

Лекція. ДЕМЕКОЛОГІЯ (ЕКОЛОГІЯ ПОПУЛЯЦІЙ)

Поняття про популяцію

Популяційна екологія, як окремий розділ екології, виникла в надрах популяційної біології – науки, яка вивчає роль популяцій в організації та еволюції видів. Термін «популяція», який означає народонаселення, використаний у XVI–XVII ст. під час перепису населення Лондона. Інтенсивне вивчення популяцій рослин і тварин розпочинається в 1920-х роках як подальший розвиток теорії еволюції Ч. Дарвіна (1859). Особлива увага популяціям приділена генетиками (Добжанський, Хакслі, Шмальгаузен, Четвериков, Вавілов, Кольцов, Філіпченко, Тимофєєв-Ресовський та інші), які переконливо довели, що елементарною еволюційною одиницею є популяція, яка забезпечує розвиток, успадкування ознак особинами та мінливість виду. Популяції генетики розглядали як природну суміш особин одного виду, неоднорідну генетично (В. Іогансен, 1905). Об'єктом дослідження генетиків стали менделівські популяції – групи особин, між якими відбувається вільне схрещування (що є малоімовірно).

Початок екологічних досліджень популяцій зробив Р. Чепман (Chapman, 1928), який вивчав вплив трофічних ресурсів на чисельність особин мучного хруща (*Tribolium*). Значний внесок у розвиток популяційної екології зробили математичні праці А. Лотка (Lotka, 1925) та В. Вольтера (Volterra, 1926), в яких за допомогою диференціальних рівнянь проаналізовано міжвидову конкуренцію, хижацтво та паразитизм (відоме рівняння Лотка-Вольтера). Не менш важливий вплив на розвиток популяційної екології мали експерименти Г. Гаузе (1934–1935) щодо конкурентного виключення особин різних видів, які мають подібні екологічні ніші.

Значним стимулом для розвитку популяційної екології стала потреба у науковому обґрунтуванні раціонального використання груп тварин (риб, ссавців) і охорони природи. Власне прикладні аспекти зумовили розвиток еколого-демографічного напрямку досліджень популяцій (популяційної екології).

Існують різні тлумачення терміну «популяційна екологія». Ц. Кребс (Krebs, 1985) розглядав популяційну екологію як науку про взаємодію організмів одного виду. Я. Дідух (1998) – як науковий напрямок, що досліджує закономірності взаємозв'язків організмів певного виду (або видів) між собою та з оточуючим середовищем, у результаті чого відбувається формування систем (популяцій), здатних до самовідновлення та розвитку. Таке розуміння популяційної екології є коректним. Згідно з цим визначенням популяційної екології предметом її дослідження є онтогенез особин, структура популяцій (вікова, статева, просторова, віталітетна, етологічна), їх динаміка (народжуваність, смертність), здатність протистояти впливу різних чинників (стійкість), стабільність (здатність існувати в мінливих умовах природного середовища), стратегія, життєздатність, механізми самовідновлення. Вивчення цих ознак і властивостей популяцій дозволяє отримати низку нових фундаментальних даних щодо їх функціонування в мінливих умовах середовища, вказати на майбутні видів, які їх формують та індикувати стан екосистем, компонентами яких вони є.

Єдиного уніфікованого визначення популяції не існує. У популяційній біології об'єкт дослідження – популяція, яку розуміють як більш-менш ізольовану групу особин, які здатні до самовідтворення та пов'язані між собою спадково. У популяційній екології популяцію розглядають як групу особин одного виду на конкретній території або в конкретному фітоценозі. Ці обидва напрями – біологічний (генетичний) і екологічний – щодо розуміння терміну «популяція» мають право на існування. Їх доцільно застосовувати залежно від мети дослідження популяцій. Втім, обидва ці напрями слабо стикуються між собою. Сучасна популяційна екологія аж ніяк не може не враховувати розуміння популяції як елементарної еволюційної одиниці. Експлуатація або охорона популяції повинні ґрунтуватись на перспективі її існування протягом тривалого часу (багатьох поколінь). У свою чергу популяційна біологія повинна постійно збагачуватися даними щодо впливу на групу особин різних чинників абіотичного та біотичного характеру, особливостей вікової, просторової, статевої, віталітетної структур тощо.

Об'єктом дослідження популяційної екології повинна стати група особин, яка:

- складається з особин одного виду та займає певну територію;
- має специфічну генетичну структуру;
- неоднорідна генетично;
- здатна до еволюції внаслідок перебудови генетичної структури;
- здатна до самостійного існування та підтримання чисельності протягом більш–менш тривалого періоду завдяки чергуванню поколінь, які замінюють одне одного;
- має зв'язки ймовірно–статистичного типу.

Таке розуміння популяції фактично означає об'єднання двох напрямів дослідження (генетичного та еколого–демографічного) у третій – синтетичний. Найповніше цей синтез виявився у визначенні популяції, яке дали О.В. Яблоков та О.Т. Юсуфов (1989). За цими авторами **популяція – мінімальна, здатна до самовідновлення група особин одного виду, яка протягом еволюційно тривалого періоду заселяє певний простір, утворює самостійну генетичну систему та формує власну екологічну нішу.** Наведене визначення популяції передбачає, що вона є екологічною системою, в ній відбуваються мікроеволюційні процеси.

Із визначення О.В. Яблокова та О.Г. Юсуфова можна зробити висновок, що *популяція*– елементарна група особин, яким властивий еволюційний процес. Ні «сім'ї», ні «прайди», ні «стада», ні «зграї», а тим більше поодинокі особини не мають власної «еволюційної долі», оскільки вони відмирають, не встигнувши еволюційно змінитися.

Коли йдеться про мінімальну чисельність популяції беруть до уваги чисельність, достатню для виживання групи навіть під час її різких коливань (які інколи сягають тисяч особин). Звичайно, популяція хребетних тварин у період мінімальної чисельності може, в окремих випадках, становити декілька дорослих особин, які розмножуються. Коли йдеться про мінімальну чисельність, то мають

на увазі *ефективну чисельність*, тобто кількість особин, які беруть участь у репродукції. Ефективна чисельність завжди менша від загальної.

Популяцію, як і будь-яку біологічну систему, характеризують набором елементів, будовою та функціями, визначеними такими поняттями, як структура та функціональна організація. Склад і будова популяції – **структура**, а особливості функціонування елементів – **функція**. Обидві ці фундаментальні ознаки взаємопов'язані між собою.

Популяція як елемент екосистеми

Залежно від ієрархії екосистем, під популяцією можна розуміти різні за чисельністю групи особин.

Основна функція популяції в екосистемах – забезпечення проходження через неї потоку речовин та енергії.

Як приклад розглянемо популяцію автотрофних організмів. Сонячна енергія, яку акумулюють зелені рослини, бере участь у фотосинтезі, а відтак накопичується у біомасі, яку можна виразити в одиницях енергії чи маси сухої органічної речовини на одиниці площі або об'єму (дж/м², кал/дм³, г/м², кг/дм³). Швидкість утворення органічної речовини (первинна продукція) визначають в одиницях енергії або маси за певний проміжок часу (дж, ккал/м²/доба, кг/га/рік). Сумарну фіксовану у процесі фотосинтезу енергію називають **валовою первинною продукцією**. Якщо від валової первинної продукції відняти енергію, яка витрачається на дихання організмів, отримаємо **чисту первинну продукцію**, яку використовують гетеротрофні організми (консументи різних порядків) на формування вторинної продукції.

Від одного до іншого трофічного рівня переходить 5–20% акумульованої енергії. Власне на цій основі можна побудувати трофічну піраміду окремої популяції, а якщо взяти до уваги популяції всіх автотрофних організмів екосистеми та їх консументи, то – трофічну піраміду екосистеми.

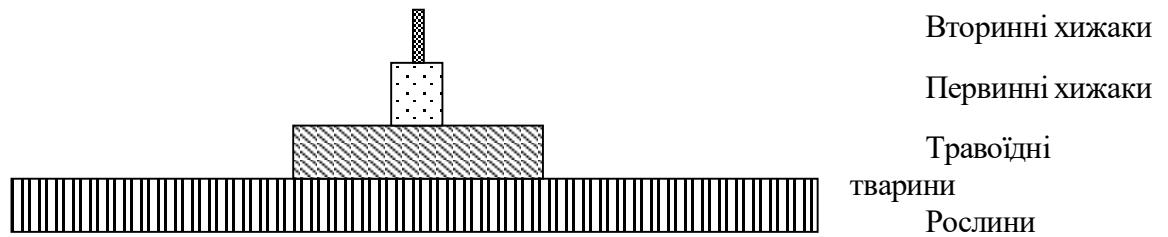


Рис. 4.1. Екологічна піраміда, яка показує чисту продуктивність на кожному трофічному рівні

Тварини, залежно від виду та якості корму, на приріст біомаси та виконання роботи витрачають від 10 до 90% спожитої акумульованої енергії.

Екологічні фактори впливають на енергетику популяцій. У першу чергу це стосується освітленості, вологості, наявності поживних елементів у ґрунті, взаємовідносин із гетеротрофами тощо. На особливу увагу заслуговують антропогенні фактори, зокрема ті, що пов'язані з руйнуванням озонового шару, який зменшує надходження до поверхні Землі згубного для організмів ультрафіолетового випромінювання, збільшення концентрації CO_2 , температури повітря, забруднення поллютантами атмосфери, ґрунту, води тощо.

Популяції в екосистемах забезпечують кругообіг хімічних елементів у такій послідовності: автотрофи – гетеротрофи (консументи) – деструктори (редуценти). У цьому ряду можлива відсутність одного з компонентів, наприклад автотрофів (екосистеми печер), але наявність редуцентів обов'язкова. Від їх функціонування залежить швидкість біотичного кругообігу в екосистемі.

Структура популяцій

Популяційний ареал

Головні екологічні характеристики популяції – її ареал, чисельність, щільність, вікова, просторова, статева, віталітетна та етологічна структури, а також динаміка.

Популяційний ареал – простір, заселений особинами конкретної популяції. Власне простір (ареал) є одним із важливих критеріїв популяції. Ареал популяції може розширюватися або звужуватися. Розширення ареалу популяції відбувається у випадках, коли особини займають нові екологічні ніші, сприятливі

для їх розмноження. Ареал популяції для різних видів може бути специфічним як за конфігурацією, так і за розмірами, а для деяких – змінюватися в часі. Наприклад, для прудкої ящірки (*Lacerta agilis*) він коливається від 0,1 до декількох гектарів, для водяної норичі (*Arvicola terrestris*) – від одного до декількох десятків гектарів.

Розмір ареалу популяцій тварин залежить від їх рухливості (репродуктивної активності), у рослин – від відстані, на яку може поширюватися пилок, насіння або вегетативні частини рослин, здатні до проростання. Наприклад, для виноградного слимака (*Helix pomatia*) радіус репродуктивної активності становить декілька десятків метрів, для ондатри (*Ondatra zibethicus*) – декілька сотень метрів, для дуба (*Quercus robur*) (пилок) – також декілька сотень метрів. Безумовно, радіуси репродуктивної активності (РРА) – один із факторів, які визначають розмір популяції. Сьогодні немає достатньо великої кількості даних для точного аналізу цих зв'язків. Якщо відомий РРА, то можна приблизно розрахувати мінімальний ареал популяції (S_{min}):

$$S_{min} = 3,14 \cdot (\text{РРА})^2$$

Необхідно звернути увагу на те, що площа, на якій тварина здобуває собі корм, у багатьох випадках не збігається із репродуктивним ареалом. Як приклад, можна навести білого лелеку (*Ciconia ciconia*), традиційний ареал якого сягає Африки, тоді як репродуктивний ареал невеликий – переважно це давно обжиті місця, гніздова територія.

За конфігурацією ареали популяцій можна розділити на декілька типів: *локальні, лінійні та континуальні*. *Локальний тип ареалу* властивий популяціям видів, які або приурочені до специфічних умов, наприклад, заболочених ділянок, або ізольовані антропогенними чинниками. *Лінійний тип ареалу* притаманний видам, приуроченим до русел річок. *Континуальні ареали* – великі за розміром ареали популяцій, властиві багатьом видам ссавців (наприклад, ареал популяцій вовка (*Canis lupus*)), птахів і риб, а також багатьох видів рослин. У центрі ареалу популяції переважно формуються оптимальні для особин умови, які погіршуються на периферії. Ця закономірність характерна і для ареалу виду.

Популяції виду, розміщені на периферії ареалу, можуть бути місцем «апробації» нових генотипів.

Кількість особин

З огляду на різні розміри ареалу популяцій, кількість особин у них може суттєво змінюватися. У комах і рослин, яким властиві континуальні типи ареалів, кількість особин може сягати мільйонів. Крім того, всім популяціям притаманна динаміка кількості. Розмах коливань кількості особин окремих популяцій може бути значним. Відомі приклади коливання кількості травневих хрущів (*Melolontha hippocastani*) у мільйон разів. Для популяцій денних твердокрилих комах розмах коливань їх чисельності сягає 10 мільйонів, лускокрилих – тисячі, мишоподібних гризунів – сотні, білок – десятки разів. Для встановлення загальної кількості особин у популяції існують різні методи (мічення, повторних відловів, загального обліку тощо).

Доцільно зазначити, що наведені приклади стосуються дорослих особин. Із кількістю особин тісно пов'язане поняття мінімальної чисельності. *Мінімальна чисельність – така чисельність особин, нижче якої популяція вимирає.* Чисельність популяції, як і інші популяційні характеристики, мінлива. У кожному конкретному випадку мінімальна чисельність популяції специфічна для конкретного виду. Вважають, що критичною найменшою чисельністю, яка ще здатна забезпечити виживання популяцій великих ссавців, є 50 особин.

Щільність популяції

Щільність популяції – не менш важлива, ніж кількість особин, характеристика популяції. Виражають її кількістю особин на одиницю площі (m^2 , га, km^2) або об'єму (dm^3 , m^3). Цей показник дає змогу порівнювати популяції між собою, оскільки чисельність особин у межах їх ареалів не завжди можна визначити. Щільність популяції – мінлива величина, яка залежить від ендегенних і екзогенних факторів. Ендегенна регуляція щільності полягає у тому, що чисельність особин зростає до тієї миті, коли смертність починає переважати над їх народжуваністю, тобто щільність популяції відповідає реальним ресурсам.

Щільність популяції – компроміс між потенціалом її росту та впливом зовнішнього середовища.

Вікова структура

Популяції сформовані з особин різних вікових груп. Вікові групи особин можна виділяти за календарним або біологічним віком. Біологічний вік означає стан особин на певному етапі онтогенезу і має низку надійних індикаторних ознак. Наприклад, для рослин сходи дерев мають сім'ядолі, які в наступних вікових фазах зникають, генеративні фази рослин супроводжуються наявністю квітів, плодів, у субсенільній фазі переважають процеси відмирання над утворенням живих частин рослин, у сенільній фазі – призупиняються процеси новоутворень. Під час досліджень популяцій рослин оперують такими поняттями, як віковий стан, вікова група особин. Виділяють такі вікові групи особин рослин за біологічним віком або стадією онтогенезу: **насіння (*Se*)**, **проростки (*P*)**, **ювенільні (*J*)**, і **матурні (*Im*)**, **віргінільні (*V*)**, **генеративні (*G*)**, **субсенільні (*Ss*)**, **сенільні (*Se*)**.

У разі виділення вікових груп у популяціях тварин критерієм виступає вік особин. Такими групами можуть бути **покоління** – особини (нащадки) минулого покоління, які одночасно перебувають у репродуктивній фазі, або **когорта** – приплід особин, що народилися в різних поколіннях, але в один період.

Розглянемо деякі приклади. У представників землерийок (*Sorex*) навесні з'являється на світ один–два приплоди, дорослі особини вимирають, і до осені популяція складається із молодих статевозрілих тварин. До весни всі особини, які перезимували, досягають статевої зрілості, і цикл повторюється.

Складніша вікова структура нориці (*Microtus economus*), що дає за рік три приплоди, з яких весняний восени також дає приплід. Отже, популяція складається з особин різних поколінь. Це характерно для більшості тварин, які розмножуються протягом тривалого часу, а їх нащадки встигають увійти у генеративну фазу, у якій перебуває батьківське покоління.

Вікові стадії характерні і для безхребетних, зокрема метеликів: яйце → личинка (гусінь) → лялечка → доросла особина.

Популяцію, яка представлена всіма віковими групами, називають **повночленною**, без якоїсь групи – **неповночленною**. Якщо в популяції переважають особини прегенеративних вікових стадій без особин генеративної та постгенеративної, такі популяції називають **інвазійними**, якщо наявні особини лише постгенеративних стадій – популяції **регресивні**, а якщо є всі вікові групи особин, то популяції **нормальні**. Неповночленність вікових спектрів властива також і нормальним популяціям. Нормальна популяція, відповідно, може бути молодю, зрілою і старою. У молодій нормальній популяції переважають молоді (прегенеративні) особини, у зрілій – генеративні, а у старій – постгенеративні.

Із наведеного вище випливає, що віковий склад будь-якої популяції залежить від низки факторів: часу досягнення статевої зрілості особин; загальної тривалості їх життя; тривалості репродукційного періоду; тривалості існування покоління; частоти приплодів; характеру смертності особин у різних вікових і статевих групах; динаміки чисельності (флуктуаційної, осциляційної). Наведені показники різняться у популяціях одного виду, а це вказує на те, що їх вікова структура – нестабільна характеристика.

Статева структура

Генетичний механізм забезпечує розщеплення потомства в співвідношенні $1\text{♂}:1\text{♀}$ (первинне співвідношення статей). Унаслідок неоднакової життєздатності чоловічих і жіночих організмів (різна життєздатність – еволюційно вироблена ознака) це первинне співвідношення часто змінюється на вторинне (характерне під час народження) та третинне (характерне для дорослих особин). У рослин і тварин вторинне та третинне співвідношення статей може коливатися у значних межах. Наприклад, у деяких видів комах популяції складаються переважно з одних самок завдяки генетичним механізмам елімінації самців. У інших організмів завдяки лабільності генетичної системи формування статі визначене впливом зовнішніх чинників. Зокрема, личинки морського донного черв'яка *Bonelia viridis* перетворюються на самок, якщо вони після деякого періоду життя в морі не можуть прикріпитися до іншої дорослої самки. У випадку, якщо личинка

прикріплюється до самки, то із неї розвивається самець, який паразитує на ній і в десятки разів менший від самки за розмірами.

У тварин співвідношення статей відіграє значну роль і є темою спеціальних досліджень. Співвідношення чоловічих і жіночих особин 1:1 називають сім'єю, один до декількох (1:д) – прайдом, декількох до багатьох (д:б) стадом, багатьох до багатьох (б:б) – колонією. Самці відповідають за якість потомства, а самки – за кількість. Пошук самцем партнера для парування сприяє мутаціям і мінливості ознак. Статева структура популяції – стійка видова ознака, яка сильно впливає на взаємовідношення між організмами, їх поведінку.

Просторова структура

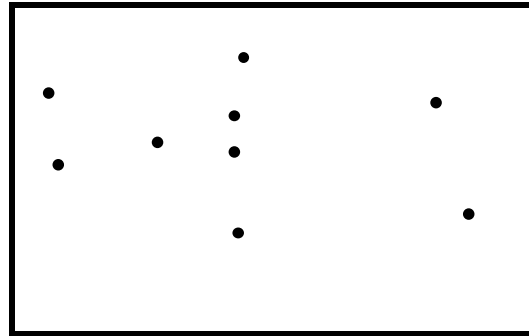
Як популяції в межах виду, так і особини в межах популяцій завжди розміщені нерівномірно. Це зумовлено гетерогенністю фізико-географічних та інших умов середовища, які приводять до нерівномірного розподілу трофічних ресурсів, місць захисту для тих або інших вікових груп особин.

Просторова структура популяції – характер розміщення в популяційному ареалі окремих особин і їх груп. Особини популяції в межах ареалу можуть бути розміщені *випадково, рівномірно або плямисто*. Ці типи розподілу особин визначають як візуально, так і на підставі статистичних методів (співвідношення середньої кількості особин (x) на конкретній площі та дисперсії (δ^2). Якщо це співвідношення близьке до одиниці – розміщення особин випадкове; якщо більше – групове; якщо менше – рівномірне (рис. 4.3).

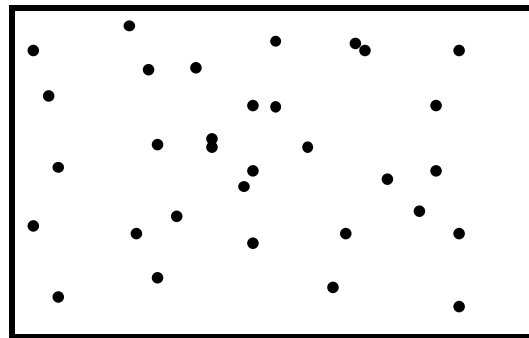
Випадковий розподіл особин простежується в однорідному середовищі, коли організми не сконцентровані в групи. Такий тип розміщення особин є тоді, коли на особини популяції діють численні, але слабкі абіотичні та біотичні фактори. Будь-яке місце у просторі може бути зайняте особиною.

Рівномірний розподіл особин виникає тоді, коли на особин популяції діє декілька головних факторів. Такий тип розподілу властивий, наприклад, газонним культурам.

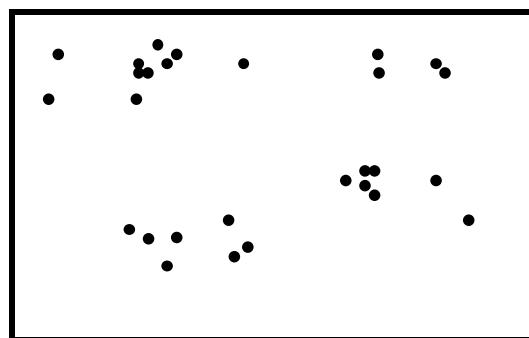
Плямистий (груповий, агрегований) розподіл найчастіше трапляється в природі (зграї птахів, рої бджіл, стада копитних). За такого розміщення особин простежується **ефект групи**, сутність якого полягає в тому, що на рівні групи зростає ймовірність виживання особин у мінливих умовах середовища.



a



б



в

Рис. 4.3. Розміщення особин у просторі: *a* – випадкове, *б* – рівномірне, *в* – групове

Популяції, в яких особини розміщені групами, більш урівноважені. Експериментами доведено, що в групі, наприклад, рої бджіл, зберігається достатньо тепла для їх виживання навіть за температури, коли гинуть окремі

особини. Відомо також, що «крик» однієї тварини попереджає стадо, і воно вчасно реагує на небезпеку. Політ птахів шеренгою, клином або уступом збільшує аеродинамічний ефект крила.

Таких прикладів переваг групового розміщення особин можна навести багато. У літературі це називають **принципом Оллі**. Суть цього принципу полягає у тому, **що агрегація в цілому сприяє виживанню популяції, але посилює антагонізм між особинами**. Причини агрегативності такі:

- векторний розподіл градієнта середовища;
- соціальна поведінка;
- розмноження;
- конкуренція.

Для багатьох видів агрегативність із часом замінює ізоляція. Це характерно, наприклад, для таких птахів, як лелеки, лебеді, гуси, які в період гніздування відокремлюються, а восени збираються у зграї для відлітання у вирій. Групи особин у межах популяції можуть мати свою ієрархію. Для хребетних усередині їх популяцій можна виділити три типи інтеграції: неорганізовані (косяки пелагічних риб, які прямують на нерест); групи, організовані на засадах просторових контактів (колонії птахів, гризунів); стійкі багаторічні групи (у багатьох приматів). Розподіл особин в ареалі популяції значно залежить також від радіуса репродуктивної активності – відстані між місцем народження та місцем розмноження для 95% особин конкретного покоління.

Зазначимо, що особини у групах можуть розміщуватися по-різному: дифузно, за острівним типом і вервечкоподібно, а також комбіновано (рис. 4.4).

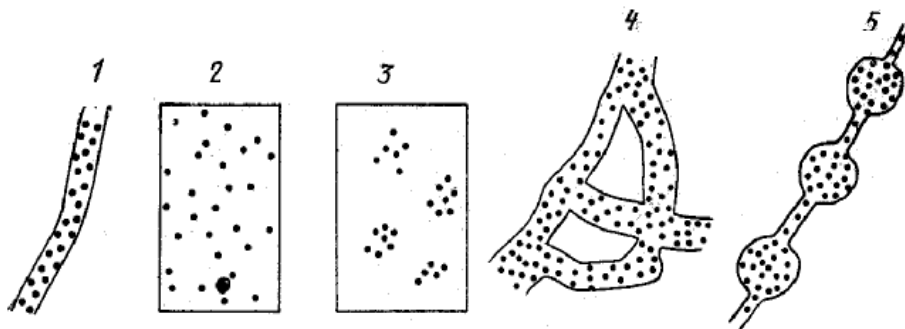


Рис. 4.4. Схема стрічкового (1), дифузного (2), острівного (3), сітчастого (4) та вервечного (5) розподілу особин (або малих скупчень особин) у природних популяціях

Дослідження метапопуляційної організації видів – новий напрямок екології взагалі та популяційної зокрема. Його інтенсивно розробляє Ілка Ганський (Ілка Hansky) – відомий фінський еколог. Доцільно звернути увагу на те, що метапопуляція відрізняється від континуальної популяції, яка також складається із субпопуляційних груп тим, що між ними (частковими популяціями у розумінні Й. Царика та В. Кияка) обмін генетичним матеріалом обмежений. У континуальній популяції обмін генетичним матеріалом відбувається за естафетним принципом. До складу метапопуляції відносять також потенційно можливі для заселення особинами місця, а також ті, які особини вже залишили.

Багатьом видам рослин і тварин притаманна метапопуляційна організація, яка тісно пов'язана із просторовим розміщенням особин. Термін метапопуляція увів у літературу Р. Левінс (1970). Цей термін означає популяцію популяцій, тобто популяція складається із субпопуляцій (часткових популяцій), між якими хоча б раз за покоління відбувається обмін генетичним матеріалом (діаспорами, пилом, вегетативними зачатками, заплідненою самкою або статевозрілим самцем). З'ясовано, що види, які формуються із метапопуляцій, менш уразливі до дії негативних абіотичних і біотичних, а також антропогенних чинників.

Віталітетна структура

Цей тип структури популяції в Україні інтенсивно розробляють Ю.А. Злобін та Г.Г. Жилияєв. Ними встановлено, що в кожній віковій групі популяції можна виділити особини, які відрізняються біометричними показниками (масою, висотою, кількістю листків, товщиною стебел тощо). Причина цих відмінностей криється в генетичній спадковості, варіюванні умов росту (проживання), діяльності фітофагів, хижаків, паразитів, конкуренції. Встановлено, що відмінності між особинами одного вікового стану з часом посилюються. Для оцінки віталітетної структури популяцій застосовують віталітетний аналіз, який дозволяє встановити «індекс якості» популяцій, що порівнюються. Доведено, що особини різного

віталітету відрізняються низкою індивідуальних показників (темпами розвитку, продуктивністю) та реакцією на дію екологічних факторів.

Віталітетна структура популяції забезпечує її існування в мінливих умовах середовища та під впливом антропогенних чинників і є однією з основних умов життєздатності.

Етологічна структура

Етологічна структура відображає різноманітну поведінку особин у популяціях. Можна виділити особини, які ведуть *умовно одиночний* спосіб життя. Для таких особин не характерна прив'язаність до конкретної території та її охорона. *Сімейний* спосіб організації особин посилює зв'язок між батьками та потомками, що починає проявлятися у їх територіальній поведінці. *Зграя* – тимчасове об'єднання особин, функція якого – збільшення ефективності полювання, захисту та міграції. Цей тип етологічної структури притаманний риbam, птахам і ссавцям (вовкам). *Стадо* – тривале об'єднання особин, в якому відбуваються всі основні функції життя групи: добування корму, захист, міграція, виховання молоді тощо. Основа функціонування стада – домінування одних особин над іншими. Для стада характерний тимчасовий або постійний лідер, з якого беруть приклад інші особини. *Колонія* – група осілих особин протягом тривалого часу або на період розмноження. Колонії різняться за характером взаємовідносин особин. Найскладніші взаємовідносини притаманні суспільним комахам (мурахи, терміти, оси, бджоли, джмелі тощо).

Встановлено, що етологічна структура популяцій видоспецифічна. Порушення її призводить до смерті всієї популяції, а не лише окремого її компонента (сім'ї, стада, колонії, зграї тощо).

Динаміка популяцій

Динаміка чисельності

Кожна популяція, як і будь-яка біологічна система, мінлива у просторі та часі. Мінливість популяції проявляється у першу чергу в динаміці чисельності особин.

Динаміка чисельності популяцій визначається такими процесами: народженням особин та імміграцією; смертністю й еміграцією. У природних популяціях рослин і тварин основа динаміки – народжуваність і смертність, менше – імміграція й еміграція.

Народжуваність – здатність популяції до омолодження та збільшення чисельності. Розрізняють максимальну (фізіологічну) народжуваність як теоретично можливу появу нових особин за ідеальних умов без впливу лімітуючих факторів. Ця характеристика є сталою для певного виду та популяції. У переважній більшості аналізують екологічну народжуваність, яка означає омолодження, збільшення чисельності особин у популяції за реальних умов. Ця величина змінюється залежно від вікового стану особин та інших факторів.

Народжуваність залежить від кількості особин, що народилися за певний проміжок часу, її позначають ΔN_n (кількість особин за проміжок часу Δt). Ще розрізняють, **питому народжуваність** b як співвідношення $(\Delta N_n / N \cdot \Delta t) \cdot 100$,

де N – загальна кількість особин у популяції.

Смертність характеризують кількістю особин, що загинули у популяції з будь-якої причини за одиницю часу. Розрізняють мінімальну смертність (смертність, спричинену процесом старіння за ідеальних умов, значення її сталие для популяції) та екологічну або реалізовану смертність (відображає загибель особин за реальних умов середовища та залежить від типу популяції (стара, зріла)).

Питома смертність d – це $\Delta N_m / N \Delta t$,

де ΔN_m – кількість відмерлих особин за певний проміжок часу.

Різниця між питомою народжуваністю та питомою смертністю означає виживання (r), яке виражають формулою: $r = b - d$.

Зростання чисельності популяції

Зростання чисельності популяції описують *експоненційними* та *логістичними кривими*.

Експоненційне зростання відбувається тоді, коли нема лімітуючих факторів. Прикладом у цьому випадку може бути зростання популяції особин мухи. Чисельність нащадків розраховують на підставі кількості особин жіночої статі. У разі відкладання однією самкою 120 яєць за умов співвідношення статей 1:1 через сім поколінь кількість мух досягла $6,5 \cdot 10^{12}$ особин, якщо маса однієї особини 0,1 г це 28 тис. т. Таке розмноження описують рівнянням:

$$\Delta N / \Delta t = bN - dN = r N,$$

де N – кількість особин у популяції в конкретний момент; b – народжуваність; d – смертність; r – питома швидкість росту.

Якщо r – стала, то зростання популяції відбувається за експоненційним законом, у логарифмічному вигляді це відображає пряма, а рівняння таке:

$$d \ln N / dt = r$$

$$\ln N_t - \ln N_0 = r t,$$

де N_t – кількість особин у момент t ; N_0 – початкова чисельність; r – характеристика крутості нахилу прямої до осей графіка (рис. 4.5).

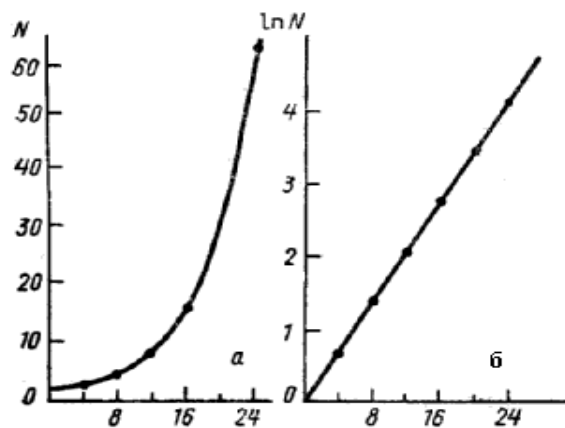


Рис. 4.5. Експоненціальне зростання гіпотетичної популяції одноклітинного організму, який ділиться щочотири години (за А. Гіляровим, 1990):

a – арифметична шкала, b – логарифмічна шкала

Логістичне зростання – зростання популяції в реальному середовищі, де існують обмежувальні фактори, які стримують її розвиток, і вона досягає межі, коли кількість народжених особин дорівнює числу відмерлих, а $r = 0$. Тоді розмір

популяції залежить від ємності середовища K , – тобто наявності ресурсів. Можна записати таке рівняння:

$$dN / dt = r N (K - N) / K.$$

Якщо $N = 0$, то $K / K = 1$, і тоді рівняння характеризує експоненційне зростання. У випадку $N = K$, маємо:

$$(K - N) / K = 0, r = 0,$$

і крива переходить у пряму та формує плато.

Тобто ці два рівняння відображають зростання популяції на початку заселення нею простору і рівноважний стан, якого вона набуває, заселивши простір (рис. 4.6).

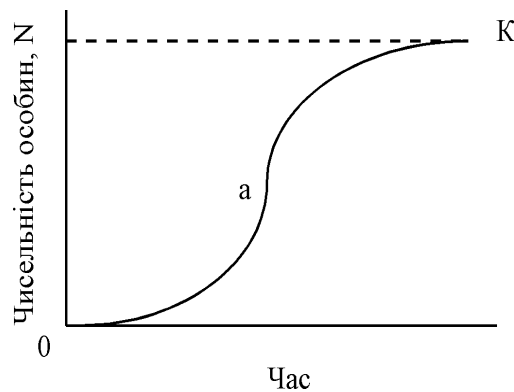


Рис. 4.6. Логістична модель зростання популяції:
 a – крива росту популяції, K – ємність середовища

У подальшому внаслідок флуктуації ресурсів ця крива може ускладнюватися та набувати вигляду, як на рис. 4.7, де відображено циклічну динаміку, що може бути зумовлена як ендогенними, так і екзогенними причинами (сезонні чи річні зміни наявності доступного корму тощо).

Чисельність, особин

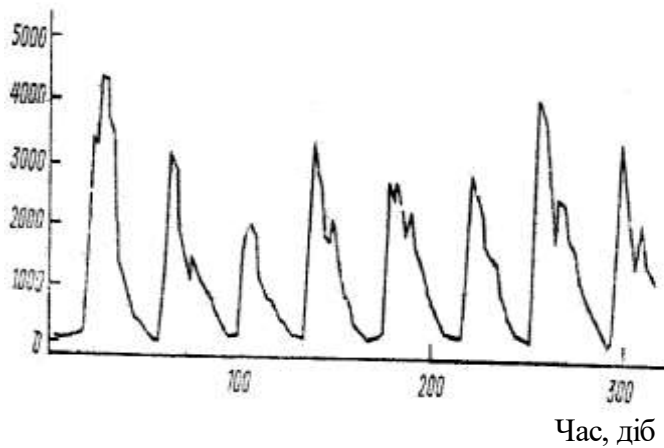


Рис. 4.7. Циклічні коливання чисельності дорослих мух *Lucia cuprina* за реальних умов

Вживання популяції

Вживання популяції характеризує її біологічну сутність і визначає особливість співвідношення між народжуваністю та смертністю особин залежно від їх віку або вікового стану. Для того, щоб визначити вживання популяції, будують демографічні таблиці (табл. 4.1).

Таблиця 4.1. Вживання гіпотетичної популяції за Я.П.Дідухом (1998)

Вік особин	Кількість особину момент обліку	Питоме вживання	Кількість особин, що відмерли від x до $x+1$	Питома смертність	Кількість нащадків, народжених однією самкою	Питома народжуваність
0	20	1,00	4	0,20	0	0,00
1	16	0,80	4	0,20	0	0,00
2	12	0,60	4	0,20	2	0,20
3	8	0,40	4	0,20	4	1,60
4	4	0,20	2	0,10	4	0,80
5	2	0,10	1	0,05	2	0,20
6	1	0,05	1	0,05	1	0,05
7	0	0,00	0	0,00	0	0,00

Примітка: q_x обчислено за формулою d_x/n_x

У таблицю заносять такі дані: вік особин (x); кількість живих особин на момент обліку (n_x); частка особин, які не досягли відповідного віку x , тобто питоме вживання L_x ; кількість особин, що загинули від початку інтервалу x до наступного інтервалу $x+1$ (d_x); смертність в інтервалі x , тобто питому смертність (q_x); народжуваність на одну самку (m_x); питому народжуваність $m_x L_x$. Початок віку обирають умовно, залежно від об'єкта та поставлених завдань. Вікові класи

виділяють з огляду на біологічні особливості виду. Це можуть бути роки, місяці, дні, години з урахуванням тривалості життя й особливостей життєвого циклу. Всі дані обчислюють статистично. До уваги здебільшого беруть лише самок.

На підставі даних щодо частки особин, які дожили до певного віку (L_x), залежно від віку x можна побудувати криві виживання (рис. 4.8). **Крива I** означає малу смертність особин протягом життя, лише на старості всі організми різко вмирають. Така крива властива людині в розвинених країнах, а також дрозофілі. **Крива III** ілюструє інший варіант, коли значна частина особин гине на початкових етапах онтогенезу, а в подальшому цей процес уповільнюється (більшість живих організмів: риби, комахи, рослини).

Крива II характеризує залежність смертності від віку (птахи, рослини після проростання та вкорінення тощо). У природних умовах реальні криві виживання є комбінацією цих типів залежно від стадії розвитку популяції, віку та умов середовища.

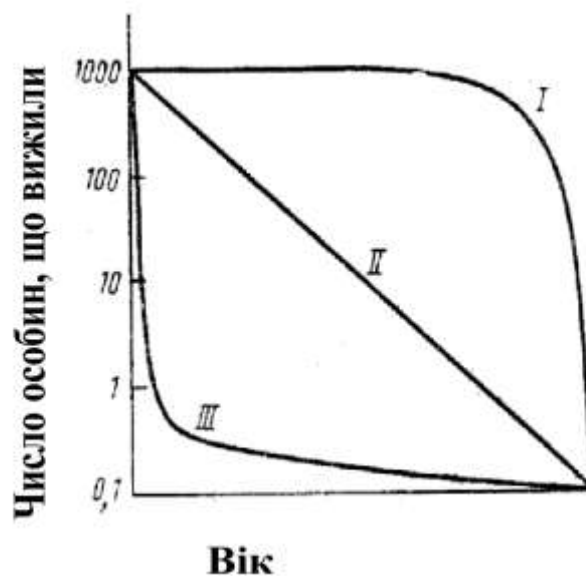


Рис. 4.8. Головні типи кривих виживання особин(пояснення в тексті)

Швидкість відновлення популяції

Важливим показником оцінки швидкості відновлення популяції є питома народжуваність, тобто кількість нащадків, що їх народжує самка за одиницю часу в кожному віковому стані, тобто $m_x l_x$. Сума усіх самок популяції ($\sum m_x l_x$)

характеризує чисту швидкість розмноження R_0 , яка відображає наскільки збільшується популяція за одне покоління. Значення цієї величини змінюється залежно від біологічних особливостей виду. Якщо $R_0 = 1$, то популяція перебуває в рівновазі. Такий стан притаманний зрілій популяції, яка живе в стабільних умовах.

Обмежувальні чинники зростання популяції

Чисельність особин будь-якої популяції могла б збільшуватися в геометричній прогресії, якби на неї не діяли обмежувальні фактори (ресурси, конкуренція, ендогенні причини). Щільність популяції регульована рівновагою між внутрішнім для даної популяції потенціалом зростання та впливом зовнішніх чинників (середовищем, ресурсами, конкуренцією тощо).

А.М. Гіляров навів три можливі варіанти гальмування росту чисельності популяції тварин: 1) збільшення стресових станів, що спричиняє зниження народжуваності та збільшення смертності; 2) збільшення міграції з оптимальної зони в крайову, де смертність більша; 3) зміна генотипу, що призводить до заміни особин зі швидким розмноженням такими, що розмножуються повільно.

Механізми гальмування росту чисельності популяцій спрацьовують із затримкою, що зумовлює її коливання, які виявляються на великих проміжках часу. Для багатьох видів тварин характерні циклічні коливання чисельності з інтервалом 3–10 років. Причини таких коливань ще до кінця не вивчені, їх не завжди можна пов'язати зі змінами клімату.

Водночас відомо, що чисельність особин можна обмежити трофічними зв'язками. Найяскравіше така залежність простежується в системі «жертва – хижак», чисельність компонентів якої взаємопов'язана (рис. 4.9).

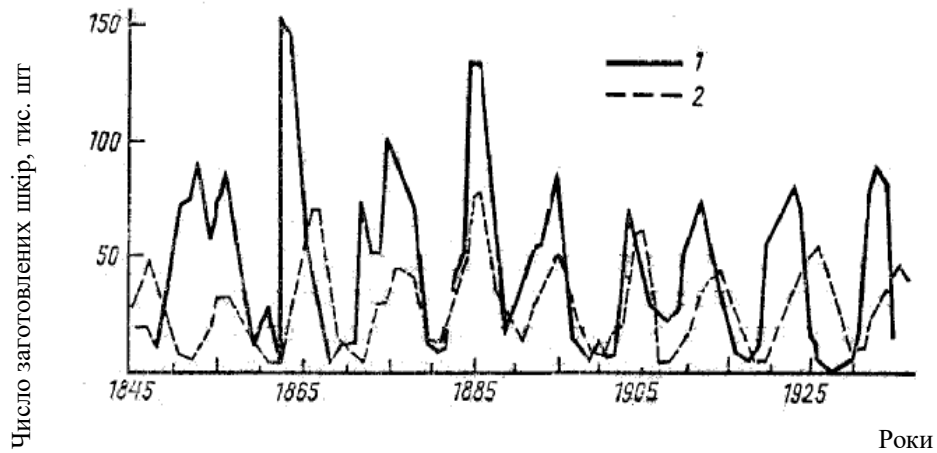


Рис. 9. Коливання чисельності зайця (*Lepus americanus*) (1) і рисі (*Lynx lynx*) (2) у Канаді за матеріалами заготівлі шкір компанією Гудзон-Бей

Причини вимирання популяцій

Локальне вимирання особин на територіях, які охороняють, змусило вчених замислитися над тим, які фактори зумовлюють цей процес, якщо угруповання та види пристосовані до даного середовища. Річард Б. Прімак (2002) виділив такі **причини вимирання: руйнування оселищ; фрагментація, деградація; глобальна зміна клімату; надмірна експлуатація ресурсів; інвазія екзотичних видів; хвороби**. Уважають, що найбільше руйнування біотичних угруповань відбулося за останні 150 років, коли населення планети зросло з 1 млрд. у 1850 р. до 2 млрд. у 1930 р., а на 12 жовтня 1998 р. становило 6 млрд. Прогнозують, що в 2050 р. населення Землі досягне 10 млрд.

Людство несе повну відповідальність за швидкі темпи збіднення *біотичного різноманіття*. Водночас постає питання, чи зростання населення призводить до пропорційного збільшення втрат біотичного різноманіття? Намагатимемося відповісти на це запитання. Слід за Р.Б. Прімаком розглянено головні фактори загрози для видового різноманіття на популяційному рівні.

Руйнування місць проживання (оселищ). Цей фактор – один із головних факторів загрози біотичному різноманіттю. Руйнування оселищ може бути як повним, так і з пошкодженнями у вигляді забруднень, фрагментації.

Найнегативніші наслідки має руйнування болотистих територій і водних екосистем (дренаж, греблі, меліорація тощо), степів, гірських територій, коралових рифів, опустелення тощо. Нині у світі налічують 9 млн. км² деградованих земель.

Фрагментація оселищ (інсуляризація). Крім цілковитого руйнування площі, простежується також розділення її на дрібні шматки дорогами, полями, городами, лініями електропередач, тобто деградованими територіями. Фрагменти відрізняються від раніше суцільної площі тим, що вони мають значно більшу протяжність примезових зон, центр кожного фрагмента розташований близько до краю. Все це впливає на функціонування популяцій, зокрема на можливість розселення особин, зоохорії тощо. Фактично змінюються трофічні ланцюги, що позначається на функціонуванні екосистеми. У таких фрагментах імовірність зникнення окремих груп особин суттєво зростає, оскільки вони потрапляють під дію інбридінгу та дрейфу генів.

Крайовий ефект. У примезових зонах порівняно із серединою угруповань змінюється освітленість, температура повітря та ґрунту, швидкість вітру тощо. Якщо зміни проникають у середину угруповань, де ростуть види, вузько пристосовані до певних абіотичних факторів, це призводить до зниження життєздатності їх популяцій, туди починають потрапляти особини видів рудеральної стратегії. Це все посилює ефект дестабілізації угруповань.

Деградація та забруднення місць. Можливі випадки, коли територія не піддається явному впливу зовнішніх чинників, однак ці чинники діють у малій дозі (наприклад, викиди заводів, автомобілів), що не супроводжується візуальними змінами. Серед забруднень перше місце доцільно відвести забрудненню територій пестицидами. На цей вплив уперше звернув увагу у 1962 р. Річард Карсон у книзі «Мовчазна весна». Не менш важливим чинником зниження рівня біорізноманіття є забруднення вод, яке призводить до зникнення риб і молюсків, а відтак – до збіднення раціону людини та зміни якості води як середовища життя гідробіонтів.

Забруднення повітря. Головний негативний чинник – кислотні дощі, які формуються з оксидів азоту та сірки. Для кислотних дощів характерна комплексна

дія, вони впливають на фізико-хімічні властивості води, ґрунту та безпосередньо на тіло організмів.

Утворення озону. Унаслідок функціонування електростанцій, автомобілів у повітря потрапляють вуглеводні та оксиди азоту, які під впливом сонячного світла вступають у реакцію, унаслідок якої утворюється озон. Відомо, що озон у приземних шарах повітря шкідливий для біотичних систем. Що стосується забруднення токсичними металами (свинець, цинк тощо), наслідки цього впливу особливо яскраво простежуються навколо металургійних комбінатів.

Глобальне потепління клімату. Вважається, що потепління клімату завдяки «парниковим газам» – об'єктивна тенденція. Навіть у випадку суттєвого зниження рівня викиду CO_2 , молекула цього газу існує в атмосфері в середньому 100 років, а потім асимілюється автотрофними організмами.

Надмірна експлуатація ресурсів. Безумовно, збільшення кількості людей зумовлює різке зростання експлуатації ресурсів. Переважно їх експлуатація нерациональна. Наприклад, в Америці на одного американця припадає в 243 рази більше паперу, ніж на одного жителя Індії і в 43 рази більше бензину.

Ще одна причина втрати біотичного різноманіття – наявність **інвазійних видів**. Прикладом такого впливу може слугувати зникнення багатьох ендемічних видів молюсків Французької Полінезії внаслідок інтродукції туди хижого молюска *Englandia rosea*, а також інтродукція в оз. Вікторія нільського окуня тощо. Таких прикладів можна навести багато. Причини інтродукції можуть бути різні, зокрема, колонізація Європи вихідцями з інших країн, садівництво та сільське господарство, випадкове заселення, екзотичні забаганки сучасних олігархів тощо.

Хвороби. З'ясовано, що ймовірність захворювання тварин і рослин зростає в розбалансованих екосистемах, а також у системах, де простежуються часті контакти між дикими та домашніми тваринами, рослинами.

Біотехнологія. Використання генетично поліпшених сільськогосподарських культур зростає, а одночасно посилюється й небезпека впливу генетично модифікованих організмів (ГМО) на біотичне різноманіття. З огляду на це, у 2000

р. підписано Картахенський протокол із біологічної безпеки, який спонукає країни-виробники ГМО дотримуватися безпеки їх транспортування, зберігання та використання.

Наведені вище чинники є загальними. У кожному конкретному випадку необхідно проводити тривалі дослідження щодо причин вимирання тих чи інших популяцій на певних територіях. Загального рецепту щодо причин вимирання популяцій немає.

Уявлення про стратегію популяцій

У сучасній еволюційній та екологічній літературі для опису життєдіяльності рослин і тварин широко застосовують термін *стратегія життя виду* (*life – history strategy*). Спочатку цей термін використовували дослідники, які вивчали процеси еволюції. Ці вчені довели, що здатність живих організмів витратити різну кількість ресурсів на розмноження сформувалася в процесі природного добору і є специфічною ознакою виду. За розміром затрат ресурсів, потрібних для розмноження, види живих організмів можна розділити на дві групи: конкуренти (*K*-стратегів) і рудерали (*R*-стратегів). Види-конкуренти живуть у порівняно стабільних умовах середовища, а види-рудерали – у мінливих, нестабільних. Пізніше Р. Уїттекер (1975) зробив висновок, що поділ живих організмів за двома типами стратегії не завжди правильний. Багато видів із різних місцезростань мають ознаки, за якими їх неможливо зачислити до якогось одного з двох типів стратегії. Отже, Р. Уїттекер уперше звернув увагу на те, що дуже важко однозначно стверджувати належність організмів лише до *R*- або *K*-стратегій. Для вирішення цієї проблеми він запропонував третій тип – *L*-стратегію.

За основу своєї системи стратегій Р. Уїттекер узяв закономірності коливань чисельності особин між двома рівнями: *C* – верхнім, який відповідає максимальній щільності особин, і *L* – нижнім, якому властива така чисельність, яка не забезпечує виживання групи особин, хоча періодично може раптово збільшуватися. У видів *R*-стратегії чисельність особин коливається між *C*- і *L*-рівнями; чисельність *K*- і *L*-стратегів здебільшого знаходиться в межах *C*- і *L*-рівнів, відповідно. У групі *L*-

стратегів природний добір спрямований на вдосконалення механізмів, які дають змогу їм витримувати несприятливі умови середовища.

Стратегію можна розглядати як комплекс пристосувань, спрямованих на виживання та відновлення організмів. Б.М. Міркін (1985) вважає, що стратегія визначає тріаду виживання: здатність популяції протистояти конкуренції, захоплювати той чи інший об'єм гіперпростору, переживати зумовлені біотичними та абіотичними чинниками стреси й відновлюватися після порушень.

На думку Дж. Грайма і Ю.Є. Романовського стратегія зумовлена двома групами чинників – стресом і порушеннями. Стрес обмежує чисельність особин і продуктивність видів через ліміт ресурсів або вплив субоптимальних фізичних чинників; порушення пов'язані з відчуженням біомаси популяції споживачами або зростанням смертності внаслідок дії екстремальних чинників. Уважають, що за сильного стресу та сильних порушень жоден вид не може існувати. Допускають три типи комбінації чинників, за яких види можуть існувати: *сильний стрес – слабкі порушення; слабкий стрес – сильні порушення; слабкий стрес – слабкі порушення*. Ці три комбінації чинників і зумовлюють, відповідно, три типи стратегій. У розумінні типів стратегій Р. Уїттекера *перша група комбінацій чинників призводить до формування L-стратегів, друга – до формування R-стратегів, третя – до формування K-стратегів*.

Найповніше уявлення щодо типів стратегій міститься у численних працях Дж. Грайма (1979), який також запропонував концепцію трьох типів стратегій і назвав їх так: *конкурентний (K-тип), стрес-толерантний (S) і рудеральний (R)*. Учений назвав ці типи стратегії первинними.

Види конкурентного типу стратегії здебільшого здатні протистояти конкуренції й досягають оптимальної продуктивності в оптимальних для їх існування непорушених умовах, тобто їх стратегія, згідно з двома групами чинників, детермінована слабким стресом і слабкими порушеннями.

Види стрес-толерантного типу стратегії мають низьку швидкість росту й низьку продуктивність, вони здатні тривалий час існувати в несприятливих для життя місцезростаннях, у яких діє сильний стрес і слабкі порушення.

Види рудерального типу стратегії, завдяки інтенсивному росту й значній продукції діаспор, максимально швидко освоюють сильно порушені, але сприятливі для життя місцезростання, тобто вони існують в умовах слабого стресу та сильних порушень. Згідно з уявленнями Дж. Грайма, види трьох типів стратегій займають різне положення в межах *R-K*-континууму. У зоні *R*-розміщуються рудерали, у центрі – стрес-толеранти і в *K*-області – конкуренти.

Аналіз уявлень про стратегію видів допоміг Дж. Грайму зробити висновок, що у природі реально існують види, яким властиві ознаки різних типів стратегій, що не дає підстави віднести їх до якогось одного з трьох виділених первинних типів. З огляду на це Дж. Грайм запропонував виділяти поряд із первинними також вторинні типи. Вторинним типам стратегії, за домінуючих ознак якогось одного первинного типу, властиві також ознаки інших первинних типів стратегій, наприклад, *K-S-R, K-R, S-R, K-S*.

У літературі, яка стосується стратегій, є уявлення, що тип стратегії – узагальнена біологічна характеристика, яка означає набір властивостей і ознак, завдяки яким вид займає певне місце в угрупованні. Таке розуміння типу стратегії було та є головним у російській фітоценологічній літературі й відображене у класифікації ценотипів, побудованій на підставі наслідків дії одного виду на інші (домінанти, асектатори тощо). Інший підхід до класифікації ценотипів ґрунтується на виявленні у видів різноманітних пристосувань, які дають змогу їм домінувати в угрупованні. Саме у рамках другого підходу Л.Г. Раменський (1935) обґрунтував своє уявлення про три групи ценотипів: **віоленти**, **патієнти** та **експлеренти**. **Віоленти** пригнічують інші види завдяки високій енергії життєдіяльності й повноті використання середовища; **патієнти** – найтолерантніші та витривалі до крайніх суворих умов їх росту (життя); **експлеренти** – здатні досить швидко захоплювати звільнені території.

У літературі є різні підходи щодо виділення первинних типів стратегій видів. У зв'язку з біологічною концепцією виду він є системою взаємопов'язаних відносно самостійних популяцій (адаптованих до конкретних умов росту). У межах загальної стратегії життя виду доцільно виділяти стратегію життя його

популяцій. При такому підході домінантні ознаки стратегії популяцій – первинні ознаки стратегії виду. Наприклад, для рудералів (*R*) це – велика трата енергії на розмноження. У той же час в окремих умовах популяція *R*-стратегії може набувати також ознак стрес-толерантності (*S*), тобто жити в умовах песимуму. Здатність до набуття популяцією ознак стратегії інших типів є поширеним явищем. Переважна більшість популяцій володіє вторинними типами стратегій (*R-S*, *R-S-K*...). Згідно з нашим підходом стратегію популяції доцільно розглядати як **сукупність пристосувань, рис і властивостей, які виявляються в процесі реалізації генотипів особин у мінливих умовах біотичного, абіотичного та антропогенного середовища, забезпечують їй тривале існування, можливість захоплювати вільні екологічні ніші, переживати стрес і відновлювати структуру та функції.**

Оскільки будь-який вид – система популяцій, які в межах його ареалу перебувають під впливом різних екологічних чинників (крім випадку, коли вид представлений однією популяцією), то окремі популяції, що перебувають у подібних екологічних умовах, будуть відрізнятися від інших популяцій того ж виду, які ростуть у різних умовах за сукупністю ознак і властивостей, що дає змогу їм вижити й мати еволюційну перспективу, тобто стратегію. У цьому випадку стратегія життя виду може бути визначена лише тоді, коли будуть виявлені стратегії популяцій, які його формують. Іншими словами, *стратегія життя виду – інтегрована характеристика стратегій і тактик його популяцій.*

Термін тактика ми розуміємо як зміну однієї або декількох ознак популяції під дією деякого конкретного чинника, наприклад викошування. Зокрема, у популяції *Amica montana* під час скошування формуються особини з приземленими розетками – сінокісний тип тактики. Утворення видовжених листків розетки через затінення або перезволоження ґрунту – пригнічений тип тактики; зміна репродуктивного зусилля – репродуктивна тактика тощо.

Життєздатність популяцій

Що стосується поняття життєздатності популяцій, то воно відноситься до

категорії таких фундаментальних понять, як стратегія популяцій, великий життєвий цикл популяції, стійкість і стабільність біотичних систем. Цей напрямок досліджень інтенсивно розробляється у світі, зокрема під час обґрунтування концепції мінімальної життєздатної популяції (МЖК), яка означає мінімальний набір умов, який дозволяє популяції жити протягом тривалого (декілька поколінь) часу на конкретній території з імовірністю 95%.

Життєздатність популяції – сукупність властивостей, ознак і зв'язків, що забезпечують притаманну їй здатність підтримувати рівень системної організації, необхідний для збереження базових функцій – відновлення, розселення та еволюції (Жиляєв, 2005). Встановлення життєздатності популяції досягається за рахунок вивчення її індивідуальних і групових ознак (характеру онтогенезу, особливостей репродукції, темпів оновлення поколінь, репродуктивної ефективності, просторової, статеві, етологічної структур тощо). В ідеалі аналіз життєздатності популяції повинен охоплювати етап емпіричного обліку багаторічної динаміки диференційних ознак і етапів її відтворення. Першочергове завдання – визначити мінімальні умови, за яких у даному оселищі не виникає загрози втрати життєздатності популяцій і зберігається можливість їх адаптації у мінливих умовах середовища.