# Особенности динамики лесных насекомых-ксилофагов: альтруизм и вспышки массового размножения

[1]Садовский Михаил Георгиевич

[1]Институт вычислительного моделирования СО РАН

4 июня 2015



Выход из-за печки
Что такое популя-ция/сообщество?
Что такое динамика сообщества?
Теория отбора как она есть
Monochamus urussovi
Жизненный цикл
Интимные детали из семейной жизни
Вспышки массового размножения
Что делать, если кормовая база мала, а жуков много?
Заключение

# Краткое содержание

## Выход из-за печки

Что такое популяция/сообщество?

Что такое динамика сообщества?

Теория отбора как она есть

## Monochamus urussovi

Жизненный цикл

Интимные детали из семейной жизни

## Вспышки массового размножения

Что делать, если кормовая база мала, а жуков много?



Выход из-за печки
Что такое популя-ция/сообщество?
Что такое динамика сообщества?
Теория отбора как она есть
Monochamus urussovi
Жизненный цикл
Интимные детали из семейной жизни
Вспышки массового размножения
Что делать, если кормовая база мала, а жуков много?
Заключение

# Что такое популяция?

Популяция — множество особей одного вида, проживающее на (сравнительно) компактной территории, такое что **все** его особи потенциально могут дать потомство.

## Принципиально важным имманентным свойством популяции является то обстоятельство, что:

- все особи живут в «окружающей среде»;
- все особи связаны отношениями (трофическими, репродуктивными, территориальными и т. п.);
- популяция представляет собой сравнительно устойчивое биологическое явление (про виды устойчивости ниже);



Выход из-за печки
Что такое популя-ция/сообщество?
Что такое динамика сообщества?
Теория отбора как она есть
Monochamus urussovi
Жизненный цикл
Интимные детали из семейной жизни
Вспышки массового размножения
Что делать, если кормовая база мала, а жуков много?
Заключение

## Что такое сообщество?

Сообщество — это набор популяций разных видов, проживающих на (сравнительно) компактной территории, такое что **все** его особи (разных видов) связаны отношениями.

## Отношения в сообществе бывают

- трофические — особи одного вида питаются особями другого; это отношения типа *хищник–жертва* либо *паразит–хозяин* и т. п.
- конкурентные — особи разных видов потребляют один и тот же ресурс, а пряников, как всегда, не хватает на всех ©;
- прямые и непрямые: пример прямых — отношения типа *хищник–жертва*, пример непрямых — отношения типа конкуренции за субстрат (особи узнают о существовании друг друга только по тому, что в привычном месте не оказалось еды. . . );



Выход из-за печки
Что такое популя-ция/сообщество?
Что такое динамика сообщества?
Теория отбора как она есть
Monochamus urussovi
Жизненный цикл
Интимные детали из семейной жизни
Вспышки массового размножения
Что делать, если кормовая база мала, а жуков много?
Заключение

# Наблюдения и демография

## Что характеризует популяцию?

- Да никто точно не знает...
- Можно ежегодно (точнее, раз в сезон размножения) подсчитывать численность особей данного вида.
- Хватит ли этого?



Выход из-за печки
Что такое популя-ция/сообщество?
Что такое динамика сообщества?
Теория отбора как она есть
Monochamus urussovi
Жизненный цикл
Интимные детали из семейной жизни
Вспышки массового размножения
Что делать, если кормовая база мала, а жуков много?
Заключение

# Наблюдения и демография

## Что характеризует популяцию?

- Да никто точно не знает...
- Можно ежегодно (точнее, раз в сезон размножения) подсчитывать численность особей данного вида.
- Хватит ли этого?

## Что характеризует сообщество?

- Да никто точно не знает...
- Можно ежегодно (точнее, раз в сезон размножения) подсчитывать численность особей разных видов.
- Можно (и нужно) указывать тип отношений, связывающих особей разных видов.
- Хватит ли этого?



Выход из-за печки
Что такое популя-ция/сообщество?
Что такое динамика сообщества?
Теория отбора как она есть
Monochamus urussovi
Жизненный цикл
Интимные детали из семейной жизни
Вспышки массового размножения
Что делать, если кормовая база мала, а жуков много?
Заключение

Выход из-за печки
Что такое популя-ция/сообщество?
Что такое динамика сообщества?
Теория отбора как она есть
Monochamus urussovi
Жизненный цикл
Интимные детали из семейной жизни
Вспышки массового размножения
Что делать, если кормовая база мала, а жуков много?
Заключение

## Конструирование моделей

- Пусть нам известны нужные переменные, характеризующие сообщество (и пусть они измеримы).
- Пусть нам известен «оператор сдвига»: способность предсказать (однозначно) изменение нужных переменных на следующем шаге времени, по текущему состоянию.
- К нашим услугам весь арсенал средств математического моделирования.
- Беда в том, что фактически все модели не имеют ничего общего с биологической реальностью.

# Динамика сообщества: от демографии к моделям



## Конструирование моделей: в чём проблема?

- Уравнения на численность — проклятие матэкологии.
- ОДУ требует, чтобы распределение особей по пространству было равновесным (и устойчивым).
- Модели «реакция+диффузия» требуют, чтобы особи перемещались бессмысленно и случайно.
- Выход — уравнения с наследованием.

Выход из-за печки
Что такое популя-ция/сообщество?
Что такое динамика сообщества?
Теория отбора как она есть
Monochamus urussovi
Жизненный цикл
Интимные детали из семейной жизни
Вспышки массового размножения
Что делать, если кормовая база мала, а жуков много?
Заключение

# Динамика сообщества: от демографии к моделям



## Конструирование моделей: в чём проблема?

- Уравнения на численность — проклятие матэкологии.
- ОДУ требует, чтобы распределение особей по пространству было равновесным (и устойчивым).
- Модели «реакция+диффузия» требуют, чтобы особи перемещались бессмысленно и случайно.
- Выход — уравнения с наследованием.

Уравнения с наследованием: «Демон Дарвина». Идея оптимальности и естественный отбор (Горбань, Хлебопрос, М.: Наука, 1988); Selection Theorem for Systems with Inheritance, *Math. Model. Nat. Phenom., Vol. 2, No. 4*, 2007, pp. 1-45.; есть и на русском...

Выход из-за печки
Что такое популя-ция/сообщество?
Что такое динамика сообщества?
Теория отбора как она есть
Monochamus urussovi
Жизненный цикл
Интимные детали из семейной жизни
Вспышки массового размножения
Что делать, если кормовая база мала, а жуков много?
Заключение

# Теоремы об отборе

Всё, что наследуется, в обязательном порядке подвергается отбору. Отбор не роскошь, не движущий фактор эволюции и не прочие выдумки; отбор — динамическое следствие наследования.

Способы наследования нас не очень волнуют; в биологии чаще всего — генетика.

Наследуются так называемые наследуемые единицы.

Ключевой вопрос: что будет с набором наследуемых единиц, если их отпустить «в свободное плавание»?

Теорема (первая): если вначале приготовить (быть может, искусственно) непрерывное (= бесконечно большое сколь угодно близких) разнообразие наследуемых единиц, то в силу отбора **в обязательном порядке** из них останется только дискретный набор.



Выход из-за печки
Что такое популя-ция/сообщество?
Что такое динамика сообщества?
Теория отбора как она есть
Monochamus urussovi
Жизненный цикл
Интимные детали из семейной жизни
Вспышки массового размножения
Что делать, если кормовая база мала, а жуков много?
Заключение

# Теоремы об отборе

Всякая наследуемая единица — наследуемая в течение некоторого характерного времени. Время измеряют в числе поколений.

Всякая наследуемая единица имеет ключевую характеристику — свой коэффициент размножения (net reproduction): среднее на одну особь число потомков **за достаточно длинное** число поколений.

Теорема (вторая): у тех наследуемых единиц, которые выжили (либо выживут) в ходе отбора, коэффициент размножения равен единицу (в дискретном времени) или нулю (в непрерывном времени). У всех остальных он меньше единицы (меньше нуля, соответственно).

Теорема (третья): все наследуемые единицы либо эволюционно устойчивы, либо неустойчивы.



Выход из-за печки
Что такое популя-ция/сообщество?
Что такое динамика сообщества?
Теория отбора как она есть
Monochamus urussovi
Жизненный цикл
Интимные детали из семейной жизни
Вспышки массового размножения
Что делать, если кормовая база мала, а жуков много?
Заключение

# Стратегии поведения (в широком смысле)

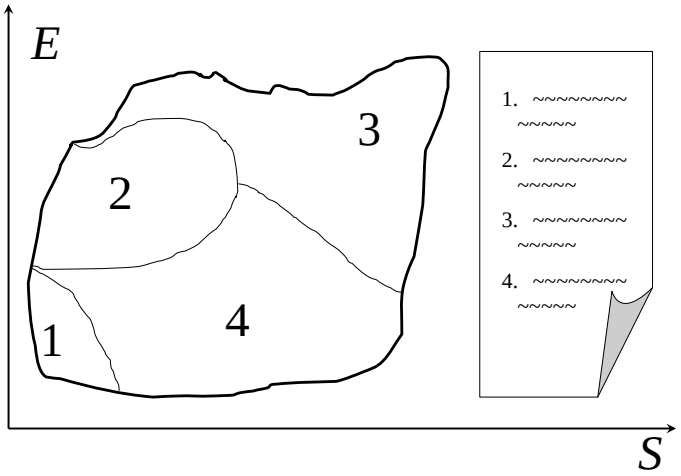
Стратегия поведения — это набор возможных способов поведения плюс правило выбора одного из этих способов.

Способы поведения различаются масштабом времени, на котором они оказывают эффективное воздействие.

Важно! Способы поведения оказывают непосредственное влияние на коэффициент размножения. То есть, стратегическое поведение должно являться наследуемой единицей.

Стратегию можно себе представлять как карту, заданную в координатах «*внешние условия – внутреннее состояние*».

Стратегии бывают паритетные и непаритетные.






Выход из-за печки
Что такое популяция/сообщество?
Что такое динамика сообщества?
Теория отбора как она есть
Monochamus urussovi
Жизненный цикл
Интимные детали из семейной жизни
Вспышки массового размножения
Что делать, если кормовая база мала, а жуков много?
Заключение

## Стратегии паритетные и непаритетные

- Паритетная стратегия — это такая стратегия, при которой все особи находятся в одинаковых для размножения условиях (нет «избранных»).
- Непаритетная стратегия — это такая стратегия, при реализации которой часть особей «добровольно» уступает свою долю ресурсов в пользу других особей.

Непаритетная стратегия — типичный пример альтруизма. Со всей кучей слов, наговоренных по этому поводу (зачастую довольно бессмысленных).



Выход из-за печки
Что такое популя-ция/сообщество?
Что такое динамика сообщества?
Теория отбора как она есть
Monochamus urussovi
Жизненный цикл
Интимные детали из семейной жизни
Вспышки массового размножения
Что делать, если кормовая база мала, а жуков много?
Заключение

# Жуки *Monochamus urussovi* — пример непаритетной стратегии

Взрослая особь живёт два – три месяца, питается также четыре – пять раз. Откладывает яйца и благополучно уходит в мир иной. Личинки живут в деревья, под корой и в толще древесины, личиночная стадия может продолжаться до двух лет, куколки **не** зимуют.



Выход из-за печки
Что такое популя-ция/сообщество?
Что такое динамика сообщества?
Теория отбора как она есть
Monochamus urussovi
Жизненный цикл
Интимные детали из семейной жизни
Вспышки массового размножения
Что делать, если кормовая база мала, а жуков много?
Заключение

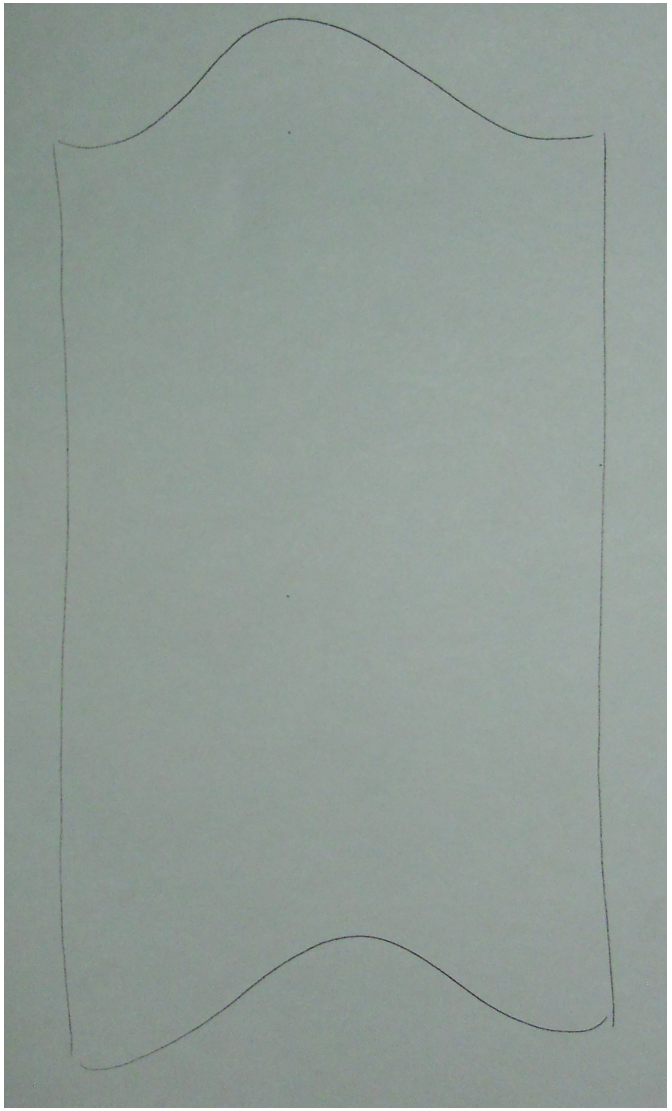
# Всё не так просто...

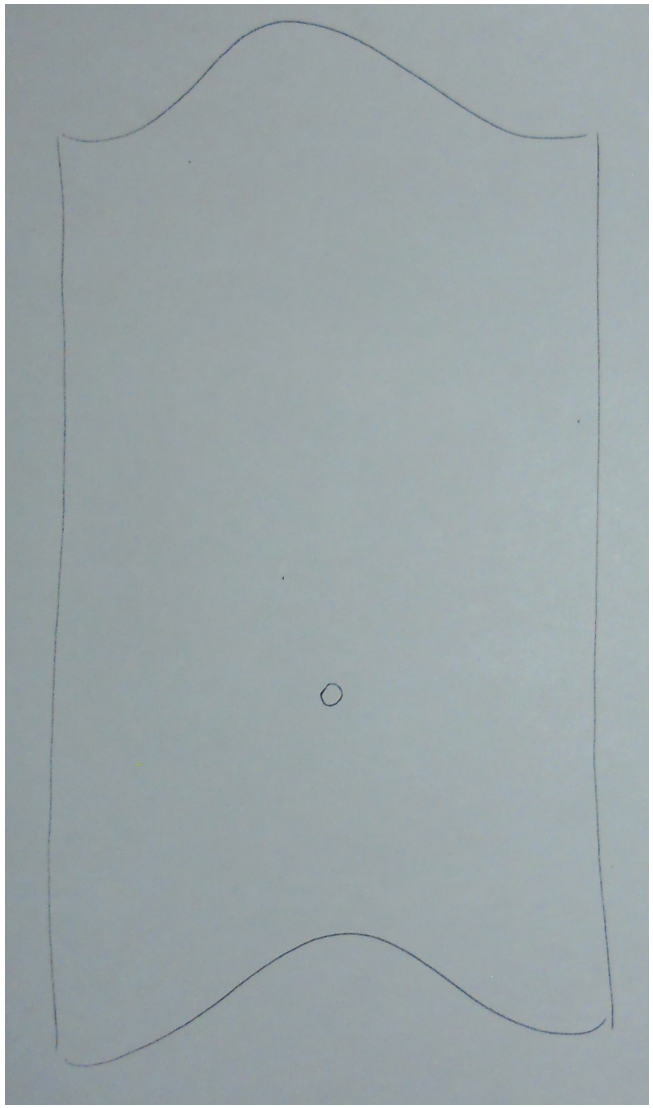
Самец проделывает леток, затем прогрызает кладочный ход (длина до 10 см). К нему налетают самки, которых он оплодотворяет, не отрываясь от работы. Каждая самка откладывает одно-два яйца и улетает к другому самцу.



Выход из-за печки
Что такое популя-ция/сообщество?
Что такое динамика сообщества?
Теория отбора как она есть
Monochamus urussovi
Жизненный цикл
Интимные детали из семейной жизни
Вспышки массового размножения
Что делать, если кормовая база мала, а жуков много?
Заключение

# Как устроена семейная жизнь жуков-ксилофагов, часть 1

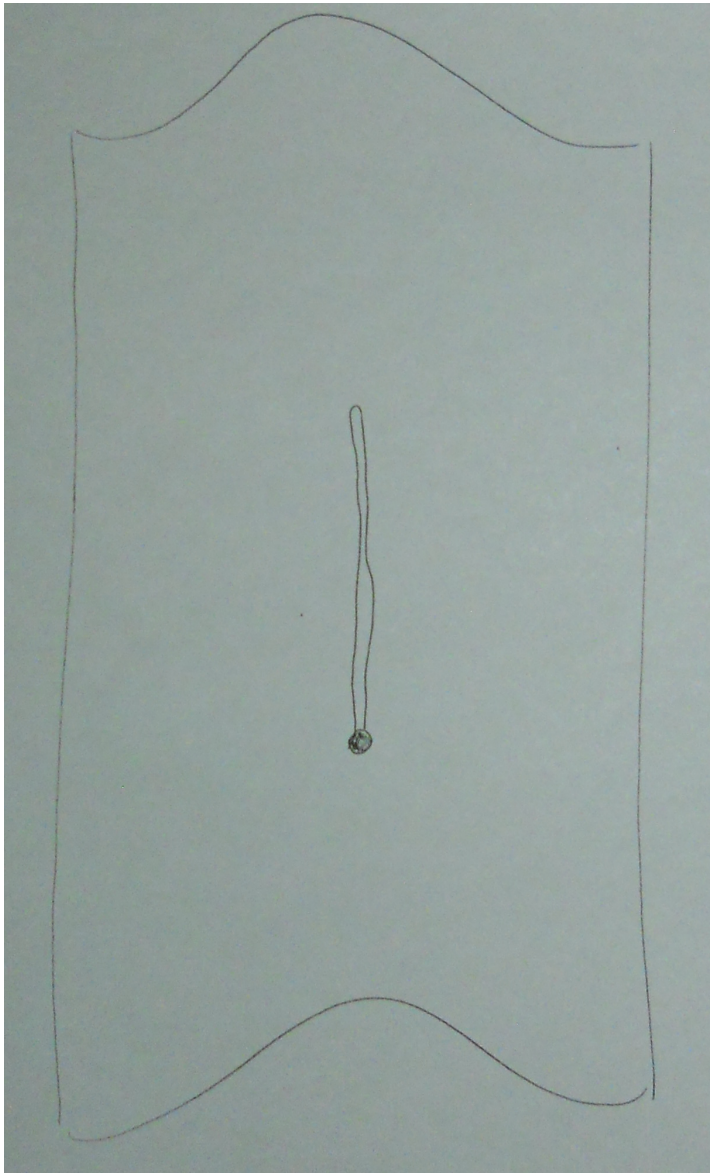


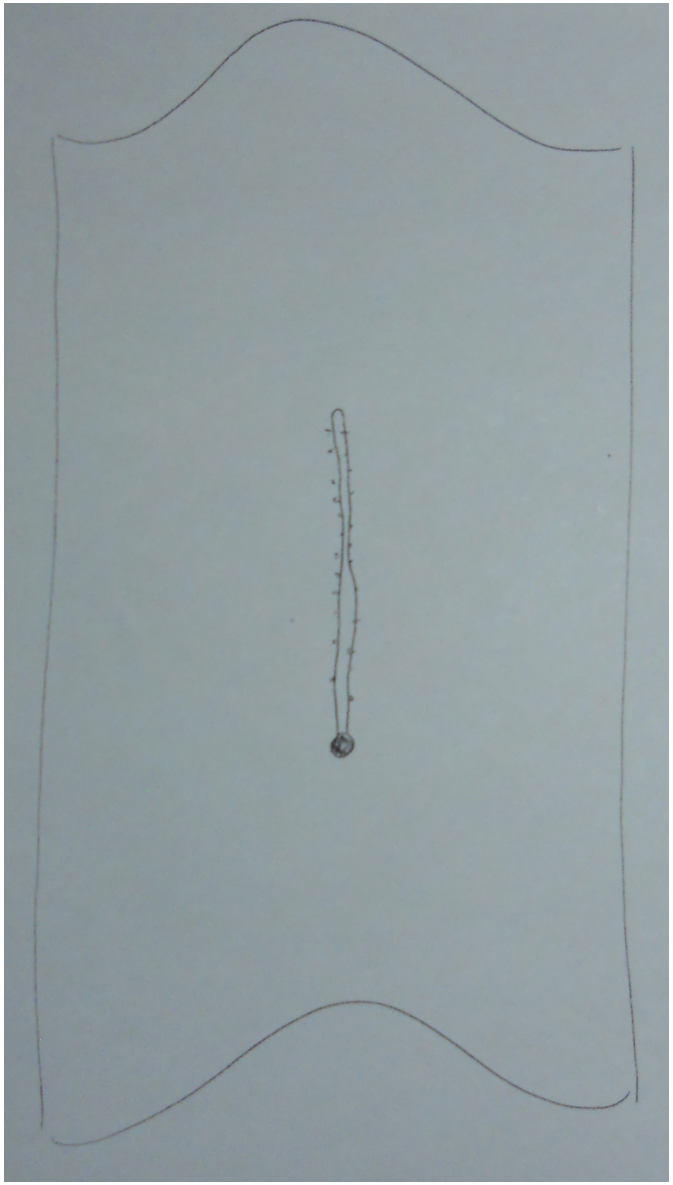




Выход из-за печки
Что такое популя-ция/сообщество?
Что такое динамика сообщества?
Теория отбора как она есть
Monochamus urussovi
Жизненный цикл
Интимные детали из семейной жизни
Вспышки массового размножения
Что делать, если кормовая база мала, а жуков много?
Заключение

# Как устроена семейная жизнь жуков-ксилофагов, часть 2

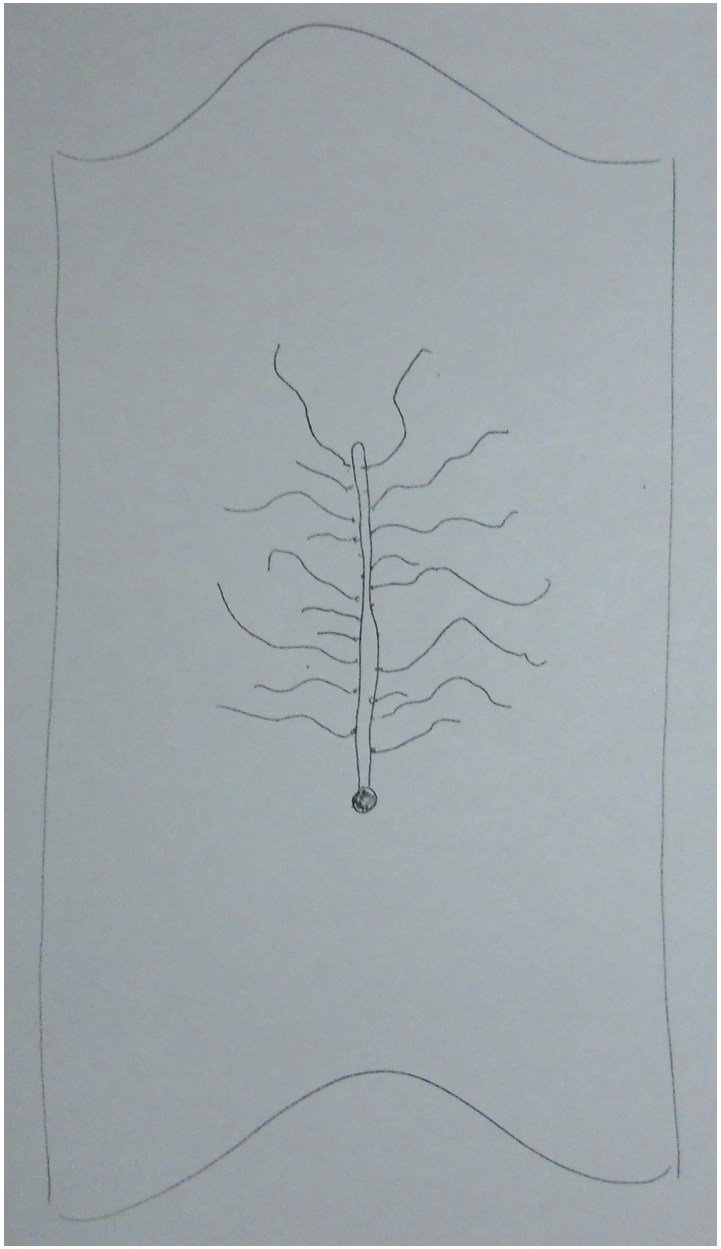


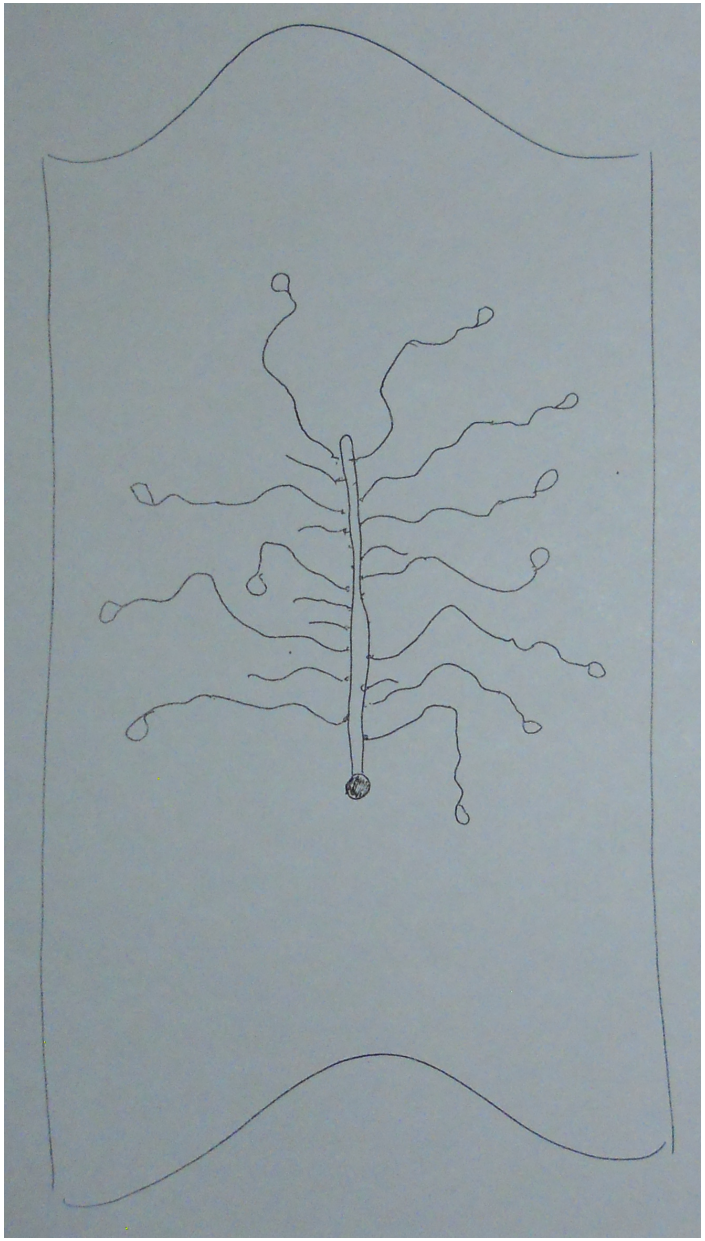




Выход из-за печки
Что такое популя-ция/сообщество?
Что такое динамика сообщества?
Теория отбора как она есть
Monochamus urussovi
Жизненный цикл
Интимные детали из семейной жизни
Вспышки массового размножения
Что делать, если кормовая база мала, а жуков много?
Заключение

# Как устроена семейная жизнь жуков-ксилофагов, часть 3

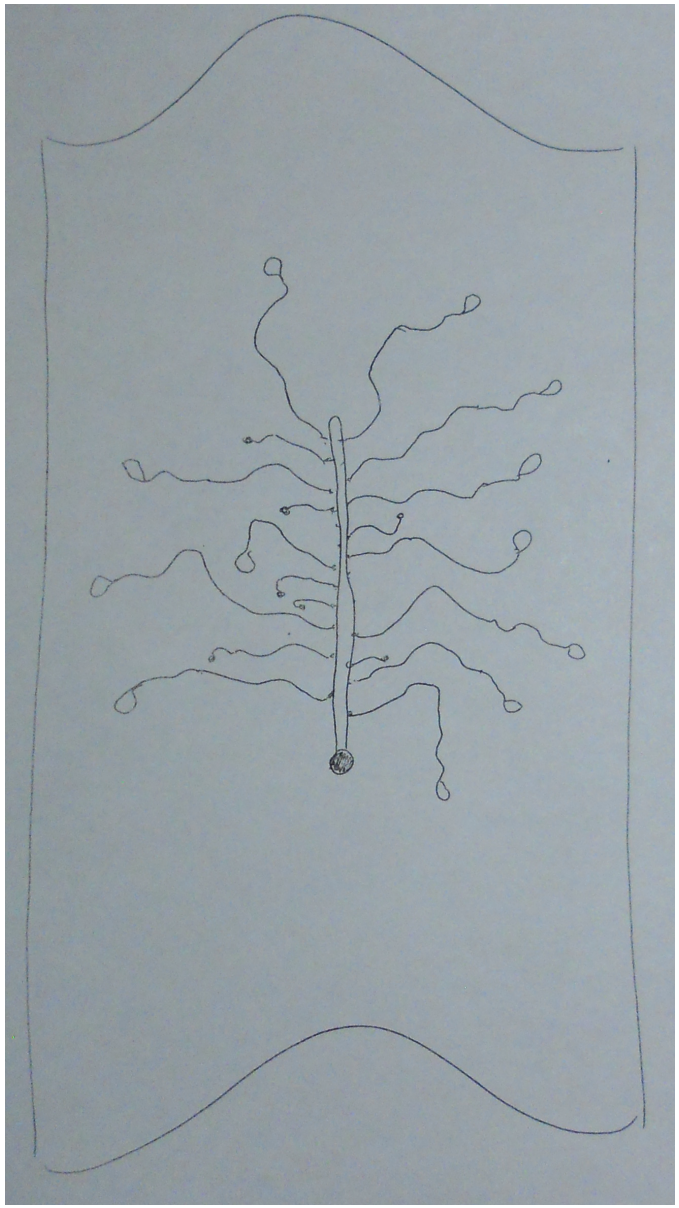






Выход из-за печки
Что такое популя-ция/сообщество?
Что такое динамика сообщества?
Теория отбора как она есть
Monochamus urussovi
Жизненный цикл
Интимные детали из семейной жизни
Вспышки массового размножения
Что делать, если кормовая база мала, а жуков много?
Заключение

# Как устроена семейная жизнь жуков-ксилофагов, часть 4





Выход из-за печки
Что такое популя-ция/сообщество?
Что такое динамика сообщества?
Теория отбора как она есть
Monochamus urussovi
Жизненный цикл
Интимные детали из семейной жизни
Вспышки массового размножения
Что делать, если кормовая база мала, а жуков много?
Заключение

## Реализуют ли ксилофаги *Monochamus urussovi* паритетные стратегии?

Ещё как. Динамика данного вида обладает двумя устойчивыми состояниями:

- первое — когда средняя численность сравнительно мала, на всех хватает больных, повреждённых и перезрелых деревьев;
- вторая — когда средняя численность вдруг стала очень большой.

Если численность имаго очень велика и кормовой базы на всех не хватает, жуки переходят к другой стратегии откладки яиц. При этой стратегии на два порядка (в среднем) уменьшается число яиц, заложенных одним самцом. Зато резко возрастает число кладок.



Выход из-за печки
Что такое популя-ция/сообщество?
Что такое динамика сообщества?
Теория отбора как она есть
Monochamus urussovi
Жизненный цикл
Интимные детали из семейной жизни
Вспышки массового размножения
Что делать, если кормовая база мала, а жуков много?
Заключение

# Атака здорового дерева

Самцы атакуют здоровые деревья, прогрызая ободок вокруг тонкой ветки. Обычно на расстоянии в 15 - 20 см от конца ветки. Делают леток и закладывают ровно одно яйцо.

Выход из-за печки
Что такое популя-ция/сообщество?
Что такое динамика сообщества?
Теория отбора как она есть
Monochamus urussovi
Жизненный цикл
Интимные детали из семейной жизни
Вспышки массового размножения
Что делать, если кормовая база мала, а жуков много?
Заключение

## Какова экологическая роль жуков-ксилофагов?

1. резко ускоряют оборот биомассы в лесу: атакуя больные и перезрелые деревья, способствуют быстрейшей переработке биомассы и включению её в круговорот вещества (кишечная микрофлора);
2. сами по себе представляют кормовую базу для многих видов птиц и грызунов (факультативных насекомоядных и хищников).



Выход из-за печки
Что такое популя-ция/сообщество?
Что такое динамика сообщества?
Теория отбора как она есть
Monochamus urussovi
Жизненный цикл
Интимные детали из семейной жизни
Вспышки массового размножения
Что делать, если кормовая база мала, а жуков много?
Заключение

## Есть ещё кто-нибудь в лесу, кто реализует паритетные стратегии?

Среди насекомых-ксилофагов есть: например, сибирский шелкопряд.

Но это уже совсем другая история. . .



Выход из-за печки
Что такое популя-ция/сообщество?
Что такое динамика сообщества?
Теория отбора как она есть
Monochamus urussovi
Жизненный цикл
Интимные детали из семейной жизни
Вспышки массового размножения
Что делать, если кормовая база мала, а жуков много?
Заключение

# Спасибо за внимание!

Давайте вопросы



Выход из-за печки
Что такое популя-ция/сообщество?
Что такое динамика сообщества?
Теория отбора как она есть
Monochamus urussovi
Жизненный цикл
Интимные детали из семейной жизни
Вспышки массового размножения
Что делать, если кормовая база мала, а жуков много?
Заключение