 = 0$

1. $r_2 = 0$

2. $N_1 = 0$

2. $N_2 = 0$

3. $K_1 - N_1 - \alpha_{1,2} N_2 = 0$

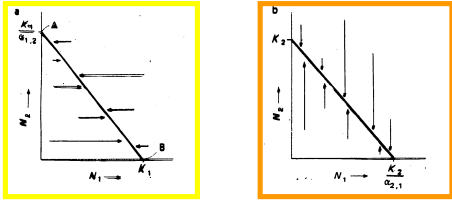
3. $K_2 - N_2 - \alpha_{2,1} N_1 = 0$

$\Rightarrow N_1 = K_1 - \alpha_{1,2} N_2$

$\Rightarrow N_2 = K_2 - \alpha_{2,1} N_1$

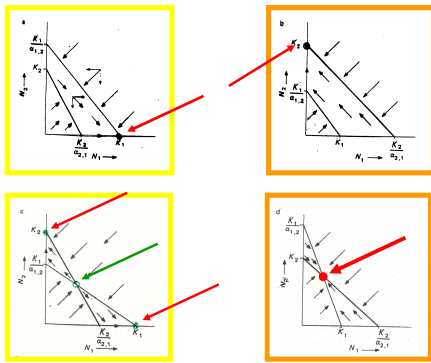
51/55

Izolinie $dN/dt = 0$ dla konkurujących populacji wg modelu Lotki-Volterra



52/55

Poszukiwanie punktów równowagi stabilnej dla dwugatunkowego układu



53/55

Inne układy wielogatunkowe i ich konsekwencje

- Drapieżnictwo – model Lotki-Volterra:

$$\frac{dn}{dt} = rn - cnN$$

$$\frac{dN}{dt} = \beta cnN - mN$$

- Parazytydy: specjalny przypadek drapieżnictwa
 - Pasożytnictwo (hipoteza Hamiltona: ewolucja płci)
 - Roślinożerność („wyścig zbrojeń” – substancje toksyczne/detoksykacja)
- Koewolucja (hipoteza Czerwonej Królowej)

54/55

■ Mutualizm

- ◆ symbiozy metaboliczne
 - ◆ powstanie Eucaryota z Proteobacteria i Cyanobacteria
 - ◆ porosty – symbioza glonów z grzybami
 - ◆ mikoryza (endo- i ekto-)
- ◆ Zoogamia i zoochoria
- ◆ Komensalizm

55/55
