

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ЗАПОРІЗЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

В.Л. Сарабєєв, В.І. Домніч, Н.І. Лебедєва

Управління популяціями мисливських тварин

Конспект лекцій

для здобувачів ступеня вищої освіти магістра
спеціальності 205 «Лісове господарство»
освітньо-професійної програми «Мисливське господарство»

Затверджено
вченою радою ЗНУ
Протокол № 9 від 28.04.2020 р.

Запоріжжя
2020

Сарабєєв В.Л., Домніч В.І., Лебедєва Н.І. Управління популяціями мисливських тварин: конспект лекцій для здобувачів ступеня вищої освіти магістра спеціальності 205 «Лісове господарство» освітньо-професійної програми «Мисливське господарство». Запоріжжя : ЗНУ, 2020. 77 с.

Навчальна дисципліна «Управління популяціями мисливських тварин» є необхідною складовою підготовки кваліфікованих фахівців у галузі сталого природокористування, зокрема мисливського господарства.

Конспект лекцій надає студентам основні відомості щодо демографічної екології, а саме статичної та динамічної структури популяції тварин, особливостей сталого використання ресурсів мисливської фауни, методів управління популяціями тварин та шляхів їх оптимізації в умовах мисливських господарств України.

До змісту видання включено теоретичний матеріал, питання для самоконтролю знань студентів, глосарій, перелік рекомендованої літератури.

Навчальне видання призначене для здобувачів ступеня вищої освіти магістра, спеціальності «Лісове господарство» освітньо-професійної програми «Мисливське господарство».

Рецензент

Горбань В.В., канд. біол. наук, доц. каф.
загальної та прикладної екології і зоології

Відповідальний за випуск

Домніч В.І., д-р біол. наук, проф.,
зав. каф. біології лісу, мисливствознавства та
іхтіології

ЗМІСТ

Вступ.....	4
Розділ I. Поняття про популяцію та демакологію тварин.....	6
Тема 1. Поняття про популяцію та структурну організацію екосистем	6
Тема 2. Структура популяцій.....	9
Тема 3. Динаміка популяцій.....	21
Тема 4. Типи зв'язків між організмами.....	31
Тестові завдання до розділу I.....	3
Розділ II. Управління популяціями тварин.....	40
Тема 5. Експлуатація промислових популяцій.....	41
Тема 6. Шляхи оптимізації управління ресурсами великих ссавців в Україні..	43
Тема 7 Управління популяціями копитних тварин у мисливському господарстві.....	49
Тестові завдання до розділу II.....	68
Глосарій.....	70
Використана література.....	73
Рекомендована література.....	76

ВСТУП

Управління популяціями є складовою сталого використання диких тварин [1]. Під цим поняттям розуміють комплекс науково обґрунтованих заходів, спрямованих на підтримання життєздатності популяції. Раціональна експлуатація біологічних ресурсів вимагає глибоких знань організації та динаміки популяцій. Без таких знань будь-які заходи щодо управління біологічними ресурсами, охорони будуть малоефективними. Під час експлуатації природних популяцій, як правило, виникають три основні проблеми, які необхідно вирішити: підвищення щільності популяцій; утримання сталого рівня промислу; зниження щільності популяцій, які надмірно численні та швидко зростають. У мисливстві актуальним є саме забезпечення стабільного рівня промислу. Інші дві проблеми виникають рідко. Вирішення цих трьох проблем можливе, якщо є способи керування динамікою чисельності особин. Наприклад, впливати на динаміку чисельності особин популяції можна через вплив на їхні оселища, джерела води, кормові запаси, а в інших випадках доцільно використовувати прямі методи, такі як відстріл, відловлювання, застосування хімічних речовин тощо [2].

На сучасному етапі розвитку мисливського господарства недостатньо знати лише загальну кількість або щільність розподілу тварин. Необхідно враховувати, із яких особин (стать, вік) складається та чи інша мікропопуляція, які співвідношення забезпечують найвищу продуктивність поголів'я, як потрібно здійснювати вилов тварин, щоб не порушити нормального співвідношення статевих і вікових груп [3].

Проблема переходу до збалансованого природокористування взагалі й мисливського господарства, зокрема, відзначається значною складністю. Вона включає в себе соціальні, економічні, технологічні, етичні та інші аспекти. Тому одним із ключових завдань це необхідність привернути увагу суспільства до цієї проблеми з тим, щоб включити її як одну з пріоритетних, до стратегії розвитку держави у ХХІ столітті і розробити відповідну нормативно-правову базу, створити організаційно-економічні передумови та наукове забезпечення належного рівня сталого природокористування. Для цього необхідно визначити місце мисливства в складній системі нових соціально-економічних координат, механізми та принципи взаємодії з суміжними галузями господарства, сформулювати, узгодити, апробувати і вжити концептуальних засад охорони, відтворення і розумного використання мисливських ресурсів. Екологія, мисливствознавство, звірівництво та сільське господарство, здійснивши в минулому сторіччі значний стрибок у своєму розвитку, маючи перевірену роками методичну основу та сучасні технології здатні забезпечити екологічно збалансоване природокористування [4].

Управління популяціями мисливських тварин, для їх охорони, відтворення та раціонального використання стало реальністю і широко застосовується у виробничій практиці багатьох країн світу. Мисливське господарство як одна із

форм природокористування процвітає у США, Канаді, Великій Британії, Німеччині, країнах Скандинавії, Франції, тобто в державах з інтенсивними промисловістю та сільським господарством, розвинутим транспортом, енергетикою і високою щільністю населення людей. Ці країни мають також добру систему природоохоронних територій, на яких оберігаються унікальні й типові екологічні угруповання. Більше того, у розвинутих країнах світу кількість мисливців-аматорів поступово зростає. Так, наприклад, у США їх 11,5 мільйонів [5-7]. Проте в Україні рівень розвитку мисливської науки недостатній. Ключовими чинниками цього становища є відсутність належного фінансування та необхідної кількості досвідчених фахівців, що призводить до низько ефективного використання ресурсів мисливського господарства.

«Управління популяціями мисливських тварин» є вибірковою навчальною дисципліною циклу професійної підготовки фахівців-мисливствознавців. Вона спрямована на опанування необхідних знань про демографічну екологію, принципи, методи та технології сталого використання популяцій мисливських тварин, а також на формування в студентів умінь, навичок та професійних компетенцій щодо вибору відповідних засобів та методів управління популяціями тварин, зокрема тих, що експлуатуються.

Основними завданнями вивчення цієї дисципліни є надання студентам комплексу теоретичних та практичних знань щодо природно-ресурсного потенціалу мисливського господарства, принципів, сучасних методів та технологій управління популяціями диких тварин, а також формування вмінь, навичок та професійних компетенцій щодо визначення методів впливу на мисливських тварин та розробки технології управління їх популяції.

Пропоноване видання сприятиме засвоєнню теоретичних відомостей із навчальної дисципліни та формуванню в майбутніх фахівців здатності використовувати профільні знання для планування, організації та виконання заходів щодо управління популяціями диких тварин.

Зміст посібника відповідає робочій програмі навчальної дисципліни «Управління популяціями мисливських тварин». Структурно матеріал у посібнику поділяється на два розділи, що висвітлюють питання демографічної екології та безпосередньо досвід управління популяціями мисливських тварин. До кожної теми запропоновано питання для самоконтролю знань студентів, а до кожного розділу – тестові завдання, виконання яких сприятиме перевірці та закріпленню пройденого матеріалу. Наприкінці видання наведено глосарій, що полегшить засвоєння теоретичного матеріалу з дисципліни.

Необхідність у пропонованому конспекті лекцій зумовлена недостатністю фахових навчально-методичних видань із дисципліни «Управління популяціями мисливських тварин».

РОЗДІЛ І. ПОНЯТТЯ ПРО ПОПУЛЯЦІЮ ТА ДЕМЕКОЛОГІЮ ТВАРИН

Тема 1. Поняття про популяцію та структурну організацію екосистем

Мета: засвоїти основні поняття демекології та визначити особливості структурної організації екосистем.

- Поняття про популяцію.
- Демекологія та її основні положення.
- Структурна організація екосистем.

Основні поняття: популяція, популяційна біологія, популяційна екологія, демекологія, демоцен, екосистема, біогеоценоз, біоценоз, стація, моноцен, монотип, демоцен, плеоцен.

Популяція, за визначенням О.В. Яблокова та О.Г. Юсуфова [8], – це мінімальна, здатна до самовідновлення група особин одного виду, яка протягом еволюційно тривалого періоду заселяє певний простір, утворює самостійну генетичну систему і формує власну екологічну нішу. Проте єдиного уніфікованого визначення популяції не існує. У *популяційній біології* об'єкт дослідження, популяцію 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 терміна «популяція» мають право на існування.

Демекологія, або популяційна екологія, вивчає умови формування, структуру й динаміку розвитку популяцій окремих видів, а точніше, внутривидових угруповань, які й називають популяціями. Завдання демекології – дослідження морфологічних особливостей популяцій, їхнього вікового складу, чисельності та щільності, народжуваності й смертності, поширення й характеру розселення організмів, вивчення внутрішньовидових і міжвидових стосунків у популяції. Цей розділ екології має велике теоретичне і практичне значення, особливо для охорони видів, регулювання їхньої чисельності та динаміки (рибальство, мисливство, сільське господарство). Розвиток популяційної екології сьогодні пов'язаний із теоріями флуктуацій, генетичними й біогеоценотичними особливостями розвитку популяцій, вивченням їхнього енергетичного потенціалу.

Формальна дефініція популяції виходить за межі екології. Для демографів популяцією є «певна чисельність мешканців якогось краю», для біолога – «заселення території якимось видом», або ж «організми, які спільно заселяють конкретний простір», або ж «група особин, об'єднана певними часово-

просторовими межами». Для статистика – це кожна «група особин, яка є об'єктом вимірів». Усі ці визначення не вичерпують суті питання, оскільки важко визначити межі розповсюдження популяції. Наприклад, ліс є одночасно місцем поширення популяцій дерев, чагарників, трав'янистих і нижчих рослин, хребетних і безхребетних. У дослідницькій практиці переважає так зване конкретне визначення популяції. У цьому випадку дослідник сам визначає межі вивчення популяції (популяція щура в умовах багатоповерхової забудови, популяція гриба «борошниста роса» в умовах міських вуличних посадок тощо).

Певні особливості має теоретична дефініція популяції. Вона стосується структури популяції, її зв'язків з іншими популяціями в біоценозі чи місця популяції в біогеоценозі з його кругообігом речовин і енергії. Цей дефініційний рівень стосується понять **демоцену** (один із типів екосистем) як клітини організації природи, що стоїть на вищому щаблі, ніж особина. Подібно до того як окремі особини не можуть існувати в природі поза популяцією, так і популяції не можуть існувати в певному місці відособлено від популяцій інших видів, тобто поза біогеоценозом. **Біогеоценоз** (або плеоцен) – це головна екологічна одиниця, до складу якої входять усі популяції, які заселяють окреслене місцезростання і перебувають між собою в екологічних зв'язках. Структурним елементом біогеоценозу є **біоценоз** (або біологічне угруповання, або сукупність організмів) – це організована і тривала сукупність популяцій численних видів, пов'язаних біологічними й екологічними залежностями різного роду (рис. 1). Біоценоз характеризується певним видовим складом і стабільністю, яка забезпечує популяціям безперервність у часі [9]. У межах біоценозу відбувається кругообіг матерії та енергії, а також формування середовища існування організмів – біотопу.

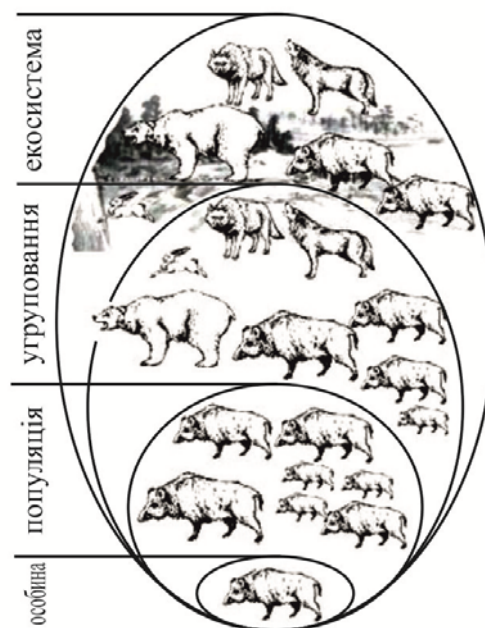


Рисунок 1 – Структурна організація екосистеми

У межах одного біотопу кожен вид займає різні ділянки території, які забезпечують цьому виду біотичні й абіотичні умови, необхідні для існування популяції. Такі території мешкання (або місця проживання) називають **стаціями** (або місцем проживання). Наприклад, біотопом популяцій лісових видів рослин і тварин є ліс, який природно поділяється на ділянки – стації, зайняті різними деревними породами (сосна, береза, модрина), для кожної з яких характерні певні умови росту, що відрізняються різними ґрунтами, вологістю та ін. Більше того, різні види комах, що харчуються деревними рослинами (листям, корою, деревиною), найкраще розвиваються на якій-небудь одній деревній породі. Тому біотоп лісу поділятиметься на стації, пов'язані з існуванням популяцій окремих видів комах, що входять до складу лісового біоценозу. Отже, біотоп є сукупністю великої кількості стацій.

Стацією в більш вузькому сенсі прийнято називати ділянку, що використовується тваринами з певною метою (гніздова, кормова стації тощо), або в певний час дня чи року (денна, нічна, сезонна стації). Характерні для кожного виду стації розташовуються в межах видового ареалу мозаїчно (рис. 2). У зв'язку з цим ареал виду ніколи не буває заселений повністю. Окремі стації, заселені видом, можуть характеризуватися рядом відмінностей в особливостях рельєфу, рослинності тощо. Тобто вид зазвичай володіє набором стацій, деякі з яких можуть мати різне значення в житті тварин.

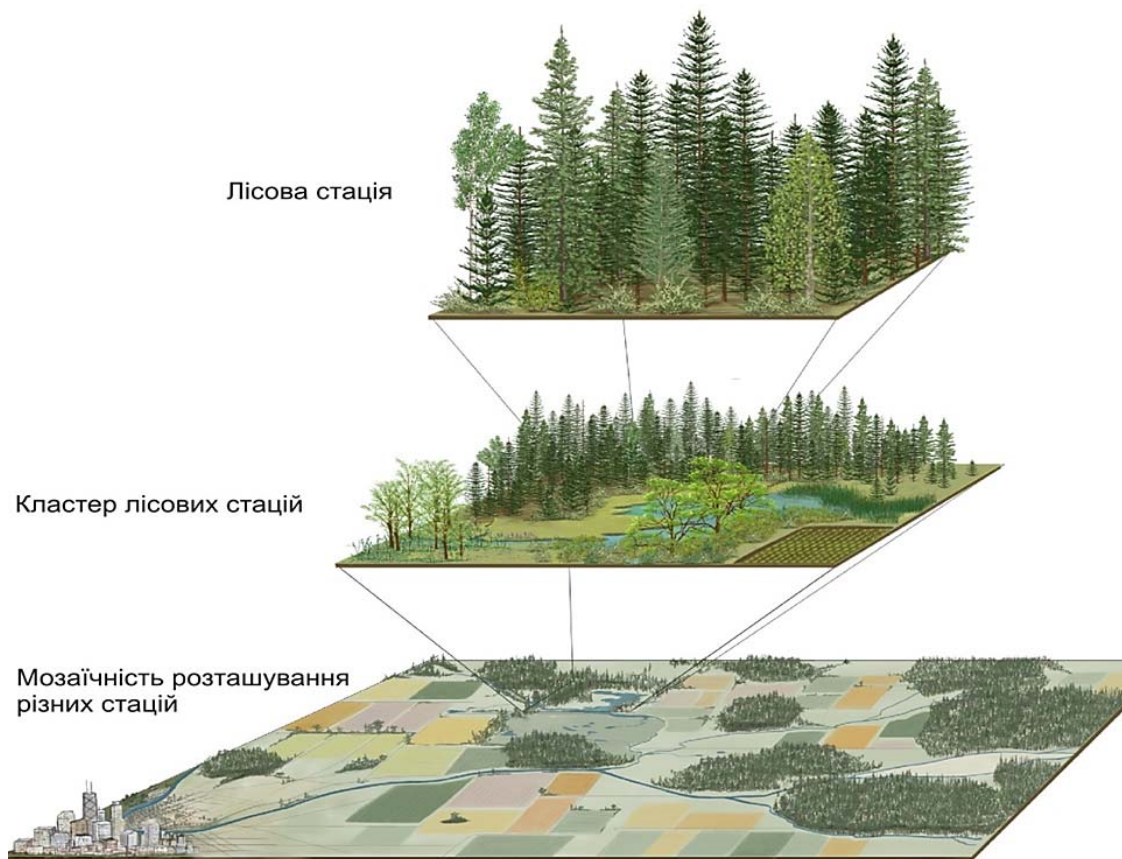


Рисунок 2 – Стації та масштаб в екологічних дослідженнях [10]

Узагалі, вирізняють три типи екосистем: моноцен, демоцен і плеоцен (інколи називають і четвертий – біосфера). **Моноцен** є найпростішою живою системою. До його складу входять поодинокий організм та його безпосереднє оточення (середовище), окреслене поняттям монотопу. Своєю чергою під **екосистемою** розуміють сукупність живих організмів, які пристосувалися до спільного проживання в певному середовищі існування, утворюючи з ним єдине ціле. Отже, поняттям екосистеми окреслюємо будь-які природні системи, у межах яких реалізуються явища, виникають зв'язки та протікають процеси, що мають екологічний характер.

Питання для самоконтролю:

1. Що вивчає демекологія?
2. У чому полягають завдання демекології?
3. Надайте екологічне визначення популяції.
4. Доведіть свою думку, що популяція є компонентом екосистеми.
5. Поясніть, у чому полягають відмінності між стацією, біоценозом та біогеоценозом.
6. Надайте стислу характеристику типам екосистем.

Тема 2. Структура популяцій

Мета: засвоїти основні екологічні характеристики популяції та визначити особливості структури популяції.

- Популяційний ареал.
- Чисельність і щільність популяції.
- Структура популяції.

Основні поняття: характеристики популяції, ареал популяції, чисельність популяції, щільність популяції, вікова структура популяції, просторова структура популяції, статевая структура популяції, віталітетна структура популяції, етологічна структура популяції, динамічні процеси в популяції.

Головними екологічними характеристиками популяції є ареал, чисельність, щільність, вікова, просторова, статевая, віталітетна та етологічна структури, 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 і за конфігурацією, і за розмірами, а для деяких – змінюватися в часі (табл. 1). Розмір ареалу популяцій тварин залежить від їхньої рухливості (репродуктивної активності), у рослин – від відстані, на яку може поширюватися пилок, насіння або вегетативні частини рослин, здатні до проростання.

Таблиця 1 – Величина радіуса репродуктивної активності деяких тварин

Вид	Радіус активності
Равлик виноградний (<i>Helix pomatia</i>)	Кілька десятків метрів
Оселедець (<i>Clupea harengus</i>)	Кілька сотень кілометрів
Песець (<i>Alopex lagopus</i>)	Кілька сотень кілометрів
Північний олень (<i>Rangifer tarandus</i>)	Понад сто кілометрів
Ондатра (<i>Ondatra zibethicus</i>)	Кілька сотень метрів
Сірий кит (<i>Eschrichtius gibbosus</i>)	Кілька тисяч кілометрів

Радіус репродуктивної активності (РРА) – один із чинників, який визначає розмір ареалу популяції. Якщо відомий РРА, то можна приблизно розрахувати мінімальний ареал популяції за формулою:

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

$S_{\min}$ – мінімальний ареал популяції;

РРА – радіус репродуктивної активності.

Необхідно звернути увагу на те, що площа, на якій тварина здобуває собі корм, у багатьох випадках не збігається із репродуктивним ареалом. Наприклад, білолоба гуска (*Anser albifrons*) зимує на Середземному та Чорному морях, тоді як гніздиться в тундровій зоні Євразійського континенту.

За конфігурацією ареали популяцій можна розділити на кілька типів: *локальні, лінійні та континуальні*. Локальний тип ареалу властивий популяціям видів, які або пристосовані 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 видового ареалу, можуть бути місцем «апробації» нових адаптацій.

Чисельність популяції одного виду називають кількість особин цього виду. Чисельність популяцій у біосфері сильно змінюється і в часі, і в просторі, залежить від умов місця проживання і дій людини. Чисельність популяцій різних видів коливається від кількох десятків до десятків тисяч особин (у мікроорганізмів – до мільярдів особин). Чисельність популяції – одна з її

найважливіших характеристик, що дає змогу екологам судити про ступінь сприятливості умов існування для самої популяції, а також для біогеоценозу взагалі. Із кількістю особин тісно пов'язане поняття мінімальної чисельності. *Мінімальна чисельність* – така чисельність особин, нижче якої популяція вимирає. Чисельність популяції, як і решта популяційних характеристик, мінлива. У кожному випадку мінімальна чисельність популяції специфічна для конкретного виду. Уважають, що критичною найменшою чисельністю, яка ще здатна забезпечити виживання популяції великих ссавців, є 50 особин.

Чисельність популяції може зростати з двох причин: у результаті міграції із сусідніх популяцій або за рахунок розмноження особин. Одним із показників розмноження є плодючість, вимірювана числом нащадків однієї жіночої особини. Кажучи про популяції ссавців, використовують термін «народжуваність», що визначається як число нащадків, народжуваних однією самкою за рік. Зменшення чисельності популяції може відбуватися також з двох причин: у результаті смертності або міграції особин в інші сусідні популяції. Смертність означає вірогідність смерті й визначається як частка (у відсотках) померлих особин до їх загального числа в популяції.

Для людської популяції смертність виражається середнім числом смертей за рік на 1000 осіб, а народжуваність – числом народжень (живих дітей) на 1000 осіб за рік. У країнах, що розвиваються, рівень народжуваності приблизно удвічі вищий, ніж у розвинених країнах. Соціологи називають культурні зміни в суспільстві при переході з вищого рівня народжуваності на нижчий демографічним переходом. Вивченням статистики народжуваності й смертності людей, аналізом їхніх часових і географічних закономірностей для цілей прогнозу займається демографія.

Щільність популяції – це її чисельність, віднесена до одиниці займаного нею простору, або середнє число особин на одиницю площі (м^2 , га, км^2) або об'єму (дм^3 , м^3). Цей показник дає змогу порівнювати популяції між собою, оскільки чисельність особин у межах їхніх ареалів не завжди можна визначити. Щільність популяції – мінлива величина, яка залежить від ендегенних і екзогенних чинників. Ендегенна регуляція щільності полягає в 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.

Популяції сформовані з особин різних вікових груп. Вікові групи особин можна виділяти за календарним або біологічним віком. Для популяційних досліджень набагато більше значення має визначення вікових станів, ніж абсолютного віку. На підставі комплексу якісних ознак в онтогенезі рослин виділяють 4 періоди і 11 вікових станів: 1) *латентний* (насіння) – характеризується тривалим зберіганням, становить найдинамічніший резерв

популяції; 2) *прегенеративний* (проростки, ювенільні, іматурні, віргінільні) – розвиток рослин до появи генеративних пагонів; 3) *генеративний* (молоді, середні, старі) – утворення генеративних пагонів; 4) *сенільний* (субсенільні, сенільні, відмираючі) – спрощення життєвих форм і відмирання. Процеси новоутворення й накопичення енергії переважають до середнього генеративного стану, а після – процеси відмирання і втрати енергії [11].

Вікова структура є однією з найважливіших ознак популяції. Віковий спектр відображає життєвий стан виду в екосистемі, а також такі важливі процеси, як інтенсивність відтворення, рівень смертності, швидкість зміни поколінь. Від цієї сторони структурної організації залежить здатність популяційної системи до самопідтримання та ступінь її стійкості до впливу негативних чинників середовища, зокрема й антропогенного пресу. Також він характеризує етап розвитку популяції (віковість), а отже, й перспективи розвитку (рис. 3) [11].

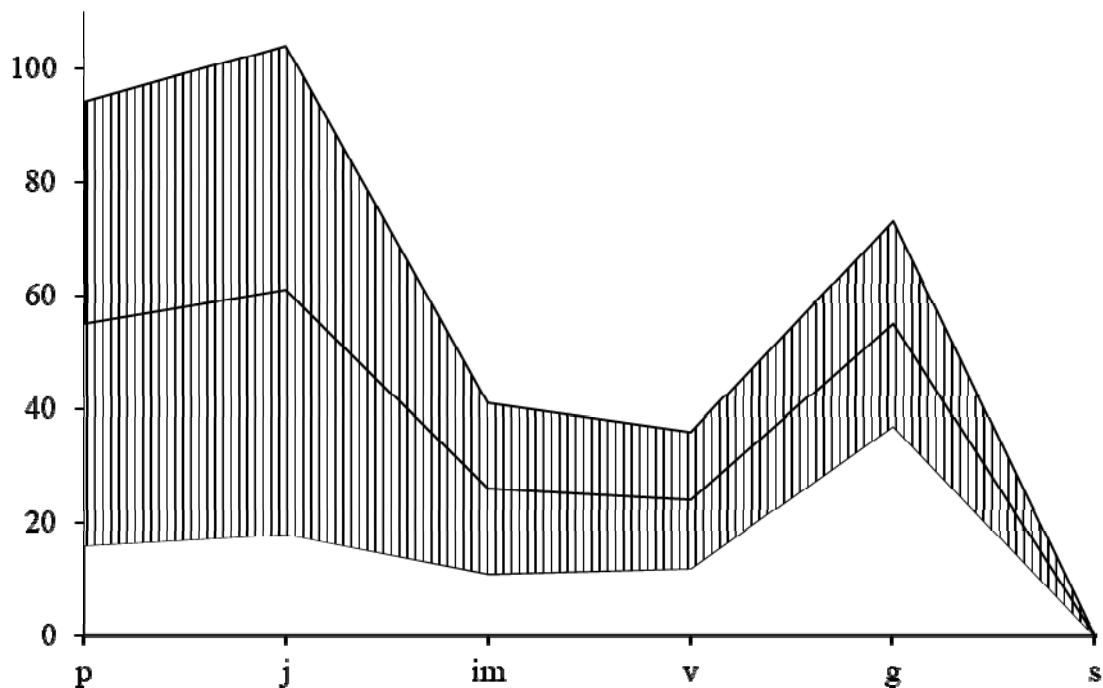


Рисунок 3 – Базовий віковий спектр інвазійного (процвітаючого) типу [11]

Існують три основні типи популяцій залежно від етапу розвитку [11]:

- *інвазійний* (процвітаючий) – популяція ще не здатна до самопідтримання, залежить від занесення насіння ззовні, складається переважно з передгенеративних особин;
- *нормальний* (рівноважний) – відбувається самопідтримання, в основному переважають генеративні рослини;
- *регресивний* (старіючий) – втрата здатності самопідтримання, переважають постгенеративні.

Серед нормальних є повночленні і неповночленні, якщо відсутні якісь вікові групи, найчастіше через перерви «інспармації», вимирання певних вікових груп, чи чинників внутрішнього порядку, які контролюють розвиток самої популяції. При переважанні у віковому спектрі нормальної популяції особин певної вікової групи виділяють молоді, зрілі, старіючі та старі.

Вікова структура популяцій тварин визначається особливостями їхнього індивідуального розвитку, видовими відмінностями в способах розмноження і переходу від одного вікового стану до іншого та тривалістю репродуктивного періоду і тривалістю життя. В індивідуальному розвитку (онтогенезі) тварин виділяють такі періоди:

- 1) період ембріонального розвитку – із моменту запліднення яйцеклітини до моменту народження;
- 2) передгенеративний період або ювенільний – від народження до настання статевої зрілості;
- 3) період дорослого стану, який характеризується статевою зрілістю і здатністю до розмноження;
- 4) період старіння, який характеризується втратою здатності до розмноження і закінчується смертю[11].

Тривалість періодів у різних видів неоднакова. Часто періоду старості взагалі не буває, оскільки тварини гинуть у репродукційний період (комахи). Ювенільний період за тривалістю може дорівнювати репродуктивному, а може бути значно довшим, ніж усе життя особини (стадія личинки в цикади триває 17 років, а доросла особина живе лише кілька тижнів).

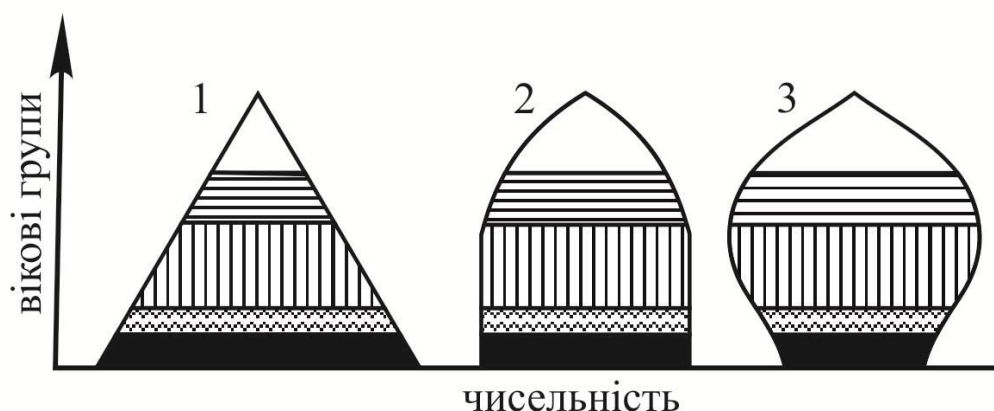
У популяціях тварин (птахів, ссавців) виділяють такі вікові стани: молоді статевонезрілі, молоді і дорослі статевозрілі і старі особини. Співвідношення особин різного віку в межах популяції залежить від багатьох біологічних властивостей виду та чинників середовища. У природі існують популяції тварин, члени яких належать до однієї генерації (у метеликів: гусінь, дорослі комахи; у жаби озерної: пуголовки, дорослі жаби).

У складі поліциклічних популяцій є молоді статевозрілі особини, що беруть участь у розмноженні, та особини, які втратили таку здатність. Якщо популяція перебуває в сприятливих умовах, то вона здатна до стійкого тривалого самовідтворення. Найбільшу участь у розмноженні й рості чисельності популяції беруть дорослі статевозрілі особини. В окремих випадках, коли чисельність популяції різко знижується, у розмноження включаються молоді статевозрілі та старі особини.

Виділяють три типи вікових пірамід:

- 1) із широкою основою і високим відсотком молодих особин (рис. 4). Вона характеризує популяції із швидким ростом;
- 2) дзвоноподібна піраміда, властива популяціям із помірним відсотком молодих особин (рис. 4);

3) піраміда з вузькою основою і чисельною перевагою старших особин, що є характерним для популяцій, які скорочуються і можуть бути безперспективними (рис. 4).



1 – популяція, що зростає; 2 – стабільна популяція;
3 – популяція, що скорочується

Рисунок 4 – Вікова структура популяцій у тварин [12]

Вікова структура популяції тварин залежить від особливостей розмноження, тривалості життєвого циклу, життєздатності особин різних вікових груп, впливу чинників середовища.

При експлуатації людиною популяцій диких тварин і рослин необхідно враховувати їхню вікову структуру. У видів зі щорічним поповненням без загрози підірвати чисельність популяції можна вилучати значну частину особин. Якщо знищити багато дорослих особин у різновікових популяціях, то це уповільнить її відновлення та ріст. Довгострокові прогнози росту чисельності популяції, складені на основі аналізу вікової структури, дають змогу планувати норми експлуатації на кілька років уперед.

Вікова і статева структури популяції тварин – найважливіші показники стану популяції, підйому або спаду її чисельності. Аналіз загибелі тварин на різних стадіях розвитку (таблиці виживання) є основою для розуміння динаміки чисельності популяцій.

У більшості роздільностатевих організмів із генетичним визначенням статі потомство розщеплюється в співвідношенні, близькому до $1\text{♂}:1\text{♀}$ (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 в значних межах. Наприклад, в окремих популяціях сріблястого карася (*Carassius gibelio*) спостерігається незвичайне співвідношення статей. Самці або відсутні зовсім,

або їх у 4-6 разів менше, ніж самиць. В інших популяціях самці та самиці зустрічаються в однаковій кількості. При цьому самиці одностатевих популяцій, які мають потрійний набір хромосом, тобто триплоїдні, розмножуються за допомогою самців інших коропових риб (коропа звичайного, лина, плітки). При цьому спермій, який потрапляє до яйцеклітини, не запліднює її, а лише стимулює подальший розвиток. Унаслідок цього народжуються лише самиці карася, які нічим не відрізняються від материнських організмів. Це не партеногенез, оскільки незапліднена ікра не розвивається та гине. Такий спосіб розмноження називають гіногенезом. Уважається, що триплоїдний карась сріблястий або аборигенний для Європи, або завезений дуже давно. Двостатеві популяції частіше за все диплоїдні, тобто мають нормальний подвійний набір хромосом. Швидше за все, саме диплоїдний двостатевий карась сріблястий був завезений в другій половині XX ст. із Далекого Сходу і витіснив, шляхом гібридизації, карася звичайного [13].

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) – найчастіше стадом, багатьох до багатьох (б : б) – колонією. Самці відповідають за якість потомства, а самки – за кількість. Пошук самцем партнера для парування сприяє генетичному різноманіттю і мінливості ознак. Статева структура популяції – стійка видова ознака, яка сильно впливає на взаємовідносини між організмами, їхню поведінку. У людини при народженні співвідношення чоловічої і жіночої статей складає відповідно 106 : 100. У репродуктивний період (18 років) це співвідношення вирівнюється, у 50 років на 100 жінок припадає 85 чоловіків, у 80 років – 50 чоловіків. Динамікою популяції називають коливання величини популяції (ареалу, чисельності особин, вікового і статевого складу) [2].

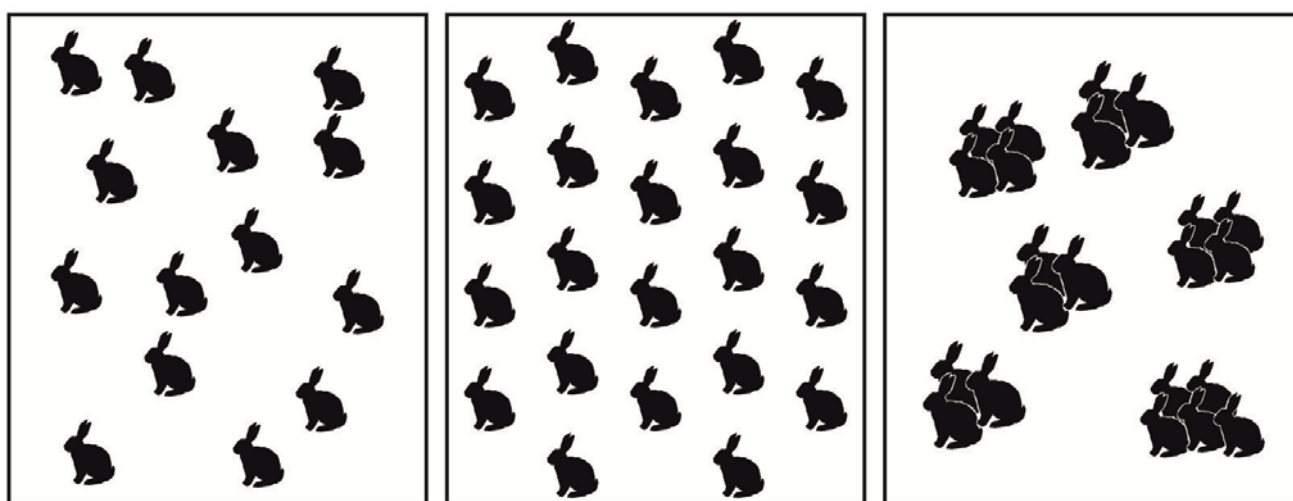
І популяції в межах виду, і особини в межах популяцій завжди розміщені нерівномірно. Це зумовлено гетерогенністю фізико-географічних та інших умов середовища, які призводять до нерівномірного розподілу трофічних ресурсів, місць захисту для тих або інших вікових груп особин.

Просторова структура популяції – характер розміщення в популяційному ареалі окремих особин і їхніх груп. Особини популяції в межах ареалу можуть бути розміщені випадково, рівномірно або плямисто. Ці типи розподілу особин визначають візуально, а також на підставі статистичних методів (співвідношення середньої кількості особин (m) на конкретній площі та дисперсії d^2). *Розподіл рівномірний*, або регулярний – коли відношення дисперсії до середнього є істотно меншим за одиницю; *розподіл випадковий* – коли відношення дисперсії до середнього є близьким до одиницю; *розподіл агрегований*, або перерозсіяний – коли відношення дисперсії до середнього є істотно більшим за одиницю (рис. 5).

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

Рівномірний розподіл особин виникає тоді, коли на особин популяції діє кілька головних чинників. 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.



випадкове

рівномірне

групове

Рисунок 5 – Розміщення особин у просторі

Популяції, у 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 в тому, що агрегація загалом сприяє виживанню популяції, але посилює антагонізм між особинами. Причинами агрегації є:

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

Для багатьох видів агрегація із часом замінює ізоляція. Це характерно, наприклад, для лелек, лебедів, гусей, які в період гніздування відокремлюються, а восени збираються в зграї для відлітання у вирій. Групи особин у межах популяції можуть мати свою ієрархію. Для хребетних усередині їхніх популяцій можна виділити три типи інтеграції: неорганізовані (косяки пелагічних риб, які прямують на нерест); групи, організовані на засадах просторових контактів.

Зазначимо, що особини в групах можуть розміщуватися по-різному: дифузно, за острівним типом і вервечкоподібно, а також комбіновано.

Багатьом видам рослин і тварин притаманна метапопуляційна організація, яка тісно пов'язана із просторовим розміщенням особин. Термін «метапопуляція» увів у науковий обіг Р. Левінс [14]. Цей термін означає популяцію популяцій, тобто популяція складається із субпопуляцій (часткових популяцій), між якими хоча б раз за покоління відбувається обмін генетичним матеріалом. З'ясовано, що види, які формуються із метапопуляцій, менш уразливі до дії негативних абіотичних і біотичних, а також антропогенних чинників.

Дослідження метапопуляційної організації видів – новий напрям екології взагалі та популяційної зокрема. Його інтенсивно розробляє Ілка Ганський [15]. Виходячи з показників чисельності та просторового поширення популяцій у просторі, І. Ганський [15] запропонував ядерно-сателітну гіпотезу регіонального розподілу видів. У його праці показано, що величина середньої локальної чисельності позитивно корелює з регіональним розподілом, тобто з відносним числом мозаїчно розташованих стацій, зайнятих тим або іншим видом. Якщо стохастичні коливання швидкості локального вимирання та/або колонізації досить великі, проявляється тенденція поділу видів на два чіткі типи, що називаються *основними* (ядерними) та *супутніми* (сателітами). Перші – звичайні у своєму регіоні, локально численні, а сателітні види характеризуються протилежними ознаками. Ця дихотомія, якщо вона існує, дозволяє використовувати нульову гіпотезу для перевірки теорії структури угруповань.

Варто звернути увагу на те, що метапопуляція відрізняється від континуальної популяції, яка також складається із субпопуляційних груп, тим, що між ними 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 [2].

Віталітет популяції – її життєвість, життєздатність. Життєвість популяції – це властивість, яка визначає тривале існування особин та їхніх нащадків у популяції. Оскільки безпосереднє визначення життєвості можливе лише за умов багаторічних спостережень, що не завжди зручно, користуються непрямыми експресметодами оцінки життєвості. Сьогодні розвинені кілька підходів до оцінки життєвості ценопопуляцій: фітоценотичний, демографічний, комплексний і віталітетний [11].

Віталітетний підхід спирається на рівнозначність ознак, які характеризують життєвість особини в усіх досліджуваних популяціях. Методи визначення життєвості особин і ценопопуляцій різноманітні, але всі вони базуються на поділі сукупності особин на кілька рангів чи класів віталітету за однією чи декількома ознаками та обчисленні середнього балу для кожної окремої популяції. Віталітетний аналіз оцінює життєздатність особин рослин на основі морфогенетичних ознак із подальшим установленням співвідношення в популяції кількості особин різної життєздатності. Продукційний процес, ріст і морфологічна структура особини, виражені кількісно, дають узагальнену оцінку її життєвого стану. Віталітетний аналіз дає змогу ефективно порівнювати стани різних популяцій у різних еколого-ценотичних умовах [11].

Віталітетна структура характеризує співвідношення в популяціях особин різних класів життєвості. Теоретичні основи й алгоритм віталітетного аналізу сформулював Ю.А. Злобін [16]. За співвідношенням особин високого (А), середнього (В) та низького (С) класів віталітету він виділив три типи популяцій: процвітаюча, рівноважна, депресивна. Здатність рослин змінювати свій життєвий стан є важливим адаптаційним механізмом, що працює і на рівні організму, і популяції загалом.

Поділ на різні рівні життєвості здійснюється на основі ключових (детермінуючих) віталітет, морфоструктурних ознак. Зазвичай таких ознак виділяють три-п'ять. Установлення ключових ознак являє собою самостійне завдання. Алгоритм складається з таких етапів:

- використовуючи репрезентативні вибірки особин, які ростуть у різних еколого-ценотичних та антропогенних умовах і перебувають в одному віковому стані, враховують основні кількісні морфопараметри прямого виміру та алометричні;
- на основі матриці вихідних даних обчислюють коефіцієнти варіації всіх морфопараметрів; надалі перевага віддається тим, які найбільше варіюють; параметр, що мало змінюється за еколого-ценотичним градієнтом, майже не несе інформації про зміни стану особин;
- матриця вихідних даних використовується також для розрахунку коефіцієнтів парної кореляції між усіма ознаками; на основі таких матриць складають кореляційні плеяди ознак, які дозволяють виявити групи найщільніше пов'язаних між собою ознак; із такої окремої групи недоцільно брати кілька ознак – вони дублюють одна одну, бо несуть близьку інформацію;
- на основі матриці вихідних даних методом факторного аналізу знаходиться факторне розв'язання; факторні навантаження ознак, які отримують під час факторного аналізу, обирають так, щоб ознаки з найвищими факторними навантаженнями входили до складу ключових;
- на основі отриманої інформації на попередніх етапах розглянутого алгоритму та при обов'язковому врахуванні біологічного значення кожної з ознак обирають три-п'ять, які детермінують віталітет [11].

Етологічна структура відображає різноманітну поведінку особин у популяціях.

Поодинокий спосіб життя – дорослі особини існують незалежно одна від одної, і лише на короткий період формують репродуктивні пари.

Сімейний спосіб життя властивий тваринам, у яких партнери, що беруть участь у розмноженні, утворюють пари на тривалий період. Вони не лише утворюються на період спарювання, але й зберігаються під час виведення, вигодовування та виховання молоді. У птахів відомі види, які схильні до збереження сімейних пар на все життя. При сімейному способі життя тварини, як правило, намагаються контролювати територію свого помешкання.

Зграйний спосіб життя полягає в об'єднанні тварин у групи чисельністю в кілька десятків або сотень особин. Зграї, як правило, існують цілорічно – на період розмноження особин можуть розбиватися на сімейні пари. У перелітних птахів зграї формуються на період міграцій. Зграї мають великі переваги в здобуванні їжі (вовки) або захисті від ворогів (копитні). Структура зграй може бути різною: іноді в них всі тварини рівноправні (риби), але частіше в зграї є лідер та складна ієрархія підпорядкування особин. Ієрархічна організація дає великі переваги, оскільки забезпечує спокійне існування тварин без зайвих витрат енергії. Ранг у зграї визначається зазвичай тільки один раз. Після його встановлення сутички між тваринами припиняються. Інформація про ранг повідомляється партнерам у зграї особливими сигналами або особливим типом поведінки. Ієрархія забезпечує відповідальність поведінки тварин зграї та збільшує шанси виживання всіх особин.

Стадний спосіб життя. У стаді здійснюються всі функції популяції: пошук корму, розмноження, охорона та вирощування молоді. Розміри стада залежать від наявності корму. Для стада характерною є ієрархічна структура та наявність лідера. Лідер – це тварина, яка найбільше пристосована до певних умов мешкання, здатна до швидкого вироблення умовних рефлексів. У стаді зубрів лідером є найбільш сильний та досвідчений самець, а в стаді північних оленів лідирує група найбільш досвідчених самок.

Колонії являють собою групові поселення тварин різного віку та статі. Такі колонії можуть бути постійними або виникати на період розмноження. Колоніальний спосіб життя полегшує захист від ворогів. Особливо характерні поселення ряду видів птахів та гризунів. Складну організацію мають колонії таких комах, як мурахи, бджоли та терміти.

Прайдами живуть леви. Окремий прайд включає одного самця, двох-трьох самиць та кілька особин молодняка. Організація популяції у вигляді колонії, прайда, зграї або стада дає певні переваги: полегшується пошук корму, забезпечується захист від ворогів, у риб та птахів менше енергії витрачається на переміщення у просторі, оскільки основну роботу здолання опору води чи повітря виконують більш сильні тварини, що рухаються попереду зграї.

У багатьох видів тварин наявне намагання жити на одній, освоєній колись території. Воно отримало спеціальну назву – хомінг (від англ. home– дім). Хомінг дуже корисний для тварин, він дозволяє притримуватися добре відомої їм території де вони легко знаходять їжу й укриття. Власна територія контролюється тваринами, особини свого виду на неї не допускаються й активно виганяються. Тут спрацьовує ціла система міток або звукових сигналів. Як мітки найчастіше використовуються пахучі виділення. В антилоп такий пахучий секрет виділяється біля краю ока, у сарн – біля основи рогів. Кішки та собаки мітять свою територію сечею. Ведмеді та інші тварини обдирають кору на деревах, що ростуть на межі їхньої території. У птахів контроль території здійснюється за рахунок звукових сигналів[17].

Питання для самоконтролю:

1. Що таке структурно-функціональна організація популяцій?
2. Надайте визначення поняттю «популяційний ареал».
3. Які чинники визначають розміри ареалу популяції?
4. Які типи ареалів виділяють?
5. Як визначаються межі природної популяції?
6. Надайте визначення поняттям чисельність і щільність популяції.
7. Обґрунтуйте причини динаміки чисельності популяцій тварин.
8. Вікова структура як ознака популяції тварин. Обґрунтуйте важливість визначення вікової структури популяції.
9. Чим визначається вікова структура популяції тварин?
10. Які типи вікових пірамід виділяють?
11. Статева структура як ознака популяції. Обґрунтуйте важливість визначення статеві структури популяції.
12. Просторова структура як ознака популяції. Обґрунтуйте важливість визначення просторової структури популяції.
13. Які типи розподілу особин виділяють?
14. Що Визнаєте про розвиток уявлення про стратегію популяцій?
15. Визначте причини агрегації.
16. Надайте характеристику критеріям життєздатності популяцій тварин.
17. Віталітетна структура як ознака популяції. Обґрунтуйте важливість визначення віталітетної структури популяції.
18. Сформулюйте алгоритм віталентного аналізу популяцій.
19. Етологічна структура як ознака популяції. Обґрунтуйте важливість визначення етологічної структури популяції.
20. Надайте характеристику типам поведінки особин у популяціях тварин.

Тема 3. Динаміка популяцій

Мета: засвоїти основні характеристики динаміки чисельності та визначити особливості динамічних процесів у популяціях.

- Динаміка чисельності.
- Криві зростання чисельності популяції.
- Криві виживання.
- Коливання та регуляція чисельності популяції.
- Причини вимирання популяцій.

Основні поняття: динаміка чисельності, народжуваність, смертність, криві зростання чисельності популяції, експоненціальне та логістичне зростання чисельності популяції, криві виживання, територіальність, перенаселеність.

Кожна популяція, як і будь-яка біологічна система, мінлива у просторі та часі. Мінливість популяції проявляється насамперед у динаміці чисельності особин. Динаміка чисельності популяцій визначається такими процесами: народжуваністю 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. Максимальна (фізіологічна) народжуваність – це теоретично можлива поява нових особин за ідеальних умов без впливу лімітуючих чинників. 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 чинників.

Народжуваність залежить від кількості особин, що народилися за певний проміжок часу. Смертність характеризують кількістю особин, що загинули в популяції з будь-якої причини за одиницю часу. Розрізняють мінімальну смертність (смертність, спричинену процесом старіння за ідеальних умов, значення її сталою для популяції) та екологічну, або реалізовану смертність (відображає загибель особин за реальних умов середовища і залежить від типу популяції (стара, зріла)). Ще розрізняють питому народжуваність та смертність. *Питома народжуваність* – поява нових особин у популяції з розрахунку на одну існуючу особину. *Питома смертність* – кількість загиблих особин популяції за одиницю часу в перерахунку на одну особину. Різниця між питомою народжуваністю та питомою смертністю означає виживання.

Якщо народжуваність у популяції перевищує смертність, то популяція зростатиме, якщо, звичайно, зміни внаслідок імміграції і еміграції незначні. Щоб зрозуміти закономірності зростання популяцій, корисно спочатку

розглянути модель, що описує зростання популяції бактерій після посіву їх на свіже культуральне середовище. У цьому новому і сприятливому середовищі умови для зростання популяції оптимальні й спостерігається *експоненціальне зростання*. Крива такого зростання – це експоненціальна, або логарифмічна, крива (рис. 6).

Але врешті-решт, досягається така точка, коли з кількох причин, зокрема внаслідок зменшення харчових ресурсів і накопичення токсичних відходів метаболізму *експоненціальне зростання* стає неможливим. Воно починає сповільнюватися так, що крива зростання набуває сигмоподібної форми (рис 6). Такий тип зростання називають залежним від щільності, оскільки швидкість зростання залежить від щільності популяції, яка впливає на виснаження харчових ресурсів і накопичення токсичних продуктів, а тому – на зростання. Зі збільшенням щільності швидкість зростання популяції поступово знижується до нуля, а крива виходить на плато.



Рисунок 6 – Типи зростання чисельності популяції

За нульового зростання популяція стабільна, тобто розміри її не змінюються (окремі організми при цьому можуть рости і розмножуватися; нульова швидкість розмноження, якщо воно відбувається, урівноважена смертністю). Така сигмоподібна крива зростання отримана для ряду одноклітинних і багатоклітинних організмів, наприклад, для клітин водоростей у культуральному середовищі, для фітопланктону озер і океанів весною, для комах, таких як борошняні хрущаки або кліщі, інтродуковані в нове місце проживання з рясними запасами їжі, де немає хижаків [18].

Крива іншого типу спостерігається, коли експоненціальне зростання триває аж до раптового падіння щільності популяції внаслідок вичерпання ресурсів середовища. Цю криву називають J-подібною, або кривою типу «бум і крах». Таке зростання не залежить від щільності, оскільки його регуляція не пов'язана з

щільністю популяції до самого моменту катастрофи. Крах може відбуватися з тих самих причин, наприклад внаслідок виснаження харчових ресурсів, яке в разі сигмоподібної кривої зростання завчасно справляло регулюючий вплив на зростання. Міграція або розселення, так само як і раптове зниження швидкості розмноження, може сприяти зменшенню чисельності популяції. Розселення може бути пов'язане з певною стадією життєвого циклу, наприклад, з утворенням насіння. Сигмоподібна і І-подібна криві – це дві моделі зростання популяції. При цьому передбачається, що всі організми дуже схожі між собою, мають однакову здатність до розмноження і однакову вірогідність загинути, а отже, швидкість зростання популяції в експоненціальній фазі залежить тільки від її чисельності й не обмежена умовами середовища, які залишаються постійними. Але стосовно природних популяцій ці припущення часто несправедливі. Наприклад, швидкість зростання популяції в природному місці проживання залежатиме від кліматичних змін, від постачання їжею і від того, чи обмежене розмноження певною порою року. Та все ж моделі зростання популяцій сприяють кращому розумінню природних популяцій, і в разі потреби їх можна удосконалити [18].

Один з основних чинників, що впливає на розміри популяції, – це відсоток особин, які гинуть до досягнення статевої зрілості (смертність у дорепродуктивному періоді). У межах певного виду ця величина набагато більш мінлива, ніж плодючість. Для того щоб чисельність популяції залишалася постійною, у середньому тільки два нащадки кожної пари повинні доживати до репродуктивного віку [18].

Криву виживання можна отримати, якщо почати з деякої популяції новонароджених особин і потім визначати число тих, що вижили, залежно від часу. По вертикальній осі звичайно відкладають або абсолютне число особин, що вижили, або їх відсоток від початкової популяції:

Більшість тварин і рослин схильна до старіння, яке виявляється в зниженні тривалості життя з віком після періоду зрілості. Як тільки починається старіння, вірогідність настання смерті в певний проміжок часу зростає. Безпосередні причини смерті можуть бути різними, але в основі їх лежить зменшення опірності організму дії несприятливих чинників (наприклад, хворобам).

Крива А на рис. 7 дуже близька до ідеальної кривої виживання для популяції, у якій старіння є головним чинником, що впливає на смертність. Прикладом може бути популяція людини в сучасній розвиненій країні з високим рівнем медичного обслуговування і раціональним харчуванням. Більшість людей доживає до старості, але середню очікувану тривалість життя майже неможливо збільшити більш ніж до 75 років. Відхилення кривої від ідеальної зумовлене дитячою смертністю, що відображається нахилом початкової ділянки. Хоча дитяча смертність у розвинених країнах набагато нижча, проте і тут вірогідність смерті в ранньому дитинстві вища за середню. Також на криву виживання, крім старіння, впливає чинник випадкової загибелі,

причини якої з віком можуть змінюватися. У Великій Британії, наприклад, найбільша смертність у результаті автомобільних катастроф припадає на вік 20-25 років. Крива, схожа з кривою А, властива також однорічним культурним рослинам, коли на певному полі вони старіють одночасно [18].

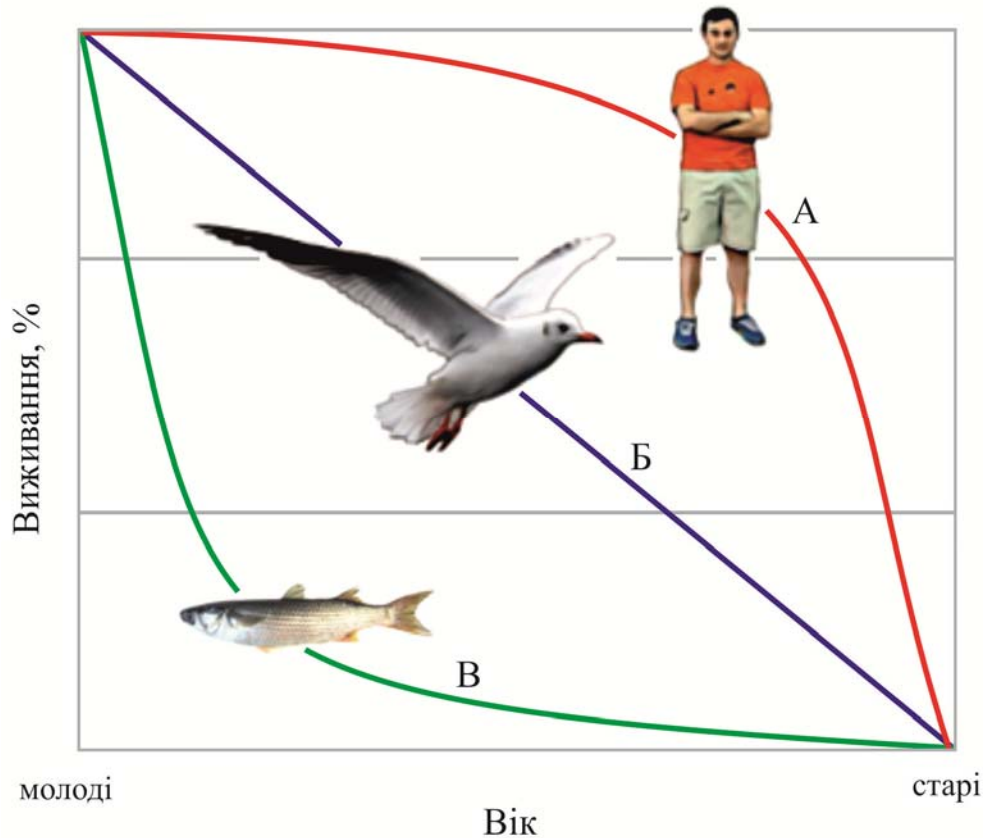


Рисунок 7 – Типи кривих виживання популяцій

Крива Б характеризує незалежність смертності від віку (птахи, рослини після проростання та вкорінення тощо). Така крива може бути отримана, якщо смертність постійна протягом усього життя організмів (50 % за певну одиницю часу), наприклад, тоді, коли головним чинником, що визначає смертність, стає випадок, причому особини гинуть до початку помітного старіння. Крива типу В характерна для популяцій організмів з високою смертністю в ранній період життя, наприклад, для риб або комах.

Є певні внутрішньовидові відмінності в кривих виживання. Вони можуть бути зумовлені різними причинами і нерідко пов'язані зі статтю. У людей, наприклад, жінки живуть дещо довше, ніж чоловіки, хоча точні причини цього невідомі.

Накреслюючи криві виживання для різних видів, можна визначати смертність для особин різного віку і таким чином з'ясовувати, у якому віці певний вид найуразливіший. Встановивши причини смерті в цьому віці, можна зрозуміти, як регулюється величина популяції.

Розміри популяції можуть зростати в результаті імміграції (додаються особини ззовні) або за рахунок розмноження особин. На зміни в чисельному складі популяції суттєвий вплив мають кліматичні умови (температура, вологість, інше). Нерідко лімітуючим чинником виступають вороги, їжа тощо. Коливання чисельності відбуваються циклічно, їх можна назвати циклами. Але дослідження таких циклів потребує тривалого часу і залежить від періоду між максимумом та мінімумом чисельності даної популяції. У кожного виду терміни настання статевої зрілості, строки вагітності різні. У маленької тваринки бурозубки, ці періоди набагато коротші, ніж копитні (рис. 8). Для копитних характерні циклічні коливання у кілька декад [19], наприклад, для лося характерний цикл річної динаміки у 16-34 років [20]. Проте для багатьох видів тварин характерні циклічні коливання чисельності з інтервалом 3-10 років. Щоб прослідкувати цей процес, екологу необхідно володіти інформацією про той період часу, за який відбувається численна зміна генерацій (поколінь), і знати умови існування цієї популяції.

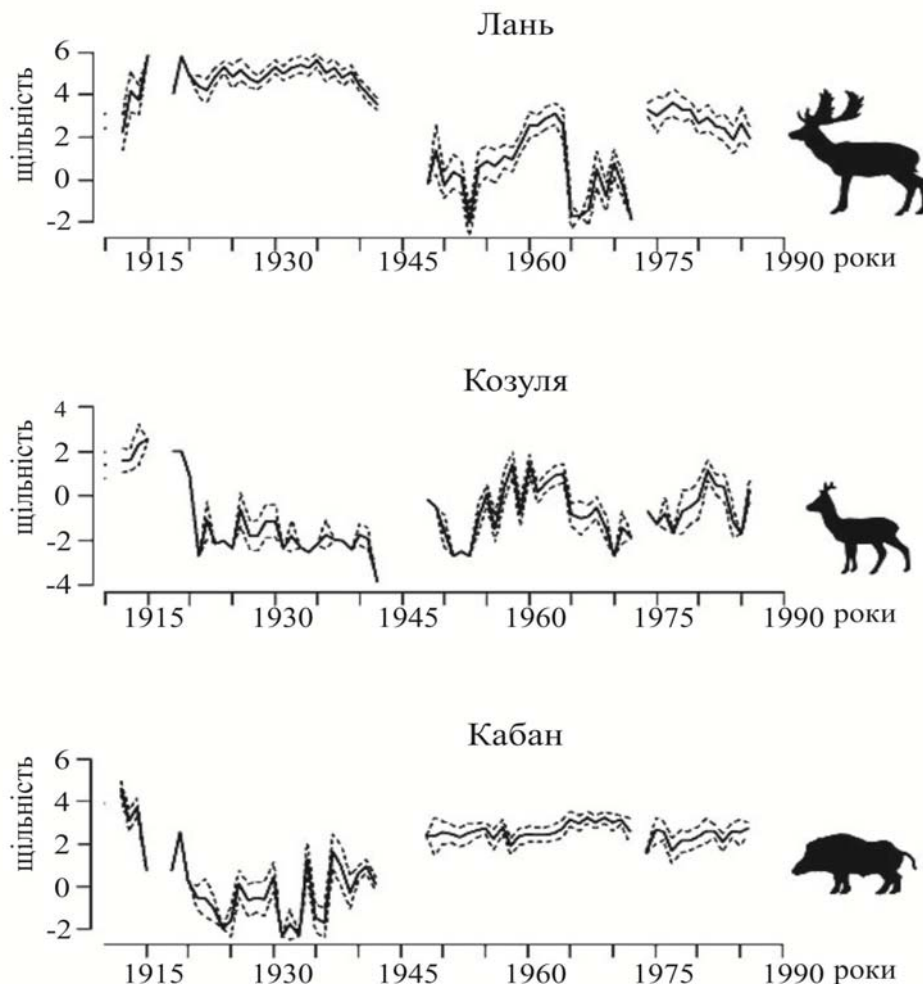


Рисунок 8 – Річні коливання чисельності копитних (особин/км²) у Заповіднику Кастельпоспіано (Рим, Італія) отримані за даними мисливського вилучення [19]

Коливання чисельності популяції графічно можна зобразити у вигляді синусоїди, для побудови якої необхідно проводити дослідження протягом тривалого часу. Ця синусоїда складається із фрагментів, що можуть відхилятися від ідеальної кривої. Важливим є той факт, що коливний процес відбувається навколо уявної лінії, яка і буде ідеальним графічним вираженням чисельності популяції. Слід зазначити: коливання чисельності особин популяції можливе в певних межах, отож цілком слушно тут фігурує поняття мінімальної чисельності популяції. Якщо чисельність особин сягає показників, нижчих від мінімальної чисельності, то вона зникає [18].

Розміри популяції не можуть бути постійними через зміни плодючості, смертності, а нерідко і того, й іншого. При вивченні розмірів популяцій та їх змін завжди намагаються визначити ключовий чинник – той, який відповідає за найбільшу частину змін, що відбуваються при зміні поколінь. Як правило, цей ключовий чинник впливає на смертність.

Доведено, що коливання розмірів популяції відбувається не хаотично. Насправді є низка чинників, які втримують стан популяції в певних межах. Це чинники, які знижують чисельність і сприяють смертності та найкраще діють при збільшенні щільності. Хоча можна було б очікувати, що коливання розмірів популяцій матимуть суто випадковий характер, насправді є низка чинників, які утримують величину популяції в деяких межах. Це чинники, які скорочують чисельність, сприяючи підвищенню смертності або зниженню плодючості. Вони діють ефективніше при збільшенні щільності популяції, тобто це чинники, залежні від щільності. Іноді такими чинниками можуть бути брак їжі або зростання чисельності ворогів, їх безпосередній вплив на смертність очевидний. До двох, добре вивчених, регулювальних механізмів, що впливають на плодючість, належать територіальна поведінка і фізичні наслідки перенаселення.

Територіальна поведінка. Територіальна поведінка, або територіальність, зустрічається у широкого кола тварин, зокрема деяких риб, рептилій, птахів, ссавців і суспільних комах. Це явище особливо добре вивчене в птахів. Один самець або самець і самка, що створюють пару, можуть закріпити за собою територію кубла, яку вони захищатимуть від вторгнення особин того самого виду. За допомогою співу, а іноді візуальної демонстрації (для якої слугують, наприклад, червоні груди вільшанки) птах утверджує свої права на територію, і непрохані гості зазвичай віддаляються, іноді після короткої «ритуальної бійки», у якій конкуренти не заподіюють один одному серйозної шкоди. Це має очевидні переваги над «справжніми боями». Сусідні території особин одного виду зовсім або майже не перекриваються і зазвичай забезпечують достатню кількість їжі для батьків і їхніх пташенят. Зі зростанням популяції окремі території стають меншими, і на них може мешкати все менша кількість нових птахів. У крайніх випадках деяким птахам не вдається закріпити за собою територію, і тому вони не розмножуються. Отже, регуляція тут зумовлена просторовими обмеженнями.

Перенаселеність. Ще одна форма регуляції чисельності, у якій велику роль відіграє простір, – дія перенаселеності. Як показали лабораторні експерименти з щурами, коли щільність популяції досягає певної величини, плодючість тварин сильно знижується, навіть якщо немає нестачі в їжі. Відбуваються різні гормональні зсуви, які впливають на статеву поведінку; усе частіше виявляється нездатність до спаровування, безплідність, викидні, поїдання дитинчат батьками. Батьківська турбота про потомство слабшає, і дитинчата покидають кубло в дуже ранньому віці, що знижує вірогідність їх виживання. Посилюється агресивність тварин. Подібні зміни характерні для ряду ссавців і можуть відбуватися також у природних умовах зовні лабораторії, наприклад, у природних популяціях полівок.

Локальне вимирання особин на територіях, що охороняються, змусило вчених замислитися над тим, які чинники зумовлюють цей процес, якщо угруповання та види пристосовані до даного середовища. Р. Прімак [21] 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 1 листопада 2018 р. становило 7,66 млрд (рис. 9) [22].

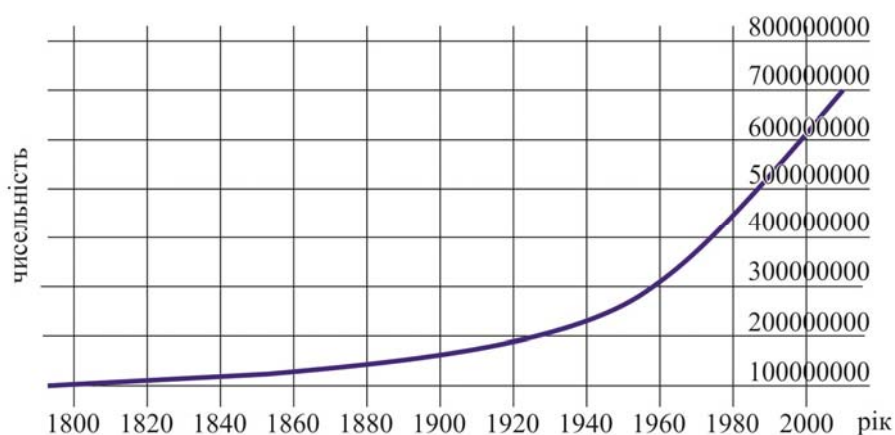


Рисунок 9 – Динаміка росту населення планети [22]

Людство несе повну відповідальність за швидкі темпи збіднення біотичного різноманіття. Розглянемо головні фактори загрози для видового різноманіття на популяційному рівні.

Руйнування місць мешкання (оселищ) – це один із головних факторів загрози біотичному різноманіттю. Руйнування оселищ може бути повним, а також із пошкодженнями у вигляді забруднень, фрагментації. Найнегативніші наслідки має руйнування болотистих територій і водних екосистем (дренаж, греблі, меліорація тощо), степів, гірських територій, коралових рифів, опустелювання тощо. Нині у світі налічують 9 млн км² деградованих земель [2].

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 колись суцільної площі тим, що вони мають значно більшу протяжність примежових зон, центр кожного фрагмента розташований близько до краю. Усе 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 інбридингу та дрейфу генів [2].

Крайовий ефект. У примежових зонах порівняно із серединою угруповань змінюється освітленість, температура повітря та ґрунту, швидкість вітру тощо. Якщо зміни проникають усередину угруповань, де ростуть види, вузько пристосовані до певних абіотичних чинників, це призводить до зниження життєздатності їхніх популяцій, туди починають потрапляти особини видів рудеральної стратегії. Це все посилює ефект дестабілізації угруповань [2].

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 це вперше звернула увагу в 1962 р. Рашель Карсон у книзі «Мовчазна весна». Не менш важливим чинником зниження рівня біорізноманіття є забруднення вод та зарегулювання водного стоку річок, що призводить до зникнення водних гідробіонтів, а відтак – до збіднення раціону людини та зміни якості води як середовища життя водних організмів [2].

Яскравим прикладом можуть слугувати антропогенні зміни середовища, що призвели до втрати біопродуктивності Азовського моря. Ще 50 років тому Азовське море було одним із найбагатших у світі по рибопродуктивності: із 1 км² акваторії виловлювали за рік до 10 тон риби, причому понад половину улову припадало на цінні та делікатесні види. Цьому сприяли своєрідні гідрологічні та гідробіологічні особливості моря – мілководність, добра прогріваність та замкнутість. Великий приплив чистих материкових вод зі стоками річок Дону і Кубані визначав низьку солоність води і забезпечував активні біогенні процеси. Однак у 1952 Дон був перекритий Цимлянською греблею, а через 20 років також було зарегульовано Кубань. У пониззі обох річок виникли потужні системи зрошення з інтенсивною агротехнікою, на Кубані поширилося рисосіяння. Швидко наростало застосування пестицидів. Одночасно розвивалася промисловість Приазов'я. У результаті дуже порушився природний режим Азовського моря: на 40% зменшився материковий стік, у півтора рази зросла солоність води, забруднення басейну стічними водами

дренажних систем і промисловості багаторазово перевищило допустимі рибогосподарські норми, різко скоротилася площа нерестовищ, велика кількість молоді риби почала гинути на водозаборах. Усе це призвело до деградації морських екосистем і різкого зниження продуктивності Азовського моря. Його загальна біопродуктивність зменшилася в три рази, улови скоротилися в п'ять-шість разів, а вилов найцінніших риб прісноводного комплексу – у 20-30 разів. Деякі представники осетрових, лососевих, коропових риб зникли взагалі [23].

Забруднення повітря. Головний негативний чинник – кислотні дощі, які формуються з оксидів нітрогену та сульфуру. Для кислотних дощів характерна комплексна дія, вони впливають на фізико-хімічні властивості води, ґрунту та безпосередньо на тіла організмів [2].

Утворення озону. Унаслідок функціонування електростанцій, автомобілів у повітря потрапляють вуглеводні та оксиди нітрогену, які під впливом сонячного світла вступають у реакцію, у результаті 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 [2].

Глобальне потепління клімату. Уважається, що потепління клімату завдяки парниковим газам – об'єктивна тенденція. Навіть у випадку суттєвого зниження рівня викиду CO₂ молекула цього газу існує в атмосфері в середньому 100 років, а потім асимілюється автотрофними організмами [2].

Надмірна експлуатація ресурсів. Безумовно, збільшення кількості людей на планеті зумовлює різке зростання експлуатації ресурсів. Переважно їх експлуатація нераціональна. Наприклад, в Америці на одного мешканця припадає в 243 рази більше паперу і в 43 рази більше бензину, ніж на одного жителя Індії [2].

Ще одна причина втрати біотичного різноманіття – наявність інвазійних видів. Інвазійні види проходять повний цикл розвитку, дають велику кількість потомства, активно вкорінюються в місцеві екосистеми і трансформують їх. Збільшення кількості інвазійних видів свідчить про зростаючу деградацію місцевих екосистем. Прикладом є Нова Зеландія. Уряд країни анонсував «перший у світі» план зі знищення всіх інвазивних хижих видів до 2050 року, що має сприяти відновленню природних екосистем країни. Від моменту своєї інтродукції щури, опосуми і горностаї встигли розорити унікальну фауну острівної країни: вже зникла третина місцевих птахів, а символ Нової Зеландії – нелітаючі ківі – опинилися під загрозою зникнення. Така сама ситуація характерна для Скандинавії, якій загрожує нашість єнотів: ці тварини вже освоїлись в Німеччині та інших країнах Центральної Європи, а тепер усе впевненіше рухаються на північ. Вихідці з північноамериканського континенту

потрапили на територію Європи в 30-х роках минулого сторіччя. Наразі німецька популяція єнотів уже нараховує півмільйона особин, яку не вдається врегулювати мисливським промислом. Услід за Данією та Норвегією, нещодавно про поширення виду заявила і Швеція. Крім того, єноти є загрозою через синантропізацію: вони розорюють сміттєві контейнери і можуть створювати зоонозні епідеміологічні ризики, зокрема, як джерело сказу [24].

Хвороби. З'ясовано, що ймовірність захворювання тварин і рослин зростає в розбалансованих екосистемах, а також у системах, де простежуються часті контакти між дикими та свійськими тваринами, рослинами [2]. Механізми зниження чисельності популяцій диких тварин паразитами схематично складаються з таких моментів: 1) паразит змінює поведінку хазяїна і робить його доступним хижаку; 2) паразит знижує плодючість хазяїна; 3) викликає загибель деякої кількості хворих тварин [25].

Біотехнологія. Використання генетично поліпшених сільськогосподарських культур зростає, а водночас 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 країн-виробників ГМО дотримуватися безпеки їх транспортування, зберігання та використання [2].

Питання для самоконтролю:

1. Назвіть основні причини динаміки чисельності популяції.
2. Які Ви знаєте криві зростання чисельності популяції?
3. Обґрунтуйте особливості кривих виживання сучасних популяцій людини та тварин.
4. Надайте характеристику механізмам регуляції чисельності популяції тварин.
5. Чим може бути спричинене коливання чисельності популяції?
6. Які Ви знаєте причини вимирання популяцій?

Тема 4. Типи зв'язків між організмами

Мета: засвоїти основні поняття щодо типів зв'язків між організмами та визначити особливості між- та внутрішньопопуляційних взаємозв'язків.

- Типи зв'язків між організмами (симбіоз, паразитоїдизм і паразитизм, хижацтво).
- Особливості функціонування системи паразит – хазяїн.
- Особливості функціонування системи хижак – жертва.
- Особливості спеціалізації хижаків.
- Класифікації хижаків.

Основні поняття: симбіоз, форезія, коменсалізм, мутуалізм, паразитоїдизм, паразитизм, хижацтво, голофаги, мерофаги, генералісти і фахівці, монофаги, олігофаги, поліфаги.

Зазвичай ми маємо на увазі взаємини між організмами, хоча правильніше розглядати їх як взаємодії між популяціями. Саме популяції – це потенційно довготривалі біосистеми, здатні до еволюції. Постійний взаємозв'язок між організмами слід подавати як відношення між популяціями [2]. Упорядкувати відносини між популяціями досить складно, вони дуже різноманітні і пов'язані масою переходів. Різні автори використовують різні класифікації. У цілому виділяють три типи взаємовідносин популяцій: позитивний вплив, негативний вплив і відсутність впливу. Проте коректно визначити, що таке «позитивний» чи «негативний» вплив, важко. Наприклад, вплив популяції хижака на популяцію жертви в якомусь сенсі є негативним, а в якомусь – позитивним.

Одним з небагатьох и видів тварин, чисельність яких не контролюється хижаками, є африканські слони. Хоча зареєстровані випадки вбивства і поїдання слонів левами, дорослий слон – настільки велика здобич, що стає недоступним практично для будь-якого хижака. Проте так було не завжди. У недавньому геологічному минулому (коли в Африці мешкала переважна кількість великих рослиноїдних ссавців, зокрема тих, що відносяться до ряду Хоботних) чисельність слонів регулювалася шаблезубими котами. Пізніше цю роль взяли на себе корінні африканські племена мисливців на слонів. Ще пізніше цю саму функцію виконували озброєні вогнепальною зброєю бракон'єри. А в кінці XX століття слонів, нарешті, взяли під охорону. Створено великі національні парки, де слони можуть відчувати себе в безпеці. Як не дивно, з'ясувалося, що працівники таких національних парків повинні проводити періодичні відстріли слонів. Справа в тому, що слони так впливають на навколишнє середовище, що, розмножуючися понад певну межу, здатні знищувати всю деревну рослинність у савані й рідколіссі, підриваючи ресурсну базу власного існування. Обмежуючи чисельність слонів, хижаки могли б підвищити стійкість існування цього виду [2].

Симбіоз (співжиття) охоплює всі типи зв'язків між тваринами і рослинами, які вступають у тісний контакт з іншим організмом, що належить до іншого виду (рис. 10) [26].

Форезія є типом зв'язку, за якого відсутні трофічні зв'язки між організмами, при цьому один організм забезпечує іншому захист, опору або транспортування. Приклад: звичайна риба-клоун (*Amphiprion ocellaris*) у своєму домі – морському анемоні (*Heteractis magnifica*).

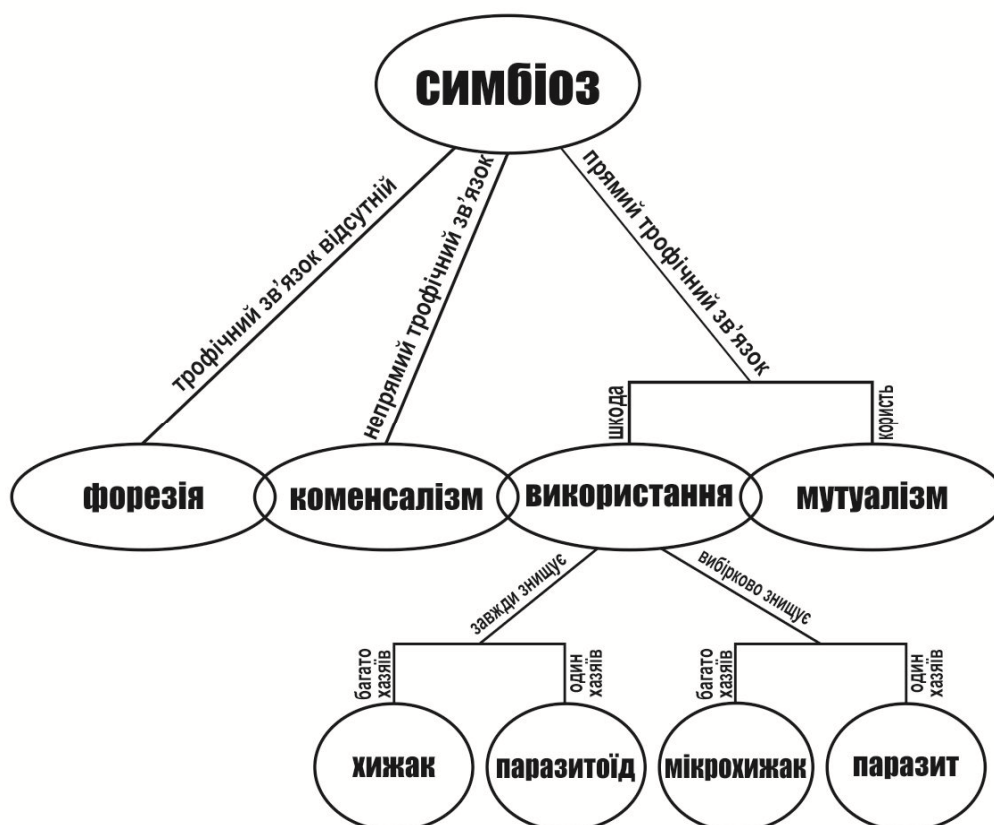


Рисунок 10 – Схема зв'язків між організмами [26]

Коменсалізм – це симбіоз, при якому існують непрямі трофічні взаємозв'язки та перенесення енергії між організмами, причому ці зв'язки корисні одному, але байдужі іншому симбіонту, наприклад, акула та риба-лоцман.

Взаємовідносини, за яких обидва партнери отримують користь, і з екологічних та фізіологічних причин не можуть жити окремо, визначають як **мутуалізм**. Класичним прикладом мутуалізму є зв'язок між термітами, що живляться деревиною, та найпростішими *Hypermastigida*, які мешкають у їхньому травному каналі. Терміти цілковито залежать від джгутиконосців у задоволенні потреб живлення, особливо це стосується постачання азоту й вуглеводів, що виділяються при розкладанні деревини. Джгутиконосці також залежать від хазяїна, який створює їм середовище життя і постачає їжу. Взаємну залежність легко виявити, позбавивши термітів джгутиконосців. Цього можна досягти, якщо утримувати термітів за підвищених температур, за яких

джгутиконосці гинуть. Позбавлені джгутиконосців, терміти теж гинуть внаслідок нестачі у них власного комплексу ферментів, потрібних для перетравлювання деревини. Подібну основу має зв'язок інфузорій із передшлунків жуйних та їхніх хазяїв.

Паразитоїдизм охоплює симбіотичні організми, які живуть за рахунок хазяїна, що вбивають останнього через певний період часу. Порівняно з паразитами, які можуть опосередковано впливати на динаміку популяції своїх хазяїв, паразитоїди елімінують їх із популяції, а самі натомість стають залежними від них як від джерела живлення, що забезпечує їх розвиток і розмноження. Паразитоїди – це переважно комахи з рядів Hymenoptera і Diptera, нематоди Mermithoidea, деякі кліщі.

Серед зв'язків між організмами, що ґрунтуються на трофічній залежності, найменший ступінь залежності притаманний тимчасовому паразитизму. Він полягає в одно- або багаторазовому пошуку хазяїна мікрохижаком для отримання їжі. Так поведуться кровосисні комахи (комарі, блохи, деякі види мух та ін.), деякі п'явки, кажани.

Паразитизмом називають тісний зв'язок між двома організмами різних видів, за якого паразит, зазвичай менших розмірів, є метаболічно залежним від хазяїна. Ця залежність може бути безпосередньою або непрямую, різного ступеня розвитку. Між мутуалізмом і паразитизмом є чимало спільного. Метаболічна основа цих зв'язків схиляє деяких дослідників до думки, що мутуалізм є особливим варіантом паразитизму, за яких певні продукти обміну речовин паразита мають значення для хазяїна.

Паразитичний спосіб життя дуже поширений у природі. Підраховано, що кількість паразитичних видів складає до 70 % різноманітності усіх тварин [27]. Але здається, що це дуже занижена цифра. Так, відповідно до досліджень видового різноманіття паразитів двох видів кефалей, лобаня та піленгаса, Середземноморського та Япономорського басейнів зареєстровано 60 видів гельмінтів від цих хазяїв [28]. Паразитів можна виявити майже в усіх систематичних групах живого світу, і серед Prokarya, і серед Eucarya. Паразитами є віруси, деякі бактерії, найпростіші і гриби; відомі, що правда нечисленні, паразитичні рослини; нарешті, відомо дуже багато тваринних організмів, що паразитують або в рослинах, або в тваринах.

Визначення явних меж впливу паразитів на чисельність популяції хазяїна ускладнює той факт, що спричинена паразитами смертність хазяїв, яка інколи спостерігається, може бути компенсаційною або додатковою. Під компенсаційною смертністю розуміють випадки, коли заражена особина хазяїна в певному сенсі «зайняла місце» іншої особини, яка була б усунута з популяції, наприклад хижаком, незалежно від того чи була вона заражена, чи ні. Факт «наявності зараження» не збільшує в цьому разі смертності в популяції хазяїна, а тільки спрямовує її. Під поняттям додаткової смертності розуміють

ситуацію, що стосується особин, які інакше не були б еліміновані з популяції. Так стається, наприклад, у разі паразитарних епідемій, що викошують популяції хазяїв. У такому випадку смертність, спричинена паразитами, додається до інших причин смертності в популяції [25]. Складність визначення роду смертності хазяїв, спричиненої паразитами, навів Дж. К. Голмс[29] у таких міркуваннях:

- снігові барани *Ovis canadensis* зі Скелястих Гір, заражені круглими червами родини Protostrongylidae, які значною мірою знищують тканини легень, призводять до значного ослаблення хазяїв; на баранів полюють вовки і пуми;
- вовки нападають на баранів і женуть їх; здобиччю стають переважно заражені особини, ослаблені паразитами, бо вони мають менше шансів утекти; у такий спосіб вовки регулюють передусім чисельність популяції круглих червів у популяції баранів (виловлюючи найбільш заражених), а не чисельність баранів (бо якби не зловили зараженого барана, то вполювали б іншого); елімінація дуже заражених особин може бути навіть корисною для чисельності популяції баранів; за діяльності вовків смертність хазяїв, спричинену паразитами, слід інтерпретувати як компенсаційну;
- пуми полюють на баранів із засідки, їх здобиччю стають і заражені, і здорові особини, отже, вони не регулюють чисельності популяції круглих червів; однак численні паразити можуть спричиняти смерть деяких баранів або знижувати їх плодючість; за діяльності пум смертність хазяїв, зумовлену паразитами, слід інтерпретувати як додаткову.

Дослідження всіх цих складних залежностей, пов'язаних із регуляційними процесами в паразитичних популяціях чи угрупованнях, потребує відповідних методів, зокрема кількісних, які б дали змогу належно інтерпретувати результати польових чи експериментальних досліджень. Останнім часом в екології широко застосовують математичні моделі, за допомогою яких стимулюють польові і лабораторні дослідження, формують і перевіряють робочі гіпотези, ідентифікують чинники, які найбільше впливають на структуру популяції чи біоценозу. Із залученням математичного моделювання за допомогою відповідної системи рівнянь можна відобразити процеси, які відбуваються в популяції паразита і хазяїна, а також залежності і взаємовідношення цих процесів. Такими рівняннями можна описувати тип розподілу паразита в популяції хазяїна, тип росту популяції, коливання динаміки чисельності та ін. Кількісний опис процесів, які відбуваються в системі паразит-хазяїн має ту перевагу, що не тільки дає об'єктивніший і порівнювальний образ, а й шляхом підставлення різних значень змінних у рівняння уможливорює пошук параметрів, які мають регуляційне значення, утримують систему в динамічній рівновазі, а також прогнозування станів, які настануть в кінцевому результаті на підставі вихідної ситуації.

Поняття «хижак» здається всім добре знайомим. Ми звично вважаємо «хижаками» найчастіше представників ряду Хижі із ссавців, ряду Соколоподібні та ще, напевно, акул і крокодилів. Тим дивніше усвідомлювати, що з екологічної точки зору хижаком є і сонечко, що полює на попелиць, і дафнія, що відфільтровує з води водорості, і навіть росичка, що поступово переварює комара. Для всіх названих організмів характерним є те, що вони споживають інші живі організми, і умовою споживання цих організмів є позбавлення їх життя. Природно, вбивство зебри левом набагато драматичніша і кривавіша подія, ніж «нищення» одноклітинних водоростей дафнією, але з точки зору видових взаємодій принципової межі між цим немає.

Не відкидаючи інших класифікацій, у нашому курсі ми розглянемо хижацтво як частину більш широкої категорії відношень – експлуатації – і виділимо 4 форми експлуатації: справжнє хижацтво (голофагія), пасовищне хижацтво (мерофагія), паразитоїдність і паразитизм.

Серед хижаків виділяють *голофаг* та *мерофаг*. Перші – це справжні хижаки, вбивають жертву відразу і з'їдають за своє життя безліч жертв (лев, сонечко, дафнія, кашалот, росичка); другі – це пасовищні хижаки (корова, гедзь, медична п'явка), зазвичай з'їдають тільки частину жертви, завдаючи їй при цьому певної, але не обов'язково смертельної втрати. За своє життя мерофаги експлуатують багатьох жертв, з якими не мають особливо тісних зв'язків.

Найважливішою характеристикою хижаків є те, наскільки вони *спеціалізовані* на живленні певними видами жертв. Наприклад, звичайна лисиця – надзвичайно пластичний хижак, жертвами якого можуть бути найрізноманітніші дрібні і навіть середні за розміром ссавці, птахи, плазуни, амфібії, найрізноманітніші безхребетні й чимало різних рослин. Залежно від того, які види їжі є в її місцеперебуванні, лисиця може живитися і черепахами, і виноградом.

На протилежному полюсі високоспеціалізованих хижаків перебувають, наприклад, морські змії з роду Мікроцефалос. Голова і передня частина тулуба цієї середньої за розмірами змії дуже вузькі, «відкалібровані» за розмірами нірки донних морських вугрів, якими живляться ці змії. Іншим прикладом високої спеціалізації можуть бути коали – деревні представники австралійських сумчастих. Вони живляться лише молодим листям евкаліптів.

Отже, за ступенем спеціалізованості хижаків щодо живлення певними категоріями жертв їх можна розділити на *генералістів* (наприклад, лисиця) і *фахівців* (наприклад, мікроцефалоси). До цієї класифікації близьким є поділ хижаків на *монофагів* (пристосованих до живлення одним видом жертв), *олігофагів* (орієнтованих на кілька близьких категорій жертв) і *поліфагів* (здатних живитися різноманітними жертвами). Наведені класифікації не цілком ідентичні, хоча, звичайно, спеціалізовані хижаки зазвичай є оліго- або монофагами, а генералісти – поліфагами. Утім, буває так, що якесь досить вузьке пристосування допомагає освоїти живлення групою схожих за своїми

особливостями жертв. Наприклад, гігантський мурахоїд високоспеціалізований на живленні мурахами і термітами: його пазурі дозволяють проламувати стінки термітників або добиратися до мурашок, а довгий липкий язик, що висовується з витягнутої в трубку беззубої морди, дає можливість підхоплювати і ковтати одночасно сотні комах. Нічим іншим, крім мурах і термітів, мурахоїд живитися не здатний, зате практично будь-який із досить численних видів цих соціальних комах може стати жертвою цього хижака-полігофага.

Спеціалізований хижак може бути більш ефективним, ніж неспеціалізований, і це дозволяє частково уникати конкуренції. З іншого боку, поліфаги можуть мати більш збалансовану дієту, легше знаходити корм, мати більш стійку популяційну чисельність.

Хижацтво – один із найважливіших механізмів передачі енергії від одних популяцій до інших і тому є важливим механізмом, що робить екосистему єдиним цілим. Наведемо деякі приклади впливу хижаків на видову різноманітність їхніх жертв [2].

Питання для самоконтролю:

1. Які Вам відомі типи зв'язків між організмами?
2. Надайте характеристику різних типів зв'язків між організмами.
3. Обґрунтуйте відмінності таких типів зв'язків, як форезія, коменсалізм і мутуалізм.
4. Обґрунтуйте відмінності між паразитоїдизмом і паразитизмом.
5. У чому полягають особливості функціонування системи паразит – хазяїн?
6. У чому полягають особливості функціонування системи хижак – жертва?
7. Що є підґрунтям класифікування хижаків?
8. Які категорії хижаків Ви знаєте?

ТЕСТОВІ ЗАВДАННЯ ДО РОЗДІЛУ I

1. *Місце демекології в загальній екології:*
 - а) окремий розділ екології;
 - б) складова частина вчення про біогеоценози;
 - в) окремий парцел;
 - г) окремий випадок екосистеми.
2. *Стація – це:*
 - а) ареал мешкання популяції;
 - б) територія мешкання популяції в межах біотопу;
 - в) потенційно можливий простір, який може зайняти вид за відсутності конкуренції.
3. *Ареал популяції – це:*
 - а) місце репродукції;
 - б) територія живлення особин популяцій;
 - в) зона міграційних шляхів;
 - г) зона поширення особин популяцій.
4. *Трофічний ареал – це:*
 - а) місце живлення та парування;
 - б) місце живлення;
 - в) місце живлення, парування та народження малят.
5. *Вікова структура – це:*
 - а) співвідношення самців і самиць;
 - б) співвідношення вікових станів особин;
 - в) наявність ієрархії.
6. *Під паразитоїдизмом розуміють:*
 - а) симбіотичних організмів, які живуть за рахунок хазяїна, що вбивають останнього через певний період часу;
 - б) симбіоз, при якому наявні непрямі трофічні взаємозв'язки та перенесення енергії між організмами причому ці зв'язки корисні одному, але байдужі іншому симбіонту;
 - в) симбіоз, при якому відсутні трофічні зв'язки між організмами при цьому один організм забезпечує іншому захист, опору або транспортування;
 - г) симбіоз, при якому наявні тісний зв'язок між двома організмами різних видів, за якого один, зазвичай менших розмірів, є метаболічно залежним від іншого.

7. У природі найчастіше зустрічається розподіл:
- а) рівномірний;
 - б) агрегований;
 - в) дифузний.
8. Установіть відповідності між організмами та їхніми характеристиками:
- | | |
|-----------------|--|
| 1) паразитизм; | а) це симбіоз, при якому наявні непрямі трофічні |
| 2) коменсалізм; | взаємозв'язки та перенесення енергії між |
| 3) форезія; | організмами, причому ці зв'язки корисні |
| 4) мутуалізм. | одному, але байдужі іншому симбіонту; |
- б) типом зв'язку, при якому відсутні трофічні зв'язки між організмами, при цьому один організм забезпечує іншому захист, опору або транспортування;
- в) тісний зв'язок між двома організмами різних видів, за якого паразит, зазвичай менших розмірів, є метаболічно залежним від хазяїна.
9. Інвазійна популяція – це:
- а) популяція, в якій домінують молоді особини;
 - б) популяція, в якій особини мігрують;
 - в) популяція, в якій домінують малорухливі особини.
10. Експоненціальне зростання чисельності популяції спостерігається за умови:
- а) нового та сприятливого середовища;
 - б) виснаження харчових ресурсів і накопичення токсичних продуктів;
 - в) вичерпання ресурсів середовища.
11. Демоцен – це:
- а) найпростіша жива система, до складу якої входять поодинокий організм та його безпосереднє оточення (середовище), окреслене поняттям монотопу;
 - б) біологічна система, що складається з популяції та її середовища мешкання;
 - в) сукупність живих організмів, які пристосувалися до спільного мешкання в певному середовищі існування, утворивши з ним єдине ціле.

12. Установіть відповідність між типом хижака та видом тварин, які характеризують цей тип:

- 1) голофаг;
- 2) мерофаг.

- а) лев;
- б) коза;
- в) комар;
- г) олень;
- д) вовк;
- е) медичка п'явка;
- ж) ластівка;
- з) акула.

13. Крайовий ефект – це:

- а) розділення території на дрібні шматки дорогами, полями, городами, лініями електропередач, тобто деградованими територіями;
- б) зміна в примежових зонах порівняно із серединою угруповань освітленості, температури повітря та ґрунту, швидкості вітру тощо;
- в) потрапляння в повітря вуглеводнів та оксидів нітрогену, які під впливом сонячного світла вступають у реакцію;
- г) зростання експлуатації ресурсів.

14. Про який показник структури популяції йдеться? «Цей показник дає змогу порівнювати популяції між собою, оскільки чисельність особин у межах їхніх ареалів не завжди можна визначити»:

- а) вікова структура;
- б) чисельність;
- в) статева структура;
- г) щільність.

РОЗДІЛ II. УПРАВЛІННЯ ПОПУЛЯЦІЯМИ ТВАРИН

Управління популяціями – це система взаємопов'язаних заходів, спрямованих на охорону, відтворення і раціональне використання ресурсів тварин і отримання максимуму продукції при мінімізації шкоди навколишньому середовищу і самим популяціям. Останнім часом фахівці все частіше застосовують більш об'ємний термін – управління ресурсами мисливських тварин. У будь-якому випадку загальна мета управління – це оптимізація, або вибір кращого варіанта з можливих. Чим досконаліше управління, тим ефективніша охорона тварин, середовища їх проживання, використання ресурсів та вище біологічна продуктивність популяцій, та, навпаки, погане управління завжди призводить до зuboжіння ресурсів і деградації тварин [30].

Управління популяціями доцільно застосовувати і у випадку їх охорони, і в разі їх експлуатації. Під час експлуатації природних популяцій виникають три проблеми, які необхідно вирішити:

- підвищення щільності малих й популяцій, що зникають;
- отримання сталого рівня промислу (сировини, особин, частин особин (для ботанічних об'єктів тощо), або рівня «врожаю» для популяцій, які експлуатують);
- зниження щільності популяцій, які надмірно численні та швидко зростають.

Ці три проблеми актуальні і для охорони популяцій.

У мисливстві, рибальстві та охороні часто трапляється так, що важливою стає якась одна проблема. Наприклад, у мисливському господарстві актуальне забезпечення стабільного рівня промислу. Інші дві проблеми виникають зрідка. Що стосується сільськогосподарської ентомології, то важливою є проблема зниження щільності популяцій тварин, які завдають шкоди сільськогосподарським культурам. Вирішення цих трьох проблем можливе, якщо є способи керування динамікою чисельності особин. Наприклад, впливати на динаміку чисельності особин популяції можна через вплив на їхні оселища (заболочені місця – для комарів), джерела води, кормові запаси тощо, а в інших випадках доцільно використовувати прямі методи, тобто методи, які прямо впливають на життя особин, – відстріл, відловлювання, застосування хімічних речовин тощо. У заповідних умовах прямі методи регулювання чисельності особин не застосовують [2].

Тема 5. Експлуатація промислових популяцій

Мета: засвоїти основні поняття щодо сталого використання промислових популяцій.

- Мета управління популяціями.
- Рациональне використання мисливських ресурсів і «експлуатація» тварин.
- Регулювання чисельності.
- Способи регулювання чисельності.

Основні поняття: управління популяціями, «експлуатація» тварин, регулювання чисельності, способи регулювання чисельності тварин.

Головна мета керування господарсько-цінними популяціями – забезпечити сталий рівень здобичі, який би не призвів до її зменшення. Під час організації промислу доцільно брати до уваги ті чинники, які забезпечують зростання популяції. Передусім це кормовий чинник (наявність поживи), чинник середовища існування популяції (сприятливе, несприятливе). Отже, щоб збільшити зростання популяції, треба збільшити частку ресурсів, які їй потрібні. Якщо дати спокій такій популяції, то з часом її зростання дорівнюватиме нулю. Норма експлуатації повинна бути не більша, ніж приріст особин у популяції[2].

Під час експлуатації тварин, для яких характерний соціальний спосіб життя, треба враховувати ієрархічні взаємовідношення між особинами та групами. Тут можливий варіант, коли забирають якусь одну групу повністю, а інші швидко ростуть, або проводять рівномірний відбір особин з усіх груп. Рівномірний відбір особин з усіх груп практикують для кочових видів. Вибірковий відбір особин може здійснюватися за статтю та віком. Переважно відбирають особин з низькою репродуктивною здатністю (старих). Такій формі експлуатації повинно передувати вивчення демографічної структури популяції (вікової, просторової).

Способи експлуатації популяції повинні враховувати біологічні особливості видів, їх популяційну організацію і ґрунтуватися на тривалих спостереженнях за чисельністю особин, їх віковою та просторовою структурами.

Регулювання чисельності. Більшість знищених людиною популяцій зникли, незважаючи на вжиті енергійні заходи, спрямовані на припинення їх вимирання. І навпаки, численні спроби зменшити чисельність популяцій виявилися марними. Таких прикладів можна навести безліч, це, зокрема, спроби зменшити чисельність деяких видів комах, нематод, ссавців, або кількість бур'янів тощо. Причина вимирання популяцій, які людина не збиралася знищувати, здебільшого була пов'язана з руйнуванням їхніх оселищ (біотопів), тоді як під час боротьби зі шкідливими видами предметом уваги

ставали самі організми. Із цього можна зробити висновок, що популяція чутливіше реагує на зміну середовища її існування, а не на знищення особин[2].

Зміна умов існування популяції переважно якісно змінює один або більше чинників середовища (освітленість, вологість, температура тощо), і популяція не може пристосуватися до цих змін, внаслідок чого знижується щільність, як це відбувається в разі зменшення кількості ресурсів живлення. Популяція, яку атакують просто відстрілюванням або отрутохімікатами, не повинна адаптуватися до змін умов середовища. Навпаки, для вцілілих особин зростає частка ресурсу (корм, місця захисту, вода тощо). Отже, унаслідок боротьби з деякими популяціями завдяки збільшенню ресурсів на одну особину зростає народжуваність і зменшується смертність, що зрештою призводить до відновлення щільності популяції або навіть до її перевищення. Цей підхід і застосовують під час експлуатації популяцій промислових видів[2].

Що стосується популяцій, чисельність яких треба зменшити, найефективнішим способом є зміна їхніх біотопів. Цей спосіб має небагато недоліків порівняно з прямим методом. Більшість популяцій чутливо реагують на зміну найбільш життєво необхідних їм чинників. Таким прикладом може бути зниження чисельності європейського кролика в Новій Зеландії. Спочатку чисельність кроликів зменшили, застосувавши прямі методи (отрутохімікатів), а потім змінили їхні біотопи, використавши добриво для підвищення врожаю трав'яних рослин і формування густого травостою. З'ясовано, що європейський кролик – пустельна тварина і лише в пустелі або місцях, близьких до неї, може підтримувати високу щільність особин [2].

Питання для самоконтролю:

1. У чому полягає мета управління популяціями?
2. Що розуміють під поняттям управління популяціями тварин?
3. Обґрунтуйте різницю між сталим використання і «експлуатацією» тварин.
4. Які проблеми виникають під час експлуатації природних популяцій?
5. Які способи регулювання чисельності тварин Ви знаєте?
6. У чому полягають особливості регулювання чисельності різних видів тварин?

Тема 6. Шляхи оптимізації управління ресурсами великих ссавців на Україні

Мета: визначити основні шляхи оптимізації управління мисливськими ресурсами.

- Сучасні підходи до оптимального використання ресурсів тваринного світу.
- Охорона популяцій тварин.
- Моніторинг популяцій тварин.

Основні поняття: управління угрупованнями диких тварин, мисливство, ліміти на використання мисливських ресурсів, охорона популяцій, моніторинг популяцій.

Упродовж історичного розвитку людства сформувалися три основні різновиди використання диких тварин: мисливство, розведення в неволі та естетичне споглядання. У нас найбільш популярним залишається мисливство, якому завжди надавали лише рекреаційного значення. Тим часом, у багатьох країнах воно є прибутковою туристичною галуззю з відповідним науковим забезпеченням розвитку. Для оптимального використання ресурсів тваринного світу обґрунтовано екологічний підхід, за яким одиницею управління визнано популяцію. Але на заваді його впровадженню стали: складність у визначенні популяційних меж та адміністративний устрій територій. Більш реальним виявилось управління окремими угрупованнями ссавців, що зумовлено: а) мозаїчним розташуванням і розпорошеністю осередків копитних та деяких стенотопних видів (ондатра, бобер, байбак), які здатні до саморегуляції; б) великими розмірами популяцій таких видів як заєць-русак, лисиця, вовк та інші, у різних частинах ареалу яких під впливом локальних чинників відбуваються несинхронні коливання чисельності [31].

Основною формою управління угрупованнями диких тварин в Україні залишається їх вилучення за кількісним принципом. У його основі лежить примітивна ідея використання ресурсів у розмірах, близьких до відтворювання. Саме це призвело до надмірного вилучення плідників у популяціях копитних, невластивого співвідношення вікових та статевих груп, наслідком чого стало скорочення їхньої чисельності. Після запровадження системи затвердження лімітів на вилучення мисливських тварин за результатами зимового обліку чисельності воно почало плануватися на основі пересічних показників приросту. Але саме останні відзначаються найбільшими коливаннями, як і багато інших популяційних характеристик, що відображується і в інших країнах. Оскільки в степовій Україні продуктивність самок русака за роками відрізняється у 4,3 у Польщі – у 3,7, у Німеччині – у 3,4 разу, то нововведення не враховує реального відтворювання. Наслідком цього стало надмірне вилучення зайців та скорочення їхньої чисельності в несприятливі 1999-2003 рр. Ураховуючи негативні наслідки управління ресурсами великих ссавців за

кількісним принципом, у багатьох країнах світу використовується кількісно-якісне регулювання [31].

Загалом ефективне управління всіма природними ресурсами неможливе без запровадження законодавчих, організаційних та практичних заходів. Суттєві труднощі для поліпшення його ефективності створює недосконале законодавство, за яким ресурси диких тварин є власністю українського народу, а більшість середовища мешкання їх у степовій зоні вже в приватній власності. Наслідком такої суперечливості є зростання антропогенного впливу на тварин, що визначає їх високу смертність і низьку чисельність. Поліпшити ситуацію можна: 1) збільшенням державної частки угідь з подальшим створенням державних мисливських господарств, наданням угідь в оренду громадським організаціям або приватним особам; 2) створенням нових заповідних територій та збільшенням площі існуючих; 3) наданням землевласникам пріоритетного права на полювання, що зробить доцільним запровадження ефективних систем управління ресурсами диких тварин, спрямованих на отримання прибутку і підтримку їх відповідної чисельності. Ураховуючи різноякісність та обмежену ємність середовища тварин у степовій зоні, а також перебування в них рідкісних видів, важливе значення має просторове регулювання. Його метою є організація вилову тварин та встановлення охоронного режиму в окремих місцях для більш успішного їх відтворення і розселення. Для цього слід законодавчо визначити нижню межу розміру відтворювальних ділянок (від 1 тис. га), яка достатня для існування мінімального осередку копитних, здатного до саморегуляції. Ураховуючи особливості розмноження русака, суттєвий вплив полювання та природних чинників на його просторову структуру, слід законодавчо впровадити двопільну систему регулювання. При цьому доцільно передбачити почергове використання сусідніх ділянок площею не менше 1 тис. га (територія мешкання 30-60 особин) з інтервалом у 1-2 роки, що дозволить ліпше реалізувати високий репродуктивний потенціал виду [31].

Вирішення багатьох завдань, пов'язаних з охороною біотичних систем, залежить не стільки від наукових і технічних можливостей забезпечення охорони, скільки від економічної та соціальної підтримки. Досить часто навіть неспеціаліст може визначити причину зменшення чисельності особин, а у випадку, коли це не вдається, – зробити вірогідні припущення. Найскладніше переконати фінансистів (наприклад, держслужбовців міністерств) та широку громадськість у доцільності збереження тієї чи іншої біотичної системи. Прикладом може бути боротьба за заборону полювання на зубатих китів, яка діяла майже 40 років. Тепер, після заборони полювання, важливою стала проблема зміни раціону китів і трансформація середовища їхнього існування [2].

Понад 95 % усіх проблем, пов'язаних з охороною диких популяцій тварин, зумовлені двома причинами: живленням і зміною середовища їхнього

мешкання. Вирішення цих проблем може бути і простим, і складним. Не завжди потрібно проводити довготривалі дослідження, якщо перші коректні результати можна отримати порівняно швидко. Завдання запобігання зменшенню чисельності особин доцільно вирішувати у два етапи [2].

Перший етап – дослідження причин зменшення чисельності особин буде легким, якщо є доступ до популяції, яка перебуває у сприятливих умовах. Тоді можна порівняти умови життя двох популяцій («критичної» та «нормальної»). Наприклад, з'ясовано, що на території, заселеній «критичною» популяцією, умови середовища подібні до умов нормальної популяції, але там випасають овець, а на площі «нормальної» популяції овець нема. У цьому разі, щоб переконатися, що причиною зменшення чисельності особин у «критичній» популяції є випасання овець, достатньо його заборонити. Якщо зменшення чисельності припиняється, то зникає потреба в другому етапі досліджень. Багато природоохоронних заходів уживаються у такий спосіб, тобто порівнюють умови існування нормальних популяцій і тих, які потребують охорони. У випадку, коли продовжується і далі зменшення чисельності особин, постає потреба у другому етапі досліджень. Перш за все потрібно звернути увагу на питому народжуваність, тобто з'ясувати, чи не прихована причина у способах розмноження. Зазначено, що зниження питомої народжуваності трапляється зрідка. Та якщо воно є, то зумовлене хворобами або дією якихось інших чинників [2].

Зменшення чисельності можливе також унаслідок зниження плодючості або зростання смертності. Якщо плодючість перебуває на нормальному рівні, то причина зниження чисельності особин – у їх високій смертності. Тоді треба визначити, яка вікова група особин найінтенсивніше вимирає. Якщо смертність дорослих особин висока, а молодих – низька, то причина прихована в способах експлуатації популяції (наприклад, зривання генеративних пагонів рослин, відстріл, відловлювання дорослих особин тощо). У випадку, коли виявлено, що інтенсивно відмирають молоді особини, то причина цього – у погіршенні умов існування. Найбільш критичну вікову групу організмів доцільно виявляти за допомогою демографічних таблиць. У деяких випадках це можна зробити за допомогою аналізу черепів відмерлих тварин [2].

Якщо відома найуразливіша вікова група особин і з'ясовано, що їх смертність зумовлена зміною умов існування, то необхідно провести подальші дослідження: опитати місцевих жителів (що змінилося); проаналізувати дані щодо клімату, порівняти карти і аерофотознімки за декілька років. Ці дослідження дадуть змогу оцінити зміни, які відбулися в оселищах популяцій. Якщо не виявлено суттєвих змін, то наступним кроком може бути паразитологічний аналіз організмів, а кінцевим – консорційний. Консорційний аналіз полягає у визначенні взаємовідношень між досліджуваними особинами та іншими живими організмами, які пов'язані з процесами життєдіяльності, а

також абіотичним середовищем.

Якщо відома причина зменшення чисельності особин, розробляють план дій щодо запобігання негативним наслідкам. Такі дії можуть бути адміністративними: заборона експлуатації, реконструкція оселищ, збільшення кормової бази для популяції тощо [2].

Наведені приклади – загальні. Кожен біологічний об'єкт, який перебуває під загрозою, потребує специфічних заходів щодо збереження його біологічних особливостей. Збереження популяцій, видів надзвичайно дороге, іноді воно суперечить важливим соціальним програмам. Наведемо деякі приклади заходів щодо збереження популяцій видів, які перебувають під загрозою вимирання.

1. Лише для природних популяцій:

- перерозподіл особин або генетичного матеріалу (насіння, сперми тощо);
- збільшення ємності оселища (наприклад, підгодівля);
- обмеження розселення особин (наприклад, шляхом обгородження);
- вигодовування молодняка;
- зниження смертності особин (наприклад, вакцинація, контроль за паразитами, хижаками, боротьба з бракон'єрами);
- вибраковування особин;
- охорона оселищ;
- відновлення оселищ.

2. Лише для популяцій, які перебувають у неволі:

- підтримка популяцій, які розмножуються в неволі, для репродукції та (або) постійного збереження штучних умов;
- збереження генетичних і демографічних параметрів (генетичної гетерогенності, народження і смертності, щільності);
- збереження гамет або зародків у мінізоопарках (генетичних банках);

3. Для природних популяцій і популяцій у неволі:

- реінтродукція вирощених у неволі особин або генетичного матеріалу в зайняті популяцією оселища або в потенційно придатні, але ще не заселені;
- відловлювання особин або збирання генетичного матеріалу для розведення в неволі.

Кожен із названих заходів під час реалізації потребує суттєвого фінансового забезпечення та підтримки громадськості. Наприклад, успішна боротьба з бракон'єрством можлива лише за підтримки на державному рівні: збільшення кількості єгерів, їхня фахова підготовка, забезпечення транспортом, сучасною технікою, законодавчими актами тощо[2].

Ухвалення ефективних рішень щодо експлуатації промислових видів або охорони та відтворення рідкісних можливе лише за умов наявних багаторічних даних про зміни головних параметрів популяцій, характер та інтенсивність дії на них екзогенних чинників, насамперед антропічних. Такі дані можна отримати лише на підставі тривалих досліджень або моніторингу.

Розглянемо найінформативніші параметри популяцій, які доцільно залучити до системи моніторингу. Система моніторингу – комплекс тривалих досліджень за взаємопов'язаними параметрами систем [2].

Перший параметр моніторингу, який потребує тривалого дослідження, – чисельність особин. За цим критерієм оцінюють не тільки популяції, а й види. Тривалі дослідження чисельності особин мають бути спрямовані на визначення їх загальної кількості, а також на тенденції зміни протягом років (зменшення, збільшення). Щодо флуктуаційних змін чисельності протягом року – це значення менш важливе для моніторингу. Обов'язковим є виявлення чинників, які впливають на чисельність особин.

Другий параметр – ареал популяції. Тривалі дослідження змін ареалу популяції дають змогу визначити особливості його фрагментації, виявити найнебезпечніші для життя особин місця. Виникає можливість дати повну характеристику ареалу популяції, яка вкрай необхідна під час інтродукції особин в інші місця або їх реінтродукції.

Третій параметр – організація оселищ популяції. Вивчення оселищ – комплексне завдання, яке потребує оцінки абіотичних і біотичних складових. Головна мета вивчення оселищ – з'ясування ступеня їх деградації з року в рік унаслідок дії антропогенних чинників, природних катастроф чи sukcesій рослинного покриву. Моніторинг оселищ також має охоплювати місця перебування організмів у заповідних умовах і оптимальні для тих чи інших популяцій. Дані, отримані для таких оселищ, необхідні під час реконструкції деградованих місць проживання особин, а також для оцінки території з метою реінтродукції або інтродукції видів у нові умови.

Четвертий параметр – репродукція. У разі аналізу репродукції популяцій необхідно визначити співвідношення між народжуваністю особин і їх смертністю, а також те, наскільки умови середовища сприяють репродукції. Вивчення репродукції популяцій буває досить складним. Зокрема, можна отримати достовірніші дані для численних популяцій, ніж для нечисленних (рідкісних або тих, що перебувають під загрозою зникнення).

П'ятий параметр – вікова, статева, просторова структури популяцій. Дані щодо зазначених ознак необхідні для визначення майбутнього певної популяції та особливостей розміщення у просторі особин, які її складають, а також особливостей обміну між ними генетичною інформацією.

Шостий параметр – генетична структура популяцій, яка для більшості видів рослин і тварин невідома. Необхідна спеціальна програма генетичних досліджень природних популяцій (тих, що живуть в умовах «дикої» природи). Без такої програми досліджень, її фінансової підтримки, реалізація більшості заходів щодо збереження біотичного різноманіття на видовому рівні не має сенсу.

Сьомий параметр – поведінка особин. На особливу увагу заслуговують ті елементи поведінки, які пов'язані з реагуванням тварин на присутність людини

та здатністю їх до синантропізації. Особини, які мають такі ознаки поведінки, можна використовувати як засновників груп (відтворення у напівприродних умовах) із переважанням синантропогенних ознак.

Восьмий параметр – живлення. Тривалі спостереження за живленням тварин дають змогу виявити зміни раціону (якщо такі зміни простежуються), внести корекцію щодо формування кормової бази та розробити рецептуру збалансованого живлення тварин в умовах неволі.

Дев'ятий параметр – вплив антропогенних чинників на популяції. На особливу увагу заслуговує їх вплив на трансформацію оселищ популяції, передусім місць репродукції, вигодовування молодняку, відпочинку тощо. Не менш важливе виявлення реакції тварин на людську діяльність у тій чи іншій місцевості, наприклад реагування на шум транспортних засобів, роботи механізмів тощо. Норми реакцій особин і популяцій на таку форму дії антропогенних чинників можуть бути досить мінливими. Зокрема, деякі особини популяцій частіше трапляються в місцях появи людей.

Десятий параметр – стратегія взаємовідносин між людиною та твариною. Ці взаємовідносини з часом змінюються, прикладом чого є еволюція оцінки значення вовка в природі.

Перелічені параметри популяцій, які необхідно враховувати під час моніторингу, не є остаточними. Залежно від біологічних особливостей видів, їхнього статусу (промисловий, рідкісний, якому загрожує зникнення, релікт, ендемік, має естетичну цінність), кількість параметрів, за якими треба стежити, буде змінюватися. Проте без такого моніторингу ефект від керування популяціями буде мінімальним [2].

Питання для самоконтролю:

1. Поясніть, що означає управління популяціями тварин.
2. Які проблеми виникають під час експлуатації природних популяцій?
3. Обґрунтуйте шляхи оптимізації управління ресурсами великих ссавців в Україні.
4. Обґрунтуйте необхідність охорони популяції диких тварин.
5. Обґрунтуйте необхідність моніторингу природних популяцій.
6. Надайте характеристику основних параметрів популяції, які необхідно враховувати під час моніторингу.

Тема 7. Управління популяціями копитних тварин у мисливському господарстві

Мета: засвоїти стратегії відновлення та управління популяціями копитних тварин.

- Стратегія відновлення та управління популяціями.
- Визначення рівнів оптимальної та промислової чисельності.
- Особливості формування зимової популяції копитних у мисливських господарствах.
- Чисельність та управління популяцією лося.
- Чисельність та управління популяцією козулі європейської.
- Чисельність та управління популяцією дикої свині.

Основні поняття: стратегія відновлення популяцій, стратегія управління популяціями, норми добування, оптимальна чисельність, оптимальна щільність, промислова чисельність, промислова щільність, промислове навантаження, селекційний відстріл.

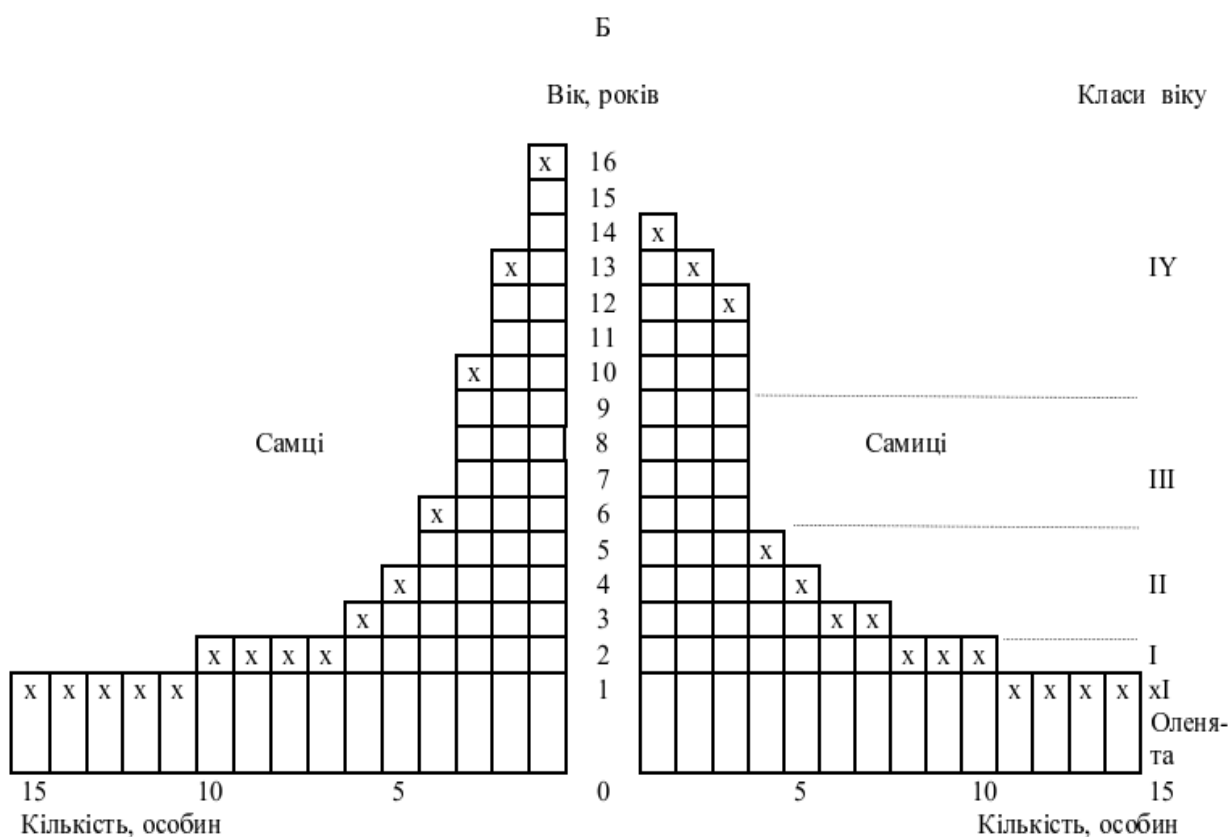
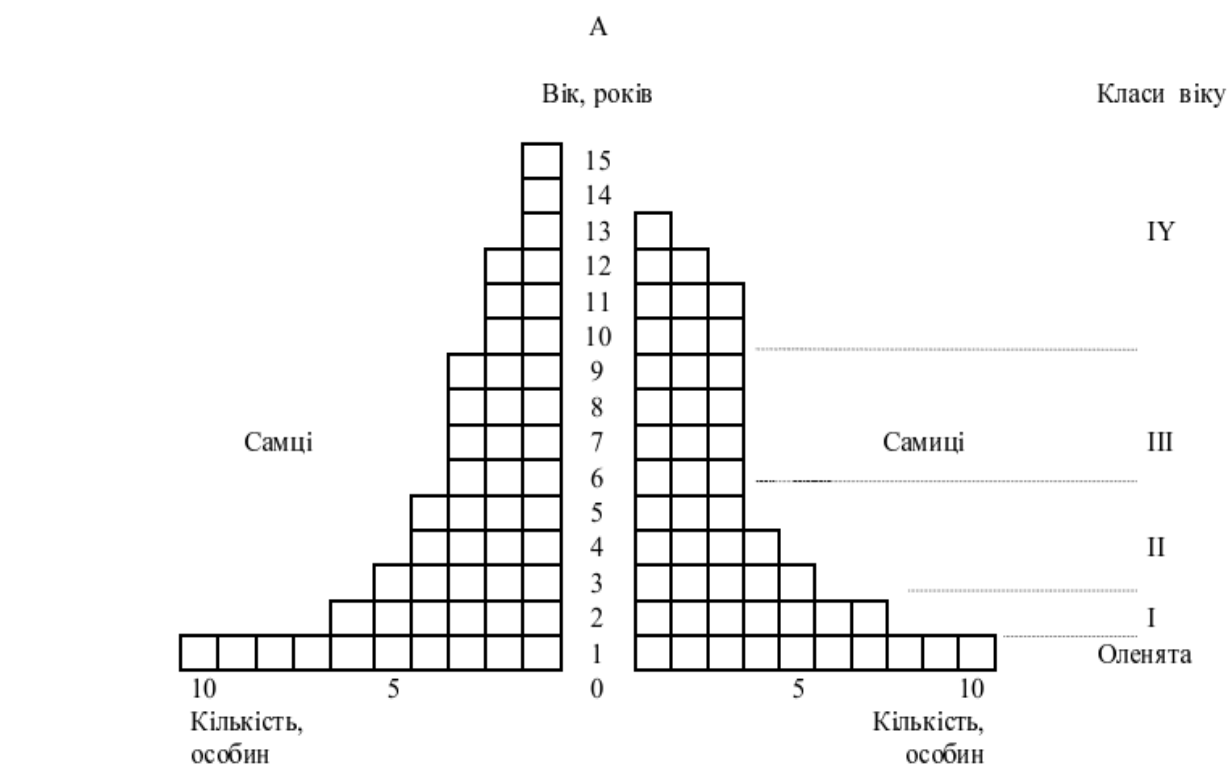
На прикладі копитних мисливських тварин наведемо стратегію відновлення їх популяцій та управління ними. Така стратегія має три ключові елементи:

- максимальне скорочення втрат тварин від браконьєрства, крупних хижаків, хвороб, паразитів і транспорту шляхом проведення ефективних охоронних, біотехнічних та ветеринарних заходів;
- формування високопродуктивного стада тварин за рахунок утримання оптимальної кількості середньовікових груп, відповідно до кормової ємності угідь та урахування обсягів підгодівлі;
- відбір малопродуктивних, менш життєздатних і схильних до еміграції особин молодших вікових груп (переважно цьогорічок і частини однорічних звірів); елімінація старих тварин; селективний відстріл серед інших вікових груп (рис. 11).

У випадку низької кількості тварин головною стратегією управління є швидке нарощування чисельності до оптимального рівня (при якому біологічна продуктивність максимальна, немає ознак деградації тварин, а шкода лісовому та сільському господарствам не перевищує припустимих меж) та тривале підтримання щільності популяції на цьому рівні [30].

При необхідності збільшення ресурсів застосовують такі заходи:

- різко скорочують немисливські втрати;
- забороняють полювання до досягнення рівня промислової щільності для кожного виду в районі або в конкретному мисливському господарстві;
- забезпечують ощадний режим експлуатації (гранична мінімізація обсягу і строків добування, заборона або мінімізація добичі дорослих особин, незастосування загінних видів полювання тощо) аж до досягнення оптимальної щільності.



x - особини, які підлягають вилученню в процесі полювання чи відлову з метою розселення

Рисунок 11 – Оптимальна вікова і статева структура популяції оленя лісового наприкінці мисливського року (А) та на початку сезону полювання (Б) [4]

При щільності населення, що перевищує оптимальну:

- збільшують обсяг добування;
- збільшують добування дорослих самок і самців;
- збільшують терміни полювання;
- застосовують загінні способи полювання;
- збільшують чисельність великих хижаків.

Основні помилки –перевищення норми добування тварин, зміщення промислового навантаження на дорослих великих особин обох статей, що призводить до значного омолодження популяції і зниження рівня відтворення.

Здобувши дорослу самку лося, оленя або козулі, мисливець знищує також 1-2 ембріони (майбутніх телят) і 1-2 цьогорічок, які без матері не виживуть. При відстрілі дорослої самки кабана мисливське господарство втрачає відразу аж 10-15 звірів: саму свиню, 5-7 майбутніх поросят і приблизно стільки ж дитинчат цього року, які неминуче загинуть взимку без матері [30].

Щорічний масовий відстріл дорослих особин призводить не тільки до помітного скорочення репродуктивного ядра угруповань і зниження темпу відтворення, а й до зменшення числа осілих звірів і збільшення числа мігрантів (молодих тварин). Відповідно рухливість звірів збільшується, а управління популяціями ускладнюється. Тривалий вибірковий відстріл найбільших особин є головною причиною біологічної деградації багатьох популяцій [30].

С.С. Шварц [32] зазначав, що популяція не може впоратися з одночасним зниженням чисельності (результат промислу) і порушенням структури (результат помилкового планування промислу). При цьому падіння чисельності може справляти враження загибелі тварин від природних причин. У подібних випадках не завжди вдається встановити, що першопричиною краху популяції є непродуктивна система промислу.

Ознаками, що дозволяють визначити надлишкову експлуатацію популяцій, є зниження відсотка вагітних самок; зниження продуктивності і виживання тварин (скорочення приросту); зменшення відносної ефективності промислу (видобутку за одиницю часу на одній і тій самій території); нездатність популяції швидко повертатися до норми після припинення промислу або зниження інтенсивності експлуатації [33].

Для управління ресурсами диких копитних вкрай важливо знати не тільки наявну чисельність і щільність населення, але і їхні оптимальні параметри, а також рівень, при якому можлива (або неможлива) їх експлуатація [30].

Для кожної популяції існує оптимальна чисельність, і відповідно, щільність населення, що залежить від багатьох чинників, серед яких провідне місце займає їжа. При низькій щільності кормові ресурси не використовуватимуться в повному обсязі, і продуктивність угруповання буде нижчою від можливої, а при надмірній – запаси корму швидко виснажаться, що призведе до голодування особин, падежу, зниження плодючості, масової

еміграції та посилення шкоди лісовому та сільському господарству [30]. Загалом охарактеризувати оптимальну щільність можна як таку, при якій є максимальна біологічна продуктивність популяції, відсутня деградація тварин, а шкода, заподіяна лісовому та сільському господарству, не перевищують припустимих меж. Залишається визначити цю саму оптимальну чисельність, а це зробити вже складніше, оскільки більшість існуючих методик нерідко зазнають критики, і в підсумку на практиці мисливствознавці вважають за краще при визначенні оптимальної чисельності просто керуватися написаними для них цифрам.

Оптимальну щільність популяції диких копитних мисливствознавці найчастіше намагалися вирахувати, виходячи з бонітету і зимової кормової ємності угідь, слідуючи відомому «правилу мінімуму», уперше застосованого в екології Міддендорфом. Наприклад, якщо запас літніх кормів для кабана припускає проживання 100 голів на 1000 га, а запас зимових кормів – тільки 5, то природна ємність угідь, за цим правилом, буде визначатися чинником середовища, що визначає мінімум, інакше кажучи, дорівнювати 5 особинам. Відповідно цей показник вважався близьким до оптимальної або допустимої щільності [30].

В інтенсивному мисливському господарстві такий підхід неприйнятний, оскільки господарство може і повинно штучно збільшити кормову ємність угідь. Відповідно, господарсько-доцільний рівень чисельності копитних слід визначати з урахуванням обсягу заготовлених кормів.

Оптимальну чисельність копитних простіше і точніше визначати на основі емпіричного досвіду, з урахуванням середнього класу бонітету, тенденцій динаміки угруповань і фактичного стану середовища мешкання. Найважливіші орієнтири: з одного боку, – це наявна щільність популяції на територіях, що охороняються, та в кращих мисливських господарствах, а з іншого, – це відома щільність, за якої спостерігається зниження репродуктивної здібності популяцій, а збиток лісу та сільському господарству стає відчутним або нетерпимим [30].

Важливий і вибір принципу розрахунку. Розрахунок щільності популяції на придатну для проживання виду територію буде набагато точнішим, аніж на загальну площу мисливських угідь. Для лося, лісового і плямистого оленів, кабана його доцільніше вести на 1000 га лісових угідь, а для європейської козулі – на лісові та польові угіддя (за винятком площі ріллі).

Зважаючи на численні дослідження, оптимальна щільність популяції лося в Україні та Росії перебуває в межах 5-7 особин на 1000 га лісових угідь [30, 34]. Рівень відтворення при такій щільності залишається високим. Збиток лісу стає відчутним при щільності, вищій ніж 7 особин, нетерпимим – при 10-15. Отже, в більшості мисливських господарств щільність популяції цього виду можна підтримувати на рівні 5-10 голів за умови співпраці з власниками лісового

фонду: проведення заходів щодо запобігання збиткам лісу і підвищення кормової ємності угідь в поєднанні з правильно розміщеною мінеральною підгодівлею [30].

Плодючість європейської козулі при щільності 50-100 особин на 1000 га придатної площі залишається високою, трофейна якість за умов достатньої зимової підгодівлі звірів не погіршується. Шкідлива діяльність цього виду в лісі чітко проявляється при щільності 60-100 особин, але при зимовій підгодівлі збиток мало відчутний. Потрави сільськогосподарських культур незначні. Оптимальна щільність популяції козуль в мисливських господарствах трофейного типу перебуває в межах 50-100 голів на 1000 га придатних угідь залежно від обсягу і доступності зимового корму. І ці цифри значно нижчі ніж рівень, який є в багатьох західноєвропейських країнах.

Наявна середня щільність популяції лісового оленя в Західній Європі – 10-15, у багатьох мисливських господарствах – 20-60 голів. В Україні, на думку вчених, оптимальна щільність населення цього виду в мисливських господарствах – 15-20 особин за умов першого класу бонітету та екстенсивного ведення господарства [35].

Плямистий олень, на відміну від лісового та інших оленьчих, здійснює набагато істотніший негативний вплив на біоценози. При щільності населення понад 30 особин на 1000 га він не тільки знищує весь підріст і підлісок, а і, як більш стадний і консервативний, витісняє з угідь інших копитних. У мисливських угіддях цей показник можна вважати гранично допустимим, але в інтенсивних мисливських господарствах, орієнтованих на переважне розведення плямистого оленя, при рясній підгодівлі щільність можна сміливо збільшити в 1,5-2 рази [30].

Щільність популяції кабана на особливо охоронних територіях коливається в межах 4-150 голів і в середньому наближується до 30. При цьому відтворювальна здатність популяцій залишається високою, шкода біотопам хоча і відчутна, але вважається цілком терпимою. У мисливських угіддях шкода сільськогосподарським посівам проявляється при щільності 1-5 особин, але в добре організованих мисливських господарствах, де застосовується зимова і відволікаюча літня підгодівля та налагоджено співробітництво з сільськогосподарськими підприємствами, урон сільськогосподарської продукції терпимий при щільності в 10-30 голів [30]. Оптимальну щільність популяції кабана в мисливських господарствах слід прийняти в межах 8-20 голів залежно від природної зони за умов першого класу бонітету та екстенсивного ведення господарської діяльності [35].

Крім визначення оптимальної чисельності, існує інша важлива проблема – визначення рівня, при якому слід припиняти полювання при зниженні поголів'я, або, навпаки, дозволяти експлуатацію ресурсів при зростанні популяції. Цей рівень зазвичай називають промисловим. Зрозуміло, рівні оптимальної і

промисловий чисельності (щільності популяції) не можуть бути однаковими в різних регіонах і мисливських господарствах через різноякісність середовища мешкання. Імітаційне математичне моделювання, виконане з урахуванням специфічних соціально-економічних проблем у мисливському господарстві, показало, що добувати копитних не слід, якщо щільність їх населення менша на 40-50 % від оптимального (господарського та доцільного) рівня [30].

Прогодувати сотні або тисячі копитних в умовах мисливського господарства протягом зимового періоду може бути досить витратно з економічної точки зору. Отже, зимова чисельність звірів повинна бути мінімально необхідною, але це поголів'я повинне мати максимальний відтворювальний потенціал.

У зиму потрібно залишати в основному репродуктивне ядро – дорослих вагітних самок і великих самців-плідників. За необхідності збільшення поголів'я співвідношення статей повинно бути 1:2-3 на користь самок, за необхідності стабілізації або скорочення, а також у мисливських господарствах, що спеціалізуються на трофейному бізнесі, – близьке 1:1. Чим більша в угрупованні частка середньовікових самок, тим вища продуктивність популяції.

Диференційований підхід до формування зимового стада за віком тварин диктується й іншими причинами. Безглуздо годувати взимку всіх цьогорічок, частина яких все одно загине до весни, оскільки їхній зростаючий організм вимагає набагато більше енергії, ніж отримує з їжею. Вони легко доступні для великих хижаків і, крім того, навесні більшість молодих особин у будь-якому випадку емігрують з району, у якому народилися, і підуть з мисливського господарства.

Лось є найважливішим видом мисливської фауни на території України. На відміну від інших видів копитних (косуля, кабан, олень) популяція лося на території України розподіляється у край нерівномірно і залежить від лісовкритих площ [36]. Динаміка зміни чисельності лося, як і решти оленеподібних, визначається багатьма абіотичними, біотичними та антропогенними чинниками, особливо кліматичними і трофічними [37]. Упродовж останніх століть чисельність цього виду значною мірою залежить від антропогенного впливу й пресу великих хижаків. Так, у другій половині XVIII ст. лось став зникати навіть у лісових районах Чернігівщини й Волині. У Прикарпатті останній аборигенний лось добутий у 1760 р. До кінця XVIII ст. лосів не залишилося на Київщині і Полтавщині. Зменшення чисельності тривало упродовж майже всієї першої половини XIX ст. Однак невдовзі почалося збільшення поголів'я. Розселення і збільшення чисельності лося відбувалося нерівномірно. На Волині вже в кінці 30-х років XIX ст., зустрічалися лосі, які мігрували з Білорусі, а в другій половині сформувалися цілі череди. На Чернігівщині багато лосів відзначено в кінці 50-х рр. XIX ст. у 80-ті рр. зростає їхня кількість на Рівненських болотах (тут зустрічалися череди

до 100 особин). В окремих районах Житомирської області щільність населення лося перевищувала 4 особини на 1000 га. У цей час лосі постійно зустрічалися на околицях Києва. Але до 20-х років минулого століття зберіглося лише кілька лосиних черід, які жили в найглухіших лісових масивах Полісся, тому полювання на лося було заборонено [38].

Для відновлення ареалу й чисельності лося в Україні потрібно було кілька десятиріч. Перші одиночні заходження лося із Полісся в лісостепові райони відзначені в 1938 р. До кінця 1948 р. в Україні було обліковано близько 20 особин лося. До 1958 р. лось заселив східний лісостеп, почав освоювати південні регіони України. За даними щорічних обліків лосиного поголів'я, максимум його чисельності спостерігається в 1972-1974 рр., а потім простежується тенденція її різкого зменшення до 1982 р. За період інтенсивного зростання поголів'я і досягнення популяцією своєї максимальної чисельності її щорічний природний приріст коливався в межах 13-40 %. Упродовж 1982-1986 рр. поголів'я лося в Україні змінювалося в незначних межах, при цьому відбувалося певне збільшення його чисельності завдяки природному приросту і міграції, головним чином з Білорусі, а в лісостепових і степових областях – завдяки міграції з поліських областей. Проте в період з 1991 р. до 2001 р. тенденція зменшення чисельності лося значно посилилася (рис. 12) [38].

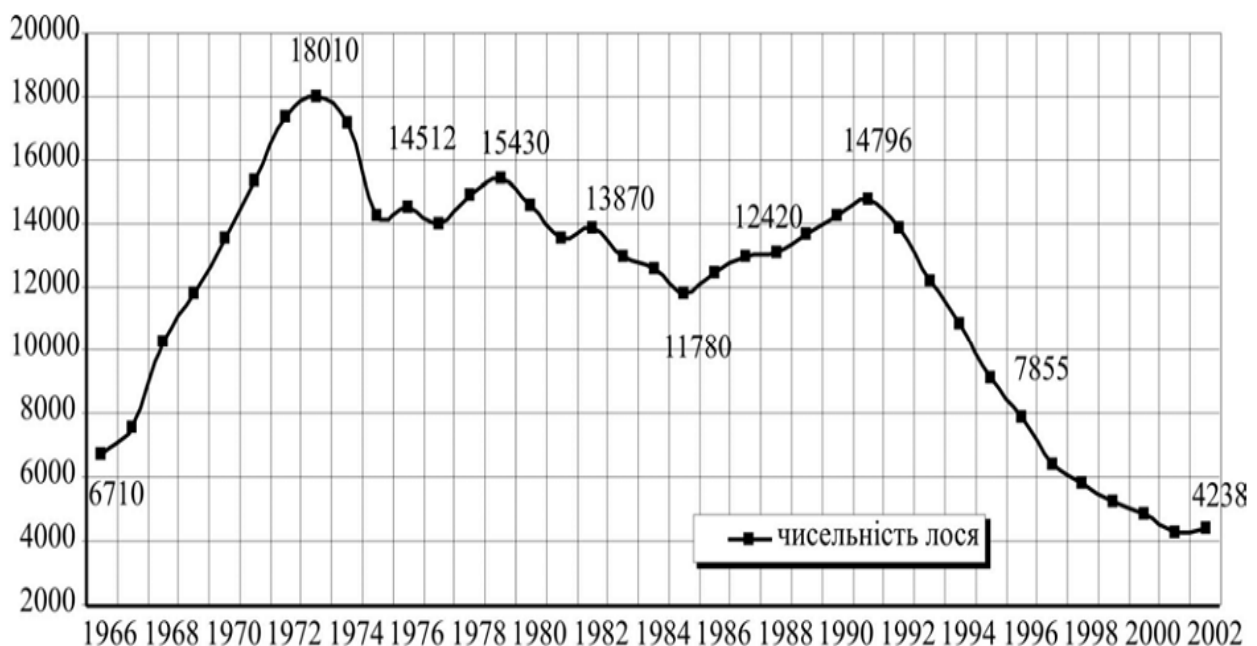


Рисунок 12 – Динаміка зміни чисельності популяції лося на території України в період з 1966 до 2002 роки [38]

Ідея управління популяціями диких копитних і підвищення їх продуктивності шляхом оптимізації структури стад запозичені із зоотехнії. У тваринництві основне стадо представлено тваринами тільки репродуктивного віку. Природні популяції складаються з тварин дорепродуктивного,

репродуктивного та пострепродуктивного віку, при цьому вікова структура в природних умовах змінюється незначно. Змінена в разі втручання людини або стихійних сил структура популяції незабаром починає згладжуватися, наближатися до стабільної. Вікова структура популяції постійно коливається навколо стабільного рівня. У тваринництві ця властивість популяцій стала основою ведення високопродуктивного відтворення. З огляду на те, що максимальної продуктивності тварини досягають у певному віці (велика рогата худоба – у 5 років, коні – у 6-7 років, свині – у 2-3 роки), основне стадо формують з тварин зазначених вікових груп. Саме таке стадо дає максимальну кількість потомства, так як таким шляхом воно прагне відновити свою природну вікову структуру. Молодняк після вирощування в основному йде на забій. Штучна структура, що забезпечує максимальний стабільний приріст поголів'я, зберігається в зоотехнії без змін. У природному середовищі діють різні чинники, що обмежують приріст поголів'я (простір, їжа, вороги, хвороби, паразити тощо). Репродуктивний внесок тварин окремих вікових класів може помітно відрізнятися від такого в штучному середовищі. Менш плідні лосиці старших вікових груп (15 років і більше) краще зберігають своє потомство, ніж найбільш плодовиті 4-9-річні самки. Це спостереження розширює уявлення про роль структури стад як фактора продуктивності природних популяцій [1].

Із історії ведення мисливського господарства відомо кілька *програм управління популяціями лося*, заснованих на даних про біологію цього виду. Одна із досить простих програм управління використовується в Канаді. Мета цієї програми – максимальна довгострокова експлуатація поголів'я лося. Для досягнення цієї мети створювалися досить обмежені умови: а) уникати значних коливань рівня видобутку за роками; б) витримувати співвідношення статей у видобутку, що дорівнює 1:1; в) добувати більше телят і молодих тварин. У результаті виконання цієї програми з 1954 по 1960 р. видобуток лося по всій країні збільшився, а потім аж до 1972 року продовжував дещо повільніше зростати. Так, співвідношення самців, самок і молодих у видобутку (%) варіював від 50:36:14 в провінції Онтаріо до 69:26:5 в Манітобі. Однак мисливці воліли добувати дорослих биків, а частка телят у видобутку була низькою (максимальна – 18%). Практична реалізація програми виявила доцільність збільшення відстрілу молодих тварин і вдосконалення контролю за рівнем видобутку[1].

У Північній Америці для оптимізації видобутку було організовано вивчення впливу різних мисливських навантажень на якісний і кількісний стан популяцій лося. При побудові моделі умовно вважали, що хижацтво – основна причина смертності при відсутності полювання, а природна смертність прямо пропорційна щільності населення лосів. Експериментально підтвердилося, що щільність має зворотну залежність від мисливського навантаження, причому продуктивність популяції при низьких щільності (0,02-0,13 особин на 100 га)

знижується внаслідок структурних змін. Рекомендовано підтримувати щільність населення лося на рівні 0,2 особини на 100 га, зберігати в зимовій популяції не менше 40 % самців, збільшити видобуток телят і обмежити мисливське навантаження рівнем максимально допустимого вилучення. Промислове зусилля не повинно перевищувати при цьому 2 мисливців на 100 га в день [1].

Програми управління популяціями лося в Скандинавських країнах містять такі основні положення:

- а) розмір популяцій лосів зберігається відповідно до місцевих умов, відповідно до змін навколишнього середовища;
- б) природний відбір повинен мати якомога більшу свободу дій, щоб зберігалася природна генетична різноманітність;
- в) продуктивність популяції повинна бути оптимізована (у даних біологічних межах) в інтересах не тільки полювання, а й економіки й культури;
- г) шкоду, якої завдають лосі лісовому, сільському господарству, транспорту, та ін., повинна бути зведена до мінімуму;
- д) зростання чисельності, якісний склад і пристосовність популяцій повинні прогнозуватися на тривалий час.

На дуже короткі проміжки часу допускалося модифікувати ці основні положення або відходити від них, не ризикуючи майбутнім станом популяцій лося. Так, вважалося припустимим: а) у певних ситуаціях у мисливських цілях підтримувати високу щільність популяції лося, навіть якщо економічні збитки лісовому господарству були вище вартості продукції, що можливо отримати від лося; б) зменшити частку самців у популяції і збільшити частку самок, хоча таким чином знижується генетична різноманітність; в) підтримувати більшу кількість самців в популяції для отримання хороших трофеїв, навіть якщо це призводить до зниження продуктивності стада та ін. Але такі модифікації мали здійснюватися тільки на обмежених територіях і в короткі проміжки часу, щоб не заважати природному розвитку та пристосуванню лосів [1].

У Швеції, наприклад, програма передбачала підбір такого режиму промислу, при якому чисельність залишалася стабільною, а приріст дорівнював би 0,75 теляти на дворічну самку і 1,2 теляти на дорослу самку при однаковій можливості тварин різного віку (крім телят) бути здобутими та відсутності іншої смертності, крім полювання. Зроблені такі висновки:

1. Із ростом відстрілу телят: а) збільшується середній вік і самців, і самок, отже, зростає частка високопродуктивних тварин у стаді; б) щороку можна збільшувати кількість добутих лосів; в) вихід м'яса знижується.
2. Зі збільшенням частки самців: а) збільшується їхній середній вік, стає все більше дорослих і старих тварин; б) віковий розподіл самок залишається незмінним; в) знижується вихід м'яса [1].

У норвезькій моделі, як і в попередній, розглядаються зміни популяції з певним статевим і віковим складом, відомим приростом та звичайною смертністю, що відбуваються при різних режимах опромінення. Передбачається, що зміни відбуваються протягом чотирьох періодів року: навесні в результаті пологів, восени у період гону, у сезон полювання і взимку до початку наступних пологів. Збільшення чисельності популяції в період отелення базується на кількості самок в різних генераціях і їх плодючості. Телята привносяться в популяцію як новий віковий клас, при цьому тварини інших генерацій просуваються вперед, у вищу вікову групу [1].

Навесні приріст визначається, як сума народжених телят на 1 самку кожного вікового класу. Приріст обчислюється за частотою овуляції при вагітності. Модель враховує, що певне кількість самок через нестачу самців під час гону не було запліднене, що при пологах можуть загинути і самка, і теля і що в прирості є варіації випадкового характеру [1].

За літо відбувається зменшення поголів'я внаслідок смертності і телят залежно від віку матері, і величини втрат для кожного вікового класу.

Осінній відстріл може проводитися за обчисленнями перед і після періоду гону. Уведена в програму норма відстрілу за статтю модифікується з урахуванням прохолостіння частки самок [1].

Зимова смертність встановлюється для самців і самок різних вікових груп по-різному. Смертність телят уводиться окремо для кожного вікового класу матері. Телят-сиріт відносять до групи підвищеного ризику. Модель дозволяє регулювати смертність у певні роки (або встановлювати випадкову варіацію). Найбільш важливим для моделювання є правильне визначення приросту за рахунок телят і розмірів їх загибелі [1].

Для розрахунку впливу різних варіантів відстрілу на структуру і продуктивність популяції в моделі оперують із такими категоріями тварин: дорослі самці (старші за 1,5 року), дорослі самки без теляти, самки з одним або більше телям, молоді самці і молоді самки, які не досягли статевої зрілості, телята і телички. Між цими категоріями відсоток відстрілу можуть бути розподілений залежно від варіанта відстрілу. У самій категорії не може бути подальшого розподілу: так усі самці, старші від двох років, незалежно від їхнього справжнього віку, піддаються однаковій інтенсивності полювання, кожній самиці без теляти загрожує однакова небезпека бути вбитою тощо. У програмі використовують кілька варіантів і альтернатив [1].

Альтернатива 1.1: визначають, яка частина популяції підлягає відстрілу за сезон, зокрема самців, самок, дитних самок, годовиків і телят, щоб стабілізувати чисельність на заданому рівні і отримувати бажану продуктивність.

Альтернатива 1.2: передбачає відстріл по альтернативі 1.1, але так, щоб через задану кількість років досягти певної чисельності.

Альтернатива 2.1: визначають загальне число самців, самок, дитних самок, годовиків і телят, яке необхідно вилучати з популяції, а програма розраховує щорічну зміну популяції і продуктивності.

Альтернатива 2.2: вступна частина така сама, як в пункті 2.1, але з урахуванням співвідношення статей серед однолітків і телят.

Альтернатива 3.1: визначають загальний річний відстріл з виділенням частки самок і дитних самок, при цьому програма розраховує розподіл решти відстрілу по інших категоріях тварин так, щоб досягти відразу або поступово певного співвідношення статей і певної чисельності стада [1].

Порівняння результатів розрахунку на моделі з фактичними спостереженнями виявило велику схожість у динаміці чисельності та продуктивності. Менша подібність спостерігалася в статевому розподілі [1].

Спільною рисою розглянутих досліджень є те, що в модельних популяціях підтримувалося постійне зимове поголів'я. При цьому передбачалося, що запаси зимових кормів лімітують чисельність, а тварини всіх вікових груп споживають однакову кількість корму. Насправді ж великі тварини потребують більшої кількості корму, ніж дрібні (молоді). Витрата зимового корму на виробництво 1 кг м'яса диких копитних скоротиться на 10-11 %, якщо знизити частку телят у видобутку з 55 до 20 %, змістивши основний акцент у видобутку на годовиків. Інакше кажучи, при підвищенні частки телят у зимовій популяції з 24 до 37 % вихід продукції збільшується на 10-12 % при таких самих витратах зимових кормів.

Аналіз огляду програм управління популяціями лося дозволяє зробити такі висновки:

1. Управлінням популяціями лося методом регульованого відстрілу можуть бути досягнуті такі цілі: а) природний біогеоценотичний розвиток популяції; б) оптимальна продуктивність; в) швидке зростання або скорочення чисельності; г) отримання максимального врожаю; д) видобуток максимальної кількості тварин; е) забезпечення трофейного полювання[1].
2. При забезпеченні природного біогеоценотичного розвитку популяції її продуктивність і чисельність відповідають фазам розвитку біогеоценозів (фітоценозів). Відстріл проводиться в межах господарського приросту з урахуванням зимової смертності. Припускається збільшення видобутку телят, вибіркового відстрілу хворих, недорозвинених і дефектних тварин[1].
3. Досягнення оптимальної продуктивності забезпечується повною або частковою охороною самок. Видобуваються переважно телята. Для швидкого скорочення поголів'я видобуваються переважно самки. Відстріл телят проводиться тільки в разі відстрілу самки-матері. Відстріл самців обмежений. Для швидкого збільшення поголів'я використовується така сама стратегія, що і при досягненні оптимальної продуктивності, але при цьому охороняються самки, що мають двійнят[1].

4. Для отримання максимального врожаю (м'ясної продукції) рівень популяції підтримується відповідно до кормової ємності угідь. Зимові популяції повинні складатися з 25% самців і 75% самок. Частка телят у видобутку становить 30-50%. Відстріл дорослих лосів обмежений. Для досягнення видобутку максимальної кількості тварин відстріл проводиться так само, як у попередньому випадку, але частка телят у видобутку ще більша і залежить від умов відтворення в конкретному сезоні [1].
5. Забезпечення трофейного полювання здійснюється шляхом підтримки чисельності відповідно до кормової ємності, але співвідношення статей в зимовому стаді має бути приблизно 2:1 на користь самців. Проводиться переважний відстріл телят, самок, молодих самців, які не досягли статевої зрілості, і дорослих самців з поганими рогами [1].

Козуля – найпоширеніша копитна мисливська тварина в Україні. За підрахунками Державної служби статистики, у 2015 році на території України мешкало 149,7 тисяч козуль, було видобуто 6,7 тисячі [39]. За умов досягнення популяцією козулі оптимальної щільності збільшують її добування, а частку цьоголіток пропорційно знижують. При цьому, якщо щільність населення гранично висока необхідно унормувати видобуток, вилучаючи з популяції 30-50 % весняної чисельності популяції, з яких на цьоголіток приходить 40-70 %, одnorічних особин 10-15 %, дорослих самців 20-25 %, самок 15-30 %. Варто зазначити, такі підрахунки можуть втрачати актуальність за наявності значних втрат від бракон'єрів і хижаків. Не менш важливе правильно нормоване добування дорослих (трофейних) самців, оскільки співвідношення самок та самців при народженні близьке до 1:1, але істотно зсувається в бік самок у подальшому, адже самці ведуть більш рухливий спосіб життя, пов'язаний із частим травмуванням, тобто їх природна смертність вища. У зв'язку з цим О.О. Данилкін рекомендує підтримувати співвідношення статі в популяції козуль близьким до 1:1-2 [40].

Звернемо увагу і на формування зимового стада, оскільки в цю пору року здійснюється підгодівля козуль – справа, , необхідна, але вона вимагає витрат фізичних і економічних. Зимові чисельності козуль повинні бути мінімально необхідною і характеризуватися максимальним відтворювальним потенціалом – тобто насамперед зберігати необхідно репродуктивне ядро, з урахуванням того, що чим вища частка середньовікових самок, тим вища продуктивність угруповання [40].

Фахівці мисливського господарства повинні не тільки підтримувати необхідну щільність популяції, а й стежити за кількістю якісних дорослих самців у популяції, залишати в останній самих життєстійких (міцних) найжиттєздатніший середньовікових особин, і вилучати гірших за якістю. Незважаючи на те, що деякі козулі можуть жити до 17 років, прийнято вважати граничним віком для них 10 років, найвища продуктивність, маса тіла і рогів у

них припадає на вік від 3 до 7, або навіть 9 років, а потім вони деградують, отже, необхідно підтримувати популяцію в зазначеному середньовіковому діапазоні. Серед самок залишають найбільш великих, життєздатних і плідних, причому і старі самки, які пройшли через багато складнощів, є корисними для угруповання, бо зберігають свою плодючість; у цьоголіток відстрілюють слабшого, вилучають одного з двійнят або двох із трійні [40].

Селекційний відстріл проводять в залежності від вікової групи:

- серед однорічок звертають увагу на самців, вибракуваючи особин, у яких вершини рогів, нижчі від кінчиків вух і не мають видимих відростків;
- серед статевозрілих дорослих самців вибракуванню підлягають старі особини, які мають відхилення у зовнішньому вигляді рогів.

Селекційний відбір серед дорослих самців важливо проводити до початку гону, оскільки це дозволить молодому самцеві зайняти територію старого, що потрапив під селекційний відстріл, а не йти з території господарства в пошуках власної території[40].

Загалом можна виділити кілька причин для вибракування, якому підлягають: потворні особини, з аномальним забарвленням, із сильною затримкою линьки, із несиметричними і деградованими рогами, мають явні ознаки хвороби, підранки і з травмами, цьоголітки-сироти, старі звірі, найслабші дитинчата в групі або сім'ї. Ці ознаки наведені лише для ознайомлення, і зовсім не закликають відстрілювати в межах селекції всіх тварин, які підпадають під певну характеристику. Селекція повинна бути порівнювана з природним відбором, і не повинна спрямовуватися на навмисну зміну генофонду популяції[40].

Одним із чинників, що може негативно впливати на популяцію козуль, є хижаки – вовки, лисиці, і бродячі собаки. Найбільших втрат козулям завдає вовк, однак багато хто ставить під сумнів необхідність регулювати його чисельність, пояснюючи це низькою чисельністю вовка. Вовк захищений Бернською конвенцією, і у зв'язку з цим в Україні було розроблено законопроект, який виводить його з числа шкідливих тварин, залишаючи тільки в списку мисливських видів. Це означає, що в разі прийняття законопроекту мисливці не зможуть добувати вовка за наявності ліцензії на відстріл інших мисливських тварин. Крім того, було скасовано наказ, що регламентує відстріл шкідливих тварин, і встановлює грошову винагороду за добування вовка. Водночас за спостереженнями мисливствознавців чисельність вовка в деяких областях України зростає. Для цього хижака козуля є одним з основних об'єктів харчування, причому, убивши козулю, в більшості випадків він утилізує лише половину туші, і не повертається до своєї здобичі, а іноді загиблі від хижака козулі залишаються майже недоторканими. Вовки, на відміну від лисиць, нападають не тільки на слабких особин, використовують різні способи полювання, застосовуючи їх при кожному зручному випадку, буквально

переслідують стадо, і практично не залишають шансу вижити нападу. Тому з точки зору шкоди, яка вовки завдають популяціям, необхідність регулювати їхню чисельність безперечна. Майже аналогічний збиток популяціям козуль можуть наносити і бродячі собаки[39].

Негативно впливати на популяції козуль і різні захворювання. Наприклад, відомі випадки масової загибелі козуль в Україні від гельмінтозів, тому в разі необхідності дегельмінтизацію проводять, додаючи препарати на підгодівельних майданчиках. При високій щільності можливість розвитку небезпечних захворювань зростає, тому чисельність популяції оптимізують, відстрілюють хворих і ослаблених особин, проводять ветеринарні заходи [39].

Бувають випадки кормових отруєнь. Зокрема, сіно, силос, зерновідходи і зернофураж, коренеплоди і комбікорми часто вражають мікроскопічні гриби-цвілі, продукти життєдіяльності яких значно зменшують поживну цінність корму, негативно впливають на ендокринну та імунну системи, і навіть призводять до важких захворювань, проявами яких може бути відмова від корму, розлад травлення, почастішання інфекційних захворювань. Розвиваються цвілеві гриби у вологому середовищі, тому не можна зберігати довго подрібнене і вологе зерно, не можна влаштовувати сховища в металевих ємностях, необхідно захищати сховища від вологи і чистити годівниці. У разі харчових розладів звірам необхідно споживати глиняні солонці. Зрідка, але трапляються отруєння козуль рослинними отрутами і агрохімікатами, особливо при поїданні ріпака в першому випадку і при надмірному застосуванні мінеральних добрив у другому. Здуття рубця (тимпанія) виникає у козуль при поїданні кормів, здатних до сильного бродіння, у такому випадку тварина переслідують, стимулюючи їх пересуватися. У кожному окремому випадку не варто нехтувати порадами ветеринарів, хоча слід зазначити, що іноді вони не застосовуються до диких тварин. Серед інших чинників відзначимо антропогенні, природні, зокрема поведінкові – боротьба за територію, травматизм під час гону [40].

Дика свиня (кабан) – поширений вид в Україні і здавна вважається важливим об'єктом полювання. Завдяки екологічній пластичності і високій плодючості кабан є перспективним видом у мисливському господарстві України. В останні два десятиліття спостерігають значне зростання чисельності виду по всій Європі [3].

Із другої половини XIX ст. у мисливських угіддях України внаслідок інтенсивного вирубування лісів, осушення боліт, надмірного добування звірів помітно зменшилася чисельність дикої свині. У першій чверті XX ст. її ареал в Україні та східній Європі загалом зменшився до мінімуму. Вид був на межі зникнення, в умовах урбанізованого ландшафту країни вважався неперспективним у мисливському господарстві. Із початку XX ст. до 1945 р. дика свиня зникла в багатьох областях України, у деяких стала рідкісною

(Вінницька, Хмельницька та ін. обл.). Проте за наступні два роки чисельність значно зросла, звір освоїв лісостепові області, проник у степ (Одеська обл.). У цей період дику свиню зареєстрували у 18 областях. Збільшення чисельності дикої свині наприкінці 40-х років супроводжувалося надмірним добуванням. За сезон полювання 1947-1948 р. в угіддях Львівської області добуто майже 2 тис. особин. У наступному сезоні в колишній Дрогобицькій області добуто понад 1000 особин. Проте вже з 1949 р. внаслідок надмірного промислу, нестачі кормів у зимовий період чисельність стрімко зменшилася. В угіддях деяких областей (Хмельницька обл.) дика свиня зникла. У 1950 р. Управління мисливського господарства України прийняло постанову, згідно з якою полювання було заборонено на один рік. Надалі полювання протягом року було обмежене терміном на 7 місяців (з 1 серпня по 1 березня), а згодом – на три місяці (з 1 жовтня по 31 грудня). Але заходи, напевне, виявилися запізнаними і не змогли змінити ситуацію – популяція перебувала в депресивному стані [41].

Заборона та обмеження полювання, зимова підгодівля, зменшення чисельності хижаків поступово призвели до стабілізації та збільшення чисельності виду. У 1960-1961 рр. з Далекого Сходу Росії та Казахстану завезено в мисливські господарства України понад 100 голів диких свиней. До кінця 70-х років відбулося збільшення чисельності дикої свині в мисливських угіддях країни та з'єднання ареалів центральноєвропейського, румунського та середньоазіатського підвидів [41].

Динаміку чисельності дикої свині в мисливських угіддях України за період з кінця 50-х років до 2007 р. наведено на рис. 13.



Рисунок 13 – Динаміка чисельності дикої свині в Україні [41]

Як бачимо з рис. 13, у динаміці чисельності української популяції дикої свині простежуються шість циклів коливання, які характеризуються різною тривалістю та амплітудою. Середня тривалість циклу становить 7,6 років. Перший період тривалістю 13 років розпочався з 1960 р. і закінчився в 1973 р. Він характеризувався значною амплітудою зміни чисельності, яка становила понад 54 тис. особин. Приріст чисельності реєструвався протягом 12 років. На початку 60-х років він був незначним і становив 5,9-7 % від загальної чисельності популяції. Із середини 60-х років приріст чисельності популяції збільшився майже до 30 %, у середньому щорічний приріст становив 17,6 %. За період досліджень (1959-2006 рр.) це найвищий показник приросту популяції. Надалі він не перевищував 7,2 %. Другий період тривав 5 років, із 1973 по 1978 рр. За період 1959-2006 років у 1974 році в мисливських угіддях України обліковано максимальну чисельність виду – понад 64 тис. особин. Третій період, як і попередній, тривав 5 років (1978-1983 рр.) і характеризувався незначним коливанням чисельності, у межах 55-58 тис. особин. Найменший за тривалістю четвертий період (1983 – 1986 рр.), як і попередні, характеризувався зростанням чисельності протягом одного року та зменшенням чисельності протягом наступних років. За останні три періоди простежується загальна тенденція до зменшення чисельності популяції. Під час другого періоду зменшення чисельності популяції відбувалося щорічно в середньому на 3,3 %, третього періоду – на 2,6 %, четвертого – на 7,8 %. Найбільший за тривалістю – 15 років (1986-2001 рр.) – п'ятий період. Зростання чисельності популяції відбувалося протягом п'яти років і у 1991 році досягло піку – майже 60 тис. особин[41].

Зростання чисельності дикої свині змінилося тривалим, протягом наступних 10 років, періодом депресії. Період характеризувався значною амплітудою коливання (24,3 тис. особин), незначним (у середньому – 3,9 %) приростом і зменшенням чисельності популяції (фаза депресії) щорічно на 5,7 %. Шостий період, що триває, розпочався з 2001 р. Він характеризується приростом чисельності в межах від 3,5 до 6,4 %, у середньому – 4,6 %[41].

Слід зазначити, що протягом 2017-2018 років популяція дикої свині в Україні стрімко скоротилася внаслідок африканської чуми свиней (АЧС) та депопуляції як заходу боротьби із цим небезпечним для тварин вірусом. АЧС – справжнє лихо для аграріїв та мисливських господарств, що вже тривалий час турбує не лише Україну, а й безліч країн світу [42].

Для боротьби з хворобою протиепізоотичні комісії вживають рішучих заходів, зокрема і повне знищення (депопуляція) тварин, причому не лише свійських, а й диких. Проаналізувавши статистику, а саме співвідношення кількості випадків захворювання на АЧС серед диких кабанів та свійських свиней, можна побачити, що останніх значно більше, то ж постає питання, наскільки справедливою є повна депопуляція диких кабанів в масштабах кількох областей?

Справа в тому, що безліч учених та експертів ставлять під сумнів «вину»

диких тварин у розповсюдженні цієї хвороби. Наприклад, заступник Голови Держветфітослужби України Олександр Вержиховський під час однієї з нарад заявив, що АЧС поширюється через «систему господарювання», типову для України, – у підсобних господарствах іноді живе не кілька свинок, а десятки і навіть сотні свиней, тобто такі господарства можна прирівняти до промислових підприємств. Але, на жаль, люди не розуміють, що неможливість забезпечити безпеку для такої кількості тварин свідчить про їх безвідповідальність, та робить значним вклад у розповсюдження хвороби. Дикі свині з достатньою кормовою базою рідко кидають обжиті території, з людьми вони фактично не контактують, тому набагато менше, ніж свійські, небезпечні щодо поширення АЧС [42]. Це визнають й інші експерти, які вважають, що кабани не є основним джерелом розповсюдження АЧС, а підхоплюють цю хворобу при споживанні заражених харчових відходів і контакті зі свійськими свинями [45]. У жодній європейській країні не змогли довести, що кабан є резервуаром інфекції, більш того, дикий кабан не є ампліфікатором вірусу. Зокрема, дикий кабан не може бути носієм та розповсюджувачем АЧС на значні відстані через свої біологічні особливості – хвороба у них протікає в гострій формі з 100%-м летальним результатом на 5-14 добу після зараження: за цей час він не може подолати значну відстань, адже хвора тварина насамперед втрачає міграційний інстинкт. До того ж, ставиться під сумнів ефективність депопуляції дикого кабана. По-перше, при відстрілі кабани починають масово мігрувати, по-друге, при відстрілі тварин на території, що вільна від чуми, але суміжна з ендемічною зоною, кабани з сусідніх регіонів починають займати звільнені території. В обох випадках, при наявності вірусу в популяції, він буде лише розповсюджуватися на нові території. Замість цього російські експерти радять забезпечити перебування популяції на одній території – приміром, облаштувати підкормовий майданчик, де буде легко слідкувати за здоров'ям тварин та контролювати зміну їхньої чисельності[45].

Основним принципом раціонального використання кабана є принцип безперервного інтенсивного вилучення його популяції. Це зумовлює оптимальне використання продуктивності виду, засноване на знанні закономірностей динаміки його чисельності: знижується вплив несприятливих чинників середовища на популяцію, усувається шкода навколишньому середовищу. Безперервність промислу передбачає підтримання постійного рівня видобутку при збереженні стабільного відтворення [43].

У зв'язку з цим виникає завдання – виявити основні параметри, що визначають динаміку чисельності кабана, зміна яких має враховуватися при плануванні промислу. Максимальна чисельність, до якої іноді прагнуть мисливські господарства, біологічно несумісна з максимальними темпами зростання популяції. Занадто висока чисельність спричиняє перенаселення угідь, брак кормів, виснаження молодняка, порушує структуру популяції,

знижує її відтворювальні здатності, що зрештою призводить до падіння чисельності. Підвищена щільність населення кабана веде до посилення збитку, що завдається кабанами сільському й лісовому господарству. Такі негативні явища спостерігаються при низькій ефективності промислу [43].

При високій інтенсивності промислу відтворювальні процеси в популяції протікають більш активно, а коливання чисельності стають менш помітні. Але підвищуючи ефективність використання запасів, важливо правильно визначити верхні межі промислу, щоб не підірвати ресурси і здійснювати принцип безперервного використання [43].

Присутність у популяції різнорідних груп тварин підвищує її екологічну та біологічну стійкість, створює її екологічний резерв [43]. У межах усього ареалу поширення дикої свині співвідношення статей є близьким 1:1 для дорослих особин. Серед ембріонів і новонароджених, зазвичай, більше самиць. Проте варто зазначити, що частина самиць кабана (2-3-річного віку), яку віднесено до дорослої вікової групи, характеризується пониженою плодючістю і є більш схильною до яловості. Унаслідок цього їхня роль у розмноженні значно менша, ніж самиць старшого віку. Самці до 4-річного віку зрідка беруть участь у паруванні, оскільки їх не допускають більш зрілі особини. Тому вони, як плідники, також не відіграють істотної ролі у відтворенні популяції або складають її резервний фонд, який використовується у випадку відсутності або недостатньої кількості старших за віком самців. Водночас у природі кабани рідко живуть більше ніж 7-8 років, тому основне ядро популяції, від якого залежать якість і темпи відтворення поголів'я, становлять 5-7-річні самці та 4-7-річні самиці, частка яких не перевищує 10 %. Отже, надмірна експлуатація цієї групи тварин призводитиме до зниження темпів відтворення популяції і її ослаблення, внаслідок того, що в процес спаровування вступають молоді – недостатньо зрілі, а також старі особини [3].

Однією з ознак низької відтворювальної здатності популяції є низький відсоток молодняку. Причиною цього є недостатня кількість репродуктивно-активних тварин у дорослій віковій групі. Доросла вікова група потребує ретельнішого аналізу, який можна отримати шляхом анатомічного й гістологічного дослідження відстріляних тварин (взяття промислових проб) [3].

Сезонна зміна стадності й склад стад у кабана проявляється досить чітко. Найбільший показник стадності спостерігається під час гону (листопад, грудень) та в періоди глибоких снігів. Ближче до весни, перед опоросом, дорослі самиці відокремлюються, що призводить до часткового розпаду стада. Варто зазначити те, що високий показник стадності є дійсною ознакою підвищеної чисельності кабана [3].

Деякі рекомендації щодо раціональної експлуатації популяцій кабана запропоновані в праці Г. Іванової [43]:

- нормування видобутку має включати не тільки обсяг видобутку, а й норми видобутку за статтю та віком;

- співвідношення статей повинно складатися на користь самок 1:1,5. У нормальній популяції співвідношення вікових груп у післяпромисловий період передбачає: 30 % дорослих тварин, 20 % підсвинків і 50 % поросят. У передпромисловий період частка молодих тварин в популяції вище і становить 70-80 %;
- для того щоб домогтися потрібного співвідношення вікових груп, пропонується ввести таку структуру видобутку: дорослі особини – 10 %, підсвинки – 15-20 % і цьогорічки – 70-80 %;
- у роки зниження чисельності, коли протягом весни і літа створюються умови, не сприятливі для збереження молодняку, слід зменшити частку видобутку поросят, одночасно знижуючи обсяг відстрілу;
- регулювання складу видобутих тварин за віком і статтю зручніше проводити при видобутку звірів для здачі м'яса, використовуючи різні типи пасток;
- необхідно провести ряд охоронних заходів, спрямованих на підвищення виживання молодняку. Насамперед – це боротьба з вовком. Другий момент – це профілактика захворювань. Усі виявлені хворі кабани підлягають відстрілу. М'ясо всіх відстріляних звірів підлягає ветеринарній експертизі на збудників зоонозних інвазій та інфекцій (трихінельоз, спарганоз, ехінококоз, сибірка тощо). Туші кабанів, заражені збудниками зоонозних інфекцій, повинні знищуватися. У мисливських господарствах, які проводять регулярну підгодовлю, необхідно проводити профілактичні протипаразитарні заходи на місцях підгодовлі;
- для зниження загибелі звірів під час полювань і зменшення числа підранків слід розвивати полювання з мисливськими собаками;
- потрібно підвищувати професійну майстерність єгерів, щоб вони під постріл могли поставити звіра потрібної вікової групи; посилити контроль за проведенням полювань, виключити можливість браконьєрства;
- для спостереження за станом популяції необхідно вимагати точного заповнення всіх граф ліцензії: число, місце видобутку, стать, вага, вік (дорослий, поросля, підсвинок), число ембріонів у самок, наявність травм тощо.

Питання для самоконтролю:

1. Надайте характеристику чинників, які допомагають визначити надлишкову експлуатацію популяції.
2. Поясніть, у чому полягають особливості формування зимових стад копитних при штучному контролі за їхніми популяціями.
3. Обґрунтуйте певні стратегії використання регіональних популяцій лося.
4. Які програми управління популяціями лося вам відомі?
5. Сформулюйте основний принцип раціонального використання популяцій кабана.

ТЕСТОВІ ЗАВДАННЯ ДО РОЗДІЛУ II

1. *Найефективнішим методом зменшення чисельності популяції є:*
 - а) селекційний відстріл плідників;
 - б) зміна біотопів;
 - в) відстріл молодняку.
2. *Обмежувальні чинники росту популяцій – це:*
 - а) стрес, хвороби, генетичні зміни;
 - б) хижацтво, паразитизм, хвороби;
 - в) полювання.
3. *Шкідлива діяльність копитних виникає внаслідок:*
 - а) порушення природних зв'язків у біоценозі;
 - б) перенаселення біоценозу;
 - в) невідповідності між якістю угідь і потребами популяції.
4. *Які вікові групи тварин рекомендовано вилучати при проведенні полювання на лося для збереження високого репродукційного потенціалу популяції?*
 - а) молодняк у віці 1-го року;
 - б) самиці репродукційного віку;
 - в) самці репродукційного віку;
 - г) старі самці та самиці.
5. *Що з наведеного не може бути використано для відтворення природних популяцій:*
 - а) вигодовування молодняку;
 - б) збереження генетичних та демографічних параметрів;
 - в) відловлювання особин для розведення в неволі;
 - г) вибраковування особин.
6. *Для зменшення щільності популяції під час полювання насамперед вилучають:*
 - а) вагітних самок;
 - б) молодняк;
 - в) дорослих самців;
 - г) старих тварин.

7. *Під час оптимуму чисельності збалансовуються такі чинники:*
- а) продуктивність угруповання;
 - б) якість продукції;
 - в) фактори впливу екосистеми;
 - г) виснаження кормових ресурсів.
8. *Репродуктивним ядром популяції можуть уважатися:*
- а) молоді особини, що досягли репродуктивного віку;
 - б) дорослі незапліднені самиці та молоді самці;
 - в) дорослі вагітні самиці та великі самці;
 - г) жодний із зазначених.
9. *Зі збільшенням вилучення молодняку та відсутністю інших чинників смертності, крім полювання*
- а) зменшується середній вік самиць;
 - б) зменшується середній вік самиць і самок;
 - в) середній вік не змінюється;
 - г) збільшується середній вік самців.
10. *Що стало причиною різкого зниження чисельності кабана на території України у 2017-2018 роках?*
- а) класична чума свиней;
 - б) африканська чума свиней;
 - в) перенаселення біотопів;
 - г) неконтрольоване мисливство.

ГЛОСАРІЙ

Багатство угруповання (richness) – це число і кількість видів (або більших систематичних одиниць), які утворюють угруповання, визначені показником видового багатства видів [25].

Біоценоз (biocenosis) (біологічне компонентне угруповання (biotic component community), або сукупність організмів (assemblage)) – це організована і тривала сукупність популяцій численних видів, пов'язаних різними біологічними й екологічними залежностями. У межах біоценозу відбувається кругообіг матерії та енергії, а також формування середовища існування організмів – біотопу. Біоценоз характеризується певним видовим складом і стабільністю, яка забезпечує популяціям безперервність у часі.

Віковий стан (age state) особини рослини – це етап індивідуального розвитку рослини, на якому вона набуває певних екологічних і фізіологічних властивості.

Віталітет популяції (vitality) – її життєвість, життєздатність. Життєвість популяції – це властивість, яка визначає тривале існування особин та їхніх нащадків у популяції.

Демекологія (demecology), або популяційна екологія – наука, що вивчає умови формування, структуру і динаміку розвитку популяцій окремих видів, а точніше, внутрішньовидових співтовариств, які й називають популяціями.

Демоцен (democen) – біологічна система, що складається з популяції, одновидової групи особин, та її середовища, або демотопу [17].

Екосистема (ecosystem) – це сукупність живих організмів, які пристосувалися до спільного проживання в певному середовищі існування, утворюючи з ним єдине ціле.

Коменсалізм (commensalism) – це симбіоз, при якому існують непрямі трофічні взаємозв'язки та перенесення енергії між організмами причому ці зв'язки корисні одному, але байдужі іншому симбіонту. Приклад: акула та риба-лоцман.

Мінімальна чисельність (minimum number of individuals) – чисельність особин, нижче за яку популяція вимирає.

Моноцен (monocen) найпростіша жива система. До її складу входять поодинокий організм та його безпосереднє оточення (середовище), окреслене поняттям монотопу.

Мутуалізм (mutualism) – це взаємовідносини, за яких обидва партнери отримують користь, і з екологічних та фізіологічних причин не можуть жити окремо один без одного.

Основні види (або такі, що утворюють ядро; core species) – види, які трапляються часто і зазвичай численні [25].

Паразитизм (parasitism) – це тісний зв'язок між двома організмами різних видів, за якого паразит, зазвичай менших розмірів, є метаболічно залежним від хазяїна. Ця залежність може бути безпосередньою або непрямую і різного ступеня розвитку.

Паразитоїдизм (parasitoidism) охоплює симбіотичні організми, які живуть за рахунок хазяїна, що вбивають останнього через певний період часу. Порівняно з паразитами, які можуть опосередковано впливати на динаміку популяції своїх хазяїв, паразитоїди елімінують їх із популяції, а самі натомість стають залежними від них як від джерела живлення, що забезпечує їх розвиток і розмноження.

Питома народжуваність (birth rate) – поява нових особин у популяції з розрахунку на одну існуючу особину.

Питома смертність (mortality rate) – кількість загиблих особин популяції за одиницю часу в перерахунку на одну особину.

Плеоцен (pleocen), тобто біогеоценоз (biogeocenosis), – це головна екологічна одиниця, до складу якої входять усі популяції, які заселяють окреслене місцезростання і перебувають між собою в екологічних зв'язках.

Популяційний ареал (population distribution area) – простір, заселений особинами конкретної популяції. Власне простір (ареал) є одним із важливих критеріїв популяції.

Популяція (population), за визначенням О.В. Яблокова та О.Г. Юсуфова [8], – це мінімальна, здатна до самовідновлення, група особин одного виду, яка протягом еволюційно тривалого періоду заселяє певний простір, утворює самостійну генетичну систему і формує власну екологічну нішу. Проте єдиного уніфікованого визначення популяції не існує. У популяційній біології об'єкт дослідження, популяцію 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 терміна «популяція» мають право на існування.

Розподіл агрегований, або перерозсіаний (aggregated, clumped, overdispersed) – відношення дисперсії до середнього, яке істотно більше за 1.

Розподіл випадковий (random) – відношення дисперсії до середнього, наближене до 1.

Розподіл рівномірний, або регулярний (uniform, underdispersed) – коли відношення дисперсії до середнього є істотно меншим за 1.

Симбіоз (співжиття) (symbiosis) охоплює всі типи зв'язків між тваринами і рослинами, які вступають у тісний контакт з іншим організмом, що належить до іншого виду [26].

Співтовариство (single-species community) – внутрішньо-популяційний тип відносин, при якому особини утворюють стабільні угруповання, що займають і захищають певну територію. Вони підтримують постійний обмін інформацією, перебувають у певних відносно постійних відносинах і схрещуються переважно одна з одною. Співтовариство включає, як правило, невелике число особин. Це дрібніша, ніж популяція, група особин даного виду, яку іноді називають мікропопуляцією. Справжнє співтовариство – це більше, ніж подружня пара або мати з дитинчатами. Це стабільна група, члени якої підтримують інтенсивну комунікацію і перебувають у деяких постійних взаємостосунках [44].

Стація (patch) – певна ділянка простору, яка володіє сукупністю умов (рельєф, клімат, їжа, притулок тощо), необхідних для існування і проживання на ньому певного виду тварин.

Супутні види (satellite species) – види, які трапляються рідко і зазвичай нечисленні (у певному обсязі відповідник додаткового виду) [25].

Управління популяціями (population management) – це система взаємопов'язаних заходів, спрямованих на охорону, відтворення і раціональне використання ресурсів тварин і отримання максимуму продукції при мінімізації шкоди навколишньому середовищу і самим популяціям [30].

Чисельністю популяції (abundance) одного виду називають кількість особин цього виду.

Щільність популяції (population density) – це її чисельність, віднесена до одиниці займаного нею простору, або середнє число особин на одиницю площі (об'єму).

ПЕРЕЛІК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Управление популяциями охотничьих животных / В.М. Глушков и др. Киров, 1999. 212 с.
2. Пахомов О.Є. Екологія : підручник для студентів вищих навчальних закладів. Харків : Фоліо, 2014. 666 с.
3. Стельмах С.М. Структура популяції і стабільність дикої свині (*Sus scrofa* L.) на Розточчі. *Науковий вісник НЛТУ України. Збірник науково-технічних праць*. 2010. Vol. 20, №. 16. С. 262-265.
4. Делеган І.В. Концепція екологічно збалансованого ведення мисливського господарства в умовах українських Карпат. *Вісник Запорізького державного університету. Фізико-математичні науки. Біологічні науки*. 2000. № 2. С. 1-8.
5. Myronenko M. Analysis of legislation and practice of hunting in some eu countries. 2015. 91 p.
6. Myrberget S. Wildlife management in Europe outside the Soviet Union. Trondheim : NINA Utredning 018, 1990. 47 p.
7. 2016 national survey of fishing, hunting, and wildlife-associated recreation. 2018. 133 с.
8. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. Москва : Высшая школа, 1989. 335 с.
9. Troyan P. Ekologia ogolna. Warszawa, 1986. 418 p.
10. Scale in ecological studies. Encyclopedia Britannica, 2018. URL : <https://www.britannica.com>
11. Колесник А.В. Популяційна біологія : метод. вказівки для самостійної роботи студентів. Ужгород : Ужгородський національний університет, 2014. 39 с.
12. Одум Ю. Экология. Москва : Мир, 1986. 376 с.
13. Межжерин С.В., Кокодий С.В., Кулиш А.В., Пухтаевич П.П. Биполярность генетической структуры сообществ карасей (*Carassius Linnaeus*, 1758) как отражение парадоксальных репродуктивных отношений. *Цитология и генетика*. 2015. Т. 49, № 2. С. 66-71.
14. Hanski I. Dynamics of Regional Distribution : The Core and Satellite Species Hypothesis. 1982. Vol. 38, №. 2. P. 210-221.
15. Hanski I., Gyllenberg M. Two General Metapopulation Models and the Core-Satellite Species Hypothesis. *The University of Chicago Press The American Society of Naturalists*. 1993. Vol. 142, №. 1. P. 17-41.
16. Злобін Ю.А. Основи екології. Київ : Лібра, 1998. 248 с.
17. Кучерявий В.П. Екологія. Львів : Світ, 2001. 500 с.
18. Мельник С.В., Бутенко О.Г. Основи екології : нав. Посіб. для студентів інженерних фахів. Одеса : Наука і техніка, 2004. 128 с.
19. Investigating population dynamics in ungulates: do hunting statistics make up a

- good index of population abundance? / S. Imperioet all. *Wildlife Biology*. 2010. Т. 16, № 2. Р. 205-214.
20. McLaren B.E., Peterson R.O. Wolves, moose, and tree rings on isle royale. *Science*(New York, N.Y.). 1994. Т. 266, № 5190. Р. 1555-1558.
21. Примак Р.Б. Основы сохранения биоразнообразия. Москва : НУМУ, 2002. 256 с.
22. Worldometers. info. 2018. URL : <https://www.worldometers.info/>
23. Коробейников И.О., Горбунов С.В., Никифоров А.Н. Экономика природопользования и экономический инструментарий охраны окружающей среды : учеб. пособ. Нижний Новгород, 2003. 237 с.
24. Довгий Ю.Ю., Бібікова Ю.В. Сучасний стан проблеми інвазійних видів тварин. Біологічні дослідження. Київ : 2017. Р. 71-73. URL : <http://eprints.zu.edu.ua/id/eprint/24554>
25. Невядомська К., Пойманська Т., Магніцька Б., Чубай А. Загальна паразитологія. Київ : Наукова думка, 2007. 484 с.
26. Bush A., Fernandez J., Esch G., Seed J. Parasitism: the diversity and ecology of animal parasites. Cambridge : Cambridge University Press, 2001. 566 p.
27. Price P.W. Evolutionary biology of parasites. Princeton : Princeton University Press, 1980. 237 p.
28. Sarabeev V.L. Helminth species richness of introduced and native grey mullets (Teleostei: Mugilidae). *Parasitology International*. 2015. Т. 64, № 4. Р. 6-17.
29. Holmes J.C. Impact of infectious disease agents on the population growth and geographical distribution of animals. *Population Biology of Infectious Diseases*. Berlin, Heidelberg : SpringerBerlinHeidelberg, 1982. Р. 37-51.
30. Данилкин А.А. Биологические основы охотничьего трофейного дела. Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2010. 150 с.
31. Волох А. М. Великі ссавці південної України у ХХ ст. (динаміка ареалів, чисельності, охорона та управління): автореф. дис.... д-ра біол. наук: 03.00.08 – зоологія / Інститут зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України. Київ, 2004. 34 с.
32. Шварц С.С. Популяция – элементарный объект охотничьего хозяйства. *Охота и охотничье хоз-во*. 1974. № 10. С. 16-17.
33. Уатт К. Экология и управление природными ресурсами. Москва : Мир, 1971. 463 с.
34. Євтушевський М.Н., Маменко О.М. Чисельність лося (*Alces alces* L.) та сировина для його живлення в Україні. *Науковий вісник НЛТУ України. Збірник науково-технічних праць*. 2013. Т. 23, № 16. С. 31-36.
35. Настанова з упорядкування мисливських угідь. Київ : Держкомлісгосп України, 2002. 113 с.
36. Домніч В.І., Малеванова М.А. Розподіл популяції лося по території України згідно лісомисливського районування і вплив на приріст. *Науковий вісник*

- Ужгородського університету. Серія Біологія.* 2008. Т. 22. С. 205-211.
37. Делеган І.В. Олень благородний. Планування структури популяції. *Лісовий і мисливський журнал.* 1999. Т. 2-3. С. 42-43.
38. Домніч В.І., Малеванова М.А., Делеган І.В. Деякі причини зміни чисельності лося в Україні у системі «хижак-жертва». *Науковий вісник НЛТУ України. Збірник науково-технічних праць.* 2008. Т. 18, №6. С. 70-80.
39. Козуля в мисливському господарстві. 2018. URL : <https://ahf.org.ua/uk/library/topic-of-the-week/462-kozulya-v-mislivskomu-gospodarstvi>
40. Данилкин А.А. Косули (биологические основы управления ресурсами). Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2014. 316 с.
41. Хоецький П.Б. Динаміка чисельності дикої свині (*Sus scrofa* L.) у західному регіоні України. *Лісівництво і агролісомеліорація.* 2009. Т. 115. С. 291-295.
42. Ачс та депопуляція. 2018. URL : <https://ahf.org.ua/uk/library/topic-of-the-week/391-achs-ta-depopulyatsiya>
43. Иванова Г.И. Эколого-биологические предпосылки рационального использования популяции кабана в европейской части РСФСР. *Управление популяциями диких копытных. Сборник научных трудов ЦНИЛ Главохоты РСФСР.* Москва : 1985. С. 133-147.
44. Севериновська О.В., Пахомов О.Є., Рибальченко В.К. Етологія (основи поведінки тварин) : підруч. для вищих навч. закладів. Дніпропетровськ : Вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту, 2010. 292 с.
45. Обеспечение благополучия популяции дикого кабана по африканской чуме свиней: наглядное пособие / С.А. Дудников и др. Владимир: ФГБУ «ВНИИЗЖ», 2013. 80 с.

РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА

Основна:

1. Бондаренко В.Д. Біотехнія: навч. посіб. : у 2 ч. Львів : ІЗМН, 1998. Ч. 1. 203 с.
2. Бондаренко В.Д. Біотехнія: навч. посіб. : у 2 ч. Львів : ІЗМН, 2001. Ч. 2. 203 с.
3. Мисливствознавство. В.Д. Бондаренко та ін. Київ : РНМКВО, 1993. 197 с.
4. Гірс О.А., Новак Б.І., Кашпор С.М. Лісовпорядкування. Київ : Арістей, 2004. 384 с.
5. Мартынов Е.Н., Масайтис В.В., Гороховников А.В. Охотничье дело. Охотоведение и охотничье хозяйство : учеб. пособ. Санкт-Петербург : Лань, 2011. 448 с.
6. Настанова з упорядкування мисливських угідь. Київ : Держкомлісгосп України, 2002. 113 с.
7. Петриченко В.В., Лебедева Н.І., Карташова Я.М. Типологія мисливських угідь : навч. посіб. Запоріжжя : ЗНУ, 2009. 110 с.
8. Порядок проведення упорядкування мисливських угідь, затверджено Наказом Держкомлісгоспу України від 21.06.2001 № 56. *Офіційний вісник України* 2001. № 36. Ст. 1677.
9. Хоєцький П.Б. Мисливствознавство. Львів : СПОЛОМ, 2006. 112 с.
10. Хоєцький П.Б. Практикум з мисливствознавства. Львів : СПОЛОМ, 2007. 64 с.

Додаткова:

1. Білоус А.М., Гірс О.А. Впорядкування мисливських угідь : робочий зошит для лабораторно-практичних занять. Київ : ЦП КОМПРИНТ, 2016. 25 с.
2. Ключев А.Г. Охотничье хозяйство : учеб. Иркутск : Иркут. Дом печати, 2003. 512 с.
3. Козлов В.М. Оптимизация использования охотничьих ресурсов : монография. Киров : Вятская ГСХА, 2010. 197 с.
4. Леонтьев Д.Ф. Охотничьи угодья: учеб. пособ. Санкт-Петербург : Лань, 2013. 224 с.
5. Мисливсько-господарське законодавство України : посіб. до практ. занять для студ. Спец. «Мисливське господарство», «Лісове господарство». Бондаренко В.Д. та ін. Львів : СПОЛОМ, 2005. 336 с.
6. Козлов В.М. Типология охотничьих угодий с основами охотустройства : учеб. пособ. Киров : ВятГСХА, 2012. 235 с.
7. Харченко М.М. Охотоведение. Москва : Изд-во Моск. гос. ун-та леса, 2002. 372 с.

НАВЧАЛЬНЕ ВИДАННЯ
(українською мовою)

Сарабєєв Володимир Леонідович

Домніч Валерій Іванович

Лебедєва Наталія Іванівна

Управління популяціями мисливських тварин

Конспект лекцій
для здобувачів ступеня вищої освіти магістра
спеціальності «Лісове господарство»
освітньо-професійної програми «Мисливське господарство»

Рецензент *В.В. Горбань*

Відповідальний за випуск *В.І. Домніч*

Коректор *А.О. Надь*