

Р.Й.Кравців, М.В.Черевко

ОСНОВИ ПОПУЛЯЦІЙНОЇ ЕКОЛОГІЇ



Р.Й.Кравців, М.В.Черевко

ОСНОВИ ПОПУЛЯЦІЙНОЇ ЕКОЛОГІЇ

*Рекомендовано
Міністерством аграрної політики України
як навчальний посібник для підготовки фахівців
напряму 0708 „Екологія” у вищих навчальних закладах
3–4 рівнів акредитації Мінагропрому України
(лист № 18–128–13/1137 від 12.10.2007 р.)*

Львів – 2007

ББК 28.0
УДК: 574
К78

Автори:

Р.Й.Кравців – академік УААН, доктор біол. наук, професор Львівської національної академії ветеринарної медицини імені С.З.Гжицького;
М.В.Черевко – кандидат біол. наук, доцент Львівської національної академії ветеринарної медицини імені С.З.Гжицького.

Рецензенти:

Й.В.Царик – доктор біол. наук, професор Львівського національного університету імені Ів.Франка;
В.П.Кучерявий – доктор с.г. наук, професор Львівського державного лісотехнічного університету.

Кравців Р.Й., Черевко М.В.

К78 **Основи популяційної екології.** Навчальний посібник. – Львів: ТеРус. – 2007. – 228 с.
ISBN 966-7987-03-5

У посібнику викладені теоретичні основи і прикладне значення одного з найважливіших розділів загальної екології – популяційної екології (демекології). Закономірності і особливості формування популяцій рослин і тварин, залежність їх розвитку від абіотичних і біотичних факторів подаються у посібнику з позицій їхнього практичного значення. Належна увага приділена основним концепціям популяційної генетики, досягнення якої лежать в основі методів селекційної роботи і є неодмінною умовою формування ліній в породах тварин, а також попередження спадкових захворювань, створення високопродуктивних агрофітоценозів тощо. Окремі розділи присвячені концепції популяційного рівня використання і збереження видового багатства живої природи.

Посібник розрахований на студентів і спеціалістів загальнобіологічних спеціальностей та сільськогосподарських галузей.

Рекомендовано Методичною радою ЛНАВМ ім. С.З.Гжицького.

Всі права застережені. Жодна частина цього видання не може бути відтворена у будь-якій формі без письмової згоди авторів.

ISBN 966-7987-03-5

© Р.Й.Кравців, М.В.Черевко, 2007

© Видавництво «ТеРус», 2007

*"Природа – це єдина книга
з великим змістом
на кожній сторінці."*

В.Гете

Від авторів

Вчитайтесь уважно і вдумливо в рядки цієї книжки і ви відчуєте тепло, красу і біль живої природи, велику відповідальність за долю її багатого і загадкового світу, зрозумієте, як складно вона збудована і як легко її знищити, якщо не знати або не рахуватися з одвічними законами розвитку і функціонування популяцій і екосистем – живих цеглинок цієї складної споруди..

Природа – мудра книжка, вона завжди підкаже вам розумне рішення і щедро заплатить за гуманне ставлення до неї та її багатств.

Світло екологічних знань слугуватиме вам дороговказом у професійній діяльності.

Вступ

Жива природа представлена розмаїттям видів живих істот. Вони різні за формами і розмірами, способом життя і поведінкою, пристосуванням до різних умов і до різних середовищ життя. Кожен вид населяє певну територію, на якій знаходить умови, що відповідають його еколого-біологічним вимогам. Цю територію поширення виду називають ареалом. Чим складніше розчленована територія, тим різноманітніші на ній умови існування. Тому й виникає потреба у різних груп особин одного і того ж виду по-своєму адаптуватись до конкретних умов відведеної їм території для проживання.

Однак, не в меншій мірі, структуру виду живих організмів визначають їхні біологічні особливості. Детальні спостереження показали, що чисельність тварин, віковий склад, народжуваність, смертність та інші особливості їх розселення на певній території такі ж своєрідні для кожного виду, як особливості будови їхнього тіла, характер живлення та інші. Отже, вид – не застигла проста група особин, а складна біосистема, яка функціонує за властивими їй біологічними та екологічними законами. Вони забезпечують рослинам і тваринам вирішення проблеми виживання і розмноження способами, адекватними умовам середовища.

У багатьох випадках ці проблеми вирішуються зменшенням витрат речовин та енергії на здійснення життєвих функцій і спрямування своїх ресурсів на збільшення потомства. Прикладом можуть бути дрібні тварини, які дають велику кількість нащадків. Великі за розміром рослини і тварини мають більше можливостей вижити у стабільних умовах середовища, та вони погано переносять зміни в ньому. До таких видів можна віднести дуб, бук, лева, слона та ін.

За здатністю адаптуватися до частих змін умов середовища виділяють дві групи живих істот із відповідною, властивою їм стратегією.

S-стратегія властива стрес-стійким видам, що здатні успішно пристосуватися до частих змін умов середовища. Прикладом стрес-стійких видів є ящірка, кажани, листопадні породи дерев.

R-стратегія характерна для видів із низькою конкурентною, але високою репродуктивною здатністю. Типовими R-стратегіями є занесені бур'яни, деякі види комах, птахів (ворона) та інші.

Така адаптивна стратегія живих організмів дикої природи має важливе значення для рослинництва і тваринництва.

Кожному виду відведене своє місце і визначена своя функціональна роль у живій природі, тобто своя екологічна ніша.

Природні об'єднання груп особин виду складають популяцію, що є його основною функціональною одиницею. Закони життя популяцій вивчаються шляхом тривалих спостережень у природі, детальних її аналізів і співставлень та спеціальних експериментів і моделюванням життєвих ситуацій. Знання законів життя тварин допомагає в успішному вирішенні багатьох практичних питань, що стосуються регламентації впливу на популяції та норм їх експлуатації і напрямів використання.

Всебічне вивчення популяцій є предметом популяційної екології. Її знання необхідні для прогнозування чисельності і динаміки окремих популяцій, нормування їхнього господарського використання.

Розділ 1. ПОПУЛЯЦІЙНА ЕКОЛОГІЯ

ЯК РОЗДІЛ ЗАГАЛЬНОЇ ЕКОЛОГІЇ

1.1. Популяційна екологія

Популяційна екологія як спеціальний і важливий розділ екології формувалась в 30-ті роки ХХ ст. Її засновником вважають англійського вченого Ч.Елтона. У своїй праці "Екологія тварин" він наголошує на тому, що вивчення виду необхідно проводити не на рівні окремих особин, а на рівні популяції. Центральним у популяційній екології стали питання внутрішньовидової організації та динаміки чисельності видів.

Розвитку популяційних досліджень сприяли гостра необхідність розробки біологічних методів боротьби із шкідниками сільськогосподарських культур та збіднення запасів промислових тварин. Серед вчених, що розвивали популяційну екологію варто відзначити С.С.Шварца, С.О.Северцева, М.П.Наумова, Е.О.Работнова, Ч.Елтона, Д.Хатчинсона, Р.МакАртура.

Популяційна екологія – вивчає закономірності формування, структуру і динаміку популяцій живих організмів.

Її основними завданнями є:

- дослідження морфо-фізіологічних особливостей популяцій, їх вікового складу, чисельності та щільності;
- поширення і характеру розселення та поведінки тварин;
- вивчення внутрішньопопуляційних і міжпопуляційних відносин;
- стимулюючі та лімітуючі фактори розвитку популяції тощо.

Знання про популяцію особливо поглибились після того, як сформувалась популяційна генетика, а в систематиці вид стали розглядати як складну систему.

Популяційна екологія має безпосередній зв'язок із ботанікою, зоологією, фізіологією, анатомією, ембріологією, загальною біологією. Популяційна екологія, у свою чергу, є науково-практичною базою для селекції і розведення, рибництва, звірівництва, скотарства та інших галузевих дисциплін. Щодо популяції рослин, то знання законів їхнього формування і функціонування необхідне для лісівництва, рослинництва, селекції рослин, успішного підбору високоврожайних сортів для конкретних ґрунтово-кліматичних умов та створення культурних лук і пасовищ.

Розв'язання проблем популяційної екології неможливе без врахування досягнень популяційної генетики.

1.2. Популяційна генетика

Популяційна генетика одночасно як розділ популяційної екології і генетики вивчає будову і динаміку генетичного фонду популяцій. Вона теж молода, зародилася в 20–30-х роках минулого століття і пов'язана з працями відомих вчених С.С.Четверикова, Р.Фішера, С.Райта і Дж.Холдейна.

Зокрема, С.С.Четвериков та його учні встановили, що природні популяції живих організмів містять великі концентрації мутагенних генів, які впливають на ознаки і властивості організмів.

Здобутки популяційної екології та популяційної генетики дають змогу розробляти теоретичні основи та практичні заходи раціонального використання і охорони окремих видів рослин і тварин. На основі інформації про динаміку чисельності популяцій промислових видів складають плани і певні прогнози у рибництві, мисливських господарствах, ветеринарній медицині, а також розробляють системи заходів щодо використання корисних видів і обмеження розмноження та боротьби із шкідливими видами.

Для вивчення виду і його популяцій використовують **метод моделювання**. Для цього практики створюють так звані апріорні моделі. Вони базуються на значній кількості експериментальних даних про біологію виду, його зв'язки з іншими, вплив екологічних факторів середовища, а також на **емпіричних** зв'язках між різними параметрами **моделі організм–середовище**. Необхідність у таких моделях найчастіше виникає тоді, коли потрібно з певною вірогідністю встановити, як веде себе та чи інша популяція тварин чи рослин під впливом певних видів господарської діяльності людини (при осушенні боліт, розорюванні лук, вирубуванні лісів).

Розділ 2. КОНЦЕПЦІЇ ВИДУ І ПОПУЛЯЦІЇ

Основні поняття і терміни: вид, особина, генети, рамети; ареал, алопатричні види, симпатричні види; популяції елементарні, екологічні, географічні; незалежні, напівзалежні, залежні, псевдопопуляції; панмікстичні, клональні, клонально-панмікстичні, r-види, k-види.

2.1. Вид і його структура

Різноманітність живої природи визначається видовим багатством живих організмів.

Вид – це сукупність особин, що характеризуються спадковою подібністю морфологічних, фізіологічних і біохімічних особливостей, вільно схрещуються і дають плодюче потомство та пристосовані до певного середовища життя на зайнятій ними території.

Особина (індивід) – це окремий рослинний чи тваринний організм, що характеризується індивідуальними морфологічними, фізіологічними, адаптивними властивостями, зберігаючи типові ознаки свого виду. Особини виду мають спільне походження, однаковий тип обміну речовин.

Особини виду, що виникли із зиготи, тобто внаслідок статевого розмноження, називаються **генетами**.

У процесі розпаду генет на самостійні особини при вегетативному розмноженні і розростанні материнської особини утворюються **рамети**. Вони властиві майже виключно рослинам. У тварин зустрічаються рідко (у гідри, дощового черв'яка).

Поняття *вид* запровадив у науку в 1963 р. англійський природознавець Джой Рей.

Види та їх структурні елементи є реально існуючими систематичними, еколого-біологічними одиницями живої природи та об'єктом її еволюції.

Сукупність організмів, що є частиною сукупності особин виду, і має певну область поширення в межах ареалу даного виду, називається **підвидом**. Наприклад, білка звичайна карпатська (*Sciurus vulgaris carpathicus*). Різкої відмінності ознак між підвидами немає, хіба що за умови відмінних екологічних умов та географічної віддаленості. В таких випадках нелегко вирішити, чи це підвид, чи окремий вид. Такі випадки відомі в ботаніці щодо окремих видів анемон, чебрецю, ялини європейської та інших.

Групу особин одного виду, що пристосовані до певних умов середовища, відрізняються деякими морфологічними ознаками, називають **екотипом**.

Ділянку території чи акваторії, на якій поширений вид, називають **ареалом** (рис. 2.1). В межах ареалу рослини і тварини розповсюджені не суцільно, а там, де є необхідні умови для існування.

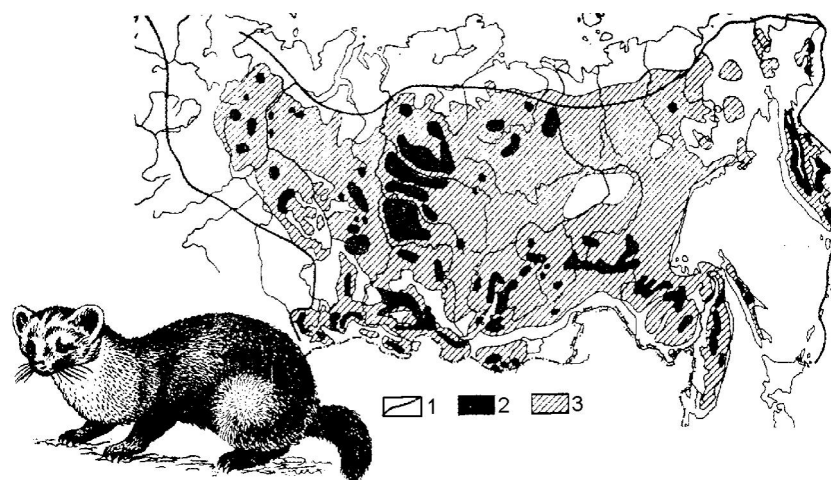


Рис. 2.1. Просторова структура ареалу соболя (*Martes zibellina*):

- 1 – межі ареалу виду; 2 – популяційні острівці в 30-ті роки XX ст.;
3 – територія, яку займав соболь у 70-ті роки XX ст.

Розрізняють алопатричні і симпатричні види.

Алопатричними називають види, що мають різні ареали, їхні екологічні вимоги теж різні. Вони географічно віддалені та ізольовані. Алопатричні види складаються із популяцій, ареали яких не стикаються і не перекриваються. Така географічна віддаленість сприяє виникненню специфічних особливостей виду.

Симпатричними є такі види, що характеризуються суміжним проживанням на значній території ареалу, частковим або повним співпаданням їх екологічних вимог. Симпатричні види утворились із біологічно ізольованих популяцій, області поширення яких перекривають одна одну або збігаються.

Видова структура живої природи на рівні особин і популяцій рослин і тварин в значній мірі визначається принциповими відмінностями між ними. Основні з них подані в таблиці 2.1.

Різноманітність зовнішньої будови, життєвих форм живих організмів пов'язані зі способом життя і адаптацією до умов середовища.

Еволюційну стратегію адаптації різних видів живих організмів до середовища та мінливості його факторів розкриває концепція *r*- та *k*-видів, запропонована МакАртуром і Уілсоном (1967) та доповнена Е.Піанкою (1981). Згідно цієї концепції, еволюція у нестабільному середовищі сприяє збільшенню кількості **r-видів**. Це переважно невеликі організми з коротким періодом індивідуального життєвого циклу, які більшу частину речовин і енергії спрямовують на формування органів розмноження. Отже, головна риса стратегії їхнього життя – збільшення чисельності через розмноження.

k-види є великими організмами з довготривалим життєвим циклом. Вони приступають до розмноження пізно і витрачають на нього малу частку поживних і енергетичних ресурсів. Їхня життєва стратегія скерована на **виживання і збереження території** свого проживання. Прикладом *r*-видів є однорічні рослини, бактерії, невеликі тварини (комахи та ін.). До *k*-видів належать дерева, чагарники, великі птахи та ссавці.

Таблиця 2.1.

Основні ознаки відмінності рослин і тварин

Ознаки	Рослини	Тварини
1. Спосіб життя	Нерухливі, прикріплені до ґрунту чи іншого субстрату	Ведуть активний рухливий спосіб життя
2. Тип живлення	Автотрофний, фотосинтез	Гетеротрофний, є вільно-живучі і паразити
3. Спосіб добування поживних речовин	Вбирання мінеральних солей і води з ґрунту та CO ₂ з повітря	Активний пошук кормів (більшість видів тварин, крім низькоорганізованих, безхребетних і паразитів)
4. Особливості будови тіла: – на тканинному рівні	Групи тканин: твірна, покривна, основна, провідна, механічна, видільна.	Епітеліальна, сполучна, м'язова, нервова.

– на органному рівні	Вегетативні органи: корінь, стебло, листки (пагони).	Соматичні органи (системи): опорно-рухова, кровоносна, дихальна, травна, видільна, нервова і покривна.
	Репродуктивні (генеративні) органи: квітка, насіння, плід.	Репродуктивні органи: статеві залози (яєчники та сім'яники).

2.2. Популяція як структурно-функціональна одиниця виду

Нерівномірність розподілу особин в межах ареалу пов'язана з відмінністю умов середовища проживання на різних його ділянках. Особини кожного виду, що тривалий час проживають разом на одній території в певній частині ареалу, виробляють спільні пристосування, між ними встановлюються відповідні взаємозв'язки. Таку сукупність особин виду називають популяцією.

Термін "популяція" запровадив у 1903 р. датський вчений В.Йогансен. Популяція (від латин. *populus* – народ, населення) є структурно-функціональним елементом виду і об'єктом популяційної екології.

Популяцією екологів називають групу особин одного виду, які населяють певну територію, достатньо ізольовані від сусідніх популяцій і можуть вільно схрещуватись.

Генетики визначають популяцію як групу особин, що мають спільну генну основу, вільно схрещуються між собою. Такі популяції називають ще менделівськими. Вони невеликі за розмірами. Такими є шлюбні території для тварин, території популяцій деяких видів ентомофільних рослин, оскільки їхній пилок комахи переносять на невеликі відстані (1–3 км).

Існування всередині виду генетично різнорідних популяцій забезпечує його стійкість і здатність до адаптації в мінливому середовищі.

Популяційну структуру виду визначають його біологічні особливості – рухомість особин, ступінь їхньої привязаності до території, здатність долати природні перешкоди та інші. Так, північні олені і песці протягом сезону перемішувались на сотні кілометрів від місць розмноження, долаючи на своєму шляху широкі річки, протоки, гірські хребти. Види з високими міграційними здібностями представлені в природі небагатьма популяціями.

При малорозвинених міграційних здібностях у складі виду формується безліч дрібних популяцій, залежно від мозаїчності ландшафту. **Чим різнорідніше середовище ареалу виду, тим більшою кількістю популяцій він представлений і тим чіткіша відмінність між ними. Еколого-біологічне розмаїття популяцій та певні зв'язки між ними підтримують існування виду як єдиного цілого.**

Відмінність між рослинами і тваринами визначає особливості їхніх популяцій (табл. 2.2).

Таблиця 2.2.

Характерні особливості популяцій рослин і тварин

Популяція рослин	Популяція тварин
1. Межі особин не завжди чітко визначені	Межі особин чітко виражені
2. Елементами популяції є генети і рамети	Елементами популяції є генети

3. Мають необмежений ріст протягом всього життя, за рахунок чого наростає фітомаса популяції	Ріст завершується, в основному, у фазі статевої зрілості, що забезпечує відносну стабільність біомаси в популяціях статевозрілих особин
4. У певному віці особини можуть відрізнятися одна від одної розмірами	Одновікові особини мають практично однакові розміри
5. Щільність популяції зберігається протягом життя особин. Лише в особин, здатних до щорічного утворення нових пагонів, щільність збільшується	Щільність популяції сильно змінюється за рахунок міграції і народження нових особин

Продовження таблиці 2.2.

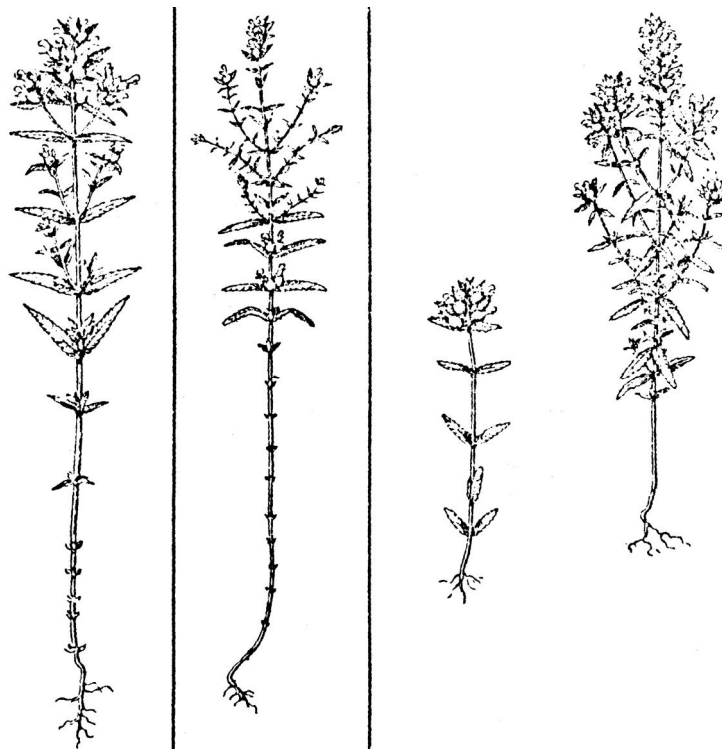
6. Заселення популяційного поля відбувається за рахунок насіння, що розповсюджується різними способами	Розселення на території популяції проходить шляхом міграції з метою пошуків корму і уникнення від несприятливих умов
7. Чисельність особин і ріст популяції відбувається за рахунок статевого, нестатевого і вегетативного розмножень	Відтворення чисельності і ріст популяції відбувається за рахунок статевого розмноження і надходження особин з інших популяцій даного виду
8. Відсутня турбота про потомство	Є різні форми турботи про потомство
9. Внутрішньопопуляційні зв'язки простіші і однаманітніші	Внутрішньопопуляційні зв'язки складні і різноманітні
10. Створюють основу біогеоценозу – фітоценоз	Прив'язані до певних фітоценозів, утворюють зооценоз
11. Зовнішні фактори неоднаково впливають на різні особини популяції, що займають різні екологічні ніші.	Зовнішні фактори по-різному впливають лише на особини фенотипово і генетично відмінні.
12. Є продуцентами.	Є консументами

Відмінності між популяціями одного виду є результатом дії природного добору, що пристосовує кожен популяцію до конкретних умов її існування. Це стосується як рослинних, так і тваринних популяцій. Наприклад, **водяні полівки** гірських і рівнинних популяцій відрізняються багатьма ознаками. **Рівнинні полівки** люблять замкнуті заростаючі водойми, роблять нори в гушавині заростей. У **гірських** районах полівки живуть на берегах

струмків і річок, риють нори під землею. Звірки гірських популяцій відрізняються від рівнинних меншою довжиною хвоста, схильністю до запасання кормів на зиму. Рівнинні полівки не створюють запасів. Щодо розмноження, то у рівнинних полівок воно цілорічне, а у гірських – лише протягом 6–7 місяців. Число поносів у них на 1–2 менше на рік, але середня кількість малят на одну самку на 1–2 більше.

Цікавим прикладом є перебудова структури популяцій комара-пискуна внаслідок освоєння ним нової екологічної ніші. Так, з початку 60-х років мешканцям великих міст комарі стали дошкуляти у квартирах впродовж цілого року. З'явилися міські популяції комарів, які живуть, спаровуються і розмножуються в підвальних приміщеннях. Вони не впадають у зимову сплячку. Їхні самки можуть відкладати яйця, не попивши перед тим крові при укусах, використовуючи запаси, нагромаджені на стадії личинки. Це дозволяє проходити в підвалах повний цикл розвитку. Личинки міського комара можуть розвиватися навіть у каналізаційних стоках. Швидкість росту їхніх популяцій висока – протягом доби з 1 м² водяної поверхні може виходити до 300 комарів.

Внутрішньовидову популяційну відмінність можна простежити і на прикладі дзвінця великого (*Rhinanthus major*) з різних місцезростань (рис. 2.2). Вона описана відомим ботаніком М.В.Цінгером. Відмінність між особинами цих популяцій за деякими ознаками подані в таблиці 2.3.



А

Б

В

Г

Рис. 2.2. Популяції дзвінця великого (*Rhinanthus major*):

А – посіви жита; Б – неокультурнені місцезростання;
В і Г – сінокісні луки з різним травостоєм.

Популяції дзвінця великого

Посіви жита	Неокультурнені місцезростання	Сінокосні луки	
(рис. 2.2-А)	(рис. 2.2-Б)	(рис. 2.2-В)	(рис. 2.2-Г)
1. Цвітіння			
15–25.06	10–25.08	15–25.05	12–16.07
2. Плодоношення			
17–18.07	у вересні	17–20.06	20–28.08
3. Плоди			
не розтріскуються	плоди розтріскуються		
4. Насіння			
без крилець	насіння з крильцями		
5. Кількість вузлів на головному пагоні			
8–14	19–20	4–9	19–30

Залежно від числа особин, їх рухливості, а також від розподілу місцезростань, у межах ареалу можна виділити три типи популяційних структур видів. Рухливість особин оцінюється радіусом індивідуальної активності, тобто відстанню між місцями розмноження (у тварин), відстанню поширення пилку, плодів і насіння (у рослин).

Типи популяційних структур виду такі:

1. **Вид як одна велика популяція** (рис. 2.3-А). Таким є вид чирка-свистунка (рис. 2.4); радіус індивідуальної активності тисячі кілометрів.

2. **Види, що складаються з цілого ряду популяцій середньої чисельності і відокремленості** (рис. 2.3-Б). Прикладом такого типу популяційної структури може бути соболь (рис. 2.5); радіус індивідуальної активності до 200 км.

3. **Види, що представлені однією або кількома малочисельними і слабо зв'язаними одна з одною популяціями** (рис. 2.3-В). Такий тип структури властивий сосні піцундській (рис. 2.6). Радіус індивідуальної активності при дуже малій чисельності – менше кілометра.

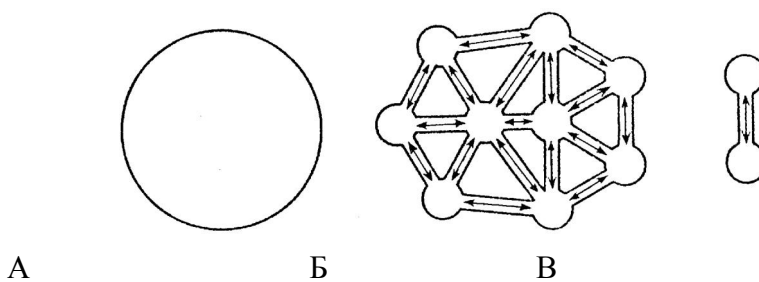


Рис. 2.3. Типи популяційних структур видів:

- А – вид, як одна велика популяція; Б – вид, що складається з популяцій середньої чисельності і відокремленості; В – вид, що складається з однієї або декількох малочисельних і слабозв'язаних між собою популяцій.

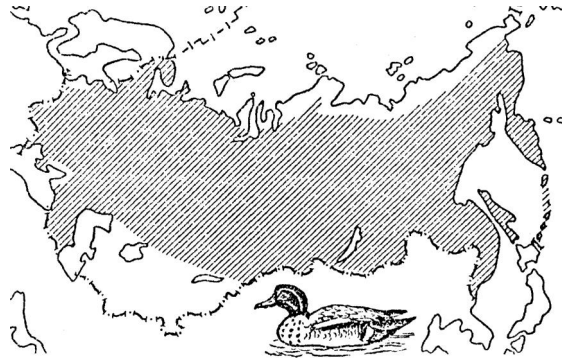


Рис. 2.4. Ареал чирка-свистунка.



Рис. 2.5. Ареал соболя.



Рис. 2.6. Ареал сосни пісундської.

Отже, популяція – елементарна одиниця процесу еволюції і структури виду, що має свої ознаки і властивості.

Змішуванню різних популяцій перешкоджають: географічна ізоляція, природні бар'єри (гори, ріки, моря, клімат), біологічні особливості. У тварин такими є відмінності у будові статевого апарату, строках спаровування; у рослин – відмінності в строках цвітіння, способах запилення та інші (рис. 2.7).

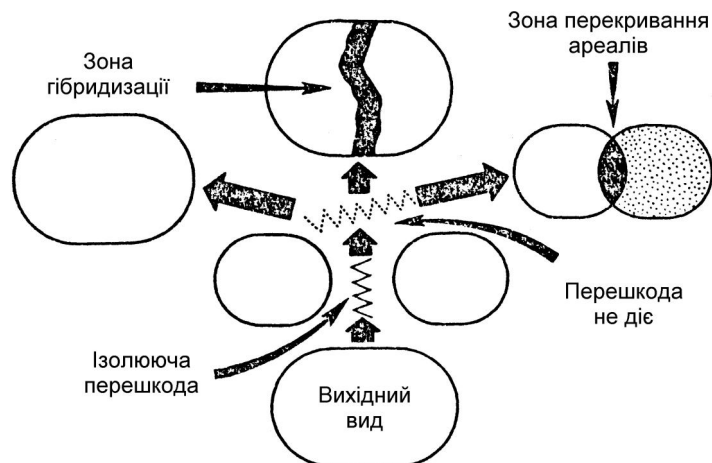


Рис. 2.7. Схема процесу видоутворення.

Тривала ізоляція популяцій, особливо географічна, підкріплена істотною зміною середовища, врешті-решт може призвести до утворення нових підвидів.

Між популяціями регулярно або епізодично здійснюється обмін особинами. Наприклад, під час сезонної кочівлі ворон частина молодих птахів щороку залишається в місцях зимівлі і утворює пари з представниками осілих. У риб зв'язок між особинами різних популяцій виду здійснюється епізодично. Він має місце в роки з особливо сильними паводками, коли ізолювані водойми зливаються в тимчасову єдину водну систему.

Зв'язок між популяціями різних видів здійснюється через взаємодію особин та їх індивідуальні контакти в межах екосистеми.

Ступінь ізоляції сусідніх популяцій виду в межах ареалу теж різний. В одних випадках вони чітко розмежовані територією, непридатною для їх існування. Прикладом можуть бути популяції окуня і лина. Кожна з них живе в ізолюваних озерах. Якщо ж умови проживання на обширній території близькі за поєднанням екологічних факторів, то виділити границі між популяціями можна лише умовно – за відмінністю в щільності особин. Такими є популяції ховраха малого в сухих степах і напівпустелях.

В усіх випадках у популяціях діють екологічні закони, які дають змогу використовувати обмежені ресурси середовища таким чином, щоб забезпечити появу і виживання потомства.

2.3. Принципи виділення і класифікації популяцій

Екологи користуються різними принципами виділення і класифікації популяцій в межах виду.

Ландшафтно-біотопічний принцип. Керуючись цим принципом, російський зоолог М.П.Наумов (1963) на прикладі ссавців розглядає вид як ієрархічну систему популяцій різних рангів:

1. **Елементарні популяції** – сукупність особин виду, які населяють невелику ділянку території ареалу з однорідними екологічними умовами. Вони можуть бути тимчасовими і нестабільними.

2. **Екологічні популяції** – сукупність елементарних популяцій виду, які населяють певні біоценози, залежно від їх біотопів.

3. **Географічні популяції** – сукупність екологічних популяцій виду, які населяють значну територію з географічно однорідними умовами середовища.

Кожна з названих популяцій має свої морфо-фізіологічні особливості особин, свій генотип, що відрізняє її від популяцій цього ж виду, які сформувались в інших географічних регіонах (зубр поліський, зубр кавказький).

Зв'язки між популяціями різних рангів різні. Чим нижчий ранг популяцій, тим тісніший їхній зв'язок із суміжними популяціями і менше відмінностей між ними. Ці зв'язки

забезпечують єдність виду і його спадкового генофонду, сприяють виживанню і заселенню нових територій.

Надто довготривала ізоляція популяцій призводить до дивергенції їхніх ознак і, в кінцевому рахунку, до утворення нових видів у процесі еволюції.

На думку В.М.Беклемішева та його послідовників, для виділення популяцій різних типів доцільно використовувати критерії, які відображають різні аспекти їхньої взаємодії з середовищем. Територіальний критерій є одним із них.

Залежно від **розміру території** популяції поділяються на **карликові, звичайні, локальні, суперпопуляції**. Територіальні межі популяцій різних видів не збігаються. До локальних популяцій належать популяції мишовидних гризунів та інших видів дрібних ссавців, деяких видів комах.

Суперпопуляції утворюють великі рухливі тварини (лосі, сайгаки, зебри, олені). Важко окреслити межі багатьох видів птахів, окремих видів комах, великих кочових ссавців, багатьох видів бур'янових рослин.

Історико-генетичний принцип. На його основі популяції як генетичну єдність можна виділяти тільки у видів із перехресним запиленням (у рослин) та із статевим розмноженням (у тварин) і здатністю до самостійного тривалого існування на даній території за рахунок розмноження, а не припливу особин ззовні. З таких позицій академік С.Шварц та його учні розглядають вид як систему всіх суміжних популяцій з різним ступенем зв'язків та ізоляцій.

Популяції функціонують в межах певних екосистем. Тому ареали поширення популяцій деяких видів тварин збігаються з просторовими межами певних видів рослин, з якими ці тварини пов'язані трофічними зв'язками та іншими, зумовленими їхнім способом життя. Так, в соснових лісах, де домінує сосна, живуть одні тварини, а в широколистяних – інші.

Кожна популяція може існувати лише у взаємодії з іншими. На цій підставі В.М.Беклемішев (1960), з врахуванням здатності до самовідтворення і підтримання чисельності на певному рівні, виділяє:

1. **Незалежні** популяції – мають достатньо високий потенціал розмноження, завдяки якому постійно відновлюється чисельність особин без надходження їх з інших популяцій.

2. **Напівзалежні** популяції – можуть існувати при розмноженні своїх малочисельних особин та часткового надходження особин із суміжних популяцій.

3. **Залежні** популяції – це такі, в яких народжуваність не компенсує втрат. Вони можуть існувати тільки за умови надходження особин із сусідніх популяцій.

4. **Псевдопопуляції** – це група особин, які іммігрували із сусідніх популяцій, але не можуть в даних умовах розмножуватися, збільшувати свою чисельність і поширюватися.

5. **Періодична популяція** – з'являється на певний час на незаселеній території за умови виникнення тут сприятливих умов середовища.

За типом розмноження виділяють популяції:

1. **Панмікстичні** (з перехресним заплідненням).

2. **Клональні** (з вегетативним розмноженням).

3. **Клонально-панмікстичні** (наприклад, у попелиць, в яких чергуються партеногенетичні покоління із статевими).

Приплив особин з інших популяцій залежить від характеру ізоляції. Розрізняють територіальну і репродуктивну ізоляцію. **Територіальна** зумовлена наявністю природних бар'єрів (гірських хребтів, річок, моря, океану, відсутність необхідної їжі). Так, для розселення морських птахів нездоланими перешкодами є континенти, а для сухопутних – океани.

Репродуктивна ізоляція зумовлена неможливістю схрещування між особинами різних популяцій. Наприклад, популяції конюшини середньої на північному і південному схилах цвітуть у різні строки, тому їх природне схрещування неможливе. Досить незвичайний механізм репродуктивної ізоляції різних популяцій виду забезпечує збереження їх морфо-фізіологічних та генетичних відмінностей. Відсутність такої ізоляції сприяє процесу інтрогресивної гібридизації (рис. 2.8).

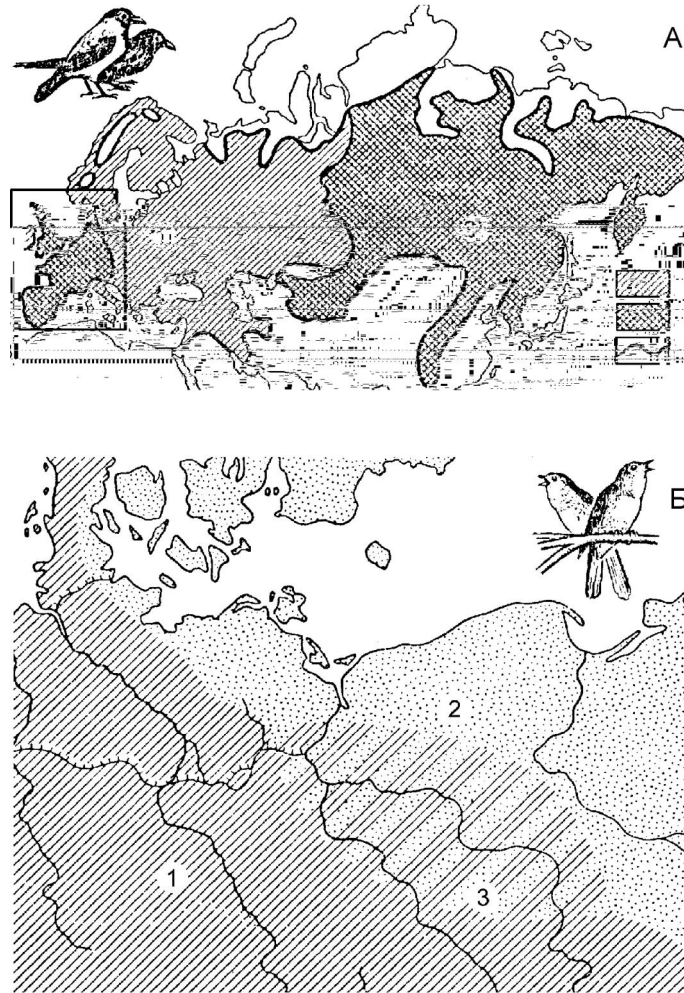


Рис. 2.8. Географічне видоутворення:

А – ареали видів ворон – сірої (1) і чорної (2); в області перекривання ареалів (3) утворюється малочисельна гібридна популяція;

Б – ареали двох видів соловейка – звичайного і південного; в зоні перекривання гібридизація між ними не відбувається.

Отже, популяції – це відкриті саморегульовані біосистеми з певними межами саморегуляції та стійкості. Кожна популяція має свою екологічну нішу, поширена на певній території з певним комплексом абіотичних та біотичних факторів.

Екологічна ніша визначає не лише умови, за яких живе і функціонує популяція, а й її функціональну роль у біоценозі, ступінь біологічної спеціалізації даного виду.

Розрізняють екологічні ніші фундаментальну і реалізовану. **Фундаментальна екологічна ніша** – це комплекс екологічних факторів, необхідних для даного виду при відсутності конкурентів. Вона відповідає потенційним можливостям виду. Та в природі існує конкуренція і несприятливі умови середовища. Тому вид існує в реалізованій ніші.

Реалізована ніша охоплює ті дози факторів середовища, які доступні йому в присутності конкурента. Якщо екологічні ніші двох популяцій збігаються, то їм важко уживатися. У рослин через однакові джерела живлення екологічні ніші часто співпадають. Детальніше поняття екологічної ніші розглядатиметься у спеціальному розділі.

Підсумок розділів 1, 2.

Жива природа складається з видів, кожен з яких характеризується своїми властивостями і певними вимогами до умов середовища, в якому проживає. Територія поширення виду

називається ареалом. Види складаються з популяцій, що являють собою групу особин виду, які населяють певну ділянку ареалу з однотипними умовами, мають спільну генну основу і вільно схрещуються між собою.

Чим більшою кількістю популяцій представлений вид, тим багатший його генофонд, вища адаптивна здатність і можливість виживання і освоєння нових територій.

Популяції рослин і тварин формуються і функціонують по-різному через відмінності в їх будові, способі життя, типі живлення і займають різні екологічні ніші. Тому функціональна роль рослин і тварин у природі теж різна. Популяції живуть і функціонують в межах екосистеми і перебувають у тісній взаємодії з іншими популяціями рослин та тварин.

У популяціях діють загальні і специфічні екологічні закони, що визначають їхню внутрішньопопуляційну структуру і динаміку розвитку, скеровані на ефективне використання обмежених ресурсів середовища та на збільшення чисельності і виживання потомства.

За здатністю до самовідтворення та підтримання чисельності особин в необхідних межах розрізняють незалежні, напівзалежні, залежні, періодичні та псевдопопуляції.

Регулярні та епізодичні зв'язки між популяціями виду підтримують існування його як єдиного цілого в оточенні інших видів живих організмів в різних екосистемах.

Популяції – це відкриті біологічні системи із властивою їм здатністю до саморегуляції та стійкості.

Популяції вивчає окремий розділ екології – популяційна екологія, або демекологія. Одночасно вони є об'єктом популяційної генетики. На базі досягнень обох цих екологічних галузей розробляються теоретичні основи селекції, практичні заходи раціонального використання та охорони різних видів рослин і тварин, складаються прогнози у рибництві, мисливських господарствах, у ветеринарній медицині для прогнозування можливих епізоотій і профілактики захворювань, епіфітотій – у рослинництві тощо.

Популяція є об'єктом еволюції виду і реальною одиницею його існування.

Перевірте себе.

1. Дайте визначення поняття "популяція".
2. Поясніть зв'язок понять "особина" – "популяція" – "вид" – "ареал".
3. Від чого залежить кількість і різноманітність популяцій виду?
4. Якщо популяції є структурним елементом виду, які види є стабільними і перспективними:
а) ті, що представлені однією-двома популяціями; б) ті, що представлені багатьма популяціями?
Відповідь обґрунтуйте.
5. Чим зумовлена особливість та відмінність популяцій рослин і тварин?
6. Дайте приклади симпатричних і алопатричних видів. Чим вони відрізняються?
7. Які види ізоляції популяцій існують у природі, яке їх значення?
8. Назвіть види популяцій за здатністю до відтворення.
9. Які популяції називають:
а) елементарними;
б) екологічними;
в) географічними?
10. Яке значення популяцій в житті виду та для практичної діяльності?
11. Назвіть види популяцій за типом розмноження. Дайте приклади.

Розділ 3. ЕКОЛОГІЧНА НІША ПОПУЛЯЦІЇ

Основні терміни і поняття: екологічна ніша (фундаментальна і реалізована), типи перекривання і динаміка ніш.

3.1. Концепція екологічної ніші

Поняття "екологічна ніша" пронизує всі сфери екології і має різні трактування. Одним із перших термін "ніша" використав у своїх працях Гріннел (1917), який розумів її як функціональну роль і місце організму в угрупованні.

Інше визначення поняття екологічна ніша дав Ч.Елтон (1933). Під цим поняттям він розумів не лише певні умови середовища, але й спосіб життя і спосіб добування їжі організмами.

Найбільше послідовників знайшло трактування ніші Хатчинсоном (1957). Він визначив нішу як весь діапазон умов, за яких живе і відтворює себе особина або популяція.

Пізніше Одум (1959) визначив екологічну нішу як *положення або статус організму в угрупованні і екосистемі, що витікає з його структурних адаптацій, фізіологічних реакцій і специфічної поведінки*. Він підкреслював, що "екологічна ніша організму залежить не тільки від того, де він живе, але й від того, що він робить". За образним висловом Одума, місцезнаходження – це адрес організму, а ніша – його "професія", що вказує на функцію в угрупованні чи екосистемі, в природі.

Е.Піанка (1981) під екологічною нішею розуміє загальну суму адаптацій організму до певного середовища. Вона виражає здатність організму освоювати і використовувати своє середовище.

Всю сукупність оптимальних умов, за яких організм може існувати і відтворювати себе, Хатчинсон назвав **фундаментальною нішею**. Це гіпотетична, уявна ніша, в якій організм не стикається з конкурентами і хижаками, і в якій фізичне середовище оптимальне.

На противагу їй фактичний діапазон умов існування організму називається **реалізованою нішею**. Вона менша від фундаментальної або рівна з нею і враховує різні лімітуючі фактори (конкуренцію, хижацтво). Фундаментальну нішу іноді називають **преконкурентною**, або **потенціальною** (virtual) нішею, а реалізовану – **постконкурентною**, або **фактичною** нішею.

Кожній популяції властива своя екологічна ніша, що виражає діапазон умов, за яких живе та відтворює себе популяція. Тому екологічна ніша – це не фізичний простір, а сукупність абіотичних і біотичних факторів, за яких може існувати та чи інша популяція. Оскільки для рослин і тварин потрібні різні життєвонеобхідні екологічні фактори і в різних дозах, то екологічна ніша є багатовимірним простором факторів.

Розрахунок багатовимірної ніші вимагає великої кількості даних, які в природних умовах, враховуючи їх взаємозалежність, отримати важко. Тому в екології використовують часткові ніші стосовно якогось певного фактору.

Виділяють трофічні, едафічні, гідрологічні та інші види ніш. Спеціалізація ніш дозволяє різним видам сумісно існувати на одній обмеженій території (рис. 3.1).

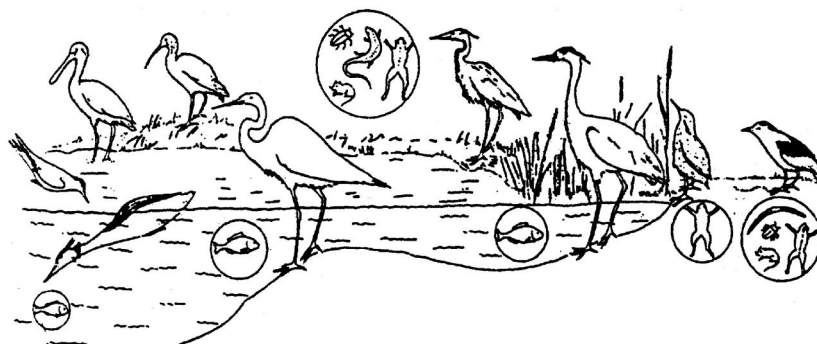


Рис. 3.1. Спеціалізація ніш болотяних птахів на обмеженій ділянці поверхні.

Екологічні ніші до того чи іншого фактора середовища у одних організмів (стеноків) дуже вузькі, у евриоків – широкі. Так, вільха чорна вимагає родючих і вологих ґрунтів, тому зустрічається в заплавах річок. Ширшою є екологічна ніша щодо родючості ґрунту і вологості у сосни звичайної, верби, тополі.

Однак, екологічна ніша є також своєрідною для конкретних організмів. Особливо чітко це виражено у різновікових особин рослин. Кожна рослина для нормального розвитку вимагає певного простору, величина якого залежить від життєвої форми, виду, віку рослини і умов середовища (сприятливі, несприятливі). Наприклад, сосна у віці 50 років у фінських лісах вимагає близько 2 м², у 150 років – 15 м² простору. У менш сприятливих умовах ця площа значно більша.

Надмірне загущення рослин у посівах негативно відбивається на їх рості і розвитку, звужує їхню реалізовану нішу.

У тварин, ріст яких теж не припиняється у статевозрілому віці (риби), спостерігається збільшення розмірів залежно від наявності корму в ставку.

Щодо тварин, ріст яких припиняється з настанням статевої зрілості, то ємність середовища (забезпечення кормовими ресурсами та іншими) впливає на їх кількість, а не на розміри.

Отже, екологічна ніша пов'язана з різними біологічними властивостями організму та його місцем в екосистемі чи популяції.

3.2. Перекривання екологічних ніш популяцій

Екологічні ніші двох різних популяцій, утворених особинами різних видів, можуть бути ідентичними або відмінними. Перекривання ніш залежить від характеру використання обома популяціями одних і тих самих ресурсів середовища і конкуренції між ними. Екологічні ніші популяцій можуть перекриватися повністю, частково, дотикатися або розмежовуватися (рис. 3.2).

Повне перекривання (рис. 3.2-А) спостерігається тоді, коли обидві популяції характеризуються ідентичними нішами. Це означає, наприклад, що на одній обмеженій території, в одній екосистемі не може бути двох мирно існуючих хижаків, якщо вони живляться одним і тим самим видом жертви протягом тривалого періоду. У цьому випадку їхні харчові ніші перекриваються повністю, домінуючий витіснить слабшого або, зберігаючи свою перевагу, буде співіснувати з конкурентом.

Фундаментальні ніші обох популяцій можуть **перекриватися частково**, коли частина ресурсів середовища використовується спільно, а інша частина – лише однією з них (рис. 3.2-Б, В). У цьому випадку спостерігається співіснування, за умов якого домінуючий конкурент займає зону перекривання ніш.

Фундаментальні ніші можуть лише **дотикатися одна до одної**, що може бути наслідком уникання конкуренції особинами обох популяцій (рис. 3.2-Г).

Якщо ж **фундаментальні ніші** обох популяцій **різні**, перекривання їх не відбувається, вони **відмежовані, розділені** (рис. 3.2-Д).

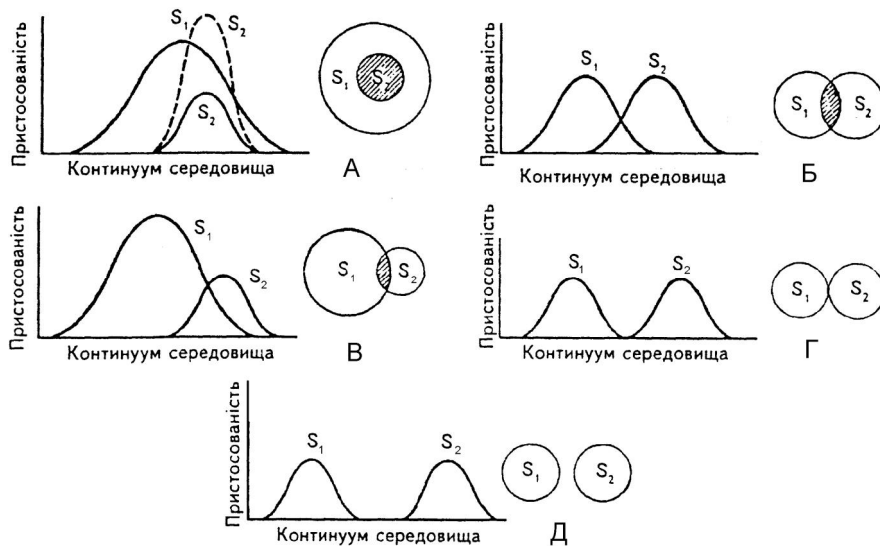


Рис. 3.2. Випадки можливих взаємних ніш, проілюстровані за допомогою поняття щільності і пристосованості (зліва) та моделей теорії множин (справа):

А – ніша всередині ніші. Ніші виду 2 (S_2) розташовані всередині ніші 1 (S_1). Можливі два наслідки конкуренції:

- 1) якщо вид 2 має перевагу (переривчаста лінія), то він буде співіснувати при неповному використанні спільних ресурсів з видом 1;
- 2) якщо переваги має вид 1 (суцільні лінії), то він буде використовувати весь градієнт ресурсів, а вид 2 буде витіснений;

Б – перекривання ніш однакової ширини. Конкуренція однакова в обох напрямках;

В – перекривання ніш неоднакової ширини. Конкуренція неоднакова у двох напрямках, оскільки частина простору ніш, яка входить до області перекривання, у виду 2 більша, ніж у виду 1;

Г – прилягання ніш. Пряма конкуренція неможлива, але подібне може бути наслідком її уникання;

Д – повний розділ ніш. Конкуренція неможлива і її важко навіть передбачити.

Трактування перекривання ніш Хатчинсоном (1975) базується на умовах, що середовище повністю насичене особинами популяцій і перекривання не може бути тривалим; у конкуренції на спірній території ніші виживає тільки один вид.

Недоліком таких тверджень є те, що в природі ніші часто перекриваються, а конкурентне виключення не відбувається, оскільки конкуренти ізолюються певним чином один від одного.

Якщо є надлишок ресурсів, то обидві популяції можуть певний час використовувати їх одночасно, не завдаючи шкоди одна одній. Тому важливою причиною перекривання ніш є ступінь насичення середовища особинами і його здатність забезпечити їх вимоги.

Диференціювання за екологічними нішами є важливою умовою формування стійких угруповань рослин і тварин. Воно забезпечує співіснування різних видів в одному біоценозі. Екологічні ніші рослин часто збігаються, оскільки вони прив'язані до однієї території і мають спільні джерело живлення і енергії.

Особливості способу життя і живлення тварин визначають значну розбіжність екологічних ніш в межах однієї екосистеми (рис. 3.3).

При створенні штучних біоценозів важливо враховувати диференціювання видів за екологічними нішами, що є основою їх стійкості, оптимального функціонування і високої продуктивності.

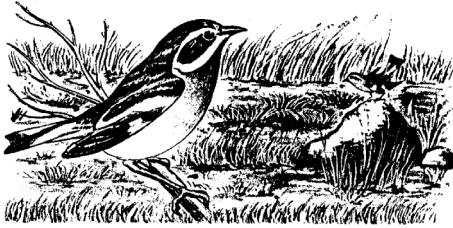
Розуміння законів життя популяції є дуже важливим, оскільки в природі всі види існують лише у формі популяцій.

3.3. Динаміка екологічної ніші

Характеризуючи екологічну нішу популяції, потрібно враховувати той факт, що вона складається з різновікових особин, екологічні ніші яких у багатьох випадках змінюються або не співпадають зовсім (гусінь метеликів живиться листям рослин, а метелики – пишком та нектаром).



Слабкий розвиток трав.
Камінка звичайна



Сильний розвиток трав.
Чекан лучний



Найгустіший травостій.
Коростіль

Рис. 3.3. Розподіл екологічних ніш між птахами на різних ділянках території лучних біоценозів.

Реалізовані ніші у більшості організмів змінюються в часі, у просторі і залежать від зміни абіотичного і біотичного середовища.

Тимчасові зміни ніш відбуваються на двох рівнях:

- 1) на рівні короткочасних змін, протягом життя особини або кількох поколінь;
- 2) на рівні довготривалих змін, що відбуваються в процесі еволюції і стосуються багатьох поколінь.

Прикладом тимчасової зміни екологічної ніші **на різних етапах життєвого циклу** є повне розмежування ніш у жаби на стадії пуголовка і дорослої особини, у комах – личинки (гусінь) і дорослі комахи (у мух, комарів, метеликів, гедзів та ін.) (рис. 3.4).

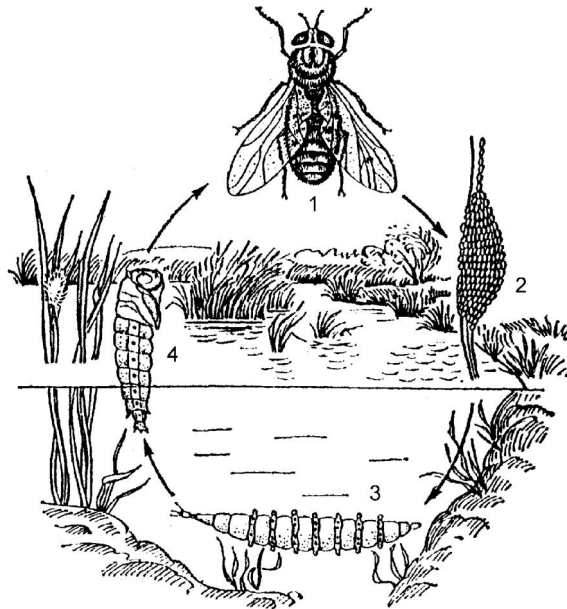


Рис. 3.4. Динаміка екологічної ніші на стадіях циклу розвитку гедзів:

1 – імаго (доросла комаха); 2 – яйця; 3 – личинка; 4 – лялечка.
Гедзі – наземні кровосисні комахи. Самка гедзів смокче кров у тварин, людини протягом 5–20 хв. Личинки їх протягом 10–11 місяців живуть у воді.

У всіх цих випадках у різні періоди онтогенезу відбувається докорінна перебудова тіла, змінюється спосіб життя і живлення, а в деяких видів навіть середовище життя. Всі ці зміни є причиною тимчасової зміни їхньої екологічної ніші.

У деяких організмів зміна екологічної ніші проходить поступово. Наприклад, молоді ящірки живляться жертвами меншого розміру, ніж дорослі, їх активність припадає на ранковий час, коли температура середовища дещо нижча. Останнє пов'язане з тим, що невеликі розміри і відносно велика поверхня тіла сприяють швидкому його нагріванню.

На екологічну нішу організму (популяції) можуть істотно впливати **наявні** або **потенціальні конкуренти**, чий ніші є близькими або ідентичними. Екологічні ніші можуть зазнавати змін протягом життя організмів залежно від змін **абіотичного середовища**. Наприклад, у помірній зоні рання весна – це час великої, миттєвої швидкості росту їх популяції, оскільки тоді для них оптимальніші умови середовища. Прикладом можуть бути однорічні та ранньовесняні рослини, співпадання строків розмноження птахів, інших тварин з періодом найбагатших кормових ресурсів та найменшої конкуренції.

Отже, екологічні ніші популяції окремих видів організмів є динамічними, можуть змінюватись повністю або частково залежно від змін біотичного і абіотичного середовища, вікового стану та етапу онтогенезу.

Підсумок розділу 3.

Кожному виду і кожній його популяції властиві свої вимоги до умов навколишнього середовища та своя роль у живій природі. Отже, **екологічна ніша – це багатомірний простір факторів**. Тому можна говорити про екологічні ніші стосовно окремого фактору. Спеціалізація ніш дозволяє різними видам сумісно існувати на одній обмеженій території. **Кожній популяції властива своя екологічна ніша**, що виражає діапазон умов, за яких живе і відтворює себе популяція. Отже, різні концепції екологічної ніші зводяться до того, що **екологічна ніша – це не фізичний простір, а сукупність абіотичних і біотичних факторів, за яких може існувати та чи інша популяція**.

Фундаментальна ніша – це гіпотетична ніша, в якій організм перебуває в оптимальному фізичному і абіотичному середовищі. Реальні умови існування організму становлять **реалізовану нішу**, яка пов'язана з різними біологічними властивостями організму та його місцем в екосистемі чи популяції.

Екологічні ніші різних популяцій можуть перекриватися, стикатися або зовсім відокремлюватися.

Диференціювання за екологічними нішами є важливою умовою формування стійких угруповань рослин і тварин; забезпечує співіснування різних видів в одному біогеоценозі.

Основою стійкості, оптимального функціонування і високої продуктивності агроекосистем є підбір видів з врахуванням їх екологічних ніш. Екологічні ніші різних видів організмів (популяцій) змінюються в часі, просторі і залежно від абіотичного і біотичного середовища.

Розуміння законів життя живих організмів та їх угруповань є дуже важливим для практичного використання і збереження ресурсів живої природи.

Перевірте себе.

1. Що таке "екологічна ніша" в розумінні різних відомих дослідників природи?
2. Що означає фундаментальна і реалізована екологічна ніша?
3. Чому екологічна ніша є багатовимірною?
4. Яке значення екологічної ніші для формування стійких угруповань?
5. У чому полягають динамічні зміни екологічної ніші? Наведіть приклади.
6. Яке значення для популяцій має перекривання ніш?

Розділ 4. ЕКОЛОГІЧНА І БІОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОПУЛЯЦІЇ

Основні терміни і поняття: ценопопуляції; інвазійні популяції; екологічна структура; чисельність популяції, репродуктивний потенціал; біотичний потенціал; плодючість; коефіцієнт народжуваності; щільність популяції (мінімальна, максимальна, середня, екологічна, відносна); народжуваність (максимальна або абсолютна, реалізована, специфічна); смертність (мінімальна, реалізована або екологічна); виживання; турбота про потомство.

Популяції є біологічною системою надорганізмowego рівня. Їм властиві:

- функціональна єдність особин;
- одноманітність пристосувань особин до певних факторів середовища;
- морфологічна і фізіологічна спільність (єдиний тип будови і обміну речовин);
- генетична індивідуальність особин;
- здатність до саморегуляції чисельності і підтримання гомеостазу;
- обмін особинами і взаємодія з іншими популяціями свого виду;
- різні форми взаємодії з популяціями інших видів в межах своєї екосистеми.

Опанувавши програмний матеріал даного розділу, ви зможете творчо використати свої знання в практичній роботі для створення оптимальних умов сільськогосподарським рослинам і тваринам, необхідних для якнайповнішої реалізації їхнього біологічного потенціалу.

4.1. Ознаки популяції

Кожній популяції властиві свої ознаки:

а) **внутрішньопопуляційні**, визначені морфологічними особливостями **особин**, їх взаємодією і способом життя;

б) **групові** – визначаються біологічними особливостями **виду** та екологічними умовами, є типовими для всієї популяції.

Стан популяції на певний момент є її екологічною структурою. Вона відбиває адаптацію популяції до умов середовища і властиві їй механізми пристосувань в нормальних, оптимальних і екстремальних умовах середовища.

Кожна окрема особина характеризується лише однією величиною певної ознаки, а популяція описується двома – середнім показником ознаки і дисперсією (за середнім квадратичним відхиленням від середнього). Середнє і дисперсія визначаються тільки для певної відбірки особин популяції. Такі показники називаються **популяційними параметрами**, оскільки стосуються оцінки всієї популяції і визначаються на основі їх індивідуальних величин у особин популяції. Як уже згадувалось, до мінливих метричних ознак популяції належать чисельність, щільність, народжуваність, смертність, виживання, характер кривої виживання і смертності, типи росту і швидкість росту популяції, вікова структура, співвідношення статей, генетична структура і частота генів. Щодо особин, то не всі ці ознаки можна визначити окремо у кожній з них. До індивідуальних метричних характеристик особин належать: розміри і маса тіла, величина території для однієї особини, специфічна народжуваність і специфічна смертність, плодючість, тривалість життя і репродуктивного періоду та ін.

Популяція є не тільки структурною одиницею виду, але й елементарною одиницею біоценозу.

Популяція може існувати лише в межах відповідного біоценозу (екосистеми). Розрізняють **ценопопуляції** – сукупність особин виду в межах окремого фітоценозу;

поліценотичні

популяції – популяції тварин, які переходять з одного біоценозу в інший, і **інвазійні популяції** – це популяції, які нападають на популяції інших організмів (нашестья сарани, колорадського жука, поширення гриба фітофтори на картоплі).

Популяції можуть розподілятися в екосистемах по-різному.

Зокрема:

- одна популяція виду живе в різних екосистемах;
- в одній екосистемі може бути лише одна популяція виду;
- в одній екосистемі співіснують декілька популяцій виду.

Кожна популяція займає певну територію з властивим їй комплексом екологічних факторів. Кожен біологічний вид заселяє місце свого проживання за рахунок різноманітних біологічних особливостей своїх окремих особин.

Звідси випливає, що чим різноманітніші біологічні особливості особин виду, тим більше шансів у нього на виживання навіть в дуже несприятливих умовах. І чим різноманітніші умови місць проживання на території ареалу виду, тим більше у нього можливостей зберегтися на певних її ділянках.

Отже, освоєння видом території відбувається шляхом формування популяцій, властивості яких відповідають особливостям умов їх існування. Тому будь-який вплив людини на диких тварин (рослини) – це вплив на їхні популяції і через них на вид.

Крім біологічних особливостей окремих особин, які складають популяцію, в процесі освоєння і заселення території та адаптації до її умов, популяція набуває певних типових загальних (групових) властивостей. Вивчення індивідуальних особливостей особин та групових властивостей популяції має важливе практичне значення для галузей рослинництва, тваринництва і охорони видів. Знання законів функціонування і життя популяцій необхідне для збереження цінних видів живої природи, для успішної акліматизації тварин і рослин, для боротьби з хижакими і шкідниками.

4.1.1. Розмір і стійкість популяції

Популяції живих організмів характеризуються великою різноманітністю та різними розмірами, які визначаються загальною кількістю організмів або їх біомасою. Вони змінюються з віком та посезонно.

Розмір популяції залежить від ємності середовища та біологічних властивостей виду, особливо характеру розмноження. Одна група видів живих організмів скеровує свої репродукційні можливості на продукування більшої кількості нащадків за кожний акт розмноження, а друга група – на продукування малої кількості нащадків високої життєздатності. Так, потомство від однієї самки мух, колорадських жуків нараховує сотні особин, а лосі, олені приводять в рік 1–2 малят. При цьому все багаточисельне потомство комах може вміститися на одній зараженій рослині, а популяція лося займає територію в десятки квадратних кілометрів.

Специфіка розмноження виробилась у кожного виду в процесі еволюції. Розмір кожної популяції є наслідком її взаємодії з навколишнім середовищем і його опору в межах збереження можливостей до розмноження.

Стойкість популяції залежить від їхньої здатності до самопідтримки і відтворення в умовах несприятливих впливів середовища. Вона по-різному забезпечується у рослин і тварин. Популяції рослин підтримують свою стійкість за рахунок саморозрідження (зменшення щільності дерев у лісі, густоти травостою на луках) або зміною фенотипу рослини. У розріджених популяціях рослини більше галузяться, у загущених – вони витягуються, слабо галузяться, мають менше листків. Щодо популяцій тварин, то збереження оптимальної щільності визначається способом життя, пошуком корму і міграційним простором.

Одним із факторів стійкості популяції є величина території популяції та розмір її самої. Малі популяції швидше деградують і вимирають, оскільки в них внаслідок близькоспорідненого схрещування життєздатність нащадків знижується. Для оцінки стійкості популяцій використовують поняття "мінімальна життєздатність", що базується на врахуванні багатьох властивостей популяції. Стійкішими виявляються генетично мінливі популяції, здатні швидше адаптуватися і відновити свій розмір.

4.1.2. Чисельність популяції

Чисельність популяції – це загальна кількість її особин на даній території або в даному об'ємі (води, повітря, ґрунту).

Чисельність особин у популяціях рослин і тварин змінюється в різні роки, оскільки залежить від впливу багатьох факторів. Наприклад, розмір популяції травневого хруща може змінюватися в 1 млн. разів; у кролів – у сотні разів, у копитних тварин – у десятки разів. *Хвилеподібна амплітуда чисельності популяції є загальною біологічною закономірністю існування популяції.*

У природі частіше спостерігаються періодичні коливання чисельності популяцій, що пов'язано з біологічними особливостями виду та мінливістю умов середовища. Рідше мають місце неперіодичні зміни чисельності ("вибухоподібні"), за яких спостерігаються різкі збільшення кількості особин. До таких можна віднести масові розмноження в окремі роки гризунів, шкідників, збудників захворювань.

Експериментально, в лабораторних умовах, встановлено, що в ідеальних умовах число особин збільшується **експоненціально** (в геометричній прогресії). Такий ріст чисельності популяції спостерігався в окремих видів, завезених у нові регіони, де вони знайшли найкращі умови для свого розвитку, де б не було ні природних ворогів, ні інших негативних факторів. Аналогічні вибухи чисельності мають місце у шкідників після використання отрутохімікатів, оскільки при цьому гинуть і їх природні вороги. *Однак, ні одна популяція в природі не здатна до експоненціального росту протягом довгого часу, оскільки будуть використані просторові і харчові ресурси.*

Класичним прикладом є ріст чисельності кролів в Австралії, завезених європейцями. Відбувся небачений ріст їхньої чисельності, внаслідок чого вичерпався резерв території і кормові ресурси. Чисельність їх на певний час різко скоротилась, але високий репродуктивний потенціал і плодючість сприяли швидкому відновленню популяції кролів. Такий характер розвитку популяції може тривати доти, поки смертність і народжуваність майже вирівнюються (рис. 4.1).

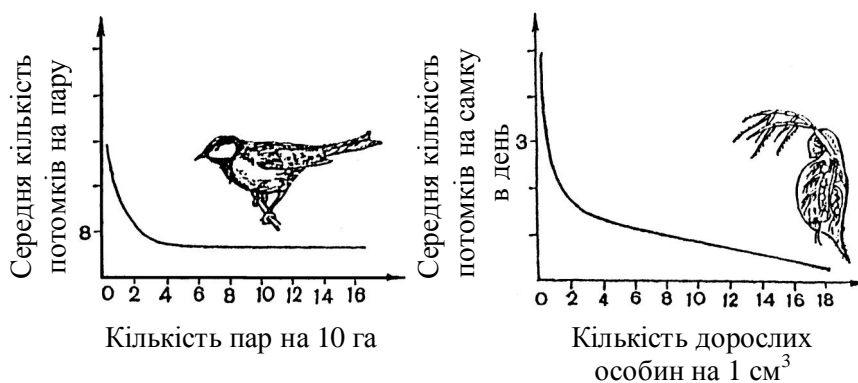


Рис. 4.1. Залежність народжуваності від щільності в лабораторній популяції дафній та у дикій популяції великої синиці (за Ю.Одумом, 1975).

Дані про розміри та чисельність популяції окремих видів рослин і тварин необхідні для визначення допустимих норм вилучення її особин при господарському використанні та вирішенні проблем збереження видового багатства дикої природи, сортів культурних рослин і порід сільськогосподарських тварин.

Найкращою для функціонування і росту популяції є **оптимальна чисельність особин**, що в найбільшій мірі дозволяє створити умови, необхідні для реалізації біологічного потенціалу виду. Підтримання оптимальної чисельності є важливим фактором прогресуючого розвитку популяції.

4.2. Репродуктивний потенціал

Чисельність популяції, в першу чергу, визначається здатністю до розмноження її особин в конкретних умовах середовища. Кожній популяції властивий свій репродуктивний потенціал.

Під **репродуктивним потенціалом** розуміють *швидкість, з якою могла б рости чисельність популяції за умов необмеженого простору, багатства їжі, відсутності хижаків та паразитів, інших факторів, які б перешкоджали розмноженню.*

Репродуктивний потенціал виду має еволюційно-адаптивний характер, зумовлений природним добром. Чим більший репродуктивний потенціал виду, тим швидше відбувається ріст його популяції за наявності необхідних умов. Оскільки оптимальні умови в природі виникають рідко, то вибухи чисельності популяції є випадковими.

4.2.1. Біотичний потенціал

Репродуктивний потенціал безпосередньо зв'язаний з **біотичним потенціалом** виду. Він визначає *теоретичний максимум нащадків від однієї пари (або особини) за певну одиницю часу (за сезон, за рік, протягом життя).* Біотичний потенціал виражають коефіцієнтом (r) і обчислюють як максимально можливий приріст популяції (ΔN) за певний проміжок часу (Δt) від кожної особини (пари) при початковій чисельності популяції (N_0):

$$r = \frac{\Delta N}{N_0 \cdot \Delta t} \quad (4.1)$$

Величина біотичного потенціалу у різних видів різна. Ще Ч.Дарвін, відзначаючи високу біологічну здатність живих організмів до розмноження, писав у праці "Походження видів", що кожна жива істота природно розмножується в такій прогресії, що за сприятливих умов потомство однієї пари могло б покрити всю Землю.

Вчені орієнтовно підраховали, що через зниження біотичного потенціалу протягом історичного періоду розвитку органічного світу на Землі вимерло понад 500 млн. видів живих істот і тепер їх нараховується близько 1,8 млн. видів.

Ряд популяцій, які займають малоприсадибні ділянки ареалу, невзможі підтримувати свою чисельність і можуть існувати за імміграції особин з інших популяцій.

4.2.2. Плодючість

З розмноженням організмів пов'язана велика кількість пристосувань, які виникли в процесі природного добору, зокрема, плодючість і турбота про потомство. Вони теж є важливими біологічними особливостями виду, які забезпечують прогресивний розвиток популяції і збереження виду в природі.

Плодючість тварин означає, *в якій кількості і як часто народжують вони своїх малят.* Плодючість характеризується **коефіцієнтом народжуваності**, тобто кількістю нащадків, які продукуються одиницею популяції (особиною, парою) за одиницю часу. Вона залежить від виду тварин, способу життя, способу розмноження, швидкості статевого дозрівання, тривалості репродуктивного періоду і тривалості життя, стану середовища. Для **людини** коефіцієнт народжуваності становить 3,64, тобто 3,64 дитини на 100 осіб.

Найвища плодючість спостерігається у безхребетних тварин (найпростіших, червів), особливо у паразитних видів. Без високої плодючості вони перестали б існувати. Так, у кожному членнику **бичачого ціп'яка** є по 175 тис. яєць. Щодня в середовище виділяється 6–8 і більше таких членників кожною особиною. Живе цей паразит понад 10 років в організмі людини. Не нижчою є плодючість іншого внутрішнього паразита – **людської аскариди**, яка щодня виділяє до 200 тис. яєць, живе вона до 1 року.

Це цікаво знати!

Дуже плодючі комахи, особливо шкідники сільського господарства та переносники захворювань.

Метелик білан капустяний може розмножуватись у віці кількох тижнів, тому за літо дає понад три покоління. Кожна самка відкладає сотні яєць, тому він завдає великої шкоди плантаціям капусти.

Саме плодючість сприяє впереному просуванню **колорадського жука** по Європі. Кожна самка за сприятливих умов може відкласти до 2500 яєць. Розвиток яєць і личинок проходить досить швидко. За рік колорадський жук може дати 2–3 покоління. Це дуже небезпечний шкідник картоплі, томатів.

Хатня муха за один раз відкладає 100–150 яєць з інтервалами в 2–4 дні. За сприятливих умов її плодючість досягає 1–2 тис. яєць. Якби усе потомство виживало, то від однієї самки за літо воно б нараховувало 5 трильйонів особин. Така плодючість мух привернула увагу спеціалістів сільського господарства. Підраховано, що 1 т гною личинки мух "перетравлюють" на 30 кг білка за 5 днів. Ця фантастична "продуктивність" мух навела вчених на думку про організацію галузі "мухорозведення", яка могла б постачати свійським тваринам (рибам, птахам, свиням, собакам та ін.) дешеву і високопоживну білкову їжу. Варто подумати!

Морська зірка за 2 години випускає у воду 2,5 млн. яєць. Протягом сезону процес її розмноження відбувається декілька разів.

Місяць-риба є найплодючішою серед риб: 300 млн. ікринок за період нересту.

У риборозведенні необхідно враховувати, що чим більше ікри з різних причин гине, тим більшою є плодючість цього виду, оскільки з мільйонів ікринок виростає дуже мало дорослих риб.

Набагато більше шансів на виживання у тих тварин, яким властиве *внутрішнє запліднення і турбота про потомство*. В них плодючість значно менша. Так, самка восьминога відкладає запліднені яйця в затишне місце і протягом всього періоду розвитку, який триває до 4 міс., вона пильно охороняє гніздо, стежить за чистотою води, очищає яйця від сміття і паразитів, обережно погладжуючи їх шупальцями і ополіскуючи водою. Дбайлива мати весь цей час нічого не їсть, щоб не забруднювати яйця в гнізді.

Турбота про потомство проявляється в дуже різноманітних формах. Відомо, що під час нересту **річковий вугор**, що живе в річках Європи, мігрує, долаючи до 6–7 тис. км, в Сарагасове море, де є корм для мальків.

Наземні тварини теж відзначаються різною плодючістю і, особливо, турботою про потомство.

Найплодючішими є **плазуни**, але вони виявляють меншу турботу про своє потомство, ніж риби і земноводні.

Найбільша кількість яєць є в кладці **черепах** – до 200 шт., але їх багато гине в молодому віці, не добравшись до води. А там на них чатують хижі риби. З кожної *тисячі* молодих черепашок лише *чотири* стають дорослими. Лише те, що черепахи живуть до 100 років, запобігає їх вимиранню.

Усі **птахи**, подібно до плазунів, розмножуються яйцями, але проявляють велику турботу про пташенят.

Кількість яєць у кладці різних птахів невелика – від 1 до 25. Одне яйце відкладають пінгвіни, альбатроси, буревісники; два – голуби, фламінго, пелікани; три – крячки; чотири – кулики. Різні горобині відкладають від 4–5 до 15–16 яєць. Проте для визначення їх плодючості має значення ще й кількість кладок у період гніздування. Так, гриф каліфорнійський розмножується один раз у два роки, а в його кладці – лише одне яйце. Однак, хижі птахи можуть жити 50–60 років. *Рекордні цифри тривалості життя птахів*: кондора – 70 років, стерв'ятника – 101 рік, білоголового сипа – 117 років. Така тривалість життя компенсує їхню низьку плодючість.

Натомість, горобець живе лише 1,5–2 роки, але за літо встигає відкласти три кладки по 5–10 яєць.

Для захисту яєць і пташенят птахи в'ють гнізда, які в деяких видів мають складну конструкцію. Дбаючи про пташенят, батьки годують їх, допоки вони не зможуть добувати корм самі.

Особливо дивують своєю турботою про потомство **комахи**. Найтурботливішими серед них є бджоли, терміти, мурашки, в яких на кожному висотному рівні є всі умови, необхідні для розвитку личинок. Після виходу мурашок із коконів їх в перші дні годують, а потім вони включаються у спільну роботу.

Дуже цікава форма інстинктивної турботи про потомство в одиноких ос. Самки уколами жала паралізують великих павуків, відкладають на їхнє тіло яєчко, з якого виходить личинка, що живиться цим павуком. Це явище вперше дослідив французький ентомолог Ж.Фабр.

Варто зауважити, що **ссавці** відзначаються низькою плодючістю. Так, слон народжує одне маля в 4 роки, він має найнижчу плодючість. Статева зрілість настає у 14–16 років у самок і у 20 років у самців.

По одному маляті приносять раз у 2–3 роки кити, по 1–2 малят – білий і бурий ведмеді. Їхня турбота про малят, високий розвиток нервової системи, значна тривалість життя (в середньому 50–60 років) забезпечують значну чисельність виду.

Найплодючіші серед ссавців *зайцеподібні і гризуни*. Так, сірі полівки у південних районах можуть давати до 10 виводків, у кожному з них від 5 до 15 малят. За рік одна самка може дати до 68 мишенят. Статева зрілість їх настає на 20–25-й день. Завдяки інтенсивному розмноженню сіра полівка є одним з найчисельніших гризунів-шкідників зернових культур.

Формою турботи про нащадків у ссавців є вигодовування малят молоком, самовідданий захист їх від ворогів, привчання до самостійного життя.

Висока плодючість тварин вимагає підвищеної витрати енергії батьків для вигодовування нащадків, а дуже низька – загрожує зниженню чисельності популяції (виду) нижче

допустимої критичної величини. Тому в природі груповий відбір поєднується з індивідуальним.

Плодючість **рослин** є не менш цікавим пристосуванням до збереження свого видового різноманіття. Особливо високою плодючістю відзначаються *бур'янові* рослини, яким загрожує знищення, оскільки вони небажаний компонент посівів культурних рослин. Для відновлення своєї чисельності і збереження популяції бур'яни продукують велику кількість насіння, схожість якого зберігається протягом багатьох років. Ним завжди насичений орний шар ґрунтів.

Високою насінневою продуктивністю (так називають плодючість рослин) характеризується *лобода біла* (*Chenopodium album*). Одна рослина дає понад 100 тис. насінин двох типів: бурувате насіння проростає незабаром після досягання, а чорне – значно пізніше, після промерзання, і зберігає схожість у ґрунті 7–8 років.

До декількох десятків тисяч насінин утворюють різні види амарантових (щиріця, амарант). Їхнє насіння багате на поживні речовини, тому окремі види культивуються для кормових цілей.

Для розширення своїх популяцій і збільшення чисельності при високій насінній продуктивності насіння або плоди багатьох видів мають різні пристосування для їхнього розповсюдження.

Підсумовуючи викладені дані щодо біологічних ознак виду, які зумовлюють ріст його популяцій, необхідно відмітити, що **вклад окремої особини у збільшення чисельності популяції** може зростати:

- за рахунок числа нащадків при кожному розмноженні, тобто за рахунок плодючості;
- шляхом продовження тривалості життя особини;
- прискоренням статевого дозрівання молодих особин.

Знання таких факторів, які зумовлюють чисельність популяцій і поширення виду та його збереження, мають безпосереднє практичне значення.

4.3. Щільність популяцій

З чисельністю популяції нерозривно пов'язана її щільність. Під **щільністю** (**густотою** – у рослин) розуміють *середню кількість* особин (або біомасу), яка припадає на одиницю площі або об'єму (на 1 м², на 1 га, в 1 м³ тощо). Не треба плутати поняття чисельність і щільність. Для прикладу: чисельність популяції бука на всій її території становить 1,5 тис. дерев при щільності 150 дерев на 1 га; щільність риби – 200 кг на 1 га поверхні ставка; 5 млн. особин хлорели в 1 м³ води.

Окремо слід виділити поняття мінімальна, максимальна, середня і екологічна щільність популяції.

Мінімальна щільність особин на даній території не може забезпечити подальший ріст популяції, оскільки не створює необхідних умов для їхнього розмноження та можливостей для існування популяції в межах певної екосистеми.

Максимальна щільність – така кількість особин, яку екосистема не може підтримувати через нестачу території і кормових ресурсів.

Середня щільність – середня кількість особин (біомаси), що припадає на одиницю (об'єм) **всієї** території популяції.

Щільність визначає насиченість території представниками даного виду. Особливо важливо знати, збільшується чи зменшується щільність, що визначає напрям розвитку популяції, від чого залежить її існування.

Отже, поняття чисельність і щільність популяції чітко розмежовані: 100 дерев можуть рости на площі 1 га – це невисока щільність; 100 дерев на 0,5 га – це вдвічі більша щільність.

Із збільшенням чисельності щільність популяції зростає. У випадку, коли є вільна територія для розселення, щільність може навіть знижуватись. Таке явище в природі спостерігається часто, кожна жива істота намагається вижити і покращити умови свого існування, а кожен вид – розширити свій ареал.

Оскільки склад популяції зумовлюється не випадковою комбінацією особин, а певними взаємозв'язками виду з навколишнім середовищем, визначають також **екологічну щільність**. Вона виражається **числом особин** (або біомасою) **на одиницю доступної для заселення частини території** (чи об'єму).

Середня і екологічна щільність нетотожні і характеризують різні стани популяції. Зі зміною розмірів території популяції при одній і тій же чисельності особин, щільність її змінюється. На основі порівняння середньої і екологічної щільності риб у зв'язку зі зміною умов середовища і циклом розмноження лелеки в національному парку Еверглейдс (Флорида) Коль (1964) встановив, що середня щільність дрібних риб зі зниженням рівня води зменшується. Екологічна щільність їх зростає, оскільки скоротилась площа водного дзеркала, і число риб на одиницю водної поверхні водойми збільшується. Лелека виступає як хижак, що живиться рибою. Тому він приурочує відкладання яєць до часу найвищої екологічної щільності риб, щоб полегшити годування пташенят.

При вивченні популяційної щільності необхідно враховувати екологічний стан її середовища на момент дослідження.

Від щільності популяції залежить вплив її на екосистему, незалежно від того, з яких представників складається популяція. Якщо один дикий кабан, зубр, лось припадає на кілька гектарів лісу, це не завдасть йому суттєвої шкоди. Декілька особин цих видів на 1 га є небажаними.

Щільність популяції дуже мінлива, але її ріст обмежений. Існують верхні і нижні межі числа особин, зумовлені розмірами живих істот, їхнім способом життя та резервом кормів. Наприклад, у лісі може жити в середньому 100 птахів на 1 га, 20 тис. ґрунтових членистоногих на 1 м² і лише 10 дощових черв'яків на 1 га. Верхня межа щільності визначається трофічними зв'язками і потоком енергії в екосистемі. Нижня межа щільності становить таку мінімальну кількість особин певного виду, яка забезпечує гомеостаз у стабільних екосистемах і можливість існування в ній даної популяції.

Отже, важливо при вивченні популяції в певних екосистемах (біогеоценозах) враховувати їхню максимальну і мінімальну щільності.

Точно визначити щільність популяції важко у зв'язку з тим, що особини на її території часто розподілені окремими групами, нерівномірно.

Це однаково стосується рослин і тварин. Щодо останніх, то значну трудність становить і той факт, що тваринам властивий рухомий спосіб життя і міграція з однієї популяції в іншу.

У таких випадках визначають **відносну щільність**. Показники відносної щільності широко використовують для популяцій великих тварин і наземних рослин. Такі дані необхідні для щорічного регулювання полювання на водоплавних птахів, промислових звірів, можливостей і норм лісозаготівлі тощо.

4.4. Народжуваність

Важливими груповими ознаками, які визначають стан популяції, є народжуваність і смертність.

Народжуваність – це здатність популяції до збільшення чисельності особин і розмірів популяції. Вона характеризується *числом особин, що з'явилися в популяції за певний проміжок часу внаслідок розмноження*.

Розрізняють народжуваність максимальну і реальну (екологічну).

Максимальна народжуваність – це потенціальна здатність популяції давати максимальну кількість нових особин в ідеальних умовах при відсутності лімітуючих факторів.

Вона є теоретичною, нездійсненною в природі. Максимальну народжуваність називають **абсолютною** або **фізіологічною**, оскільки вона обмежується лише фізіологічними особливостями особин. Для кожної популяції її величина є постійною, зумовленою біологічними особливостями виду.

Отже, *максимальна народжуваність – це теоретично можлива верхня межа збільшення кількості особин, яку популяція могла б досягти*. Вона є критерієм для співставлення з

реалізованою в конкретних природних умовах народжуваністю, тобто співставлення числа нащадків, що могла б дати одна пара особин чи популяція, і реального числа нащадків.

Для практичних цілей максимальну народжуваність можна наближено визначити експериментально. Наприклад, найвищу середню продукцію, яку дала люцерна (чи інша культура) в найсприятливіших умовах температури, вологості і забезпеченості ґрунту поживними речовинами, можна умовно прийняти за максимальну. Спеціалісти можуть скористатися такими експериментами для розробки оптимальних умов для рослин в польових умовах з метою підвищення їх продуктивності.

Оцінка максимальної народжуваності буде найдостовірнішою тоді, коли не тільки відсутні лімітуючі фактори, а й розміри популяції є оптимальними.

Реалізована або екологічна народжуваність означає збільшення чисельності популяції через розмноження за фактичних умов середовища. Вона відзначається мінливістю, оскільки мінливе середовище може бути сприятливим або несприятливим.

Відношення кількості особин, які народилися за рік до загальної кількості особин у популяції становить **питому народжуваність** (рис. 4.2). Вона є важливою властивістю популяції, що свідчить про її здатність до росту і збільшення чисельності за рахунок свого репродуктивного потенціалу в конкретних екологічних умовах.

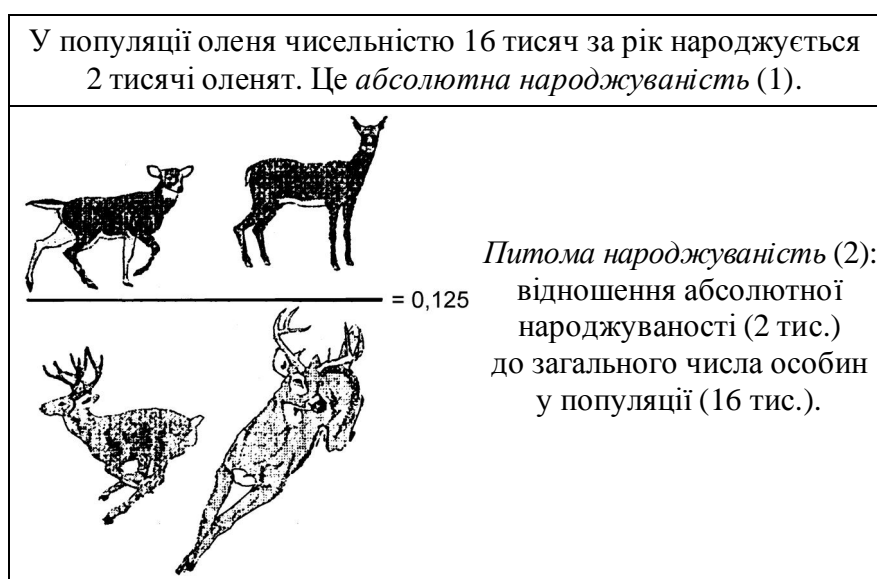


Рис. 4.2. Народжуваність: абсолютна (1) і питома (2).

Реалізована народжуваність змінюється залежно від розміру і статеві-вікового складу популяції та від фізичних умов середовища, турботи про потомство та інших факторів (рис. 4.3).

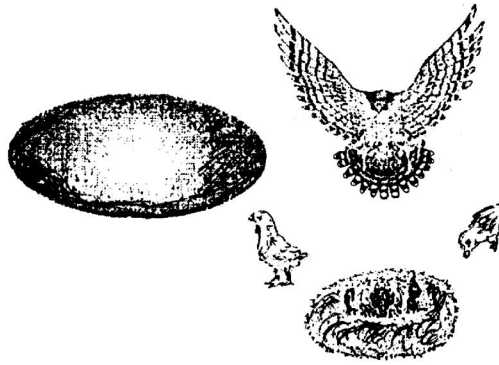


Рис. 4.3. Залежність народжуваності від турботи про нащадків.

На схемі умовний ареал деякої популяції. Інтенсивність забарвлення показує зростання народжуваності. Видно, що на кордонах ареалу вона вища.

Реалізовану народжуваність визначають діленням числа народжених особин популяції на певний період часу:

$$B = \frac{\Delta N_n}{\Delta t} \quad (4.2)$$

де B – реалізована народжуваність від усієї популяції,

ΔN_n – число особин, що з'явилися в популяції внаслідок народження;

Δt – проміжок часу, за який з'явилися ці особини.

Специфічна народжуваність характеризується числом особин, що з'явилися в популяції з розрахунку на структурну її одиницю (самку, пару чи іншу) за певний проміжок часу. Її визначають за формулою:

$$b = \frac{\Delta N_n}{N \cdot \Delta t} \quad (4.3)$$

де b – специфічна народжуваність (на одну самку чи пару);

ΔN_n – число народжених особин;

N – число самок (пар), що беруть участь у розмноженні;

Δt – певний проміжок часу, за який народилися ці особини.

Специфічну народжуваність можна визначити як народжуваність, властиву певним віковим групам популяції, тобто як вікову народжуваність.

Специфічна народжуваність теж може бути максимальною і екологічною (реалізованою).

Порівняння показників екологічної народжуваності з максимальною, що визначається як теоретично можлива, якої могла б досягти здатна до розмноження частина популяції в ідеальних умовах, дозволяє зробити висновок про те, наскільки екологічні умови сприяють реалізації біологічного потенціалу і плодючості особин.

Реальним підтвердженням впливу умов середовища на народжуваність можуть бути дані про максимальну і екологічну народжуваність у популяції славки (*Sialis sialis*) у міському парку штату Теннессі у 1938 р. (Лескі, 1939), подані в таблицях 4.1 і 4.2.

Таблиця 4.1.

Порівняння максимальної і екологічної народжуваності у популяції славки (*Sialis sialis*) у міському парку штату Теннессі (Лескі, 1939)

	Максимальна народжуваність (число відкладених яєць)	Екологічна народжуваність			
		Відкладені яйця		Оперені пташенята	
		число	% від максимальної	число	% від максимальної
1-й виводок	1701	1701	100	1225	72
2-й виводок	1751	1630	93	897	51
3-й виводок	1651	1220	74	528	32

Разом за рік	5103	4551	89	2650	52
--------------	------	------	----	------	----

Таблиця 4.2.

Специфічна народжуваність у популяції славки (*Sialis sialis*)

Максимальна специфічна народжуваність	Реалізована специфічна народжуваність (на 1 самку)	
число яєць на 1 самку за рік	число відкладених яєць	оперені пташенята
15 (по 5 яєць за 1 кладку)	13,4	7,8

У популяціях вищих організмів народжуваність визначають з розрахунку на одну самку.

Не можна ототожнювати народжуваність із швидкістю росту популяції. В обох випадках вони виражаються через ΔN . Однак, у випадку визначення народжуваності, ΔN – це число нових особин, які з'явилися у популяції лише внаслідок розмноження. Тому народжуваність може бути нульовою або позитивною.

Щодо швидкості росту популяції, то в цьому випадку ΔN – це чисте збільшення або зменшення чисельності особин популяції за певний час, що є наслідком не лише народження нових особин, але й смертності, вселення або виселення певної кількості особин популяції даного виду. Отже, швидкість росту популяції може бути позитивною, від'ємною або нульовою.

За міру народжуваності необхідно приймати **середню** для всієї популяції, а не індивідуальну найбільшу або найменшу репродуктивну здатність. Адже окремі особини в популяції характеризуються дуже високою швидкістю розмноження і дані про них не виражали б швидкість народжуваності різних особин та цілої популяції.

Крім цього, в одних популяціях найвища швидкість розмноження спостерігається при низькій щільності популяції. В інших популяціях найвищою є швидкість розмноження, коли її особини мають середні або досить великі розміри. Згідно принципу Оллі, **ступінь агрегації** (тобто об'єднання особин в тимчасові або постійні групи), як і загальна щільність популяції, за умов якої створюється оптимальне середовище, сприяє оптимальному її росту та виживанню. Оллі експериментально довів, що найбільший позитивний вплив агрегації на виживання виражений у тварин. Принцип Оллі можна застосувати і для людини, але він має свої особливості. Агрегація людей (виражена у міському середовищі) сприятлива для людини до певної межі. Необхідно врахувати особливості біологічного і соціального рівня організації, властиві людині як біологічному виду і соціальній істоті. Збільшення кількості мешканців і підвищення щільності їх в містах вище певної межі створює несприятливі умови середовища для проживання. Тому й не втрачає актуальності питання про оптимальну величину міста.

4.5. Смертність

Смертність – це кількість особин, які загинули в певний період часу. Розрізняють мінімальну і екологічну смертність.

Мінімальна смертність – це постійна величина, яка характеризує загибель особин в ідеальних умовах існування, за яких на популяцію не діють лімітуючі фактори. Максимальна тривалість життя особин за таких умов дорівнює її фізіологічній тривалості. Отже, смертність є ознакою популяції, яка детермінується не тільки біологічними властивостями виду, а й залежить від багатьох факторів, у тому числі і від тривалості життя і виживання в різних умовах середовища існування. Тому більшу зацікавленість викликає смертність, виживання і тривалість життя залежно від умов середовища, або екологічна смертність.

Реалізована, або екологічна смертність – це непостійна величина, що характеризує загибель особин у певних умовах середовища. Відповідно, екологічна тривалість життя значно нижча від фізіологічної.

Смертність, як і народжуваність, можна виразити як кількість особин популяції, які померли за певний час:

$$d = \frac{\Delta N}{\Delta t} \quad (4.4)$$

Специфічну смертність виражають як відсоток числа особин, які загинули за певний час, від початкової чисельності популяції (або на 1000 особин).

У зв'язку з цим велику зацікавленість становить визначення специфічної смертності для окремих вікових груп і стадій розвитку особин популяції. Це дасть можливість визначити стійкість особин виду на різних етапах життєвого циклу та вплив екологічних факторів середовища.

Смертність у популяціях також залежить від багатьох причин: генетичної і фізіологічної повноцінності особин, дії хижаків, паразитів, захворювань, впливу несприятливих умов середовища. Всі вони по-різному діють на різних стадіях життєвого циклу організмів.

Якщо на осі абсцис відкласти інтервали віку особин, а на осі ординат відповідно число (відсоток) особин, що вижили на початку кожного вікового періоду із 1000 новонароджених, то отримаємо на графіку криву виживання. Вона свідчитиме про те, на яких вікових стадіях той чи інший вид найбільше піддається негативному впливу несприятливих факторів (рис. 4.4).

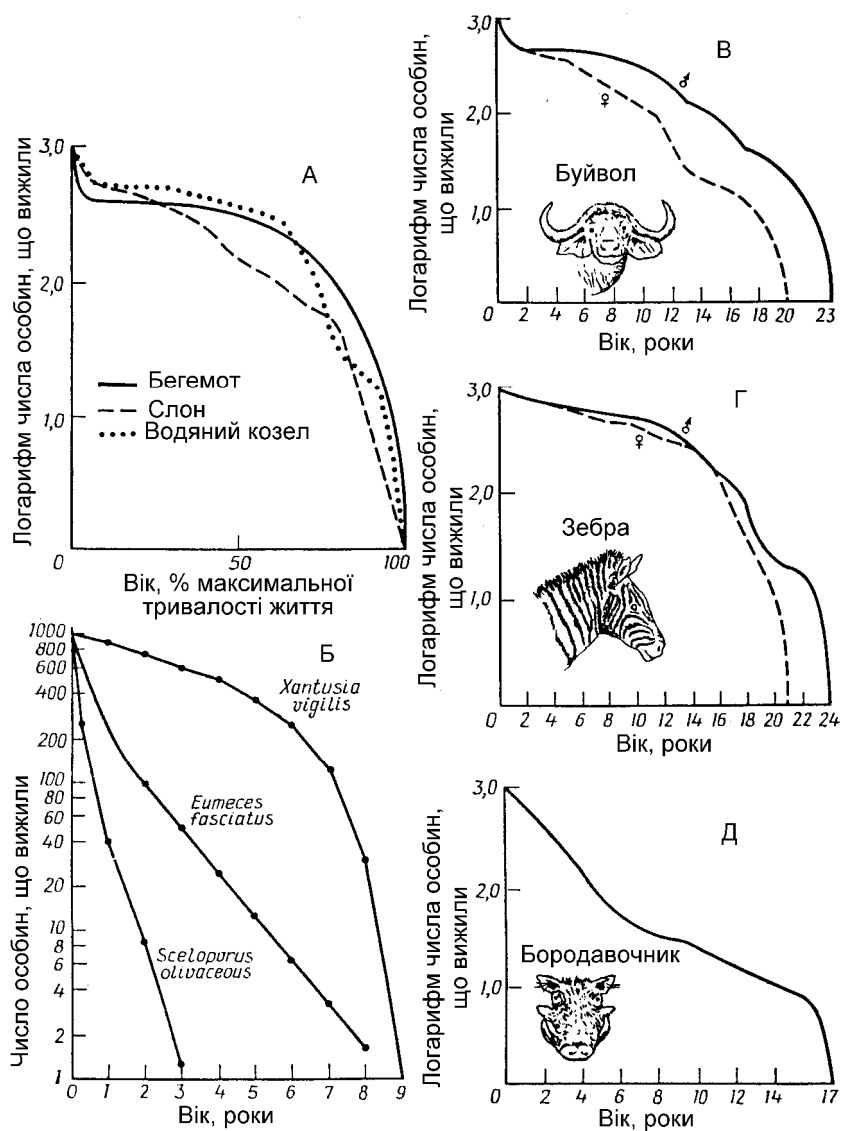


Рис. 4.4. Криві виживання окремих видів тварин на різних етапах життя
(Zweifel, Lowe, 1966; Spinage, 1972).

Важливою для існування популяції є здатність особин до виживання як на ранньому періоді життя, так і в несприятливому середовищі.

4.6. Виживання

Виживання – це збереження особин популяції, що дорівнює різниці між одиницею і кількістю особин, які загинули ($1-M$).

Характер смертності популяції різних видів визначається величиною загинелі особин на різних фазах її розвитку, тобто відмирання особин на різних вікових етапах.

Вплив несприятливих абіотичних факторів середовища, дія паразитів, хижаків, а також генетична і фізіологічна повноцінність на різних етапах життєвого циклу кожного покоління особин проявляється з різною силою. Загальний характер смертності популяцій відображають графічно 4 типами кривих виживання (рис. 4.5 і 4.6).

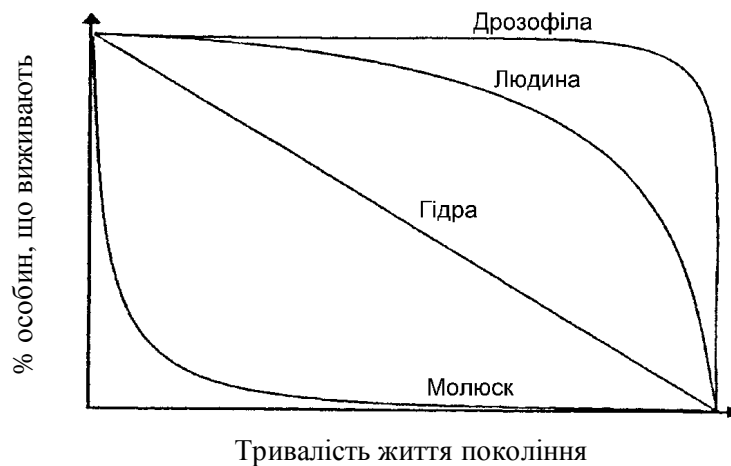


Рис. 4.5. Різні типи кривих виживання (за Ф.Дрьо, 1976).

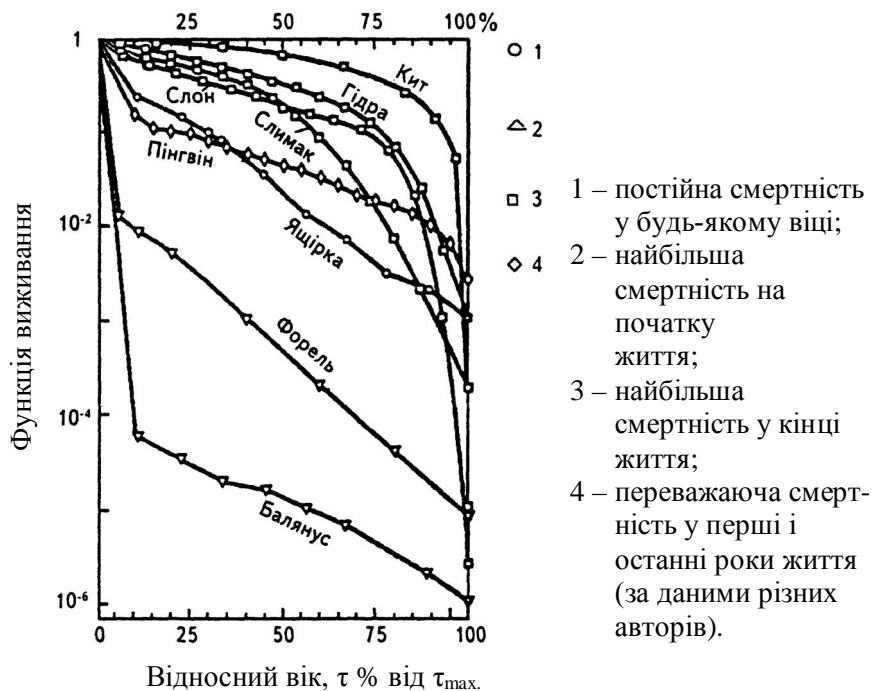


Рис. 4.6. Основні типи кривих виживання організмів різних видів.

Перший тип відображає **смертність організмів, що живуть в оптимальних умовах**. Це ідеальний варіант, коли **всі особини доживають до граничного фізіологічного віку, а потім протягом короткого строку вмирають**.

Залежність характеризує крива, що спочатку тягнеться паралельно горизонтальній осі, а потім раптово падає вниз. У природі такий хід смертності невластивий жодному виду.

Наближення до нього спостерігається у великих ссавців з високою здатністю молодняку до виживання.

Другий тип визначається **підвищеною загибеллю особин у ранній період життя**. Дорослі форми витриваліші і більш захищені. Цей варіант найчастіше зустрічається у природі. Крива смертності в таких популяціях різко падає до горизонталі вже на початку, її нахил відображає швидкість загибелі особин. Такий характер смертності властивий рибам, моллюскам, ракоподібним, черепахам, багатьом комахам, деревам.

Третій тип характеризується **різким підвищенням смертності дорослих і, особливо, старих особин**. Популяція характеризується стабільним існуванням молодих особин. На графіку крива має вигляд випуклої кривої.

Четвертий тип – **найбільша смертність відмічена на початку і в кінці життя**. На графіку її характеризує S-подібна крива. Вона властива для багатьох птахів, кроликів, мишей.

Дослідженнями екологів встановлено, що форма кривої виживання пов'язана із ступенем батьківської турботи та різними механізмами захисту потомства. Так, криві виживання для медоносною бджоли, багатьох птахів значно менше ввігнуті, ніж криві у мухи, різних видів риб, які не захищають свого потомства.

Форма кривої виживання може змінюватись залежно від щільності популяції. Так, крива виживання для популяції з високою щільністю має форму сильно ввігнутої кривої. На менш заселеній території більше шансів вижити.

Важливою ознакою, що прогнозує перспективу розвитку та процвітання, є різниця між народжуваністю і смертністю. Популяція, в якій переважає смертність над народжуваністю, є безперспективною.

Підсумок розділу 4.

Популяції – це складні саморегулюючі біологічні системи відкритого типу, особливості яких визначаються біологічними властивостями виду, індивідуальними особливостями його особин та екологічними умовами середовища проживання (місцезростання рослин).

Характерними ознаками популяції, які визначають її стан, є чисельність і щільність, що виражають кількісний склад особин та ступінь заселення ними території популяції.

Народжуваність і смертність як типові ознаки популяції свідчать про тенденцію розвитку популяції і про те, наскільки існуючі умови середовища відповідають екологічним вимогам її особин і є сприятливими для реалізації потенціальних біологічних можливостей. Екологічна структура популяції є свідченням ефективної адаптації до середовища проживання (місцезростання).

В середовищі, близькому до екологічних вимог організмів (оптимальному), найповніше реалізується біологічний потенціал окремих особин та всієї популяції, підтримується необхідна чисельність, зберігається необхідний темп росту.

Систематичне стеження за станом популяції, її чисельність та періодичність відтворення необхідні для визначення допустимих норм вилучення особин у процесі господарського використання риб, промислових звірів, експлуатації лісів, норм випасання худоби на природних пасовищах, місць і об'єму заготівлі лікарських рослин, допустимого рекреаційного навантаження на популяції та екосистеми тощо.

Порушення функціонального стану окремих популяцій в межах екосистеми призводить до її руйнування, а також до зменшення чисельності та зникнення окремих видів і зубожіння живої природи.

Перевірте себе.

1. Які властивості характерні для популяції як біологічної системи?
2. Що таке ценопопуляція? Дайте приклади.
3. Що таке інвазійні популяції? Дайте приклади.
4. Назвіть групові ознаки популяції. Чим вони визначаються?
5. Назвіть індивідуальні особливості популяції. Від чого вони залежать?
6. Що таке екологічна структура популяції? Від чого вона залежить?
7. Що таке чисельність популяції?
8. Що таке оптимальна чисельність?
9. Дайте визначення поняття репродуктивний потенціал. Яке його значення для популяції?
10. Що таке біотичний потенціал? Що необхідно для його реалізації?
11. Чим визначається плодючість особини (пари)?
12. Що таке щільність популяції? Чим вона відмінна від її чисельності?
13. Дайте пояснення понять "мінімальна" і "максимальна щільність". Чим визначається її верхня і нижня межа?
14. Що означають поняття середня, екологічна і відносна щільність популяції?
15. Чим відрізняється щільність від чисельності?
16. Чим визначається народжуваність?
17. Чим відрізняється реалізована народжуваність від абсолютної?
18. Що таке мінімальна смертність і фізіологічна тривалість життя?
19. Як розуміти поняття екологічна смертність і чим вона зумовлена?
20. Дайте визначення поняття виживання і від чого воно залежить?
21. На яких етапах життя смертність у рослин і тварин є найвищою?
22. У яких випадках популяція не має перспективи до прогресуючого розвитку?
23. На основі чого визначають оптимальність середовища для популяції?
24. Що необхідно враховувати при створенні оптимальних умов для розвитку популяції?

Розділ 5. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЇ

Структура популяцій визначається біологічними властивостями виду, впливом абіотичних факторів, стосунками з іншими особинами популяції та з іншими популяціями. Кожна особина популяції має певні розміри, стать, відмінні риси морфологічної будови, вік, особливості поведінки, свої межі витривалості і адаптації до умов середовища. Індивідуальні особливості організму залежать від його спадкової програми (генотипу) і від того, як вона реалізується в ході індивідуального розвитку.

Розподіл організмів у популяції за адаптацією до умов місцезростання чи місцепроживання, витривалістю, статтю, способом життя і особливістю поведінки, добування їжі і розмноження характеризує структуру популяції за цими ознаками.

Адаптивні можливості популяції зумовлені як пристосуванням окремих особин, так і всієї популяції як групової системи.

Ріст і розвиток організмів, народження нових, загибель інших з різних причин, збільшення чи зменшення чисельності, зміна умов середовища – все це викликає зміни в структурі популяції, тому вона динамічна, нестабільна.

Вивчаючи даний розділ, ви дізнаєтесь, якою складною, узгодженою і закономірно сформованою є популяція як жива екологічна система. Своєрідність кожної популяції, її місце в біоценозі, біосферне і практичне значення зумовлені своєрідністю виду і його особин, їхнім пристосуванням до конкретних умов середовища.

5.1. Просторова структура популяції

Основні поняття і терміни: територія популяції, екологічне поле, ізоляція, просторова структура, рівномірний, нерівномірний і випадковий типи розподілу особин, пасивне і активне розселення, інвазія, осілі тварини, кочові тварини; дифузний, мозаїчний, пульсуючий і циклічний типи просторової структури; горизонтальна і вертикальна структура популяції рослин.

Кожна популяція займає певну територію і існує в нерозривній єдності з її екологічними умовами, взаємодіє з іншими популяціями.

Територією називають площу, яку займає одна особина, або велике їх число і яка охороняється цими особинами від інших членів того ж, або іншого виду. Цілісність території визначається не тільки її простором, а й наявністю їжі, сховищ, місць для спорудження гнізда. Тут тварина повинна мати умови для харчування, вирощування потомства без втручання інших особин. Розміри території залежать від величини особин виду та способу їх життя. У тварин територіальна прив'язаність значно менша, ніж у рослин. Особливо це стосується рослиноїдних тварин, які мають більший доступ до кормів. У хижаків така прив'язаність сильніша, в зв'язку з особливостями харчування.

Територія поширення популяції рослин зумовлена їхнім прикріпленим способом життя. Її називають **екологічним полем**.

Просторова структура популяції – це такий характер розміщення її особин, який забезпечує найраціональніше використання території, зайнятої нею.

Найоптимальніше використовують екологічні особливості території зелені рослини. У рослинних популяціях розрізняють горизонтальну і вертикальну структуру.

Просторова горизонтальна структура популяції рослин визначається поодиноким їх розміщенням на території або групами, біологічними особливостями виду і характером умов місцезростання. Скупчення особин одного виду називається **парцелями**. Вони дають можливість краще пристосуватися до несприятливих умов та міжвидової конкуренції. Прикладом може бути горизонтальна структура берези, липи, граба та трав'янистих рослин: яглиці, копитняку, плюща у грабово-буковому лісі.

Вертикальна структура спостерігається в багатовікових лісонасадженнях, де різновидові рослини розміщені ярусами. Перший ярус утворюють популяції дерев-едификаторів, у другому дерев-субедификаторів, інші – в третьому і четвертому ярусах. Чагарники утворюють відповідно чагарниковий, а трави – нижній трав'яний ярус.

5.1.1. Характер розміщення особин у популяції

Повнота використання ресурсів території залежить від чисельності популяції та просторового розміщення її особин.

Існує три основних типи розподілу особин на території популяції (за Швердтфегером): *рівномірний, нерівномірний і випадковий* (рис. 5.1).

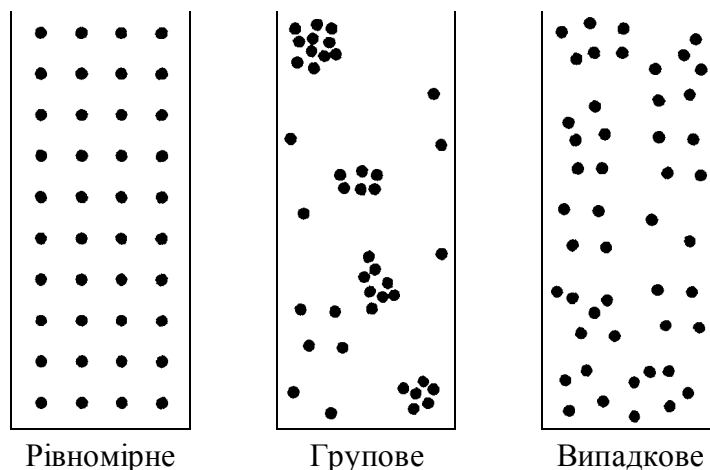


Рис. 5.1. Типи можливого просторового розташування особин популяції.

Рівномірний розподіл спостерігається там, де між особинами існує сильна конкуренція або антагонізм, які сприяють їхньому рівномірному розселенню на території популяції. Прикладом можуть бути чисті зарості очерету, осоки, букові чи соснові ліси в сприятливих для них умовах.

Нерівномірний тип розподілу найбільш поширений в природі. Він зумовлений неоднорідністю простору популяції та біологічними особливостями виду, зокрема, намаганням до утворення груп і скупчень особин. Цей процес названий агрегуванням за принципом Оллі.

Ступінь агрегації, що спостерігається в популяції, залежить від характеру місцезростання (однорідне чи неоднорідне), від погоди, особливостей розмноження виду та інших факторів. Агрегація може посилювати конкуренцію за корм, життєвий простір, але вона допомагає виживанню груп. Так, група рослин здатна краще протистояти вітру, ефективніше витратити воду шляхом транспірації. Однак, це підвищує ефект конкуренції за площу мінерального живлення та світло.

Позитивне значення агрегації для виживання найбільше виражено у тварин, що доведено експериментально екологом Оллі. Він виявив, що риби в групі можуть витримувати більшу дозу отруйних речовин у воді, оскільки нейтралізації отрути сприяло виділення ними слизу та інших речовин. Позитивним є вплив групування особин на виживання бджіл завдяки виділенню тепла кожною з них. Оллі підкреслює, що така протокооперація, що має місце навіть в примітивних групах організмів, є початком спільної організації. Найбільше такі форми виражені у комах (бджіл, термітів, мурах), в яких навіть спостерігається спеціалізація праці між певними особинами.

Гуртова агрегація є активною на противагу пасивній, що є реакцією на певний фактор середовища. Вищим проявом її є **групова ієрархія**, за якою особини зв'язані між собою зв'язками "домінування-підлеглості".

Ступінь агрегації, як і загальна щільність, що визначає оптимальний ріст і виживання популяції, змінюється залежно від виду організмів і умов середовища. *Відсутність агрегації (як "недонаселеність") і перенаселеність можуть мати лімітуючий вплив. В цьому полягає суть принципу Оллі.*

Агрегування особин у популяції виникає через такі причини:

- внаслідок конкретних особливостей умов місцепроживання;
- під впливом регулярних періодичних добових і сезонних кліматичних змін;
- у зв'язку з необхідністю групування для процесу розмноження;
- внаслідок етологічної поведінки та соціального прагнення у вищих тварин;
- у зв'язку з організацією захисту та добування їжі.

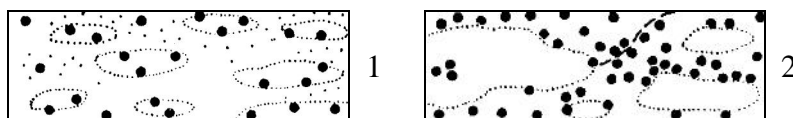
Цей тип розподілу спостерігається у граків, які оселяються колоніями в парках, гаях, де легше добути корм, та у багатьох інших видів тварин (чайок, ворон та інших).

Ступінь агрегації (як і щільності) залежить від виду організмів і умов середовища. Лімітуючими факторами агрегації може бути низька щільність та перенаселеність.

Випадковий тип розподілу в природі зустрічається рідко, коли середовище дуже однорідне і організми не намагаються об'єднатися в групи. Такими є розміщення нірок павуків-каракуртів на луках, личинок одноденок у воді струмка.

У кожному конкретному випадку тип розподілу особин в зайнятому просторі є пристосувальним. Він може змінюватись на різних етапах життя і в різних умовах (рис. 5.2).

На розміщення рослин впливає спосіб розповсюдження плодів і насіння. У випадку вегетативного розмноження та при осипанні і проростанні насіння поблизу материнської рослини спостерігається нерівномірний розподіл.



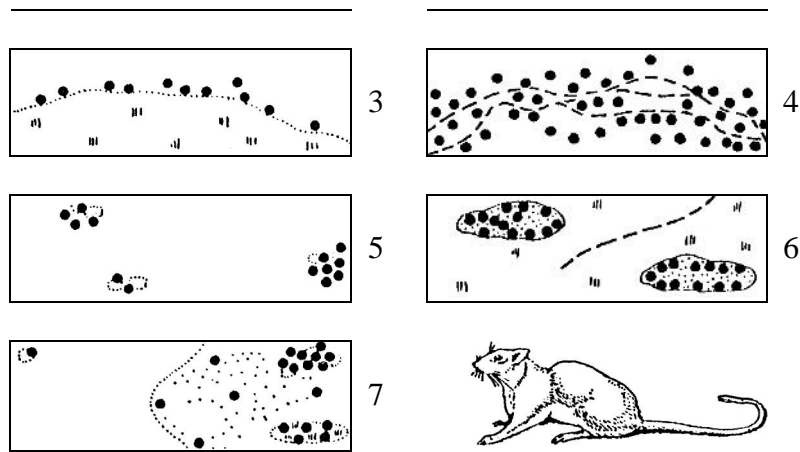


Рис. 5.2. Основні варіанти розташування колоній великих піщанок (за Є.В.Ротшильдом, 1966):

- 1 – суцільні рівномірні поселення; 2 – суцільні мережані поселення;
 3 – вузькострічкові поселення; 4 – широкострічкові поселення;
 5 – дрібноострівні поселення; 6 – великоострівні поселення;
 7 – окремі скупчення колоній.

Рослини в ценопопуляції найчастіше розподілені дуже нерівномірно, створюючи так звані мікроценопопуляції, субпопуляції або ценопопуляційні локуси. Ці скупчення відрізняються за кількістю особин, щільністю їх розміщення та віковою структурою. Це можна бачити на прикладі багаторічних посівів рослин, у складі яких біля середньовікових рослин, що плодоносять, часто виникають скупчення із проростків ювенільних рослин. Відповідно змінюється просторова структура певного виду рослини, щоб краще використати світло і площу мінерального живлення.

У тварин агрегованість виникає при гуртовому способі життя (сім'ями, стадами, табунами, колоніями), при концентраціях їх для зимівлі, для розмноження, добування їжі, міграції, захисту.

Протилежним до агрегації явищем, яке спостерігається в природі, є **ізоляція**. Вона виникає внаслідок антагонізму та конкуренції за корм при його нестачі. У **нижчих** рослин і тварин причиною ізоляції є хімічні впливи (алелопатія). Просторове роз'єднання **вищих** тварин є результатом складної поведінки, керованої нервовою системою. Ізоляція зменшує конкуренцію, запобігає перенаселенню і виснаженню кормових ресурсів (у тварин), запасів води, поживних речовин і світла (у рослин).

5.1.2. Розселення

Шляхом характеру розміщення особин популяція вирішує можливість розширення за рахунок розселення своїх особин на території, а також заселення нових територій, які до того не були зайняті, тобто шляхом інвазії. В основі **розселення** лежить *здатність рослин і тварин приживатись і давати потомство в нових для них природних біоценозах*. Такий процес називають натуралізацією. Розселення у природі здійснюється шляхом **активного** або **пасивного** віддалення одних особин від інших.

Вселення нових особин у популяцію та виселення своїх членів у інші популяції є закономірним процесом, який сприяє розширенню ареалу виду. *Процес поповнення сусідніх популяцій або заселення нових, ще не зайнятих територій, називають дисперсією популяції*.

Кожен вид характеризується своїм темпом дисперсії. Так, у зайців-біляків місця народження регулярно залишає близько 1% молодняку, а в популяціях великої синиці лише третина молодих лишається на території гніздування.

У птахів і ссавців розселення здійснюється за рахунок молодняку. Сидячі тварини розселюються за допомогою плаваючих личинок.

Рослини поширюються рознесенням насіння і спор вітром, тваринами, людиною.

Розселювальна дисперсія забезпечує зв'язок між популяціями. Вона є інтенсивнішою, коли чисельність і щільність високі. У період спаду чисельності популяції посилюється процес вселення нових поселенців.

Розселювальні міграції, як зазначає М.П.Наумов, підвищують стійкість виду і його адаптивну здатність. *Проникнення особин популяції на нові, незайняті видом території, заселення і утворення нових популяцій називають інвазією.*

Швидкість оволодіння новим середовищем має важливе значення для подальшого успішного розвитку популяції.

Вивчення способів розселення організмів різних видів заслуговує на особливу увагу, оскільки воно, у випадку розселення шкідників або паразитів, може завдавати великої шкоди або викликати епізоотії та епідемії інфекційних захворювань.

Людина теж здійснює активне і пасивне занесення рослин чи тварин із різних кліматичних зон у нові регіони з іншими умовами середовища. Таке необґрунтоване переселення може бути причиною витіснення аборигенних видів і руйнування природних екосистем.

5.1.3. Осілі і кочові тварини

За типом використання простору рухливі тварини поділяються на дві основні групи: осілі і кочові.

Осілі тварини протягом усього або більшої частини життя використовують досить обмежену ділянку середовища. Такі тварини відзначаються "почуттям дому", яке в екології називають "хомінг" (від англ. *home* – дім). Це почуття властиве лелекам, шпакам, голубам, які з року в рік повертаються до своїх гнізд. Цю властивість у голубів в давнину використовували для перенесення пошти (рис. 5.3).

Перевага осілого способу життя в тому, що на знайомій території тварини добре орієнтуються, легше знаходять їжу, сховище, повніше її освоюють і оптимальніше використовують. Спостереження показали, що на чужій території тварини змінюють свою поведінку, невпевнені, метушливі, частіше гинуть.

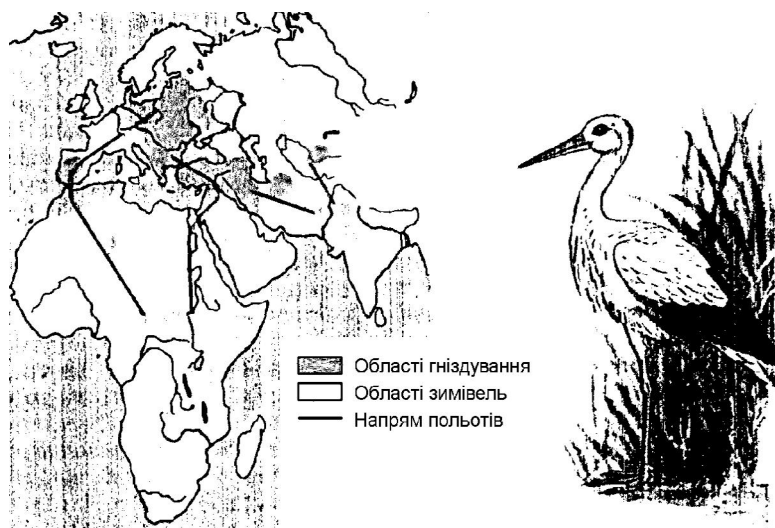


Рис. 5.3. Перельоти білого лелеки.

Щорічно, долаючи довгий-предовгий шлях, лелека повертається до свого гнізда.

Однак осілий спосіб життя приховує загрозу швидкого виснаження ресурсів. Для осілих тварин характерна розмежованість місць проживання, розподіл території і запасів корму (рис. 5.4 і 5.5).

В умовах територіальної відокремленості членів популяції між ними підтримується зв'язок за допомогою системи різних сигналів та безпосереднього контакту. За такої системи розміщення пряма агресія трапляється рідко, тварини уникають конфліктів. У поведінці тварин на своїй території переважає рефлекс активної оборони, а на чужій – орієнтувальний.

Закріплення території за собою досягається шляхом оборони зайнятої ділянки особливою ритуальною поведінкою, системою спеціальних сигналів і міток: у птахів – сигналізація звуками; ссавці часто лишають запахові мітки. Наприклад, у серн пахучий секрет виділяється позаду рогів; собачі, котяті, лемури мітять територію сечею. Для цього лемури втирають її долонями у підшви ніг.

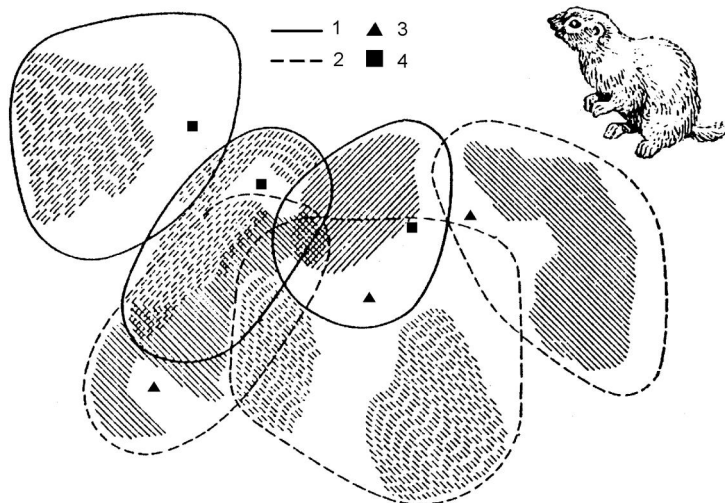


Рис. 5.4. Індивідуальні ділянки шести малих ховрахів у Нижньому Поволжі (за А.Н.Солдатовою, 1955):

1 – межі індивідуальних ділянок у самок; 2 – те саме у самців;
3 – гніздові нори самців; 4 – виводкові нори самок. Заштриховані місця годівель, яким кожен із звірків віддає перевагу.

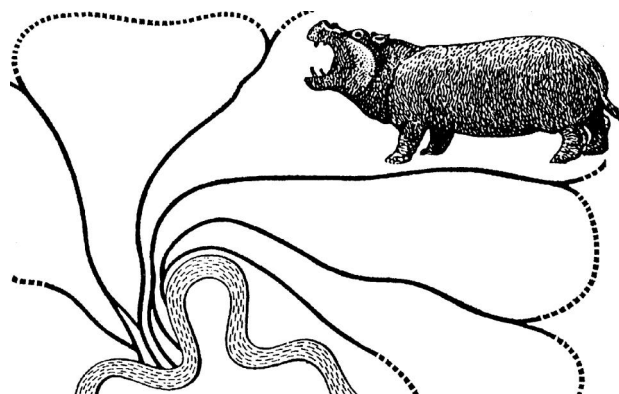


Рис. 5.5. Території гіпопотамів, що мають грушоподібну форму і сходяться в одне місце біля водойми (за Р.Шовеном, 1972).

Для кращого використання кормових ресурсів території осілі тварини створюють систему запасів, будують додаткові гнізда, нори. Так, у білок є основне гніздо, де виводяться малята, і кілька додаткових для перебування в час небезпеки. Крім цього, білки створюють комори, в яких зберігають запаси горіхів, грибів, насіння. Вироблена територіальна поведінка тварин, у тому числі сигнали про зайнятість території, закріплюється і передається нащадкам.

В **осілих** видів тварин можна виділити чотири основні типи просторової структури: *дифузний, мозаїчний, пульсуючий, циклічний*.

При **дифузному типі** тварини розподіленні дифузно, розсіяно, не утворюють відособлених поселень. Такий розподіл осілих тварин можливий за умови рівномірного розміщення на території кормів, місць, придатних для розмноження та сховищ. Так розподіляються дрібні ссавці на відкритих просторах сухих степів і напівпустель.

Мозаїчний тип розміщення осілих тварин виникає у випадку, коли придатні для заселення місця розподіленні на території дуже нерівномірно. Наприклад зелені оазиси в сухих степах, напівпустелях є місцями поселення деяких видів тварин. Наприклад звичайний хом'як у напівпустелі водиться лише в очеретяному поясі озер та поблизу них.

Пульсуючий тип просторової структури властивий популяції тварин, чисельність яких час від часу різко змінюється. У роки низької чисельності вони розміщуються окремими поселеннями, а в роки інтенсивного росту чисельності займають всю придатну територію.

Отже, мозаїчний тип розселення таких видів тварин змінюється дифузним. У період небезпечного падіння чисельності тварини розміщуються на найсприятливіших ділянках, де можна знайти корм і захист пережити несприятливі часи.

Циклічний тип освоєння території осілими тваринами дуже нагадує спосіб використання життєвого простору кочовими тваринами, оскільки характеризується поперемінно використанням окремих ділянок протягом року. Циклічний або перелоговий тип освоєння території дає можливість щорічному відновленню запасів і створенню умов для існування наступних поколінь.

Кочовий спосіб життя пов'язаний із міграцією тварин, їх постійним або періодичним пересуванням в межах своєї та чужих територій у пошуках корму. Тому тварини-кочівники не залежать від наявних запасів корму на конкретній території. Це надає деякі переваги кочовому способу життя. Однак постійні пересування поодиноких особин створюють загрозу загибелі їх від хижаків. Тому кочують тварини групами (стадами, зграями, табунами). Тривалість і віддаль міграцій залежить від достатку кормів і чисельності групи. Чим більша кочівна група, тим довшим буде її міграційний шлях, оскільки швидше витрачаються корми, що є на цій території. Такою є поведінка риб підчас нересту (вугор, норвезький оселедець), деяких видів перелітних птахів (лелеки, журавлі). Табуни зебр у Серенгетті кочують в сухий сезон на ділянці 400–600 кв. км, а у вологий період, коли більше кормів, кочівна площа скорочується до 300–400 кв. км.

Регулярне пересування тварин по території відбувається протягом періоду, достатнього для відновлення травостою пасовищ. Отже, при кочовому способі життя тварини здійснюють більш-менш закономірні циклічні переміщення по великій території, з повторним використанням одних і тих ділянок через певний проміжок часу, щоб дати можливість відновитися кормовій базі.

Необхідно відмітити, що у кочівних видів можливий тимчасовий перехід до осілого способу життя. Наприклад, північні олені.

Просторова структура популяцій дуже динамічна, але діапазон змін і загальний тип використання території визначаються біологічними особливостями виду, системою взаємних стосунків між особинами всередині групи.

5.2. Етологічна структура популяцій тварин

У цьому підрозділі ви дізнаєтесь про те, як формуються і які різноманітні та складні стосунки між особинами в межах популяції, залежно від способу життя.

Основні поняття і терміни: *етологія, етологічна поведінка, етологічна структура, форми гуртового існування (колонії, зграї, стада), ефект групи; взаємовідносини "домінування – підлеглості".*

Вивчення способу життя, поведок різних тварин складне і захоплююче. Знання особливостей індивідуальної та групової поведінки тварин різних видів у природних умовах та свійських тварин у тваринницьких господарствах є дуже важливими і необхідними.

Етологічна структура популяції формується на основі стосунків між особинами популяції.

Поведінка тварин відносно інших членів популяції залежить від способу життя тварин (поодинокі чи групами). Наука, що вивчає закономірності поведінки тварин, називається **етологією**.

Етологічна (поведінкова) структура популяції – це система форм взаємовідносин між членами однієї популяції, яка сформувалася внаслідок адаптації до умов середовища проживання і до способу життя.

Цілоком одиночне існування живих організмів у природі не зустрічається, оскільки при цьому неможливе їхнє розмноження.

Форми спільного існування особин у популяції дуже різноманітні. Тривалість і міцність зв'язків між ними теж різна. Для деяких видів характерні слабкі контакти між особинами. Такими є види водних тварин, яким властиве зовнішнє запліднення (одиночні актинії). Короткочасні (на час розмноження або в місцях зимівлі) групування спостерігаються і у тварин із внутрішнім заплідненням (численні види комах).

Ускладнення і зміцнення контактів і стосунків між особинами популяції супроводилось посиленням зв'язку між статевими партнерами та виникненням контактів між батьками і нащадками. Так виникли різноманітні за складом і тривалістю існування *полігамні та моногамні сім'ї* (у лелек, лебедів, журавлів та багатьох інших видів птахів і ссавців).

Вибір партнерів у багатьох із цих тварин супроводжується активним пошуком і різким посиленням контактів між особинами, особливо шлюбною поведінкою, дуже різноманітною і нерідко дуже складною. При сімейному способі життя встановлюються міцніші зв'язки між батьками та їхнім потомством, розвиваються різні форми турботи про своїх дітей.

Ускладнення поведінкових зв'язків між особинами популяції сприяло формуванню більших об'єднань тварин – зграї, стада, табуни, колонії.

Колонії – це групові поселення осілих тварин. Вони можуть бути тимчасові, або періодичні (на період розмноження), або довготривалі. Будучи простими скупченнями поодиноких особин певного виду, колонії функціонують як цілісний організм, де окремі члени, подібно як органи, виконують певні життєві функції. Колонії є формою існування деяких видів водних безхребетних тварин (корали), водоростей (джгутикових зелених – вольвокс, діатомових), на час розмноження формуються колонії з чайок, граків, гагар та інших (рис. 5.6). Серед ссавців колоніальними є бабаки, пищухи, лемінги. Їхні колонії частіше виникають не як територіальні об'єднання особин різних сімей, а на основі розростання сімейних груп. Звірків, які прийшли з іншої колонії, в разі повної зайнятості території, виганяють. Вони можуть вливатись до складу їхнього населення в період низької чисельності.

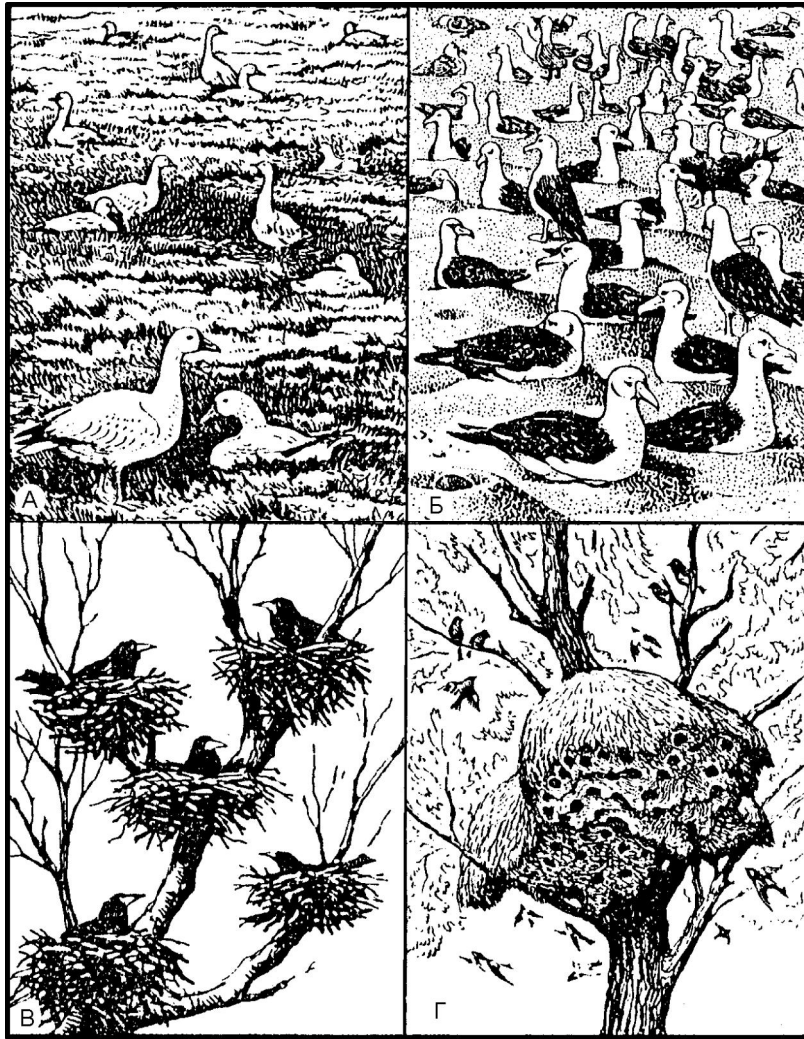


Рис. 5.6. Різні варіанти колоніальних місць гніздувань у птахів:

А – колонія білих гусей у тундрі (з фото А.В.Кречмара); Б – місце гніздування альбатросів на Сандвичевих островах (за Бремом, 1911); В – колонія граків (за О.В.Михеевим, 1960); Г – спільна гніздова споруда африканського гуртового горобця (за М.М.Карташовим, 1974).

Складно збудовані колонії гуртових комах-термітів, мурашок, бджіл. В таких колоніях-сім'ях комахи спільно виконують більшість основних функцій: розмноження, забезпечення їжею, захисту. Члени колонії спеціалізуються на виконанні основних трудових операцій і діють на основі постійного обміну інформацією між собою. З ускладненням колоніального об'єднання поведінка і навіть анатомо-фізіологічна організація окремої особини все більше підкоряється інтересам всієї колонії (рис. 5.7).

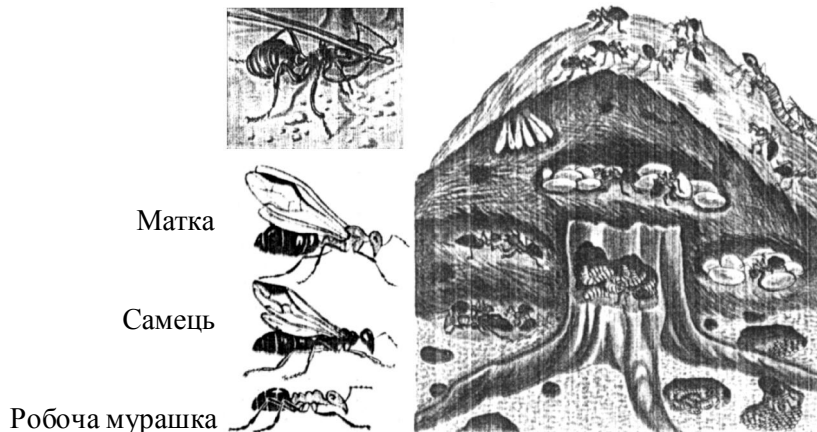


Рис. 5.7. Приклад гуртової форми життя комах.

Лісові руді мурашки та їх мурашник.

Зграї – це тимчасові об'єднання тварин, які полегшують виконання будь-яких життєвих функцій виду (міграції, добування їжі, захисту від ворогів). Зграї характерні для риб, птахів деяких видів ссавців (собачих).

За способами координації дії зграї поділяються на дві категорії:

1) зграї без вираженого домінування окремих членів (без лідерів);

2) зграї з лідерами, в яких тварини орієнтуються на поведінку однієї або кількох найдосвідченіших особин.

Об'єднання першого типу властиві рибам, деяким дрібним птахам, перелітній сарані та іншим (рис. 5.8).

Другий тип зграй зустрічається у великих ссавців і птахів.

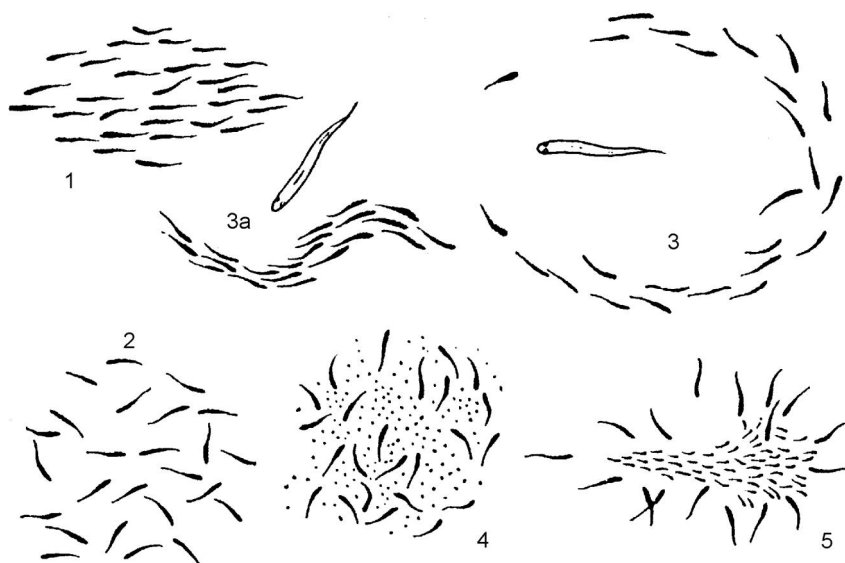


Рис. 5.8. Основні типи структури зграї пелагічних риб
(за Д.В.Радаковим, 1972):

- 1 – ходова; 2 – кругового огляду; 3, 3а – оборонна;
- 4 – під час живлення риб-планктонофагів;
- 5 – під час живлення пелагічних хижаків.

Стада (табуни) – це тривалі і постійні об'єднання тварин (ссавців). Основу групової поведінки тварин в стадах становлять взаємовідносини **домінування–підлеглості**. Стадо підкоряється лідеру, як найдосвідченішому члену і діє як єдине ціле. Біологічне значення лідерства полягає в тому, що індивідуальний досвід окремих особин може бути використаний усією групою. Діяльність лідера не спрямована безпосередньо на підлеглість інших особин.

Найскладнішою є організація **стад з вожаками** (у слонів, табуни у коней) та **ієрархічним підпорядкуванням особин**. На відміну від лідерів, вожаки характеризуються поведінкою, безпосередньо спрямованою на активне керівництво стадом спеціальними сигналами, погрозами та прямим нападом. Ранг кожної особини в стаді визначається залежно від віку, фізичної сили, досвіду і спадкових якостей тварини. Сильніші і досвідченіші, із стійким типом нервової системи домінують над слабкішими. Домінування відбувається у перевагах у поїданні корму, праві на самку тощо. Така групово поведінка домінування–підлеглості спостерігається у зграях їзових собак, де вожаки активно підпорядковують собі зграю. Тварини нижчого рангу виявляють покірність перед іншими.

Вожак-домінант виконують різноманітні функції. Так, у табуні коней вожак керує рухом, відводить косяк від небезпеки, захищає від хижаків, припиняє бійки, дбає про лошат і

хворих тварин. Конфлікти в групах, які мають вожаків, вирішуються в його присутності або з його участю (рис. 5.9).

Суть ієрархічної системи домінування-підлеглості в тому, щоб створити узгоджену поведінку групи, вигідну для всіх її членів. Зміни в стаді супроводжується перебудовою рангів. На роль вожака-домінанта претендують молодші, які набираються сил і досвіду. Вони займають його місце, як тільки вожак проявить нездатність відстояти свої права.

Система домінування-підлеглості властива також багатьом безхребетним (комахам, ракоподібним). Встановлення ієрархії супроводжується змінами в гормональній системі організмів та в багатьох фізіологічних процесах. Оптимізація процесів, яка веде до підвищення життєдіяльності при спільному існуванні, дістала назву "ефект групи". Спостереження показали, що кажани, які зимують поодиночі, відзначаються вищим рівнем обміну речовин, ніж у колонії. Це призводить до підвищення витрати енергії і часто закінчується загибеллю тварин. Ефект групи проявляється у прискоренні темпів росту тварин, підвищенні плодючості, збільшенні тривалості життя.

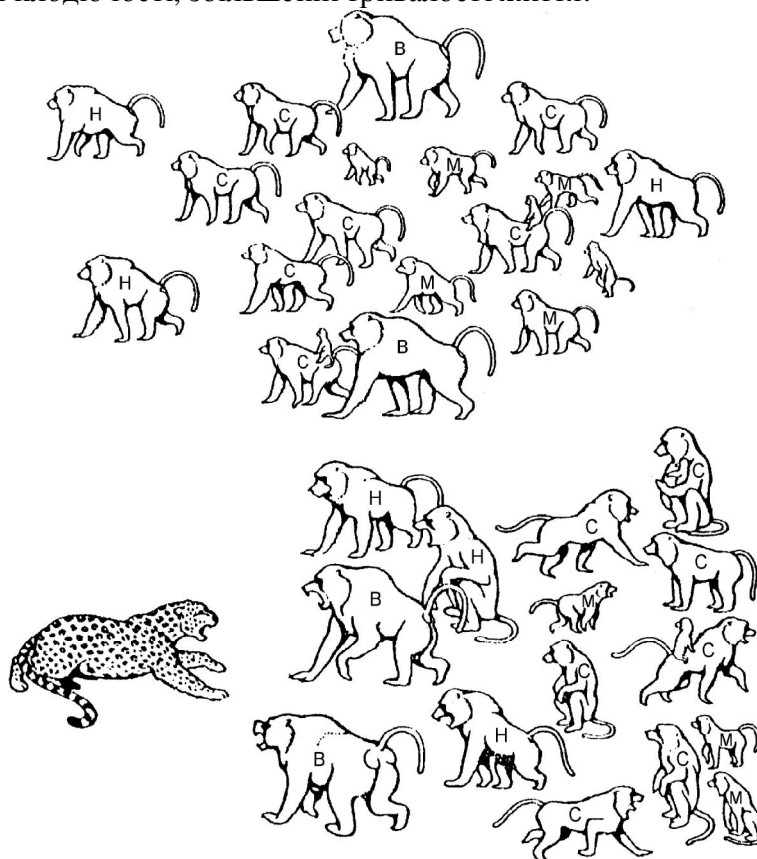


Рис. 5.9. Похідний порядок стада павіанів
(за Ф.Р.Фуенте, 1972):

вгорі – у дорозі; внизу – при нападі леопарда;
С – самки; М – молодняк; В – вожаки; Н – самці нижчого рангу.

Позитивний ефект групи проявляється лише до досягнення оптимального рівня щільності популяції. Якщо тварин на території стає надто багато, то це загрожує всім нестачею ресурсів середовища. В дію вступають механізми, які призводять до зниження чисельності особин в групах.

5.3. Статеві структура популяції

Знання особливостей статевої структури популяції дає можливість визначити стан і перспективи існування її в конкретних умовах середовища, виявити оптимальні співвідношення статевих груп для прогресивного розвитку популяції.

Основні поняття і терміни: статева структура, одностатеві, двостатеві популяції, партеногенез, первинне співвідношення статей, вторинне співвідношення статей, статевий диморфізм, статевий добір, вибір партнера.

Статева структура визначає співвідношення статей особин, що входять до складу популяції і скерована на рід її.

Одностатеві популяції складаються із жіночих особин і розмножуються партеногенетично. **Партегенезом** називають розвиток яйцеклітини без запліднення. Він властивий для бджіл, попелиць, багатьох спорових та деяких насінневих рослин.

У природі найпоширеніші двостатеві популяції, до складу яких входять чоловічі і жіночі особини. Такі популяції переважають у тваринному світі, у рослин зустрічаються рідше. Роздільностатевими дводомними рослинами є тополі, верби, хміль, коноплі, обліпіха та інші.

Для деяких безхребетних тварин та вищих рослин характерний гермафродитизм, тобто наявність в одній особині чоловічих і жіночих статевих органів (гонад).

У багатьох роздільностатевих тварин співвідношення самців і самок, згідно законів генетики 1:1, тобто кількість самців та самок майже однакова. Стать майбутньої особини визначається в момент запліднення як *наслідок комбінації статевих хромосом*. Таке рівне співвідношення статей Дарвін вважав вигідним для популяції, оскільки воно до мінімуму скорочує конкуренцію за статевого партнера. На думку інших дослідників, перспективнішим для росту популяції є співвідношення, в якому переважають самки, оскільки це сприяє збільшенню чисельності потомства. Так, у більшості ссавців, в тому числі й домашніх і сільськогосподарських, один самець здатний запліднити декілька самок.

Отже, в популяціях роздільностатевих організмів співвідношення статей визначається як відношення кількості самців до кількості самок, або як частка самців у популяції (тобто як співвідношення кількості самців до загальної кількості самців і самок).

Однак, **первинне співвідношення** статей, яке визначається в момент запліднення, не зберігається внаслідок більш високої ймовірності загибелі представників тієї або іншої статі. Відмінності у смертності особин різної статі виявляються ще в ембріональний період. Так, у ондатр у багатьох районах її поширення серед новонароджених у півтора рази більше самок, ніж самців. У деяких кажанів кількість самок у популяції після зимової сплячки знижується нерідко до 20%.

Для фазанів, качок стрижнів, великих синиць, багатьох видів гризунів характерна вища смертність для самців.

Таким чином **вторинне співвідношення** статей у популяції встановлюється не за генетичними законами, а під впливом умов середовища і особливостей розмноження.

Як показали дослідження, співвідношення числа самців і самок у популяції змінюється з часом (рис. 5.10), що зумовлене специфічною смертністю різних вікових груп та виживання потомства.



Рис. 5.10. Зміна співвідношення числа самців і самок у пінгвінів за 10 років життя.

Значний вплив на розвиток статі і формування статеві структури мають різні фактори, зокрема температура (рис. 5.11, 5.12).

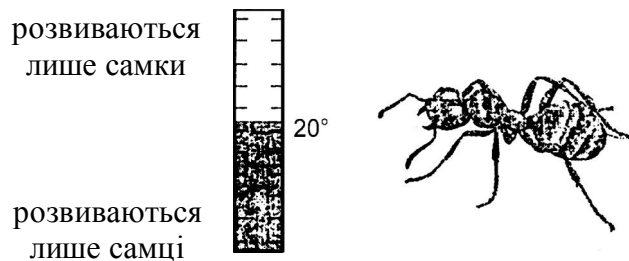


Рис. 5.11. Залежність розвитку статі у рудих мурашок від температури, при якій відкладено яйця.

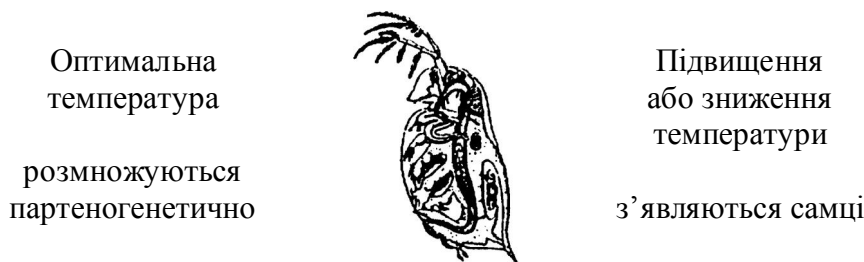


Рис. 5.12. Вплив умов середовища на статеву структуру популяції у дафнії.

За останні роки отримані дані, які свідчать про можливість природного регулювання *вторинного* (у новонароджених) і *третинного* (у особин, що розмножуються) співвідношення статей внаслідок впливу несприятливих умов існування. Це є підтвердженням того, що в природних популяціях є приховані резерви регулювання структури, значення яких могло б стати основою при плануванні заходів захисту популяції.

У багатьох випадках антропогенний тиск скерований на одну із статей виду. Так, у птахів, копитних тварин, китоподібних внаслідок промислу найбільше скорочується кількість самців. Це суттєво порушує статеву структуру популяції.

Характеризуючи статеву структуру популяцій, необхідно звернути увагу на статевий добір, систему шлюбних відносин, статевий диморфізм. Вони впливають на розвиток популяції та її склад, оскільки відбирають сильніші і пристосованіші особини.

У співвідношенні статей важлива роль належить *статевому диморфізму*, тобто *фізіологічним, морфологічним і поведінковим відмінностям статей*. Він відіграє важливу роль у **виборі партнера**. Ті члени популяції, які знаходять найкращих партнерів для спаровування, в результаті дають краще потомство.

Статевий диморфізм іноді виконує й іншу екологічну функцію – зменшує конкурентну боротьбу між представниками різних статей за джерело їжі. Однією із переваг, даних індивіду статевим розмноженням, є те, що він може підвищити (або знизити) загальну пристосованість свого потомства, поєднавши свої гени з іншими генами (партнера), які впливають на виживання. Ця особливість має безпосереднє практичне значення і є основою селекційної роботи.

5.4. Вікова структура популяції

Віковий склад популяції є однією із важливих ознак, від якої залежать ріст її чисельності за здатністю до розмноження. На основі вікової структури судять про перспективність чи безперспективність її існування, про вплив абіотичних умов на індивідуальний розвиток організмів даної популяції.

Основні поняття і терміни: вікова структура, передрепродуктивна і пострепродуктивна стадії популяції, стабільний рівень вікової структури, моноциклічні та поліциклічні популяції, онтогенез, вікові стани.

Вікова структура – це співвідношення кількості особин різних вікових груп і поколінь популяції. Вона виражає здатність популяції до росту і процвітання. В однакових за чисельністю особин та їх плодючістю, але різних за віковою структурою, перевагу має та популяція, в якій більша частина особин, здатних до розмноження. У популяціях, де спостерігається спад чисельності, більше старих особин, які втратили здатність до розмноження. Для кожної сформованої популяції, в якій частка особин у кожній віковій групі залишається постійною, поповнення врівноважується втратами, пов'язаними зі смертю і старінням, характерна стабільна вікова структура.

Американський еколог Боденхеймер виділяє три екологічні вікові стадії популяції: *передрепродуктивну*, *репродуктивну* і *пострепродуктивну*. Тривалість їх коливається у різних видів організмів залежно від їхнього індивідуального розвитку.

У багатьох видів на різних етапах онтогенезу вікові екологічні (морфологічні) відмінності в межах виду виражені значно сильніше, ніж відмінності між видами. Для підтвердження цього достатньо нагадати морфологічні, фізіологічні і поведінкові відмінності на стадії гусениці і метелика, пуголовка і жаби. Вікова структура популяції має пристосувальний характер. Вона формується на основі біологічних властивостей виду, але відображає також вплив дій факторів навколишнього середовища. Якщо умови сприятливі, в популяції присутні всі вікові групи, які забезпечують відносно стабільний рівень її чисельності.

На основі вікової структури виділяють два види популяцій: моноциклічні і поліциклічні.

Моноциклічними називають популяції, які складаються з одновікових особин. Такими є популяції більшості комах і однорічних трав'янистих рослин на різних фенофазах (посіви жита в час цвітіння).

Поліциклічними є популяції, в складі яких у певних співвідношеннях присутні різні вікові групи і покоління. До них належать популяції багаторічних рослин, безхребетних і хребетних тварин, тривалість життя яких більше одного року (рис. 5.13).

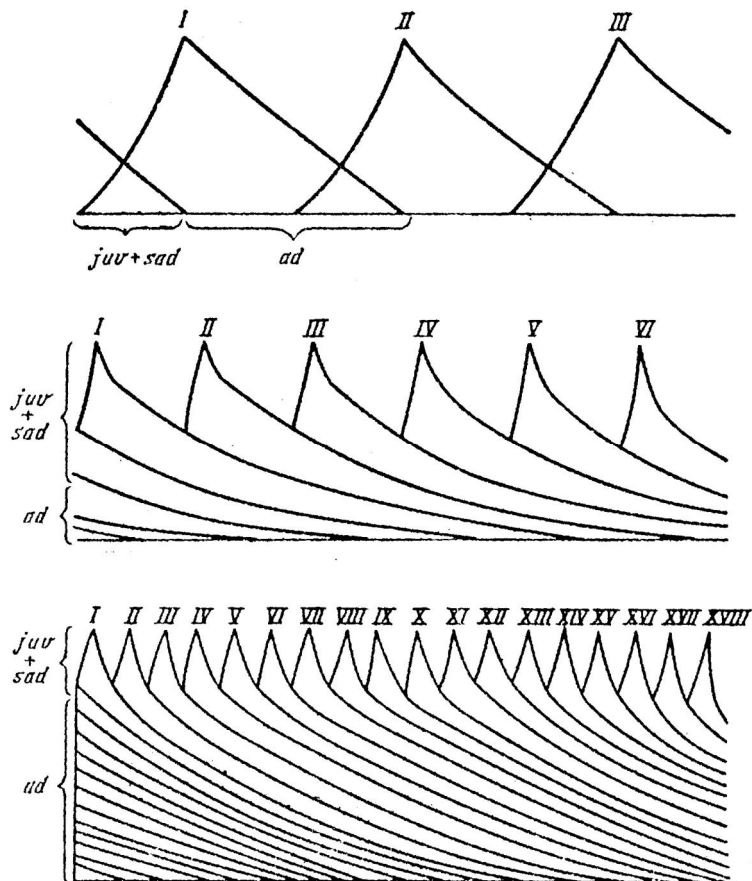


Рис. 5.13. Три типи вікової структури популяції:

- I – одночасно існує тільки одне покоління (землерийки, комахи);
обміну генами між поколіннями немає;
- II – одночасно існує до п'яти поколінь; при цьому можливий обмін генами між двома-трьома поколіннями (ящірка прудка, миша польова та ін.);
- III – одночасно існує більше десяти поколінь, можливий обмін генами між багатьма поколіннями (дерева, ссавці).

5.4.1. Вікова структура популяцій рослин

Основні поняття і терміни: латентний, передгенеративний, генеративний і постгенеративний періоди онтогенезу; вікові стани рослин: проростки, ювенільні, іматурні, молоді вегетативні, дорослі вегетативні, молоді генеративні, середньовікові генеративні, субсенільні і сенільні особини; віковий спектр; інвазійна і регресивна ценопопуляція.

Характеризуючи вікову структуру популяцій у рослин, потрібно мати на увазі, що абсолютний вік рослини та її віковий стан – різні поняття.

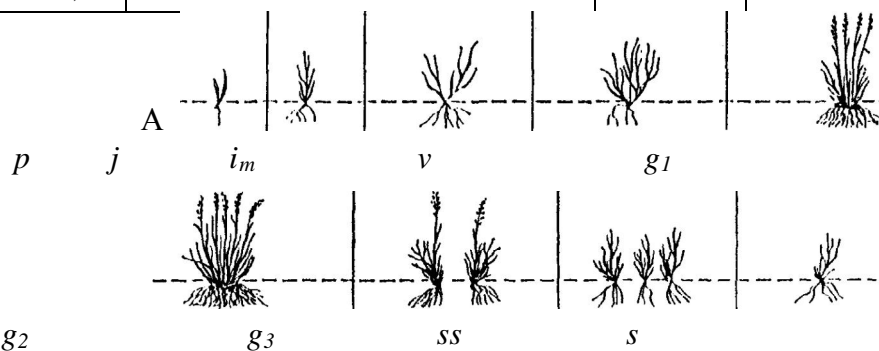
Віковий стан особини рослини – це етап індивідуального розвитку рослини, на якому вона має певні екологічні і фізіологічні властивості.

Великий життєвий цикл включає етапи розвитку рослини від формування зародка насінини до смерті або до відмирання всіх її поколінь, що виникли від неї вегетативно. У великому життєвому циклі виділяють онтогенетичні періоди і вікові стани (табл. 5.1, рис. 5.14).

Таблиця 5.1.

Періоди і вікові стани у життєвому циклі рослин

Періоди	Вікові стани	Умовні позначення
I. Латентний	Насіння	S_m
II. Передгенеративний (віргінільний)	Проростки (сходи) Ювенільні особини Іматурні особини Молоді вегетативні особини Дорослі вегетативні особини	P J I_m V_1 V_2
III. Генеративний	Молоді генеративні особини Середньовікові генеративні особини Старі генеративні особини	g_1 g_2 g_3
IV. Постгенеративний (сенільний)	Субсенільні особини Сенільні особини	SS S



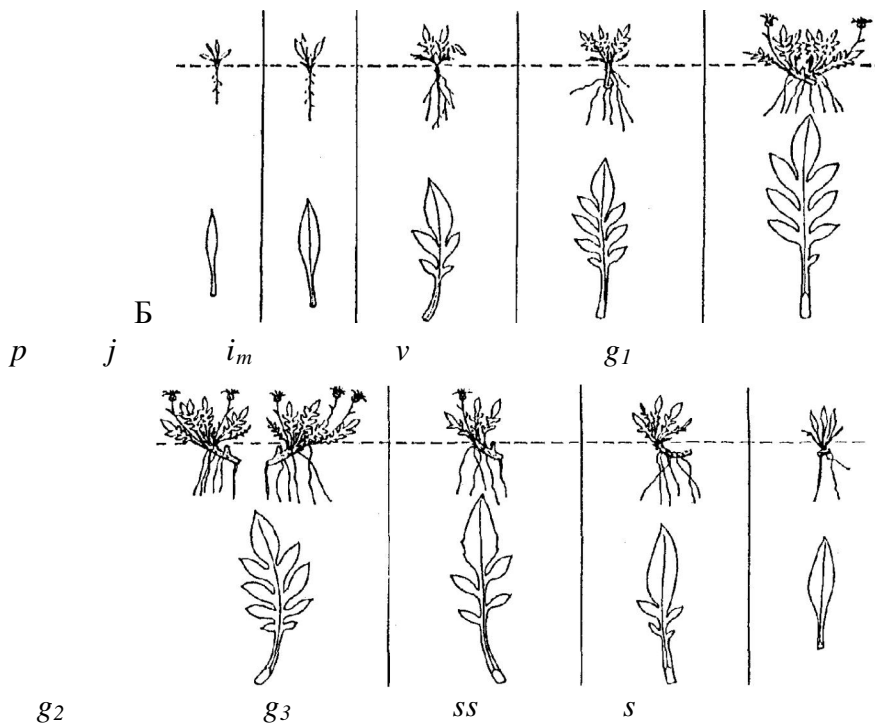


Рис. 5.14. Вікові стани онтогенезу рослин: А – костриці лучної (родина злакові), Б – волошки сибірської (родина айстрові).

p – проростки; *j* – ювенільні рослини; *i_m* – іматурні; *v* – віргінільні;
g₁ – молоді генеративні; *g₂* – середньовікові генеративні;
g₃ – старі генеративні; *ss* – субсенільні; *s* – сенільні рослини.

У рослин виділяють чотири періоди онтогенезу особини:

- 1) **латентний** – період первинного спокою, коли рослина перебуває у вигляді насіння чи плодів;
- 2) **віргінільний** або **передгенеративний** – від проростання насіння до формування генеративних органів;
- 3) **генеративний** – період розмноження рослин насінням чи спорами;
- 4) **сенільний** або **постгенеративний** – це період різкого зниження і втрати здатності до статевого розмноження, який закінчується повним відмиранням рослин.

Кожен із періодів характеризується відповідними віковими станами. Тривалість окремих періодів індивідуального розвитку, характер і час переходу від одного вікового стану до іншого є біологічною особливістю виду рослини та її адаптації до умов середовища у процесі еволюції.

Насіння характеризується відносним спокоєм, коли обмін речовин у ньому зведений до мінімуму. Сходи мають зародкові корінці та сім'ядольні листки, живляться ще за рахунок запасних поживних речовин насіння і фотосинтезу сім'ядолей.

Ювенільні рослини переходять до самостійного живлення. Переважно у них вже відсутні сім'ядолі, але листки ще нетипові, менших розмірів та іншої форми, ніж у дорослих.

Іматурні рослини мають ознаки переходу від ювенільних до дорослих особин. У них спостерігається початок галуження пагонів, з'являються типові листки. Ювенільні ознаки поступово замінюються типовими для виду рослини. Цей стан у деяких видів є довготривалим.

Вегетативні особини (віргінільні) характеризуються процесом формування типової життєвої форми рослин з відповідними типовими ознаками морфологічної структури підземних органів і надземної пагонової системи. Рослини закінчують передгенеративний період свого життєвого циклу. Генеративні органи ще відсутні. На різних етапах формування типової вегетативної сфери виділяють молоді та дорослі вегетативні особини, готові вступити у генеративну фазу розвитку.

Генеративні особини характеризуються переходом до цвітіння і плодоношення. Молоді генеративні особини завершують формування типових структур виду. У них з'являються генеративні органи (квітки та суцвіття), спостерігається їх перше цвітіння.

Середньовікові генеративні особини відзначаються щорічним максимальним приростом вегетативної сфери за рахунок розвитку нових пагонів збагачення, рясним цвітінням і високою насінневою продуктивністю. В такому стані рослини можуть перебувати різний час, залежно від тривалості життя і біологічних особливостей видового онтогенезу. Це один із найважливіших періодів життя рослини, що привертає увагу спеціалістів-теоретиків і практиків. Регулюючий вплив на культурні кормові та декоративні садово-паркові рослини дає можливість продовжити їхню "молодість" і підвищити продуктивність перших та декоративні якості других.

Старі генеративні особини послаблюють процес пагоноутворення, різко знижують насінневу продуктивність. У них починаються процеси відмирання, які поступово переважають над процесами утворення нових пагонових структур.

Сенильні особини відрізняються чітко вираженим процесом старіння. З'являються дрібні пагінці з листками ювенільного типу. Рослина з часом відмирає.

Віковий розподіл особин ценопопуляції рослин називають **віковим спектром**. Якщо у віковому спектрі рослини представлені насінням і молодими особинами, таку ценопопуляцію називають **інвазійною**.

Частіше такою є молода популяція, щойно введена в фітоценоз певного біогеоценозу.

Розрізняють нормальні повноцінні і нормальні неповноцінні ценопопуляції.

Нормальна повноцінна ценопопуляція представлена всіма віковими станами і здатна до самопідтримання насінням або вегетативним розмноженням.

Неповноцінною нормальною ценопопуляцією називають таку, в якій відсутні особини окремих вікових станів (сходи або найчастіше сенильні особини). Такими є популяції рослин – монокарпиків, які плодоносять один раз у житті. Це однорічні і дворічні рослини.

Детальну класифікацію рослинних популяцій розробив Т.А.Работнов (1946). Серед рослинних популяцій у межах фітоценозу він виділяє декілька типів:

I. Інвазійні популяції. Рослини ще тільки приживаються у фітоценозі і не завершують тому повного циклу розвитку.

У цьому типі виділяють підтипи:

1) рослини зустрічаються тільки у вигляді сходів, що виникли із занесеного насіння з інших популяцій;

2) рослини зустрічаються у вигляді сходів, ювенільних і вегетативних особин. Вони з різних причин не плодоносять і відтворюються тільки занесенням насіння.

II. Популяції нормального типу. Рослини проходять у фітоценозі повний цикл розвитку.

У ньому виділяють підтипи:

1) рослини знаходяться в оптимальних умовах. У популяції високий відсоток генеративних особин;

2) рослини цього виду знаходяться в середніх умовах і, відповідно, популяція містить значно менше генеративних особин;

3) рослини знаходяться в не дуже сприятливих умовах, генеративних особин у популяції мало.

III. Популяції регресивного типу. Генеративне відтворення рослин у ній припинилось.

Цей тип популяції включає підтипи:

1) рослина цвіте, дає насіння, але з нього виростають нежиттєздатні сходи; або рослина зовсім не утворює насіння. Тому в таких популяціях молодий підріст відсутній;

2) рослина втратила повністю здатність до цвітіння і лише вегетує. Отже, популяція складається із старих особин.

Ця класифікація рослинних популяцій дає можливість визначати їхню перспективу розвитку в даній екосистемі на основі аналізу дії факторів середовища.

Ценопопуляції, у складі яких є тільки старі субсенильні і сенильні особини, не здатні до самопідтримання, називаються **регресивними**. Вони можуть існувати за рахунок занесення насіння чи зачатків з інших ценопопуляцій.

Вікова структура ценопопуляції визначається такими властивостями виду, як: періодичність плодоношення, швидкість переходу з одного вікового стану в інший, тривалість кожного стану, тривалість великого життєвого циклу, здатність до вегетативного розмноження і утворення клонів, стійкість до захворювань та несприятливих природних умов тощо.

У випадку, коли ценопопуляція характеризується високою насінневою продуктивністю і масовою появою сходів при значній загибелі молодих особин і швидкому переході тих, що залишились, у вегетативний і генеративний стан, її віковий спектр має *лівосторонній характер*. Таким є спектр молодих ценопопуляцій (рис. 5.15).

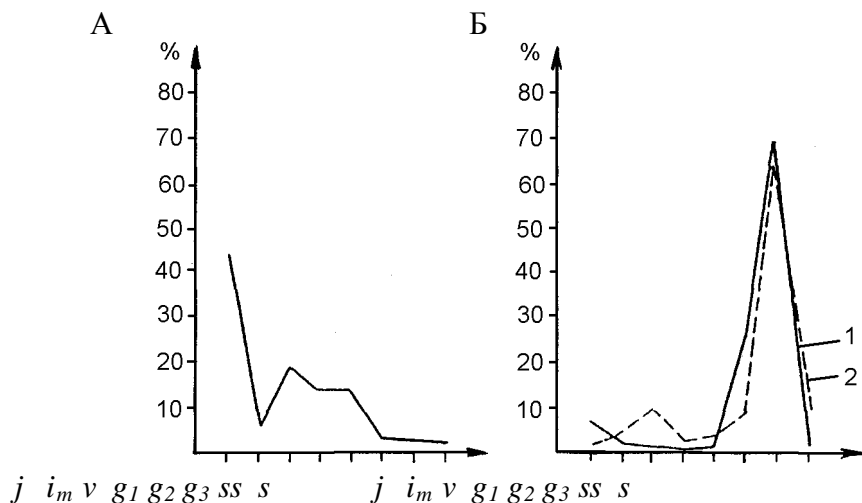


Рис. 5.15. Вікові спектри ценопопуляцій:

А – лівосторонній спектр пізньоцвіту пишного;

Б – правосторонній спектр костриці лучної;

1, 2 – мінливість за роками.

Якщо насіннева продуктивність невисока, молодих особин небагато, відбувається нагромадження дорослих особин внаслідок значної тривалості їх вікових станів та при утворенні клону, спектр ценопопуляції матиме *правосторонній характер*. Він є ознакою її старіння.

Віковий спектр ценопопуляції та її чисельність визначають роль виду у фітоценозі.

5.4.2. Вікова структура популяції тварин

Основні поняття і терміни: періоди онтогенезу тварин; ембріональний і передгенеративний періоди, період дорослого стану, період старіння; вікові групи тварин (молоді статевонезрілі, молоді і дорослі статевозрілі та старі особини); вікові піраміди.

Вікова структура популяції тварин визначається особливостями їхнього індивідуального розвитку, видовими відмінностями в способах розмноження і переходу з одного вікового стану до іншого та тривалістю репродуктивного періоду і тривалістю життя.

В індивідуальному розвитку (онтогенезі) тварин виділяють такі періоди:

1. **Період ембріонального розвитку** – з 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.

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 у цикади триває 17 років, а доросла особина живе лише декілька 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 факторів середовища (рис. 5.16, 5.17). В природі існують популяції тварин, члени яких належать до однієї генерації (у метеликів: гусінь, дорослі комахи; у жаби озерної: пуголовки, дорослі жаби).

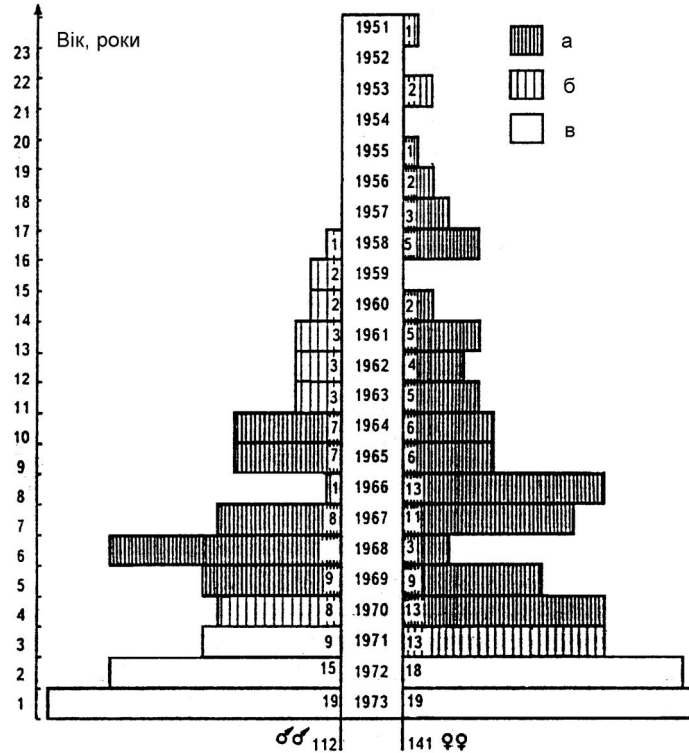


Рис. 5.16. Вікова структура популяції зубра у Біловезькій Пущі:

а – розроджувальна активність; б – обмежена розроджуваність; в – особини, які не беруть участь у розроджуваності.

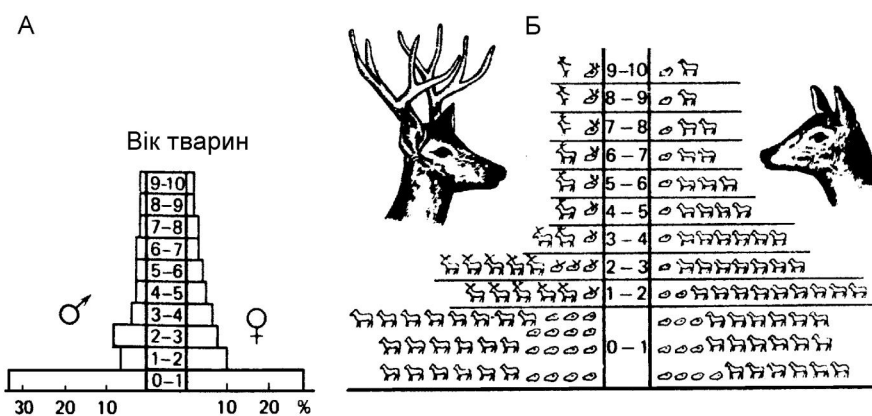


Рис. 5.17. Вікова піраміда американського оленя.

У складі поліциклічних популяцій є молоді статевозрілі особини, що беруть участь у розмноженні, та особини, які втратили таку здатність. Якщо популяція перебуває у сприятливих умовах, то вона здатна до стійкого тривалого самовідтворення. Найбільшу участь у розмноженні і 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) з широкою основою і високим відсотком молодих особин (рис. 5.18–А1). Вона характеризує популяції із швидким ростом;

2) дзвоноподібна піраміда, властива популяціям із помірним відсотком молодих особин (рис. 5.18–А2);

3) піраміда з вузькою основою і чисельною перевагою старших особин, що характерно для популяцій, які скорочуються і можуть бути безперспективними (рис. 5.18–А3).

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

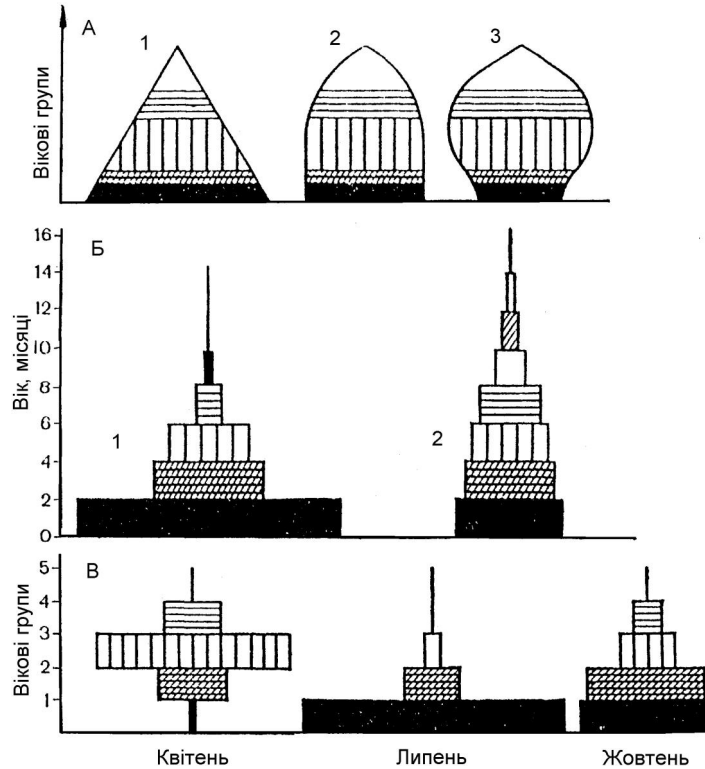


Рис. 5.18. Вікова структура популяцій у тварин
(за Ю.Одумом, 1975; В.Ф.Осадчих і Є.А.Яблонською, 1968):

А – загальна схема; Б – лабораторні популяції полівки *Microtus agrestis*;
1 – популяція, що зростає; 2 – стабільна; 3 – така, що скорочується;
В – сезонні зміни співвідношення вікових груп молюска *Adaena vitrea*
у Північному Каспії.

Найпростішу вікову структуру мають моноциклічні популяції, властиві комахам та іншим тваринам, які розмножуються один раз у житті. Всі особини популяції близькі за віком і майже одночасно проходять чергові етапи життєвого циклу (рис. 5.19). У ній можуть бути личинки (гусінь метеликів), а через деякий час вони перетворюються у молоді комахи. Строки розмноження і перебігу вікових стадій здебільшого приурочені до певного сезону. Такі популяції нестійкі, їх чисельність різко знижується під дією несприятливих факторів.



Рис. 5.19. Шовковичний шовкопряд і його розвиток
(приклад моноциклічної популяції).

Популяції з одночасним існуванням кількох генерацій властиві тваринам, життєвий цикл яких триває більше року. Серед них необхідно виділити види з одноразовим та багаторазовим розмноженням протягом свого життя. До перших належить хрущ травневий, цикл розвитку якого триває 5 років. Його популяції складаються з різновікових чотирьох генерацій личинок (рис. 5.20).

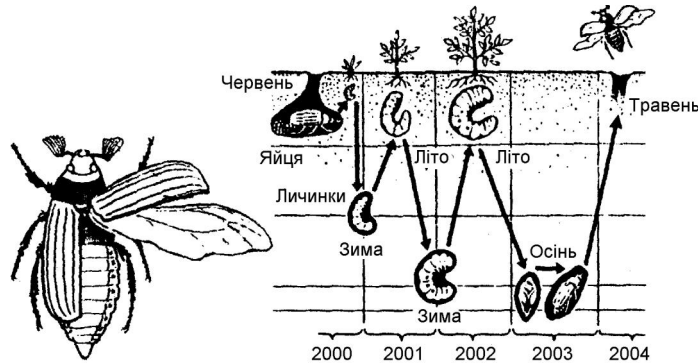


Рис. 5.20. Поліциклічна популяція хруща травневого.

Різнорічкові особини.

Цикл розвитку:

яйце → личинки (гусінь) 1, 2, 3-го року → лялечка → доросла комаха.

Ще складнішою є вікова структура популяцій у видів з повторними розмноженнями, але з короткою тривалістю життя у дорослому стані. Прикладом може бути полівка-економка, вікова структура популяції якої ускладнюється протягом літа: за рахунок швидкого настання статевої зрілості молодих особин з'являються нові приплоди від них. Восени популяція складається з різновікових особин поточного року народження, а старші гинуть.

У тварин з кількарізовим розмноженням протягом життя, тривалість якого велика, формуються стійкі популяції з тривалим співвідношенням різних поколінь. Такими є популяції слонів, в стадах яких дорослі тварини різного віку становлять до 80%, а молодняк – близько 20%. Поповнення їх відбувається повільно, оскільки самка народжує одного-двох слоненят раз на чотири роки.

При експлуатації людиною популяцій диких тварин необхідно враховувати їхню вікову структуру. У видів зі щорічним поповненням без загрози підірвати чисельність популяції можнавилучати 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 різних промислових риб, дають змогу планувати норми їх вилову на декілька років наперед.

Підсумок розділу 5.

Кожна популяція того чи іншого виду складається з особин, що мають свої індивідуальні ознаки як результат безпосереднього пристосування до життя в даній популяції. Структура популяцій різних видів має свої особливості, які визначаються способом життя, розмноження, стосунками з іншими особинами та іншими видами, а також адаптацією до абіотичних факторів.

Розподіл організмів у популяції за екологічною витривалістю, віком, статтю, способом життя, особливістю групової поведінки, добування їжі та розмноження характеризують просторову (топографічну), статеву, вікову, етологічну структуру її. Вона є адаптацією до оптимального використання території та її ресурсів, що виробилось у процесі еволюції. Ріст і розвиток організмів, народження нових, загибель інших з різних причин, збільшення чи зменшення чисельності та щільності, вікові зміни екологічних вимог та умов середовища – все це викликає відповідні зміни в структурі популяції, тому вона динамічна і нестабільна.

Своєрідність структури популяції впливає на її продуктивність, визначає практичне і біосферне значення, роль у збереженні виду. Тому вивчення структури і динаміки розвитку популяції є першочерговим завданням дослідника у визначенні норм її експлуатації у кожному конкретному регіоні.

Біологічне значення структури популяції полягає у максимальному забезпеченні умов для розселення виду і розширення його ареалу та здатності протистояти несприятливій дії факторів середовища.

Своєрідність структури популяцій рослин, їх відмінностей від структури популяції тварин зумовлена істотними відмінностями між рослинами і тваринами у способі життя, характері живлення, розмноженні та інших біологічних властивостях і екологічних потребах.

Ґрунтове вивчення цього розділу детальніше розкриє існуючі біологічні і екологічні закономірності будови, розвитку і функціонування популяцій як основної одиниці в структурі живої природи, на яку безпосередньо впливає людина в процесі господарського використання того чи іншого виду.

Дані знання є необхідними для формування ефективних і високопродуктивних агроecosystem з метою створення оптимальних умов для реалізації біотичного потенціалу тієї чи іншої популяції рослин і тварин.

Перевірте себе і поміркуйте.

1. Що таке структура популяції?
2. Якими ознаками зумовлена структура за статтю, віком, використанням простору?
3. Що означає етологічна структура, в чому її суть?
4. Що таке статеві структура популяції?
5. У чому суть первинної, вторинної та третинної статевої структури популяції?
6. Які вікові групи властиві рослинам і тваринам?
7. Які вікові групи забезпечують ріст і збереження популяції у випадку дії несприятливих факторів?
8. Які види мають більше шансів на виживання?
9. Яке значення для популяції виду та для практики має характер розподілу рослин і тварин на території популяції?
10. У чому переваги і недоліки осілого і кочового способів життя?
11. Що таке "принцип Оллі" та "ефект групи"? Яке їх значення?
12. Спробуйте скласти схему структури популяції вибраного виду на основі даних про його біологічні особливості і можливостей реалізації генетичної здатності в конкретному (вибраному вами) регіоні з відповідними екологічними особливостями.
13. Які, на вашу думку, популяції за їх структурою і розмірами можна вважати перспективними для даного регіону, а які – безперспективними? Обґрунтуйте чому?
14. Що необхідно враховувати, виходячи з даних про структуру популяції, для планування норм експлуатації людиною популяцій диких рослин і тварин?

Розділ 6. ГЕНЕТИЧНА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЇ

Основні поняття і терміни: гени (домінантні і рецесивні), генотип, генофонд, мінливість (індивідуальна, групова, неспадкова і спадкова), мутації, фенотип, поліморфізм, міграція генів, дрейф генів, закон Харді–Вайнберга.

У популяційній генетиці поняття "популяція" використовують для визначення *локальної (менделівської) популяції* як сукупності особин, що населяють певну територію і здатні вільно схрещуватись. Всі члени популяції несуть частини її єдиного генофонду, який становить сукупність їхніх генотипів. За висловом Е.Майра (1974), "особина – це недовговічна посудина, в якій тимчасово зберігається незначна частка генофонду". Завдяки мутаціям особина може привнести в популяцію один або два нових гени.

Якщо особина характеризується особливо життєздатною і продуктивною комбінацією генів, то вона зможе дещо збагатити популяційний генофонд цими генами. Саме в популяції гени взаємодіють у чисельних комбінаціях, які визначають своєрідність її генетичної структури і особливості пристосувань до нових умов середовища. **Співвідношення особин з різними генотипами становить генетичну структуру популяції**

6.1. Закономірності генетичної структури у панмікстичних популяціях

Для вивчення динаміки генетичної структури популяцій об'єктом було взято панмікстичну популяцію, в якій можливе вільне схрещування за умов відсутності будь-яких зовнішніх впливів.

Як уже згадувалося, кожна популяція має свій генофонд, тобто сукупність алелів, і своє співвідношення генотипів AA , Aa , aa .

1. Припустимо, що популяція складається з однакової кількості особин обох статей з генотипами AA і aa . У такій популяції буде порівно гамет з домінантним геном A і рецесивним геном a , тобто $0,5A$ і $0,5a$.

При вільному схрещуванні особин в такій популяції можливі такі комбінації гамет:

♂ \ ♀	0,5 A	0,5 a
0,5 A	0,25 AA	0,25 Aa
0,5 a	0,25 Aa	0,25 aa

Отже, структура популяції буде такою:

$$0,25 AA : 0,50 Aa : 0,25 aa,$$

тобто

$$1 AA : 2 Aa : 1 aa.$$

При подальшому схрещуванні таких нащадків між собою співвідношення генотипів не зміниться, оскільки кількість гамет з домінантним геном A теж становитиме 0,5 (0,25 від гомозигот AA + 0,25 від гетерозигот Aa), гамет з рецесивним геном a також 0,5 (0,25 від гомозигот aa + 0,25 від гетерозигот Aa).

2. Об'єктом є популяція з **неодинаковим співвідношенням особин з генотипами AA і aa** .

Наприклад, 70 особин з генотипом AA і 30 особин з генотипом aa . Тоді, відповідно, кількість гамет з домінантним геном A буде 0,7, а з рецесивним геном a – 0,3. При вільному схрещуванні особин у цій популяції можливі такі комбінації гамет:

♂ \ ♀	0,7 A	0,3 a
0,7 A	0,49 AA	0,21 Aa
0,3 a	0,21 Aa	0,09 aa

Отже, співвідношення генотипів буде таке:

$$0,49 AA : 0,42 Aa : 0,09 aa$$

У наступних поколіннях таке співвідношення генотипів збережеться, оскільки знову гамет із **домінантним геном A** буде 0,7 (0,49 від гомозигот AA + 0,21 від гетерозигот Aa), гамет із **геном a** 0,3 (0,09 від гомозигот aa + 0,21 від гетерозигот Aa). Це означає, що *кожна ідеальна популяція перебуває у певній рівновазі за парою алельних генів і характеризується відповідним співвідношенням генотипів.*

Цю закономірність помітили англійський математик Г.Харді і німецький лікар В.Вайнберг, незалежно один від одного, в 1908 р. Її можна виразити формулою:

$$p^2 AA + 2pq Aa + q^2 aa, \quad (6.1)$$

де p – частота (концентрація) гена A,

q – частота гена a.

Закон Харді-Вайнберга можна назвати **законом рівноваги концентрацій генів у вільно схрещуваних (панмікстичних) популяціях.**

Суть цього закону в тому, що **кількість гомозиготних доміантних особин дорівнює квадрату частоти доміантного гена, кількість гомозиготних рецесивних особин – квадрату частоти рецесивного гена, кількість гетерозиготних особин дорівнює подвоєному добутку частот обох генів.**

Генна рівновага визначається за формулою Харді-Вайнберга:

$$p^2 q^2 = (2pq/2)^2. \quad (6.2)$$

Вона означає, що коли частка гомозиготних доміантних особин (p^2), помножена на частку гомозиготних рецесивних (q^2), дорівнює квадрату половини частки гетерозигот $(2pq/2)^2$, то популяція знаходиться у стані генної рівноваги.

Така закономірність генетичної структури справедлива для ідеальних неіснуючих популяцій (панмікстичних). **Панмікстичною називають таку популяцію, яка має велику чисельність особин, що можуть вільно схрещуватись між собою, в якій не діють ні природний, ні штучний добір, мутації, міграції особин та інші.** Це нереально!

Різні генотипи мають різне біологічне і господарське значення. Природний добір відбирає такі, що краще адаптовані до певних умов середовища. Людина, проводячи штучний добір, теж відбирає кращі особини (за певною ознакою), серед яких найчастіше будуть доміантні гомозиготні AA та гетерозиготні Aa генотипи. Гомозиготні рецесивні генотипи, як правило, вибраковуюються в процесі селекційної роботи і розведення тварин.

Природний добір також відкидає їх як мало пристосовані до умов середовища та з низькою плодючістю. Внаслідок цього у популяції буде збільшуватись кількість особин з генотипами AA і Aa. Вільне схрещування обмежене у популяціях диких тварин, а у свійських – зовсім неможливе через використання штучного осіменіння, різку зміну концентрації генів при зміні чисельності популяції, завезенні плідників з інших географічних місцевостей та обмеженню інбридингу, що веде до збільшення гомозиготності. Внаслідок цього постійна рівновага генотипів у природних і штучних популяціях неможлива. Однак, закон Харді-Вайнберга може бути використаним у ветеринарній практиці для аналізу генетичної структури стада чи іншої популяційної групи сільськогосподарських тварин з метою оздоровлення і попередження поширення спадкових вад та захворювань.

6.2. Аналіз генетичної структури природних і штучних популяцій

Вивчення генетичної структури популяції є необхідною передумовою для селекційно-генетичної роботи та розведення сільськогосподарських і промислових тварин, а також в галузі селекції рослин.

Для аналізу стану генетичної структури та динаміки генофонду популяції необхідно визначити частоту генотипів, або число гомозиготних домінантних, гомозиготних рецесивних і гетерозиготних особин, та частоту (концентрацію) домінантного і рецесивного генів, які визначають ту чи іншу ознаку організмів.

1. Частоту домінантного гомозиготного генотипу визначаємо як квадрат частоти домінантного гена A , тобто $P_{AA} = (p_A)^2$.

Частота рецесивного гомозиготного генотипу дорівнює квадратові частоти рецесивного гена a , тобто $P_{aa} = (q_a)^2$.

Частоту гетерозиготних генотипів у популяції визначають як подвоєний добуток частот генів A і a , тобто $P_{Aa} = 2p_Aq_a$.

2. Частоту генів визначають:

– у випадку, коли відомі частоти гомозиготних і домінантних генотипів, – як корінь квадратний, добутий із числа, що відповідає їх частоті:

$$P_A = \sqrt{P_{AA}}, \quad P_a = \sqrt{P_{aa}}. \quad (6.3)$$

– за умови, якщо частота одного з генів відома, частоту другого гена визначають як різницю між одиницею і частотою одного з генів. Оскільки, згідно закону Харді–Вайнберга, сума частот обох генів становить 1 ($p_A + q_a = 1$), то

$$p_A = 1 - q_a; \quad q_a = 1 - p_A. \quad (6.4)$$

3. Число особин генотипів, знаючи загальну кількість особин популяції (голів стада), можна визначити за частотою генотипів у відсотках, прийнявши всі особини за 100%.

4. Знаючи число генотипів, тобто число особин з певним генотипом, у популяції (групі), частоту генів A і a визначають за формулами, відповідно:

$$P_A = \frac{2n_1 + n_3}{2N}, \quad (6.5)$$

$$P_a = \frac{2n_2 + n_3}{2N}. \quad (6.6)$$

Частоту генотипів відповідно за формулами:

$$P_{AA} = \frac{n_1}{N}, \quad P_{aa} = \frac{n_2}{N}, \quad P_{Aa} = \frac{n_3}{N}, \quad (6.7)$$

де N – загальна кількість особин, тобто число генотипів,

n_1 – число гомозиготних домінантних генотипів,

n_2 – число гомозиготних рецесивних генотипів,

n_3 – число гетерозиготних генотипів.

Для прикладу візьмемо групу коней чистокровної верхової породи чисельністю 185 голів. Серед них було 17 коней, яким властива носова кровотеча, зумовлена рецесивним геном f . Таких коней вилучали з групи і не допускали до іподромних скачок.

Якою була і як змінилася від цього генетична структура групи?

Отже, в структурі цієї групи спочатку були особини домінантні гомозиготні FF , рецесивні гомозиготні ff і гетерозиготні Ff . Коні з генотипом FF – здорові, з генотипом Ff – носії гена носової кровотечі, а з генотипом ff – хворі на носову кровотечу.

Для аналізу структури популяції за генотипами і частотою генів F і f необхідно визначити:

– частоту генотипу ff :

$$\frac{P_{ff}}{N} = \frac{17}{185} \text{ або } 9,1\%.$$

Вона визначає частоту хворих тварин;

– частоту (концентрацію) гена a у цій групі:

якщо $P_{ff} = q^2$, то $q = \sqrt{0,091} = 0,301$;

– частоту гена F у цій групі:

$$\text{якщо } p + q = 1, \text{ тобто } P_F + P_f = 1,$$

$$\text{звідси } P_F = 1 - P_f = 1 - 0,301 = 0,699;$$

– частоту генотипу FF :

$$P_{FF} = p^2 = 0,699^2 = 0,488, \text{ або } 48,8\%;$$

– частоту генотипу Ff :

$$P_{Ff} = 2pq = 2 \cdot 0,699 \cdot 0,301 = 0,421, \text{ або } 42,1\%.$$

Чисельне співвідношення особин з різними генотипами буде (вся група становить 1 або 100%):

$$P_{FF} = 0,488 \cdot 185 = 90 \text{ голів,}$$

$$P_{Ff} = 0,421 \cdot 185 = 78 \text{ голів,}$$

$$P_{ff} = 17 \text{ голів.}$$

Отже, співвідношення коней цієї групи за генотипом було:

$$90_{FF} : 78_{Ff} : 17_{ff}.$$

2) У зв'язку з тим, що 17 голів хворих тварин вилучені з групи, її структура змінилась:

$$N = 185 - 17 = 168 \text{ голів.}$$

В ній стало: $90_{FF} : 78_{Ff}$.

Частоти генів після зміни складу визначають за формулами:

$$P_F = \frac{2 \cdot 90 + 78}{2 \cdot 168} = \frac{258}{336} = 0,77$$

$$P_f = \frac{78 + 2 \cdot 17}{2 \cdot 168} = \frac{112}{336} = 0,33$$

При вільному спаровуванні при такій частоті генів F і f можлива така комбінація гамет:

$\text{♂} \setminus \text{♀}$	$0,77 F$	$0,23 f$
$0,77 F$	$0,593 FF$	$0,177 Ff$
$0,23 f$	$0,177 Ff$	$0,053 ff$

Отже, тепер структура за співвідношенням генотипів стане такою:

$$P_{FF} = 0,593, \text{ або } 59,3\%,$$

$$P_{Ff} = 0,177 + 0,177 = 0,354 \text{ або } 35,4\%,$$

$$P_{ff} = 0,053, \text{ або } 5,3\%.$$

Вилучення хворих тварин зменшило кількість рецесивного гена f та знизило вірогідність появи нових хворих на носову кровотечу майже у два рази (з 9,1% до 5,3%).

Згідно законів успадкування, поява хворих на носову кровотечу коней можлива лише за умови, що обоє батьків будуть гетерозиготними. Генетичний аналіз структури популяції дає можливість оздоровити її і попередити поширення спадкових захворювань.

Примітка: завдяки досягненням зарубіжної ветеринарної медицини носова кровотеча не є перешкодою для участі чистокровних коней у скачках і, тим більше, не є смертельною, хіба що в окремих складних випадках. Так, у США з метою попередження носових кровотеч під

час скачок коням дають спеціальний медичний препарат LASIX. Таких коней навіть використовують для розведення.

6.3. Мінливість і динаміка генетичної структури популяції

Генофонд природних популяцій змінюється, оскільки в кожному поколінні відбуваються мутації багатьох генів. В рослин і тварин може бути від 5 до 30 гамет, в яких хоч один ген змінений.

Більшість мутацій рецесивні, тому фенотипово не проявляються і популяція однорідна, хоч насичена рецесивними мутаціями. Коли вони досягнуть високої концентрації, з'являються рецесивні гомозиготи, які потрапляють під контроль природного добору. Якщо нові ознаки виявляються корисними, число таких особин буде зростати.

Процес насиченості популяцій рецесивними генами досліджений генетиком С.С.Четвериковим. І.І.Шмальгаузен назвав його **резервом спадкової мінливості**.

Переваги збереження генетичної мінливості в тому, що *чим більше число різних генотипів в одній популяції, тим більша вірогідність того, що в ній знайдуться такі, які забезпечать виживання організмів в умовах різких сезонних та інших змін.*

Фактори, що впливають на ступінь генетичної мінливості в популяції

А	Джерела генетичної мінливості: <ul style="list-style-type: none">– частота генетичних факторів, згідно закону Харді–Вайнберга;– поява нових генетичних факторів (мутації, потік генів з інших популяцій через недостатню ізоляцію);– дрейф генів (різка зміна концентрації окремих генів завдяки випадковій зміні чисельності популяції);– поява нових генотипів у результаті гібридизації.
Б	Фактори, що зменшують мінливість: <ul style="list-style-type: none">– природний добір;– випадкові впливи.
В	Захист генетичної мінливості від елімінаційної дії природного добору: <ul style="list-style-type: none">– цитофізіологічні механізми;– екологічні фактори.

У природі гомозиготні особини з рецесивним генотипом (aa) виявляються мало пристосованими, мають знижену плодючість, тому в генетичній структурі популяції буде збільшуватись кількість особин з гомозиготним домінантним генотипом (AA) та гетерозиготних (Aa).

Проводячи штучний добір, людина теж вибирає рецесивні гомозиготні особини як менш цінні.

Значення гомозиготних домінантних, гомозиготних рецесивних та гетерозиготних особин різне. Цю особливість враховують у селекції та розведенні тварин і селекції рослин.

Популяція і чиста лінія – поняття нетотожні. Лінія – це потомство однієї самозапильної рослини. У тварин чистих ліній не буває, хоч близькоспоріднене схрещування (інбридинг) веде до збільшення гомозиготності. В.Йогансен, вивчаючи мінливість квасолі за розміром, масою насіння і впливом добору на ці показники, встановив, що добір у чистих лініях неефективний, оскільки всі нащадки чистої лінії першого і наступних поколінь однакові. Фенотипові відмінності між ними зумовлені впливом умов зовнішнього середовища.

Генетичні зміни по-різному проявляються у фенотипі і визначають мінливість особин популяції. Внутрішньопопуляційна мінливість зумовлена *індивідуальною мінливістю особин*. Її можна розділити на **негенетичну** або **неспадкову** (незв'язану з генетичними змінами, змінами в генотипі), і **генетичну** або **спадкову**. Негенетична мінливість визначає стратегію пристосування особини, а генетична – всієї популяції.

До негенетичної мінливості належить вікова і сезонна мінливість особин, соціальна і екологічна мінливість, які зумовлені мінливістю середовища існування. Мінливість проявляється у відмінностях фенотипів. *Наявність декількох відмінних фенотипів всередині однієї популяції називають поліморфізмом*. Він дуже поширений в усіх систематичних групах тварин – від найпростіших до хребетних, і зумовлений генетичними факторами (множинною дією генів, змінами в структурі хромосоми тощо).

Відмінність між популяціями визначається груповою мінливістю, а відмінність між просторово відокремленими популяціями одного виду залежить від географічної мінливості.

Генетична унікальність кожної локальної популяції зумовлена особливістю статевого розмноження організмів. Оскільки не існує двох генетично ідентичних особин, то різниця між ними буде тим більша, чим більше їхні популяції географічно віддалені та існують у різних умовах. Географічній мінливості піддані морфологічні і фізіологічні ознаки, поведінка тварин та їх пристосування до умов середовища.

Кожна локальна популяція є наслідком тривалого добору. Отже, генотип кожної з них продукує добре адаптований до конкретних умов існування фенотип. Якщо особини локальної популяції перенести в інші умови, вони часто навіть гинуть. Такі випадки відмічені в промислових тварин.

Географічні зміни фенотипу є наслідком взаємодії багатьох генетичних факторів, кожен з яких створює певний фенотиповий ефект.

Знання ролі різних факторів, що впливають на генетичну структуру популяції, необхідні для досягнення бажаних співвідношень генотипів, виявлення шкідливих мутацій, вибракування їх і оздоровлення популяції.

Підсумок розділу 6.

Генетична структура популяції – це співвідношення в ній різних генотипів і алельних генів. *Наука про генетичну структуру природних популяцій і генетичні процеси, що відбуваються в ній, називається популяційною генетикою*. Вона базується на концепції, що всі члени популяції несуть частини її єдиного генофонду. *Природні популяції при відносній фенотиповій однорідності за генетичною структурою різномірні і насичені численними мутаціями, які утворюють резерв спадкової інформації*.

За законами генетики в популяції підтримується рівновага генетичного фонду. За ідеальних умов (велика популяція, відсутність мутацій, міграцій і добору) співвідношення генотипів і алельних генів у всіх поколіннях постійне (закон Харді–Вайнберга).

Однак, у природі діють різні фактори, які порушують таку рівновагу і стабільність. До них належить *мутаційні процеси*, за рахунок яких створюється *резерв спадкової інформації*. *Домінантні мутації* виникають рідко, виявляються вже в першому поколінні і зазнають добору. *Рецесивні мутації* в гетерозиготних особин фенотипово не проявляються, але при схрещуванні генофонд насичується рецесивними генами, іноді небезпечними і небажаними для популяції.

Резерв спадкової інформації створюється також за рахунок комбінативної мінливості. Приховані мутації фенотипово виявляються лише в наступних поколіннях, коли переходять у гомозиготний стан. Це дуже важливий момент, на який повинні звертати особливу увагу селекціонери і лікарі при вивченні спадкових захворювань.

У більш-менш постійних умовах середовища під дією стабілізуючого природного добору, що є добром на користь норми ознаки, невідповідні умовам приховані мутації усуваються.

Під впливом факторів середовища в організмів можуть з'являтися нові гени, які можуть внести корисні або шкідливі зміни в генофонд популяції. Взаємодія генів у численних

комбінаціях лежить в основі адаптації живих організмів до умов середовища, тому з популяції починається еволюційний шлях розвитку органічного світу.

Генофонд популяції поповнюється і за рахунок міграції генів (генного потоку), що зумовлюється міграцією особин з інших популяцій, які приносять нові гени. Їхня дія при схрещуваннях проявляється не відразу, а в наступних поколіннях особин.

Однією з причин зміни співвідношення домінантних і рецесивних алельних генів є *дрейф генів*. Це випадкова нецілеспрямована зміна розподілу частоти алелей генів у популяції, що зумовлюється періодичними популяційними хвилями її росту.

Найчастіше дрейф генів зустрічається в малочисельних популяціях, існування яких підтримується за рахунок надходження особин з інших популяцій.

Генетична унікальність кожної локальної популяції зумовлена особливістю статевого розмноження організмів. Їхні генотипи продукують адаптовані до конкретних умов фенотипи. Опинившись в інших популяціях, такі особини часто гинуть.

Множинна дія генів, зміни в структурі хромосом зумовлюють поліморфізм популяції. Чим більше число генотипів в одній популяції, тим більша вірогідність її виживання в умовах різких змін середовища.

Популяцією можна вважати стадо однієї породи, якщо тварини розводять без схрещування з особинами інших стад.

Біологічне і господарськочорисне значення гомозиготних домінантних, гетерозиготних і гомозиготних рецесивних генотипів різне. Кожна з цих груп тварин викликає зацікавлення і потребує досліджень генетиків та лікарів ветеринарної медицини на предмет спадкових захворювань, попередження поширення шкідливих мутацій та підвищення імунітету сільськогосподарських тварин і їхньої продуктивності.

Перевірте себе.

1. Що таке локальна популяція?
2. Чим характеризується генетична структура?
3. Чим зумовлена мінливість популяції?
4. Яку мінливість називають спадковою?
5. Що таке поліморфізм популяції?
6. Чим зумовлена географічна мінливість популяції виду і в чому вона проявляється?
7. Яка роль негенетичної мінливості і в чому вона проявляється?
8. Назвіть джерела генетичної мінливості.
9. Що означають поняття: алельні, домінантні і рецесивні гени; генотип і фенотип; гомозигота і гетерозигота; генофонд?
10. Чим зумовлена поява нових генетичних факторів?
11. Що таке мутації і яка їх роль?
12. Які фактори викликають зміну генетичної структури популяції?
13. Що таке міграція генів і дрейф генів? Яким популяціям вони властиві?
14. Що таке домінантна і рецесивна мутації?
15. У чому позитивне і негативне значення міграції і дрейфу генів для популяції?
16. В чому перевага популяцій із різноманітними генотипами? Яке значення мають такі популяції в практиці розведення сільськогосподарських тварин?
17. Сформулюйте закон Харді–Вайнберга. В яких умовах він діє?
18. У чому відмінність популяції від чистої лінії?
19. Що таке чиста лінія у рослин і сільськогосподарських тварин?
20. В чому переваги і недоліки штучного осіменіння?
21. Чому в племінному складі породи основну увагу приділяють плідникам?
22. Яке значення має вивчення генетичної структури популяції для ветеринарної медицини?

23. Як можна позбутися спадкових вад у тварин на основі генетичної структури?
24. Чому в практиці розведення сільськогосподарських тварин бажано використовувати плідників з інших географічних регіонів?

Основні поняття і терміни: динаміка популяцій, фази розвитку (росту, спаду і рівноваги); типи динаміки (відносно спокійний, сезонний, багаторічний); типи росту чисельності (показниковий, логістичний, циклічний, стабільний); моновольтинні і полівольтинні види, гомеостаз, дисперсія, рівноважні і опортуністичні популяції.

7.1. Фази розвитку популяції

Популяція як надорганізмова біологічна система не може залишатися незмінною, піддаючись впливу загальнобіологічних закономірностей розвитку, внутрішньопопуляційних і міжпопуляційних стосунків, впливу антропогенного і абіотичних факторів.

Під динамікою популяції розуміють зміни її чисельності і щільності, вікової структури і темпів росту, які відбуваються в часі та в просторі. Вивчення ходу розвитку популяції окремих видів в різних умовах території ареалу має важливе теоретичне і практичне значення для пізнання біологічних властивостей виду, шляхів його використання, відтворення ресурсів і охорони генофонду. На особливу увагу заслуговує вивчення впливу антропогенного фактору і визначення експлуатаційних норм популяції.

У розвитку кожної популяції можна виділити три фази: росту, спаду і рівноваги (рис. 7.1).

Тривалість популяційних фаз у різних видів різна. Наприклад, у білої миші: ріст – 160 тижнів (21,3%), спад – 213 тижнів (28,3%), рівновага – 379 тижнів (50,4%).



Рис. 7.1. Зміна чисельності особин при інтродукції невеликої популяції у нове сприятливе середовище (наприклад, популяція кролика в Австралії).

Фаза росту характеризується приростом чисельності особин і високою швидкістю її росту. Швидкість росту трактують як число особин, на яке зросла популяція за досліджуваний період. Її можна визначити за формулою:

$$V = \frac{N_1 - N_0}{t}, \quad (7.1)$$

де V – швидкість росту чисельності популяції,

N_0 – кількість особин на момент початку досліджу,

N_1 – кількість особин на кінець досліджу,

t – час періоду досліджень.

Оскільки в різні роки, в різний час, в різні періоди життя популяції швидкість її росту неоднакова, більш об'єктивним параметром оцінки динаміки чисельності є **темп росту чисельності популяції**, що визначається як *середній приріст числа особин* (ΔN), властивий

даній популяції за рік чи інший період часу (Δt), встановлений на основі кількарічних спостережень.

Необхідно також враховувати біологічний період відтворення, що є важливою ознакою виду. Адже різні види організмів в різному віці досягають статеві зрілості і дають різну кількість нащадків, що є особливістю виду. Чим оптимальніші умови для розмноження і виживання потомства, тим більшим буде приріст чисельності популяції.

Фаза спаду темпів росту популяції характеризується зниженням чисельності особин протягом певного часу. Така фаза є теж неодмінною умовою динаміки популяції і одним із показників її стану в певний період розвитку. Спад може бути пов'язаний як з біологічними особливостями виду, етапом життєвого циклу його особин, співвідношенням смертності і народжуваності, чисельністю хижаків і паразитів, так і з ємністю середовища та його несприятливими умовами.

Фаза рівноваги популяції – це період, коли середня чисельність популяції залишається на одному рівні. Вона настає тоді, коли смертність і народжуваність зрівноважуються, а умови середовища залишаються досить стабільними. Такий період у молодих прогресуючих популяціях настає тоді, коли вона досягає оптимальної чисельності, щільності та структури і не піддається різкому впливу біотичних і абіотичних факторів.

Досить тривалою фаза рівноваги може бути у сформованих стабільних популяціях, в яких злагоджено діють механізми саморегуляції, що забезпечують гомеостаз.

7.2. Типи динаміки популяції

Характер змін популяції залежить від коливань показників, що їх визначають, та біологічних властивостей виду. Нерівномірний хід динаміки популяції відображає її сезонні і багаторічні зміни. Виділяють три основні типи динаміки популяції, які стосуються, в основному, змін чисельності як найважливішої ознаки.

1. **Відносно спокійний тип** (рис 7.2–А). *Характеризується невеликим діапазоном коливань чисельності популяції в різні роки.* Він властивий видам з високою здатністю до виживання, низькою плодючістю, великою тривалістю життя, складною віковою структурою, розвиненою турботою про потомство. Така повільна динаміка спостерігається у великих ссавців і птахів та багатьох видів безхребетних.

2. **Сезонний тип динаміки популяції** (рис 7.2–Б). *Проявляється у щорічній закономірній сезонній зміні чисельності.* Загальна чисельність її зростає з весни до середини літа. Взимку чисельність таких популяцій різко зменшується або ріст її зовсім припиняється. Найбільше сезонні зміни чисельності вираженні у видів з коротким життєвим циклом або з сезонними міграціями.

3. **Багаторічний тип динаміки популяції зі спалахами розмноження** (рис 7.2–В) *характеризується великим розмахом коливань чисельності особин у різні роки.* Так, непарний шовкопряд в північній межі свого ареалу, де він зустрічається рідко, в окремі роки розмножується надзвичайно масово.

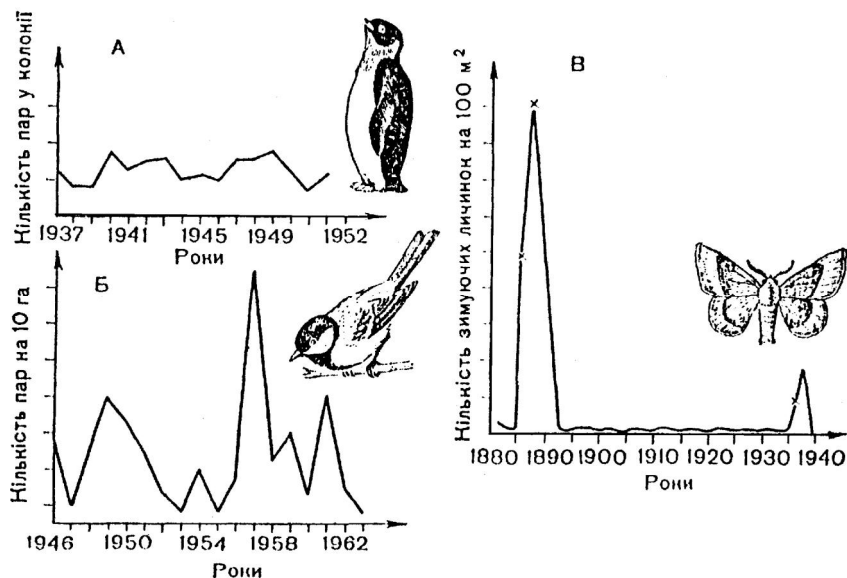


Рис. 7.2. Основні типи динаміки популяцій
(за М.Уільямсом, 1975).

Коливання чисельності окремих популяцій: А – пінгвіна великого;
Б – великої синиці; В – зимуючої гусені соснового шовкопряда.

Спалахи розмноження і відповідно вибухи росту чисельності популяцій притаманні багатьом видам паразитів, що супроводжуються епідеміями, епізоотіями і епіфітотіями. Вони не тільки створюють загрозу здоров'ю людей, тварин, рослин, а й різко знижують чисельність окремих видів у природі та поголів'я порід сільськогосподарських тварин і сортові ресурси рослин. У роки, сприятливі для розмноження тих чи інших видів паразитів та шкідників, великих збитків зазнає сільське та лісове господарство. Варто нагадати, якими є наслідки від масового розмноження сарани, дубового шовкопряда, гриба фітофтори і багатьох інших, причиною їх є сама людина. Це ще раз підтверджує важливість екологічних принципів практичної діяльності людини.

7.3. Типи росту чисельності популяції

Популяція будь-якого виду потенціально здатна до необмеженого зростання чисельності в ідеальних умовах. Швидкість її зростання за цих умов буде залежати лише від біотичного потенціалу особин даного виду. В природі, як уже наголошувалося, біотичний потенціал популяції повністю не реалізується.

Загальні зміни чисельності залежно від дії різних факторів відображені в чотирьох її типах: показниковий, логістичний, циклічний і стабільний.

Показниковий тип росту чисельності (рис. 7.3) характеризується інтенсивним зростанням чисельності у геометричній прогресії (експоненціально) за умов відсутності лімітуючих факторів.

Однак, безмежне розмноження приховує в собі й велику небезпеку для будь-якої популяції, оскільки може призвести до швидкого підриву ресурсів середовища, нестачі їжі, сховищ, простору тощо. А це неминуче викличе загальне послаблення популяції. Перенаселеність несприятлива для будь-якого виду.

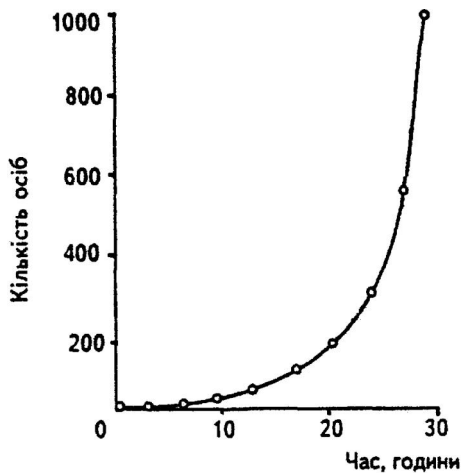


Рис. 7.3. Експоненціальний ріст популяції, що не лімітується у своєму розвитку умовами оточуючого середовища.

Зміну кількості особин за одиницю часу показано в лінійному масштабі.

Таку криву росту називають експоненціальною, вона має J-подібну форму.

В основі цього типу лежить здатність організму надзвичайно швидко відтворювати собі подібних. Але для такого інтенсивного розмноження потрібні не тільки відповідний біотичний потенціал, а й відповідні оптимальні умови. Цей тип росту чисельності був відтворений у дослідях російського еколога Г.Гаузе (1945) в лабораторних умовах із тувфелькою (*Paramecium caudata*), яка розмножується нестатевим способом (поділом на дві особини). Його можна виразити рівнянням **темпу росту популяції за одиницю часу**:

$$\frac{N_1}{N_0} = R, \quad (7.1)$$

де N_0 – початкова щільність популяції,

N_1 – щільність популяції через певну одиницю часу,

R – величина, на яку кожна щільність (N) може вирости за певну одиницю часу.

Збільшення кількості особин за одиницю часу

$$N^t = N_0 \cdot R^t.$$

Такий експоненціальний ріст чисельності популяції продовжується до досягнення максимуму, після чого починають діяти лімітуючі фактори середовища і ріст популяції раптово припиняється. Цей тип росту чисельності популяції можна графічно описати J-подібною кривою. У природних умовах такий тип не спостерігається.

Логістичний тип росту (рис. 7.4) *властивий популяціям, які починають заселяти територію*. Їхній ріст графічно виражається S-подібною (сигмоподібною) кривою. Збільшення чисельності популяції відбувається спочатку повільно, потім досить швидко, а згодом, під впливом лімітуючих факторів середовища, ріст її чисельності поступово сповільнюється і настає відносна рівновага.

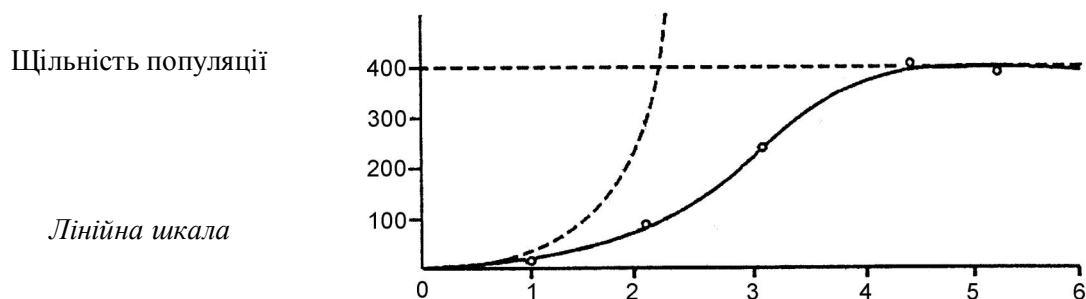


Рис. 7.4. Сигмоподібний ріст популяції, розвиток якої лімітують умови оточуючого середовища.

Пунктирна лінія відображає експоненціальний ріст популяції з тою ж швидкістю, але без обмежуючого впливу оточуючого середовища.

У популяціях такого типу можна виділити три етапи. На початковому етапі ріст популяції ще майже не залежить від ресурсів їжі та простору і відбувається високими темпами. Протягом середнього етапу на ріст популяції проявляється вплив лімітуючих факторів середовища, від чого сповільнюються темпи росту популяції внаслідок зменшення народжуваності, або збільшення смертності, або з обох цих причин. На останньому етапі ріст чисельності популяції стабілізується на рівні допустимої в природних умовах. Цей тип росту властивий популяціям багатьох видів ссавців та людині.

Така залежність була вперше передбачена французьким математиком Верхюльстом у середині минулого століття для населення людей, а пізніше доведена англійцем Перлом (Perl R., 1925, 1927) для популяції тварин у середовищі, де кормові ресурси мають певну межу заповнюваності.

Циклічний тип характеризує динаміку чисельності популяції, яка регулярно, через певний період часу повторюється під впливом циклічних змін умов у середовищі її існування (коливання температури, холодні і теплі зими, сухе тепле, вологе прохолодне літо тощо). Більшість екологів схиляється до думки, що циклічні зміни чисельності популяції пов'язані також із взаємодією хижак – жертва. Прикладом циклічного типу росту, який подається в екологічній літературі, може слугувати періодичне зростання чисельності рисі і зайця-біляка у хвойних лісах Канади. Регулярні підйоми і спади чисельності зайця-біляка через кожні 9–10 років пов'язані з відповідними коливаннями чисельності хижака-рисі, яка живиться зайцями. Як тільки чисельність зайців критично зменшується, гине від голоду і рись. При надлишку їжі і малій кількості хижаків зайці знову швидко розмножуються.

На думку інших спеціалістів, які аналізували детально хід росту популяції цих тварин, циклічність у динаміці їх чисельності може бути пов'язана також із періодичними зниженнями якості і кількості рослин, якими живиться заєць. це призводить до скорочення популяції зайця (і відповідно популяції рисі), створюючи умови для відновлення рослинності.

Такі циклічні коливання чисельності властиві багатьом видам дрібних гризунів (в урожайні і неврожайні роки злакових культур).

Стабільний тип (рис. 7.5) охоплює популяції, які розвиваються у сталих умовах середовища і мають вироблений механізм регулювання чисельності. Відносна незмінність умов середовища може забезпечити відповідну рівновагу чисельності і виживання видів, які впливають один на одного в складі екосистеми. Механізм підтримання стабільності популяції проявляється у знищенні частини особин або зменшенні чи збільшенні народжуваності кожною особиною.

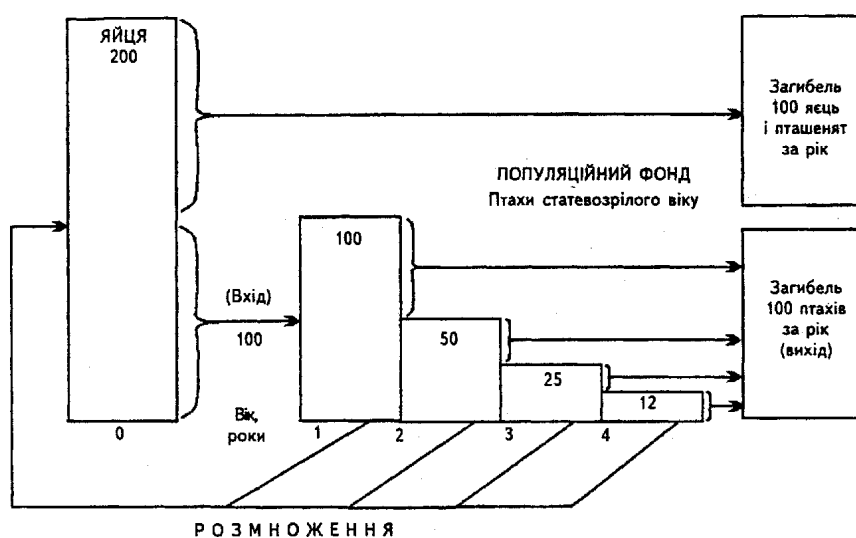


Рис. 7.5. Рівноважний стан популяції птахів.

Усереднені дані для 200 птахів віком статевої зрілості, розподілених на 100 га лісу. З цієї кількості 120 птахів гніздуються 60 парами і дають 200 яєць щорічно. Припускається, що щорічна смертність становить 50% у кожному віковому

класі, а також для яєць і пташенят.

Таким чином, популяційний фонд птахів віку статевої зрілості протягом кожного року отримує 100 молодих особин і губить 100 старих птахів. Таке співвідношення дає змогу кількості птахів популяції лишатися відносно постійною (за В.Кучерявим, 2000).

Досягнення і підтримання відносної стабільності популяції у різних видів здійснюється по-різному. Одні з них є стабільними при досягненні і збереженні верхньої межі її чисельності. Багато видів продовжують своє існування при нижній межі чисельності, оскільки залежність від щільності запобігає їх вимиранню. Механізми регулювання відносної стабільності популяції окремих видів в умовах природних угруповань є наслідком дії природного добору.

Зміни чисельності популяцій у різні періоди та в різних умовах залежать від біотичного потенціалу, народжуваності, смертності, а також міграції особин.

Біотичний потенціал видів у природі реалізується лише частково, тому його величина буде залежати від виживання народжених. Реальний біотичний потенціал визначається різницею між народжуваністю і смертністю особин. Відповідно, реальний приріст популяції (r) за певний період часу становитиме різницю між кількістю народжених і загиблих особин у ній:

$$r = b - d.$$

На загальну динаміку чисельності популяції має вплив число особин, що надходять у дану популяцію з інших та емігрують з неї. Однак, вони не повинні враховуватись у такі показники, як темп росту і приріст популяції, бо не пов'язані із розмноженням.

7.4. Фактори, що впливають на чисельність популяції

Важливим фактором, що викликає коливання чисельності популяції є **народжуваність**. Її вплив на чисельність популяції залежить від наявності особин, здатних до розмноження, їх плодючості, частоти генерацій, виживання молоді, співвідношення періоду розмноження до загальної тривалості життя особин виду. Відомо, що **одні види дають за рік одну генерацію нащадків**. Їх називають **моновольтинними**. **Види, що дають кілька генерацій за рік**, називають **полівольтинними**. Такими ж будуть за складом і популяції цих видів. Полівольтинними є дроздофіли, попелиці, які дають до 15 партеногенетичних поколінь.

За кількістю періодів розмноження протягом життя розрізняють види **моноциклічні** і **поліциклічні**.

Моноциклічними є види з **коротким періодом життя і одним періодом розмноження** (вугор, травневий хрущ, однорічні рослини та ін.).

Поліциклічність, тобто **повторні розмноження протягом життя**, властива більшості хребетних та багатьом безхребетним тваринам, багаторічним рослинам.

Щодо **плодючості**, то вона є високою у тих видів, що опинилися в несприятливих умовах (висока смертність, посилений вплив хижаків, відсутність турботи про потомство). У видів, яким властиві різні форми турботи про потомство, плодючість невисока. Такими є більшість видів птахів, ссавців.

Чисельність популяції може змінюватись за рахунок **міграції** особин з іншої популяції та **розселення**. Міграція здійснюється шляхом **вселення** або **виселення** особин з однієї популяції в іншу.

Виселення особин із популяції при надмірній чисельності або внаслідок конкуренції чи поповнення її особинами з інших популяцій називається **дисперсією популяції**. Вона відображає прагнення виду до розширення свого ареалу. Розселювальна дисперсія підвищується при збільшенні щільності, а в період депресії чисельності популяції посилюється процес вселення особин з інших популяцій.

На нових територіях при сприятливих умовах темп зростання чисельності особин популяції спочатку високий. Згодом, при досягненні певної густоти особин, популяція припиняє відтворення. Такий тип заселення нового середовища притаманний видам, для яких

життєво важливим є швидке оволодіння ресурсами. Він спостерігається у нематод, кліщів, деяких видів комах (колорадський жук), тих, що живуть у купах гною, на рослинних рештках. Дрібні нематоди, що населяють кінський і коров'ячий гній, можуть пройти свій життєвий цикл протягом кількох годин, тоді як види, що живуть на своїх сталих територіях, розвиваються в межах двох-трьох тижнів.

Різні фактори, що впливають на популяції, можна поділити за особливостями дії на дві групи:

1. Фактори, вплив яких не залежить від щільності популяції.

Такими є кліматичні фактори, дія яких подібна при різній щільності популяції. Прикладом можуть бути наслідки раптового сильного похолодання навесні, що призводить до загибелі багатьох перелітних птахів, які повертаються з теплих країв.

2. Фактори, вплив яких залежить від щільності популяції.

Такі фактори викликають різні зміни в популяціях з різною щільністю особин. Зв'язок факторів зі щільністю може бути позитивним і негативним. Так, смертність, що переважно зростає із збільшенням щільності, перебуває в прямому зв'язку із щільністю. Народжуваність із збільшенням щільності падає, перебуває в оберненому зв'язку з нею. Внаслідок дії цих факторів настає певна стабільність щільності популяції, при якій популяція припиняє свій ріст. Переважно так діють на популяцію біотичні фактори (конкуренція, хижацтво, захворювання).

Однак, дія залежних і незалежних від щільності факторів може змінювати свій характер у різних популяціях і в межах однієї популяції в різний момент їх росту.

Популяції, які під впливом факторів у процесі свого росту дають регулярні або випадкові вибухи чисельності, називаються **опортуністичними**. Такими є популяції однорічних рослин, багатьох видів комах, в яких спостерігається різке збільшення чисельності навесні та протягом літа, яке після цього значно скорочується.

Популяції, які звичайно перебувають у стані близькому до рівноваги, тобто відповідності щільності і стану ресурсів, називають **рівноважними**. Такими є популяції багатьох хребетних тварин. Вони значно стійкіші, якщо не змінюється кількість ресурсів середовища проживання (рис. 7.5).

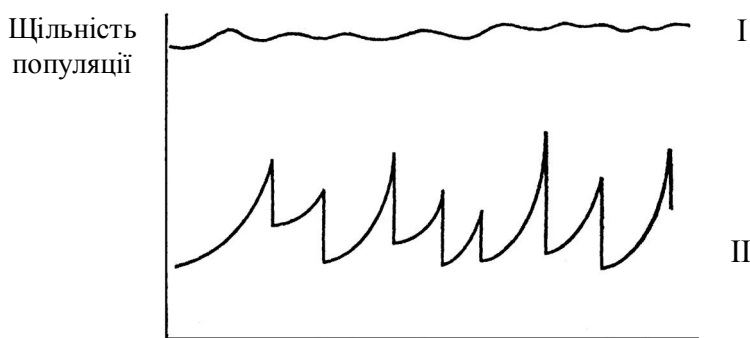


Рис. 7.5. Ріст популяції у рівноважних (I) і опортуністичних (II) видів, що характеризуються нерегулярною катастрофічною смертністю (Е.Піанка, 1981).

Вияснення механізмів, які лежать в основі зміни чисельності популяцій, – дуже важлива екологічна проблема.

Темпи росту чисельності особин із збільшенням щільності знижуються з метою запобігання перенаселенню. Останнє дуже небезпечно для будь-якої популяції, оскільки призводить до швидкого виснаження кормових і територіальних ресурсів, посилює конкуренцію, сприяє розвитку паразитів, послаблює популяцію. Однак, деякі види тільки масовим розмноженням можуть протистояти виїданню їх хижачами та витісненню конкурентами.

Динаміку чисельності популяції та фактори, що її визначають, важливо знати для того, щоб керувати розвитком популяції. Охорона видів базується на положенні про те, що причиною зменшення чисельності популяції та її щільності є надмірна експлуатація.

У природі існує взаємозв'язок коливань чисельності хижака і жертви. Так, за сприятливих умов середовища масово розмножуються рослиноїдні тварини. Це створює відповідний ґрунт для розмноження і росту чисельності хижаків, для яких ці тварини є кормовим ресурсом. Хижаки обмежують чисельність рослиноїдних тварин, поїдаючи їх, через що самі починають голодувати, хворіти і гинути. Через зменшення чисельності хижаків знову створюються умови для розмноження тварин-фітофагів за умови, що для них теж є відповідні рослинні кормові ресурси. Такі коливання чисельності в системі хижак–жертва властиві для всіх без винятку пар хижак–жертва від безхребетних до хребетних тварин.

Вивчаючи популяцію, зміни її чисельності, еколог повинен проаналізувати всі ті процеси, що відбивають взаємодію її особин з навколишнім середовищем, здатність популяції до відтворення, адаптацію до несприятливих умов. При визначенні чисельності популяції необхідно враховувати основні параметри, від яких вона залежить у конкретному середовищі.

Для цього можна скористатися формулою:

$$N_n = N_t + B - D + C - E \quad (7.3)$$

де N_n – кількість особин популяції на даний час;

N_t – кількість особин, які проживали на даній території раніше (наприклад, рік тому);

B – кількість особин, які народилися протягом даного відрізка часу;

D – кількість особин, які загинули за цей час;

C – кількість особин, які вселилися з інших популяцій;

E – кількість особин, які емігрували в інші популяції.

Порівнюючи дані досліджень популяції в різних екологічних умовах, можна робити висновок про механізми впливу зовнішніх факторів на народжуваність, смертність, характер міграції, які визначають чисельність і стан популяції.

7.5. Гомеостаз популяції

Гомеостазом популяції називають *стан підтримання певної чисельності та її саморегуляції*.

Гомеостаз (від грецького *гомео* – такий самий, *стасис* – стан) – термін, який використовують для характеристики здатності біологічних систем протистояти змінам і зберігати стан рівноваги. Вивчення природних механізмів забезпечення рівноваги необхідне для керування розвитком популяції, для пошуку ефективних штучних механізмів, які б не викликали порушення гомеостазу та руйнування популяції в процесі її експлуатації.

Гомеостатичний контроль базується на **принципі зворотного зв'язку**. Існує "позитивний зворотний зв'язок", скерований на "посилення відхилення" у функціонуванні популяції, що необхідні для виживання організмів шляхом збільшення чи зменшення.

Щоб запобігти перенаселенню в даній популяції існує "негативний зворотний зв'язок", що призводить до "зменшення відхилень". Однак, дія гомеостатичних механізмів має межу, за якою посилення позитивного зворотного зв'язку може призвести до загибелі популяції.

Справжній надійний гомеостатичний контроль встановлюється за допомогою природних механізмів, які є результатом еволюційного пристосування до функціонування популяції в мінливих умовах середовища.

Механізми популяційного гомеостазу залежать від екологічних вимог виду і можуть проявлятися у зниженні плодючості або в загибелі надлишку особин. Наприклад, при надмірній густоті сходів частина рослин гине внаслідок пригнічення сильнішими особинами. Встановлено, що при різних нормах висіву насіння густина пагонів на 1 м² спочатку дуже різна, а пізніше в усіх випадках стає однаковою. Це означає, що в рідших посівах з'являються нові пагони, а в густіших – частина сходів гине. У тварин такі жорсткі форми формування оптимальної чисельності особин проявляються переважно в тих випадках, коли запаси життєзабезпечуючих ресурсів різко обмежені. У популяціях хижих ссавців інколи в період

тривалого голодування виникає **канібалізм** (поїдання особин свого виду). У окремих видів здатність до умертвіння конкурентів всередині популяції закріплена еволюцією. Такі явища спостерігаються у комах.

До механізмів, що затримують ріст популяції і підтримують оптимальну чисельність багатьох видів, належить **алелопатія** (хімічні впливи особин). Відомо, що пуголовки виділяють у воду частинки білкової речовини, яка затримує ріст інших особин. Так, один великий пуголовок жаби *Rana pipiens* може затримати ріст усіх інших пуголовків у 75-літровому акваріумі. Вони завершують свій розвиток значно пізніше.

При збільшенні чисельності і щільності заселення території популяції збереження гомеостазу забезпечується шляхом **зміни фізіологічних процесів і поведінки організмів**. Вони врешті-решт призводять до прояву інстинктів **масової міграції** – відбувається виселення більшої частини особин популяції за її межі. Це забезпечує вирішення проблеми перенаселення популяції у місця, сприятливі для розмноження. **Виселення**, як реакція у відповідь на зростаюче ущільнення популяції, притаманне багатьом видам птахів і ссавців.

Крім звичайного виселення, для видів з різним коливанням чисельності характерні масові міграції – **нашестья**. У таких випадках частина особин залишається на території популяції, а молоді особини переселяються масово на інші території.

Зміна щільності популяції на певній її території викликає певні зміни поведінки тварин, їх способу життя. Наприклад, перелітна сарана цистоцерка, яка постійно живе в Індії, Пакистані, Східній Африці, Аравії, в роки масового розмноження, за сприятливих погодних умов, переходить у "стадну" форму життя. При цьому змінюється її зовнішня будова, забарвлення личинок і дорослих особин, їхня поведінка. Перехід від однієї фази до іншої відбувається протягом трьох поколінь і супроводжується певними фізіологічними змінами. "Стадна" форма сарани характеризується підвищеною збудливістю і ненажерливістю. Вона весь час перебуває у стані активності, її личинки рухаються скупченнями-кулигами, а дорослі особини велетенськими зграями розлітаються на тисячі кілометрів від місць постійного проживання. На своєму шляху вони знищують посіви рослин, тому через пересиченість чисельності своєї популяції втрачають джерело харчування і приречені на загибель.

В умовах скупчення у багатьох видів підвищується рівень агресивності, змінюється реакція на особини протилежної статі, на молодняк.

Всі ці різні форми гальмівного впливу на ріст популяції діють до повного виснаження ресурсів середовища, яке є сигналом загрози перенаселення і порушення рівноваги в популяції.

Підсумок розділу 7.

Зміна у структурі, функціонуванні і розвитку популяції є наслідком впливу біотичних і абіотичних факторів та адаптації до умов існування. В основі змін, що відбуваються в популяції, лежать біологічні особливості виду і його прагнення розширити свій ареал, збільшити чисельність та найефективніше використати біотичний потенціал відповідно до умов середовища.

В розвитку популяції спостерігаються періоди росту і спаду, а при досягненні оптимальної для місця проживання щільності настає рівновага, коли народжуваність і смертність майже зрівнюються, чисельність стабілізується, в популяції спрацьовують механізми регуляції чисельності, відповідно до ємності середовища і підтримання стану гомеостазу.

Враховуючи особливості організмів різних видів щодо способу життя і розмноження та їх залежність від умов середовища, популяції окремих систематичних груп чи видів живих організмів характеризується різними змінами – сезонними чи багаторічними.

Загальні зміни популяції залежать, в основному, від народжуваності, смертності, статеві та вікової структур і ємності середовища, що спонукають до міграції особин. Залежно від цих факторів ріст чисельності популяції носить характер логістичного, циклічного чи стабільного типів, але рідко спостерігається бурхливий ріст експоненціального показникового типу за відсутності в природі відповідних для цього ідеальних умов.

При вивченні динаміки чисельності популяції, що важливе для визначення обсягу її експлуатації, необхідно визначити ті основні показники, що найбільше впливають на її ріст.

Динаміка чисельності популяцій має важливе значення для методів збереження рідкісних та малочисельних видів. Щоб зберегти популяцію, обмежують її використання, видаляють ті види з екосистеми, для яких дана популяція є поживою.

Раціональне використання популяції – це вилучення оптимальної кількості особин, що не порушить її репродуктивну здатність.

Перевірте себе.

1. У чому проявляється динаміка популяції?
2. Які фази розвитку властиві популяціям? Чим вони характеризуються?
3. У чому полягають особливості відносно-спокійного, сезонного і багаторічного типів динаміки популяцій?
4. Що таке спалах розмноження і яке його значення для виду та практики сільського господарства?
5. Назвіть типи росту чисельності популяції, їх особливості.
6. Чому в природі не реалізується біотичний потенціал виду?
7. Які види називають моновольтинними, полівольтинними?
8. У чому суть моноциклічності і поліциклічності розмноження?
9. Які фактори найбільше впливають на чисельність популяції?
10. Що таке дисперсія популяції?
11. У чому суть міграції? Як вона відбувається?
12. Що таке гомеостаз і яке його значення для популяції і виду?
13. Назвіть основні механізми, якими в природі підтримується гомеостаз популяції.
14. Обґрунтуйте, за яких умов можна експлуатувати популяцію: а) досить інтенсивно; б) помірно і періодично; в) не можна зовсім використовувати?
15. Що означає раціональне використання популяції?
16. Що необхідно враховувати при плануванні експлуатації популяцій та охороні цінних і рідкісних видів у природі та порід тварин і сортів рослин (малочисельних)?

Розділ 8. РЕГУЛЯЦІЯ ЧИСЕЛЬНОСТІ ПОПУЛЯЦІЇ

Основні терміни і поняття: регуляція, стабільність популяції, модифікуючі і регулюючі фактори, інформаційні зв'язки, резорбція, ємність середовища, опір середовища.

Популяція розвивається в напрямку досягнення стану стабільності і саморегуляції.

Регуляція росту популяції – це прагнення до відновлення величини, яка відповідає стану рівноваги.

Стабільність популяції – це прагнення зберегти свій відповідний розмір постійним.

Регуляція чисельності особин популяції здійснюється в межах тієї екосистеми, в яку вона входить. У простих за своєю структурою екосистемах, які піддаються впливу незвичайних або нерегульованих зовнішніх факторів, чисельність популяції залежить від погоди, стихійних явищ, забруднення середовища тощо. В екосистемах зі складною структурою регуляція здійснюється за рахунок біологічних факторів і біоценотичних зв'язків.

Як уже зазначалось у розділі 7, фактори, які мають регулюючий вплив на популяції, об'єднують у дві групи: 1) незалежні від щільності популяції і 2) залежні від щільності популяції. Першу групу факторів називають ще **модифікуючими**, оскільки вони викликають зміни в чисельності популяції, але самі не зазнають від цього змін. Такими є абіотичні фактори (кліматичні, ґрунтові та інші). Так, різкому зростанню чисельності, можливому спалахові розмноження особин і, відповідно, перенаселенню зайнятої популяцією території можуть сприяти *погодні умови*. Таке явище спостерігається у деяких паразитів (гриба *Phytophthora infestans*, вірусів грипу та ін.), шкідливих комах (колорадського жука, травневого хруща, комарів, сарани), які за сприятливих умов дають спалахи чисельності, чим завдають великої шкоди народному господарству і природі.

Негативна дія модифікуючих факторів знижує чисельність популяції і може стати причиною повного її зникнення. Неприятлива погода (сувора зима, ураган, засуха, повені, лісові і торфові пожежі) можуть знищити значну частину особин популяції незалежно від її щільності (рис. 8.1).

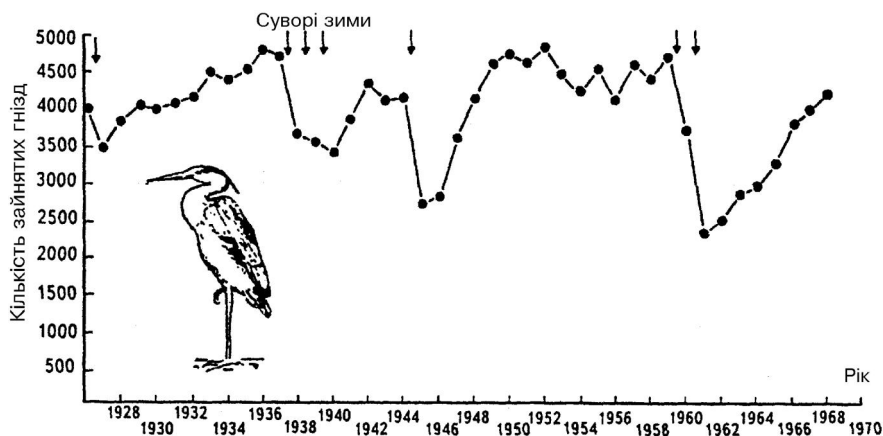


Рис. 8.1. Динаміка чисельності чапель (*Ardea cinerea*) в Англії і Уельсі (за кількістю зайнятих гнізд) залежно від змін умов середовища.

В суворі зими чисельність чапель помітно зменшується, оскільки вони не можуть добути достатню кількість риби, коли ставки і озера замерзають.

Фактори, які перебувають у прямій залежності від щільності популяції, називають **регулюючими**. Вони не тільки змінюють, а й відрегульовують чисельність популяції і самі зазнають певних змін. Ці фактори вважаються одним із головних механізмів, які запобігають

перенаселенню і сприяють встановленню стійкої рівноваги. До регулюючих належать ті біотичні фактори, механізм дії яких виражається через конкуренцію, хижацтво, паразитизм (рис. 8.2). Зокрема, важливе значення мають **інформаційні зв'язки**. При надмірній щільності популяції у ній спостерігається зниження інтенсивності розмноження, підвищується смертність молодняку, зменшується кількість самок, які беруть участь у розмноженні. У деяких видів ссавців відбувається розсмоктування ембріонів – **резорбція**; у птахів знижується несучість.



Рис. 8.2. Пороги і зони активності основних механізмів регуляції чисельності комах (за Г.О.Вікторовим, 1967).

Одним із факторів, який обмежує чисельність популяції, є **хижацтво**. Спеціалізований хижак, який живиться тільки одним видом жертви, може утримувати чисельність популяції протягом певного часу на дуже низькому рівні.

Неспеціалізовані хижаки, жертвами яких є тварини різних видів, легко переключаються з одного виду на інший, мають менший вплив на чисельність популяції кожного з цих видів. Такими є вовки, лисиці, тигри, леви, рись та ін.).

Частіше у природі чисельність популяції регулюють спеціалізовані хижаки, а неспеціалізовані відіграють лише допоміжну роль.

Аналогічний механізм регуляції чисельності популяції властивий **паразитам**. Різко знизити чисельність своїх господарів здатні спеціалізовані паразити з високим репродуктивним потенціалом. До таких належать збудники захворювань.

Оскільки члени кожної популяції займають одну і ту ж екологічну нішу, вони однаковим способом використовують одні і ті ж ресурси, тому між ними виникає **внутрішньопопуляційна боротьба**. Її наслідком є скорочення чисельності популяції. **Конкуренція між популяціями різних видів** проявляється у двох аспектах: *пасивне* використання різними видами одних і тих же ресурсів і *безпосереднє* пригнічення одного конкуруючого виду іншим.

Іноді міжвидова конкуренція може бути такою гострою, що один із видів вимирає.

Отже, **конкуренція за простір, їжу та інші життєвонеобхідні ресурси є лімітуючим фактором, який визначає максимальну щільність популяції**. Якщо вона з якихось причин впаде нижче допустимого рівня, тоді спостерігається зростання кількості молодих статевозрілих особин, і чисельність популяції знову відновлюється. Сильна конкуренція найчастіше спостерігається там, де контакт між популяціями встановився недавно, або, коли в екосистемі відбулися значні чи раптові зміни. Тому непродумане або раптове втручання людини в природу нерідко призводить до небажаних наслідків.

Регуляція чисельності популяції, можливих її сильних коливань має важливе значення для її розвитку і стійкого функціонування в межах екосистеми. Природним добром закріплені найрізноманітніші регуляторні механізми, які перешкоджають катастрофічно високому збільшенню чисельності популяції. Механізми регуляції росту популяції не спрацьовують у тому випадку, коли вид інтродукується на нову територію, де є ресурси, що ще не використовувались, і відсутні негативні стосунки його з іншими видами. Таку ситуацію спостерігають у модельних системах типу "хижак–жертва", "паразит–господар" і описують рівнянням Лотки-Вольтерра.

Так, в експериментальній мікросистемі паразит–господар сильні коливання чисельності спостерігались у випадку, коли господаря і паразита поміщали разом в обмежене штучне середовище. Коли обидва ці види попередньо протягом двох років існували сумісно і їх чисельність піддавалась сильним коливанням, у них виробився екологічний гомеостаз, чисельність стабілізувалась на певному рівні.

У природі негативні стосунки видів теж зменшуються, якщо екосистема є досить стабільною і її просторова структура забезпечує можливість взаємного пристосування популяцій різних видів. Однак, у реальному світі трапляються випадки, коли така взаємна адаптація їх в нових угрупованнях не виробляється. Тому зберігається загроза, що негативна взаємодія може стати причиною вимирання однієї з популяцій чи навіть виду.

Таких прикладів немало. Якщо підрахувати хвороби, види паразитів і комах-шкідників, які завдають величезних збитків сільському господарству, і найбільш небезпечних для людини, то виявиться, що у більшості випадків винна сама людина, яка багатьох з них занесла на нові території, де вони легко знайшли нового господаря або жертву і успішно розвиваються.

З цього можна зробити висновок, що епідемії, епізоотії, епіфітотії часто викликаються:

- раповим або швидким вселенням організмів з високим репродуктивним потенціалом в екосистему, в якій відсутні або слабо діють механізми регуляції його чисельності;
- різкими або дуже сильними змінами середовища, які певним чином порушують здатність екосистеми до саморегуляції;
- у багатьох випадках причиною є людина, яка порушує природну рівновагу і взаємозв'язки між популяціями в екосистемах швидко і в значних масштабах.

Отже, необхідно уникати створення в екосистемах нових негативних взаємодій, не порушувати різко їхню структуру і рівновагу.

Особливу зацікавленість викликають організми, що займають проміжне положення між хижаками і паразитами. Людина навчилася штучно розводити деяких паразитичних комах і використовувати їх для регуляції різких спалахів комах-шкідників. Біологічні методи боротьби, зокрема використання паразитів, повинні стати основними. Спроби використати з цією метою **великих неспеціалізованих хижаків** виявились безуспішними.

Вивчення взаємодії паразитів і господаря, механізмів регуляції їх чисельності, методів негативних впливів на чисельність паразитів, їх розвиток і поширення мають безпосереднє практичне значення для медицини.

Визначальним лімітуючим фактором росту чисельності популяції є **ємність середовища**. *Вона визначається числом особин, яких дане середовище може забезпечити життєвонеобхідними ресурсами протягом тривалого періоду.*

*Сукупність лімітуючих факторів, які обмежують ріст популяції, називають **опором середовища** (рис. 8.3).*

Рівновага в природних популяціях підтримується в межах певного середнього діапазону. Це пов'язано з тим, що фактори опірності середовища залежать від щільності популяції. Якщо щільність зростає, опір середовища збільшується, у зв'язку з цим збільшується смертність і ріст чисельності припиняється або навіть починає знижуватися. Із зменшенням щільності популяції опір середовища і його ємність є основними лімітуючими факторами росту популяції. На особливу увагу заслуговує вивчення механізму регуляції чисельності популяцій, яким загрожує вимирання. Особливо це стосується видів, що представлені лише однією популяцією. Різкий спад чисельності популяції таких видів може призвести до повного їх зникнення.

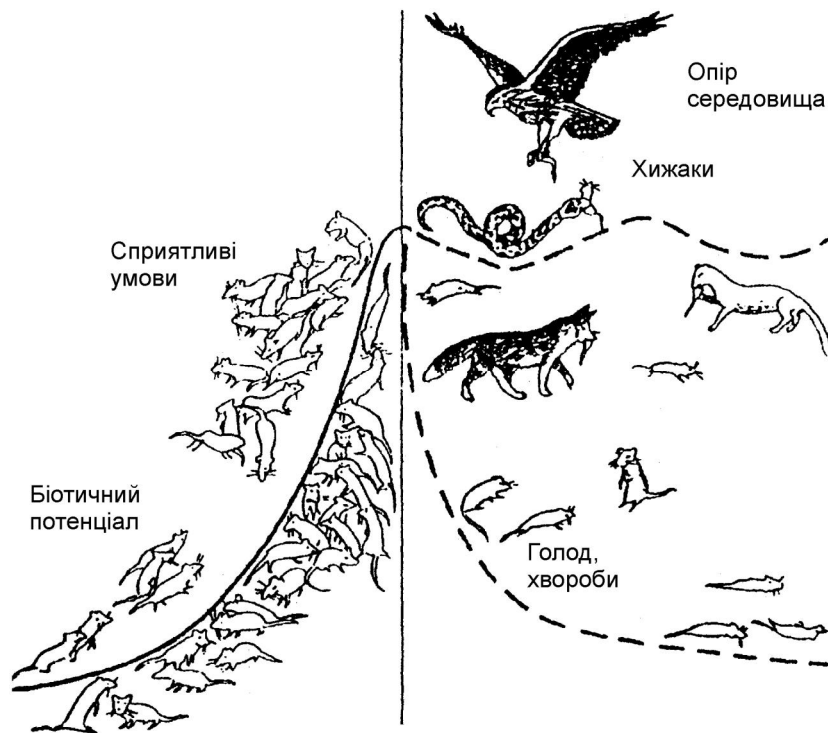


Рис. 8.3. Лімітуючі фактори росту популяції.

За популяційним спалахом внаслідок дії опору середовища зростає смертність. Крива чисельності виходить на плато, або навіть різко йде вниз, якщо популяційний вибух чисельності викликав виснаження життєвонеобхідних ресурсів території (екосистеми).

Важливим регулюючим фактором чисельності є **антропогенний вплив** – стихійна та цілеспрямована діяльність людини. Вона може проявлятися в безпосередньому винищенні певної частини особин популяції або в руйнуванні середовища їх проживання чи зміні його. В культурних екосистемах регулюючий вплив людського фактору на чисельність популяції скерований на створення оптимальних умов для росту культурних рослин.

Динаміку чисельності популяції і механізми її регуляції важливо знати для того, щоб керувати розвитком популяцій і визначати норми їхньої експлуатації без шкоди для них і виду. Щоб зберегти популяцію, особливо це стосується цінних та малочисельних видів, необхідно обмежити її використання, вилучаючи таку кількість особин, яка не порушить репродуктивну здатність популяції.

Таблиця 8.1.

Показники, що свідчать про загрозу вимирання видів тварин

Показники	Види, яким загрожує вимирання	Види, що знаходяться у відносній безпеці
Розміри особин	Великі	Дрібні
Спосіб життя	Хижачи	Рослиноїдні Комахоїдні Капрофаги Сапрофаги
Діапазон пристосувань	Стенобіонтні	Еврибіонтні
Розміри ареалу	Обмежений	Широкий
Реакція на присутність	Уникають сусідства з людиною	Переносять сусідство з людиною

людини		
Особливість поведінки	Не здатні адаптуватися до раптової небезпеки, створеної людиною	Уникають небезпеку, викликану сусідством з людиною
Величина популяції	Одна велика або декілька малочисельних	Декілька середніх популяцій
Господарське значення	Об'єкти полювання, промислу, хутрові, декоративні	Не мають особливого практичного значення

Підсумок розділу 8.

Чисельність популяції в природі залежить від комплексу багатьох абіотичних і біотичних факторів. Ті з них, що обмежують ріст популяції, називають лімітуючими. **Сукупність лімітуючих факторів** називають **опором середовища**.

У природних популяціях чисельність підтримується в межах середньої. Щоб чисельність залишалася постійною, в середньому, від кожної пари повинно виживати по два нащадки і доживати до репродуктивного віку. У випадку, коли чисельність популяції різко зростає, в дію вступають природні механізми регуляції і зростає вплив лімітуючих факторів (знижується народжуваність, зростає смертність, зростає вплив внутрішньовидової конкуренції, чисельність спеціалізованих хижаків, паразитів, опірність середовища, зменшується його ємність тощо). Протилежну дію матимуть ці фактори у випадку спаду чисельності популяції. На її ріст впливатимуть стимулюючі фактори, що проявляються відповідно у підвищенні народжуваності і зниженні смертності, повній реалізації біотичного потенціалу, зниженні обмежуючого впливу хижаків, опірності середовища. Підвищується здатність до розселення і освоєння нових територій, вселення особин з інших популяцій цього виду, а також стійкість до несприятливих умов і здатність до виживання в них. Вони сприяють відновленню чисельності популяції.

Регуляція чисельності популяції, її сильних коливань є неодмінною умовою їхнього функціонування і розвитку та збереження виду.

В даний час особливим фактором, здатним різко змінити чисельність популяції, є антропогенний (різка зміна середовища проживання, екстенсивна експлуатація, акліматизація та інтродукція нових видів).

Перевірте себе:

1. Що треба розуміти під регуляцією та стабільністю чисельності популяції?
2. Що таке модифікуючі і регулюючі фактори?
3. Назвіть фактори, які обмежують ріст популяції?
4. Які механізми спрацьовують у випадку надмірної щільності?
5. Які фактори і механізми сприяють відновленню чисельності популяції?
6. В чому проявляється вплив людини на популяцію?
7. Який із наведених нижче факторів з найменшою вірогідністю може залежати від щільності популяції і обмежує її чисельність: а) паразитизм; б) нагромадження відходів; в) хижацтво; г) суворя зима; д) конкуренція.

8. Чисельність популяції з року в рік залишається постійною за умови, що: а) кожен рік гине приблизно однакове число особин; б) організми розмножуються інтенсивніше при меншій щільності популяції, ніж при більшій; в) різні фактори середовища протидіють високому репродуктивному потенціалу; г) організми припиняють розмноження після того, як чисельність популяції перевищить середній рівень.

Виберіть потрібні фактори.

9. Популяція може рости експоненціально: а) якщо єдиним обмежуючим фактором є їжа; б) якщо вперше потрапляє у сприятливе незайняте середовище; в) тільки у випадку відсутності хижаків; г) тільки у лабораторії.

Виберіть потрібні фактори.

10. Якщо вам доведеться розробляти програму біологічної боротьби з якимось конкретним шкідником, то ви виберете спеціалізованого чи неспеціалізованого хижака?

11. Що означають поняття: ємність середовища і опір середовища?

Поміркуйте над такими питаннями:

1. На даний час хвилює питання різкого скорочення чисельності деяких видів рослин і тварин, яким загрожує вимирання. Чому?

Назвіть відомі вам такі види нашого регіону і причини скорочення їх ареалу і чисельності.

2. Демографічні вибухи і нерегульований ріст чисельності населення. В чому їх небезпека? Які фактори стимулюють ріст народонаселення?

Охарактеризуйте ріст народонаселення в Україні. Які фактори на нього впливають?

3. Як зберегти видове багатство дикорослих рослин і деяких тварин регіону та сорти культурних рослин і породи свійських тварин на рівні достатньої чисельності в умовах різних форм господарювання?

Розділ 9. ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНІ СТОСУНКИ ТА ВЗАЄМОДІЯ ПОПУЛЯЦІЙ

Як між особинами однієї популяції, так і між різними популяціями існують певні зв'язки та стосунки, які мають позитивний або негативний вплив на стан кожної з них.

Позначивши сприятливий вплив знаком (+), а несприятливий – знаком мінус (–), відсутність впливу нулем (0), можна відповідно охарактеризувати всі ці типи (табл. 9.1):

1. Взаємовигідний зв'язок, вплив його на обидві взаємодіючі популяції позитивний (+, +). Такий тип взаємодії називається **мутуалізмом**, а у випадку непостійного зв'язку – **протокооперацією**.

2. Несприятливий вплив взаємодії на обидві популяції (–, –). Він носить характер **конкуренції**.

3. Взаємодія між популяціями, за якої одна з них несприятливо впливає на іншу, отримуючи від цього вигоду (+, –). Такий тип стосунків називається **хижацтвом**. Близьким до нього є **паразитизм**, який розглядають як послаблену форму хижацтва.

4. Взаємодія, від якої одна популяція отримує вигоду, а інша не зазнає жодного її впливу (+, 0), носить характер **коменсалізму**.

5. Взаємодія, від якої одна популяція зазнає несприятливого впливу, а друга не піддається жодному впливу з боку першої (–, 0), характерна для **аменсалізму**.

6. Якщо дві популяції не проявляють жодного впливу одна на одну, їхні стосунки називають **нейтральними** (0, 0). Справжній нейтралізм у природі зустрічається рідко, оскільки між такими популяціями можуть існувати непрямі зв'язки.

З наведених типів стосунків між популяціями найпоширенішими в природі є конкуренція, хижацтво і паразитизм.

Як між популяціями, так і між особинами однієї популяції складаються подібні стосунки, зокрема **конкуренція**.

Таблиця 9.1.

Типи взаємодії між популяціями

Тип взаємодії	Популяції видів		Характер взаємодії
	А	В	
Конкуренція	–	–	Одна популяція придушує іншу
Нейтралізм	0	0	Популяції не впливають одна на одну
Мутуалізм	+	+	Взаємодія сприятлива для обох популяцій і є постійною
Протокооперація	+	+	Взаємодія, сприятлива для обох популяцій, але не є постійною
Хижацтво	+	–	Популяція хижака (А) знищує і споживає членів популяції жертви (В)
Паразитизм	+	–	Популяція паразита (А) живе за рахунок членів популяції господаря (В), який зазнає несприятливого впливу
Коменсалізм	+	0	Популяція коменсала (А) отримує вигоду, а популяція господаря (В) не зазнає впливу коменсала
Аменсалізм	–	0	Популяція (А) пригнічується,

9.1. Конкуренція

Основні поняття і терміни: конкуренція (внутрішньовидова, міжвидова, експлуатаційна, інтерферентна, дифузна, безкомпромісна), суперництво, рівняння Лотки-Вольтерри, закон Гаузе, екологічна ніша (фундаментальна, реалізована), екологічне заміщення, екологічна компресія, еволюційна дивергенція, співіснування.

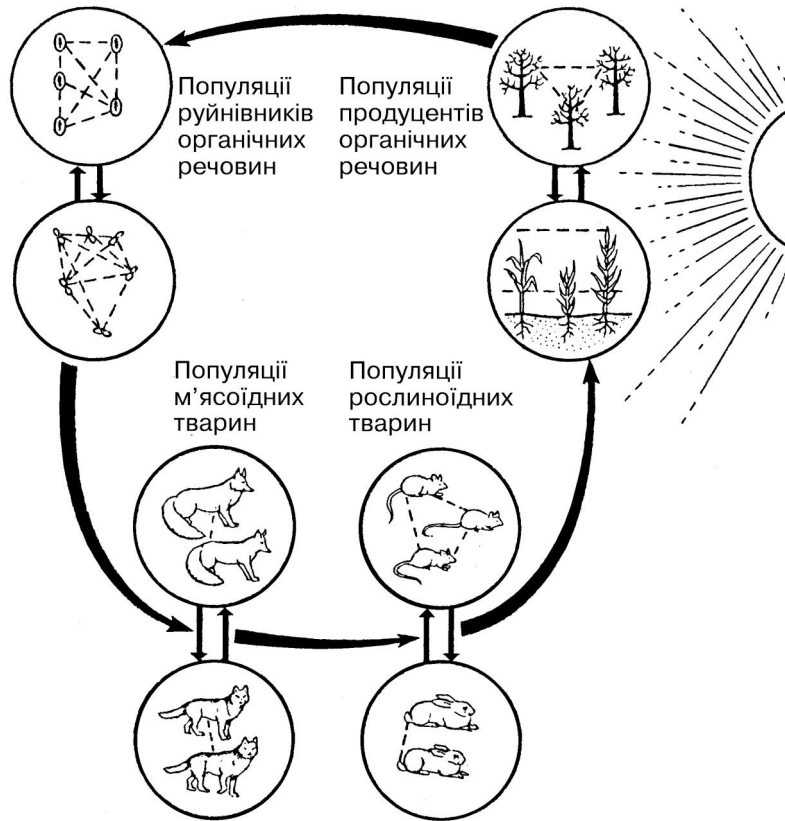


Рис. 9.1. **Форми внутрішньовидових (пунктирна лінія) і міжвидових зв'язків між популяціями екологічно подібних видів (короткі товсті лінії) в ланцюгах живлення (довгі товсті стрілки).**

Конкуренція – це такий тип взаємодії двох популяцій, який негативно впливає на конкуруючі види, внаслідок чого пригнічується їх ріст або слабший із них уступає сильнішому. Конкуренція може виникати між популяціями та всередині популяції, коли вони використовують одні і ті ж територіальні і харчові ресурси, що є в недостатній кількості.

Якщо конкуруючі організми належать до одного виду (в межах однієї популяції), має місце **внутрішньовидова** (внутрішньопопуляційна) конкуренція.

Якщо конкурують особини різних видів, то між ними виникає **міжвидова конкуренція**.

В обох випадках конкуренція призводить до виснаження ресурсів, що несприятливо впливає на обидві конкуруючі популяції. Конкуренція може виникати також в результаті безпосередньо впливу конкурентів один на одного внаслідок продукування токсичних речовин, що зменшує їхню адаптивність.

Конкуренція, що здійснюється шляхом агресивних сутичок або виділення токсинів, називається інтерферентною.

Конкуренція, що виникає внаслідок зменшення доступності спільного ресурсу, називається експлуатаційною. В цьому випадку особини конкуруючих популяцій одночасно використовують одні ресурси.

Оскільки для конкуруючих сторін вигідним є уникнення взаємодії, конкуренція стала сильним еволюційним фактором, який сприяв розділенню ніш, спеціалізації видів і їх розмаїттю. У тих випадках, коли конкуренції не можна уникнути, природний добір сприяв появі і розвитку дивергенції (розходження, виникнення нових адаптивних ознак). Найсильнішою є конкуренція в освоєному, насиченому середовищі. Загальний вплив, який відчуває кожна окрема популяція зі сторони інших популяцій угруповання називають **дифузною конкуренцією**.

9.1.1. Внутрішньовидова конкуренція

Для внутрішньовидової конкуренції характерні свої особливості. Причиною її виникнення є типова ситуація, коли ресурс, за який борються особини популяції, кількісно обмежений. Виникає **жорстка** конкуренція (за територію, кормові ресурси тощо), що спостерігається при високій щільності популяції.

Іншою формою внутрішньовидової конкуренції є **суперництво**, коли одна особина не дає іншій зайняти існуючу територію і використати її ресурси. В цьому випадку можливою є форма **ідеальної** або **безкомпромислої** конкуренції, яка вирішується еміграцією на інші території.

Гострота конкуренції та її вплив на популяцію залежить від щільності, яка визначає частоту і інтенсивність контактів конкурентів.

Внутрішньовидова конкуренція не лише збіднює ресурси і цим призводить до підвищення смертності, затримки росту особин, вона спонукає до самоагресії, канібалізму, зменшує реалізацію потенційно можливого вкладу особини у наступне покоління та розвиток популяції.

Внутрішньовидову конкуренцію між особинами популяції у рослин можна охарактеризувати як боротьбу за світло, тепло, вологу, площу мінерального живлення. В цій конкуренції сильніше розвинені організми, які знаходяться поруч, витісняють слабших зовсім або сильно пригнічують розвиток їх і призводять до поступового відмирання. Саме тому, в агрофітоценозах для зменшення конкуренції і створення оптимальніших умов для росту і розвитку культурних рослин регулюють щільність особин та площу їх мінерального живлення шляхом відповідного типу сівби або прорідження посівів, знищення бур'янів та підбору для змішаних посівів біологічно сумісних видів.

У природних популяціях рослин має місце **самозрідження** – зменшення кількості особин на одиницю площі.

Таке явище відоме лісівникам. Число дерев на одиницю площі зменшується з віком насаджень. Зріджування деревостану відбувається тим швидше, чим більше світлолюбна порода і кращі умови середовища. Останнє пов'язане зі збільшенням темпу росту в добрих умовах і, відповідно, зростанням його потреб, від чого конкуренція стає напруженою (рис. 9.2).

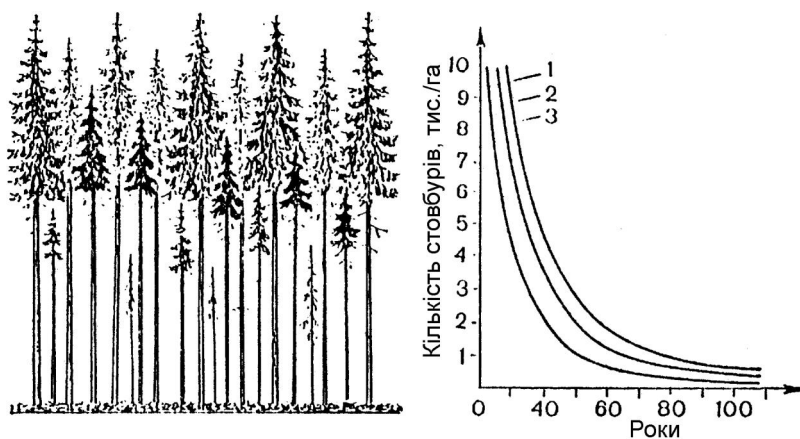


Рис. 9.2. Самозріджування в деревних насадженнях (за Г.Ф.Морозовим, 1928):

А – домінуючі та пригнічені дерева в ялиннику;
 Б – хід зріджування стовбурів з віком у сосни (1), берези (2) і ялини (3).

Прикладом може бути зменшення кількості дерев різних порід з віком. (табл. 9.2).

Таблиця 9.2.

Число дерев на 1 га (за В.М.Сукачовим, 1928)

Назва дерев	Вік, роки					
	20	40	60	80	100	120
Ялиця	13250	3053	1347	816	569	440
Ялина	6720	2380	1170	755	555	465
Сосна	4240	1740	820	545	448	385

За 100 років (від 20-річного до 120-річного віку) виживає, залежно від виду, кожне тридцятье – кожне одинадцяте дерево. До дорослого стану по відношенню до проростків доживає менше однієї тисячної їх. Чим вищий бонітет, тобто якість лісу, тим менше дерев, залишається на певній одиниці площі.

Подібну картину зменшення щільності особин популяції можна спостерігати і в однорічних рослин протягом вегетаційного періоду (рис. 9.3).

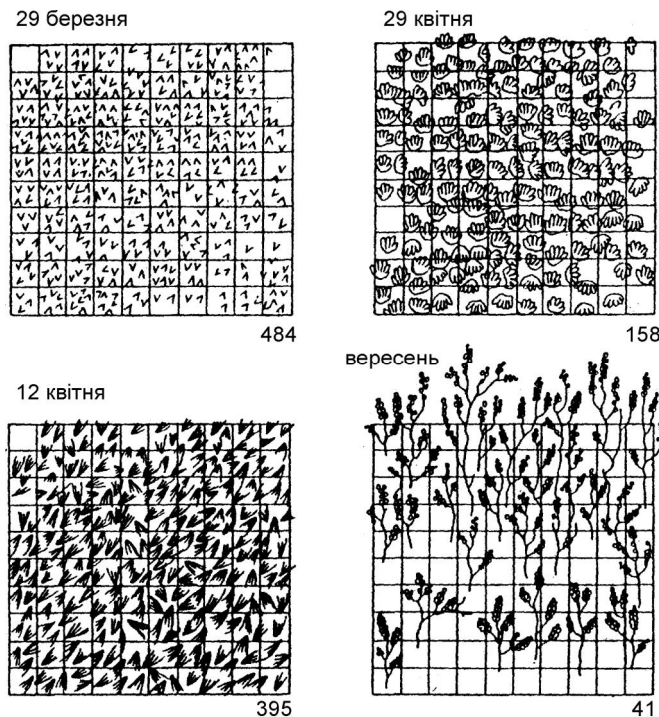


Рис. 9.3. Саморозрідження шведки (*Suaeda splendens*) на ділянках 1 м² (за Закаряном).

Над квадратами – дати спостережень, під квадратами – число особин.

Кожному виду властива своя оптимальна щільність, тобто такий ступінь насичення території популяції його особинами, який забезпечує найкраще відтворення і найбільшу стійкість популяції, знижує гостроту конкуренції.

У тварин різних видів теж в процесі еволюції виробились відповідні адаптивні пристосування до життя в середовищі малонасиченому або густонаселеному особинами популяції.

Виробились відповідні біологічні властивості та стратегія життя, що дають можливість організмам розмножуватись і виживати в умовах "конкурентного вакууму" (відсутності або

невеликої конкуренції). У першому випадку можуть розмножуватись дрібні тварини, їхні нащадки будуть виживати, хоч щільність популяції буде високою.

У другому випадку можуть вистояти в конкуренції за простір і корм великі тварини і відносно такі ж їхні нащадки. Тому основна енергія організмів скерована на конкурентну боротьбу, на підвищення свого виживання, на продукування конкурентноздатних нащадків.

Ці тенденції і стратегія різних видів відображені у двох протилежних типах природного добору: *r*- і *k*-добрі, що розглянуті в розділі 2.

Внутрішньовидову конкуренцію між особинами рослин однієї популяції можна розраховувати за допомогою рівняння Йоди. За цим рівнянням середня величина площі на одну особину (*a*) обернено пропорційна щільності популяції (*d*):

$$d = \frac{1}{a} \quad (9.1)$$

Середня маса на одиницю площі (*y*) є середньою масою рослини (*w*), помноженою на щільність (*d*), *c* – константа:

$$y = wd \frac{c}{\sqrt{a}} \quad (9.2)$$

9.1.2. Міжвидова конкуренція

Популяції різних видів біоценозу перебувають у постійній взаємодії і здійснюють певний вплив одна на одну. Конкурентні стосунки в процесі тривалої міжвидової боротьби є важливим фактором, який регулює просторове розміщення, чисельність і склад видів в угрупованнях. Екологічні ніші видів часто перекриваються і це створює умови для міжвидової конкуренції.

Перекривання ніш відбувається тоді, коли дві конкуруючі одиниці (особини, популяції) використовують одні і ті ж ресурси. *Переважаючі ніші перекриваються частково, тому одні ресурси залишаються спільними, а інші використовуються лише одним із конкурентів. Перекривання ніші вважається повним, якщо дві конкуруючі одиниці характеризуються ідентичними нішами.*

Наукові основи конкуренції розробили незалежно один від одного американські екологи А.Лотка (1925) і В.Вольтерра (1926, 1931). Їх рівняння конкуренції є видозмінене логістичне рівняння Ферхюльста–Пірла, що стосується росту чисельності популяції залежно від її щільності.

Моделльні рівняння конкуренції Лотки–Вольтерри стосуються двох видів (1 і 2).

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - a_2 N_2}{K_1} \right), \quad (9.3)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - a_1 N_1}{K_2} \right), \quad (9.4)$$

де N_1 і N_2 – відповідно чисельність першого і другого виду;

r_1 і r_2 – максимальна швидкість росту видів 1 і 2;

a_1 – коефіцієнт конкуренції, який характеризує гальмівний вплив другого виду на перший;

a_2 – коефіцієнт конкуренції, який характеризує гальмівний вплив першого виду на другий;

K_1 і K_2 – відповідно щільність насичення території першим і другим видом.

З цих рівнянь випливає чотири можливих варіанти конкуренції, які визначаються значеннями коефіцієнта конкуренції і граничної чисельності (табл. 9.3).

В результаті конкурентної взаємодії вид, що має сильніший гальмівний вплив, заставить інший вид переселитися в інше місце. В конкуренції перемагає сильніший і пристосованіший до конкретних умов.

Таблиця 9.3.

Умови взаємодії видів 1 і 2	Вид 1 може стримувати вид 2 при ($K_2/a_2 < K_1$)	Вид 1 не може стримувати вид 2 при ($K_2/a_2 < K_1$)
Вид 2 може стримувати вид 1 при ($K_1/a_1 < K_2$)	Кожен вид може вийти переможцем	Завжди перемагає вид 2
Вид 2 не може стримувати вид 1 при ($K_1/a_1 > K_2$)	Завжди перемагає вид 1	Жоден з видів не може стримувати інший – стійке співіснування

На думку Слободкіна (1962), теоретично два види могли б співіснувати, якщо б характерні для них коефіцієнти конкуренції були дуже малі порівняно з величинами відношень щільностей насичення ними даної території (K_1/K_2 і K_2/K_1).

У випадку, коли екологічні ніші двох видів не перекриваються, а лише дотикаються, пряма конкуренція між ними неможлива.

Ці рівняння Лотки–Вольтерри можна використати для моделювання взаємодії типу хижак–жертва, паразит–господар та інших форм взаємодії між популяціями двох видів.

Цікаві наслідки конкуренції у рослин дають спостереження за окремими популяціями близькоспоріднених видів у чистих і змішаних посівах. Досліди з двома видами конюшини: *Trifolium repens* – конюшина біла і *T. fragiferum* – конюшина суницевидна, які мають подібні екологічні вимоги, показали, що вони можуть існувати спільно в одному середовищі, але щільність у кожній з них була знижена при збереженні загальної нормальної густоти, як у чистих посівах.

Отже, рівняння конкуренції Лотки–Вольтерри свідчить про те, що **наслідки конкуренції залежать від значень коефіцієнта конкуренції і граничної чисельності**. Необхідно також враховувати, що між рослинами і тваринами існують основні відміни: 1) зміна поколінь у рослин триває довго; 2) на ріст і виживання рослин сильніше впливають різні умови середовища, що пов'язане з їхнім способом життя. В умовах високої щільності ріст рослин сповільнюється, вони не досягають повного розвитку.

Конкурентні стосунки можна описати трьома пробними моделями, які відповідно описують три види конкуренції:

1. Недосконалу конкуренцію, коли міжвидова конкуренція є лімітуючим фактором, але не призводить до повного усунення (елімінації) одного з конкурентів із взаємодії.

2. Досконалу конкуренцію, описану моделями Гаузе і Лотки–Вольтерри, коли один вид поступово елімінується (усувається) у процесі конкуренції за спільний ресурс.

3. Наддосконалу конкуренцію, коли ефект пригнічення дуже сильний.

Міжвидова конкуренція пов'язана з різними явищами: співіснування, конкурентне виключення, екологічне заміщення видів, екологічна компресія і вивільнення та еволюційна дивергенція.

Конкурентна міжвидова боротьба в природі дуже поширена. Однак, як відмічає В.П.Кучерявий (2000), часто спостерігається, як на Шацьких озерах Волині плавають із своїми виводками крижні, дикі гуси і лебеді, які живляться рибою. В грабово-букових лісах Розточчя сумісно зростають 19 видів дерев, 24 види чагарників, 72 види трав'янистих рослин. Тому явище співіснування і конкурентного виключення дуже цікаве і слабо вивчене. В лабораторних умовах його досліджував Г.Ф.Гаузе. На одному і тому середовищі культуру двох видів туфельок (*Paramecium aurelia* і *P. caudatum*) вирощували окремо кожен і сумісно (рис. 9.4).

У випадку вирощування окремо, види туфельок підтримували постійну чисельність. При сумісному вирощуванні *Paramecium aurelia* (туфелька золотиста) витісняла *Paramecium caudatum* (туфельку хвостату). Результати лабораторних досліджень стали основою для формулювання **закону конкурентного виключення (закон Гаузе)**, згідно якого *два види не*

можуть довго співіснувати, якщо вони залежать від одного і того ж лімітуючого фактору середовища.

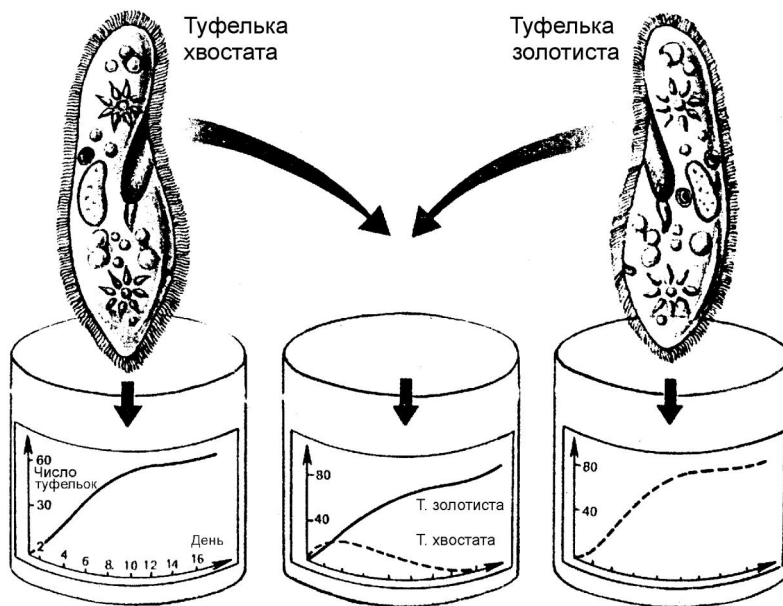


Рис. 9.4. Класична ілюстрація експериментального підтвердження правила Гаузе.

У правій і лівій посудині вирощується по одному виду туфельок, в центральній посудині – обидві культури разом.

Графіки росту чисельності вказують на те, що при сумісному вирощуванні більш конкурентноздатний вид (туфелька золотиста) повністю витісняє туфельку хвостату.

Відкриття принципу конкурентного виключення допомогло встановити, що для співіснування конкуруючих видів в насиченому середовищі необхідні певні екологічні відмінності між ними (рис. 9.5).

Конкуренція в екологічно-відмінних тварин може бути послаблена, завдяки тому, що їх активність припадає на різний час: одні (денні) активні вдень, інші – вночі (нічні). Близько-споріднені (симпатричні) види тварин переважно мають різні харчові потреби, споживають зовсім різну їжу. Наприклад, харчові раціони пустельних ящірок, що належать до різних симпатричних видів, складаються із мурашок, термітів, інших ящірок і рослин.

Аналогічним є приклад про розподіл кормових ресурсів території між різними видами трав'яїдних тварин (рис. 9.6), що дозволяє їм співіснувати на одній території і знижує гостроту конкуренції.

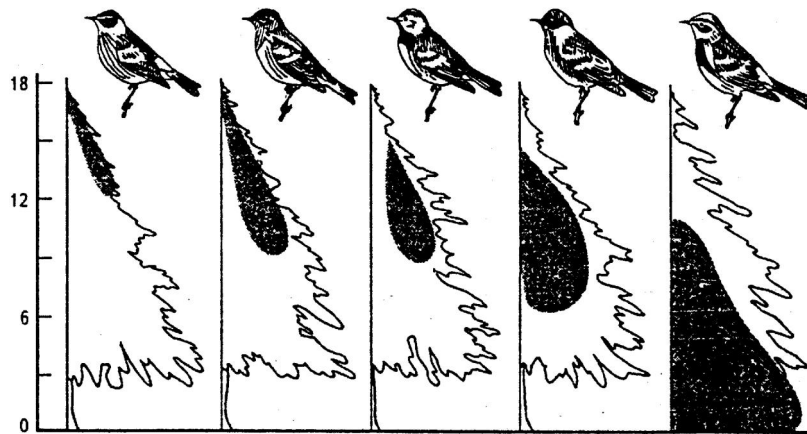


Рис. 9.5. Локалізація місць годування п'яти видів американських славок (*Dendroica*) у смерекових лісах штату Мен.

Кожен з видів збирає поживу з певної частини крони дерева.
Такий розподіл дає їм змогу вживатися в одному місцеперебуванні і уникати конкуренцію.

Внаслідок конкуренції в біоценозі уживаються разом лише ті види, які змогли розійтися у своїх екологічних вимогах, тобто зайняти різні екологічні ніші. Стійке співіснування близьких видів завжди означає, що якісь, інколи досить тонкі відмінності в їхній морфології, циклах розвитку, поведінці, способі й характері живлення тощо дають їм змогу уникати гострої конкуренції між собою. Так, скажімо, копитні, що пасуться в африканських саванах, по-різному використовують корми пасовищ: зебри обривають, в основному, верхівки трав, антилопи гну живляться тим, що залишають їм зебри, вибираючи при цьому певні види рослин, газелі вищипують найнижчі трави, а антилопи топі задовольняються високими сухими стеблами, що залишилися після траводних. Такий самий "поділ праці" у південноєвропейських степах здійснювали колись дикі коні, бабаки і ховрахи.

Екологічне вивільнення, як наслідок конкуренції, полягає в усуненні конкурента і одержанні додаткових ресурсів, що сприяє покращенню умов для тих, що залишилися. Це явище має місце при знищенні бур'янів, проріджуванні посівів культурних рослин, санітарній рубці дерев у лісі, відстрілу чи відлову тварин тощо.

Екологічна компресія – це введення в популяцію конкурента у випадку, коли завезені на територію види дуже швидко поширюються.

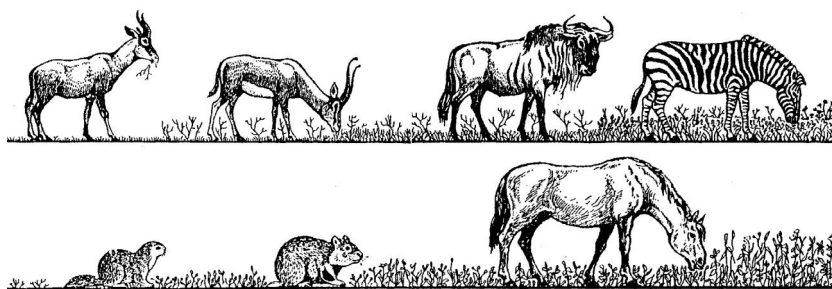


Рис. 9.6. Різні види траводних поїдають траву на різній висоті в африканських саванах (верхній ряд), у степах Євразії (нижній ряд)

(за Ф.Р.Фуенте, 1972,

Б.Д.Абатуровим, Т.В.Кузнєцовим, 1973).

Рівномірність розподілу і територіальність теж є факторами, що зменшують інтенсивність конкуренції і служать адаптивною екологічною властивістю багатьох видів рослин та тварин. Неоднорідність живої природи в просторі і в часі вимагає динамічного підходу до вивчення конкурентної взаємодії популяції та видів у природних умовах.

9.2. Хижацтво

Основні поняття і терміни: хижак, хижацтво, рівняння хижацтва Лотки–Вольтерри, чисельна реакція хижака, динаміка системи "хижак – жертва."

Хижацтво – це однобічний зв'язок між хижакком і жертвою, з якого хижак отримує вигоду від сумісного існування з жертвою, що відчуває на собі несприятливий вплив. Ця особливо жорстока форма міжвидових взаємовідносин є одним із важливих факторів, що впливає на ріст популяції.

Варто наголосити, що немає єдності екологів у визначенні поняття хижак, оскільки воно має різні відтінки. Треба чітко розмежувати поняття м'ясоїдні тварини і хижаки.

Хижаками називають тварини і рослини, що полюють і поїдають жертву. Типовим хижакком властива мисливська поведінка, агресія і азарт, їх жертвами є тварини, здатні протистояти і захистити себе (системи лев–зебра, лисиця–заяць, вуж–жаба, павук–муха тощо).

Однак, не можна вважати хижакком-мисливцем дятла, горобця, синицю, ластівку, які живляться комахами, їх личинками, насінням рослин. Якщо розміри тварин-жертв значно менші за розміри тварин, які ними живляться, то чисельність об'єктів поживи висока, вони легкодоступні, тоді діяльність м'ясоїдної тварини перетворюється у вишукування і виловлювання здобичі. Такий спосіб живлення **м'ясоїдних збирачів жертв** властивий комахоїдним тваринам.

Деякі екологи вважають частковим хижацтвом навіть поїдання рослин рослиноїдними тваринами, оскільки вони поїдають не цілу рослину, а лише частину її. Виходячи з такого трактування хижацтва, виділяють **хижаків типових, хижаків з пасовищним типом живлення, паразитоїдів і паразитів.**

Згідно виду жертви розрізняють: *хижаки м'ясоїдні, хижаки рослиноїдні і хижаки всеїдні.*

У процесі еволюції хижаки виробляли в собі поведінку мисливця, а жертва – систему відсічі та захисту.

У зв'язку з хижацьким способом життя у **хижаків вироблялись різні форми пристосування до виловлювання і ловлі жертв.** До них належать: кращий розвиток органів чуття, швидкі і точні нападні удари, спритність і швидкий біг, блискавична реакція, підкрадання та різноманітні конкретні, стосовно середовища життя, адаптивні ознаки виду (довгі липкі язика, прикріплені переднім кінцем, точний приціл ним у жаб, хамелеонів, ящірок; загнуті отруйні зуби у гадюк; павутина і отруйні залози у павуків та інші) (рис. 9.7).

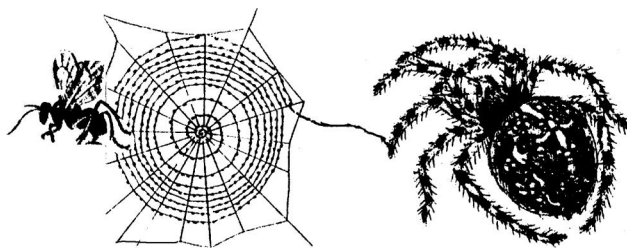


Рис. 9.7. Полювання павука.

Чекаючи на здобич, павук звичайно ховається поблизу сітки в потайному гнізді, зробленому з павутиння. Від центра сітки до гнізда натягнуто сигнальну нитку. Коли муха, маленький метелик або інша комаха потрапляє в сітку і починає в ній борсатися, сигнальна нитка коливається. За цим знаком павук виходить зі своєї схованки і накидається на здобич, густо облупуючи її павутинням. Він устромлює в неї кігтики верхніх щелеп і впорскує всередину тіла отруту. Потім павук на певний час залишає здобич і ховається назад у своє потаємне гніздо.

Цікавим прикладом адаптацій хижакка і жертви є шпаки і сокіл-сапсан. Сапсан, якому властивий дуже гострий зір, ловить здобич у повітрі. Склавши крила, він каменем падає вниз на жертву-пташку, що летить нижче, розвиваючи при цьому швидкість до 300 км/год. Шпаки, помітивши сапсана, щоб уникнути його атаки, моментально збиваються у купу. Сапсан не наважується нападати на них у такому стані.

Характерною рисою хижаків є широкий спектр живлення. Спеціалізація, тобто живлення певним видом, ставила б їх у певну залежність від чисельності цього виду. Тому більшість хижих видів здатна переключатися з однієї здобичі на іншу, що є в даний час доступнішою. Ця здатність є одним із необхідних екологічних пристосувань у житті хижака.

Жертвам теж властиві різні способи пасивного і активного захисту від хижаків. При *пасивному* способі захисту розвиваються захисне забарвлення, тверді панцирі, шипи, вміння знаходити безпечні місця. *Активний* спосіб захисту зумовлений розвитком у жертв органів чуття, швидкості бігу, обманливої поведінки, що супроводиться вдосконаленням нервової системи.

Функціонування складної системи "хижак–жертва" методом моделювання досліджували екологи Лотка і Вольтерра.

Для її характеристики вони запропонували ще в 1925 р. просту пару рівнянь для жертви (9.5) і хижака (9.6):

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1N_1 - p_1N_1N_2 \quad (9.5)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = p_2N_1N_2 - d_2N_2 \quad (9.6)$$

- де N_1 – щільність популяції жертви;
 N_2 – щільність популяції хижака;
 r_1 – питома швидкість збільшення популяції жертви;
 d_2 – питома швидкість загибелі популяції хижака;
 p_1 і p_2 – константи хижацтва.

Кожна із популяцій перебуває в залежності одна від одної. У випадку відсутності хижака популяція жертви росте експоненціально (в геометричній прогресії). Число контактів між особинами хижака і жертви виражається добутком щільностей цих двох видів (N_1N_2). Максимальна швидкість збільшення популяції хижака визначається добутком $p_1N_1N_2$. Зменшення швидкості росту популяції жертви теж виражається добутком $p_2N_1N_2$ із знаком "мінус" – у рівнянні жертви.

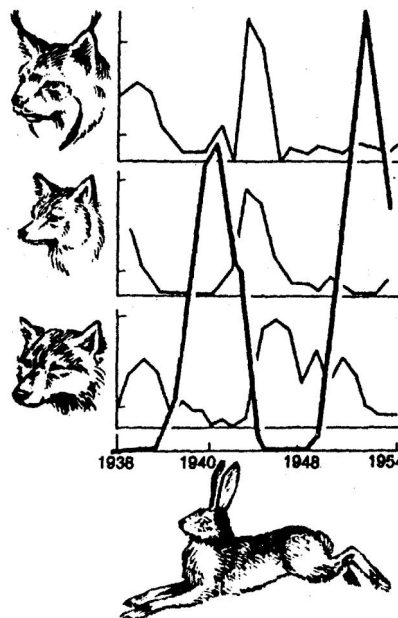


Рис. 9.8. Коливання чисельності жертви залежно від чисельності хижака.

Ці рівняння хижацтва стосуються виявлення циклічних коливань чисельності популяцій жертви і хижака (рис. 9.8), але не враховують можливість існування протягом певного періоду стабільної популяції. У цьому випадку не змінюються ні щільність хижака, ні щільність жертви. Хижак не може розпочинати винищення популяції жертви до того часу, поки вона не досягне майже граничної щільності. Якщо популяція жертви швидко росте,

хижак стає ефективним фактором зниження її чисельності і може довести її до найнижчого рівня, від чого загине сам, якщо **не переключиться на іншу жертву**.

Найчастіше у природі зустрічаються випадки із затухаючими коливаннями чисельності хижака чи жертви (рис. 9.9).

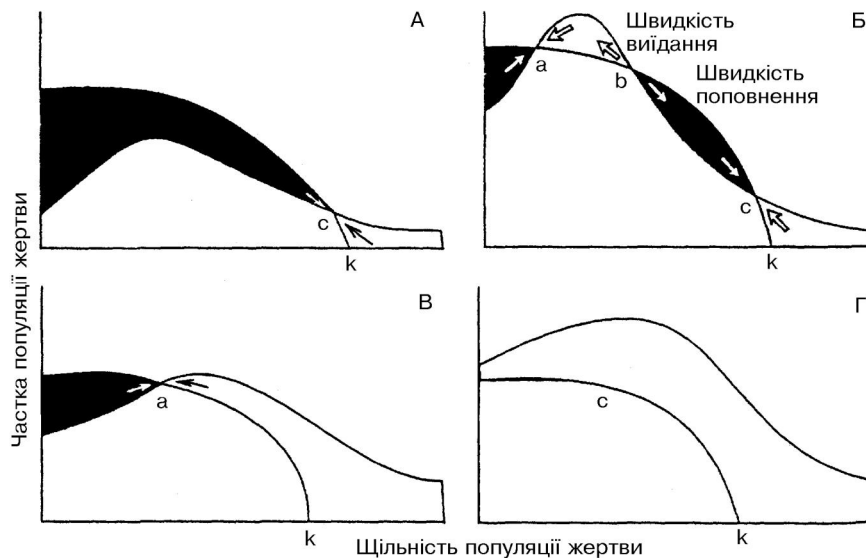


Рис. 9.9. Криві виїдання і поповнення популяції жертви при різних інтенсивностях хижацтва.

Чорним вказано чисте зростання чисельності жертви, а білим – її скорочення.

- А – неефективні хижаки, несуттєво зменшують чисельність жертви; її популяція залишається поблизу рівня рівноваги (точка *c*);
- Б – зростання ефективності хижаків при низькій щільності жертви може призвести до регулювання її збоку хижака (точка *a*);
- В – якщо чисельність жертви обмежена ємністю середовища, то хижаки можуть ефективно регулювати популяцію жертви і точка рівноваги зникає;
- Г – коли популяція жертви виїдається повністю, точка рівноваги відсутня.

При низькій щільності хижака чисельність жертви зростає, а при високій – зменшується. Закономірний характер такого впливу, передбачений моделюванням цих процесів у лабораторних умовах, у природі порушується під дією різних факторів середовища. Якщо, наприклад, сильна засуха або морози чи інфекційна хвороба значно зменшать популяцію хижака і її чисельність довгий час буде низькою, то незалежно від того, чи вона буде відновлюватись, відбудеться зростання чисельності жертви. Ця ситуація часто трапляється у сільському господарстві, коли шкідник (комахи, мишовидні гризуни) раптово дає загрозливий спалах чисельності. Після такого спалаху хижаки (птахи чи інші) не можуть регулювати популяцію шкідника, тому й використовують пестициди, що здатні різко знизити чисельність шкідників і відновити знову регуляторну дію хижаків. Однак, неефективні хижаки не можуть регулювати популяції жертви при низькій її щільності, оскільки несуттєво зменшують чисельність жертви, залишаючи чисельність популяції близько рівня рівноваги, що визначається наявними в середовищі ресурсами.

Стабілізації стосунків хижак–жертва сприяє неефективність хижака або втеча жертви, наявність на території інших кормових ресурсів, а також певна лімітуюча дія факторів середовища (рис. 9.9).

Реакція хижака на зростання чисельності популяції жертви збільшенням своєї чисельності за рахунок народжуваності або імміграції (надходження) нових особин з інших територій називається чисельною реакцією.

Функціональною реакцією називають залежність швидкості поїдання жертви окремою особиною хижака від щільності популяції жертви. Функціональна реакція багатьох хижаків зростає повільніше при нижчих чисельностях жертви, ніж при високих.

Вважають, що двостороння взаємодія хижак–жертва, яка характеризується сповільненням реакції хижака на збільшення чисельності жертви, є нестабільною. Обмежуючи ріст популяції частини видів, хижаки відіграють роль регуляторів в угрупованні і цим самим сприяють поповненню його іншими видами.

На основі спостережень еколог Р.Уіттекер прийшов до висновку, що:

1. Рослина–жертва виживає, якщо знаходить укриття від хижака. Для підтвердження цього він наводить приклад із звіробоем звичайним (*Hypericum perforatum*), що був завезений із Європи в західні штати США. Він отруйний для худоби, тому не поїдався нею і став головним бур'яном пасовищ. Разом з цим бур'яном був завезений з Європи жук (*Chrysolina quadrigemina*), який живиться ним. Він теж так швидко розмножився, що фактично винищив звіробій. Той залишився під покривом лісу, у затінку, де став недоступним. Внаслідок цього скоротилася і популяція жука.

2. Відносна стабільність рослини підтримується хижакком, який запобігає надмірному розростанню її на пасовищі.

3. Сучасний розподіл рослин зумовлює хижак, а не стійкість рослини до умов середовища.

Трав'яні крупні ссавці поїдають 30–60% лучної рослинності.

Синиці великі розкльовують взимку стебла дудника (родина селерових) у пошуках личинок комах, які в них поселяються. За умови заселення стебел рослини менше, ніж на 5%, синиці з них не збирають поживи. Аналогічна закономірність спостерігається і в дроздів, які під час міграції не затримуються на лісових ділянках, де продуктивність плодів горобини нижча 2,5–3 кг/га.

Отже, кількість корму не байдужа для тварин, оскільки пошуки її вимагають часу і затрат енергії.

Однак, необхідно зауважити, що рослиноїдні тварини не можна вважати типовими хижаками, оскільки, як уже відзначалось, вони поїдають лише частину рослини. **Тому екологам необхідно ґрунтовно вивчати механізми взаємодії між рослинами і рослиноїдними тваринами, між хижаками і паразитами та їх жертвою, без чого не можна формувати агробіоценози і визначати норми експлуатації популяцій взаємодіючих організмів.**

9.3. Паразитизм

Основні поняття і терміни: паразит, паразитизм, основний господар, проміжний господар, ектопаразити, ектопаразити, паразитоїди, облігатний і факультативний паразитизм.

Паразитизм – це така форма трофічних зв'язків між видами, за якої організм-споживач (паразит) використовує живого господаря як джерело їжі і місце постійного чи тимчасового проживання.

Відповідно, **паразит** – це організм, який живе на поверхні (ектопаразит), або в органах і тканинах (ендопаразит) інших видів організмів, живиться за їх рахунок готовими органічними речовинами, виснажує, викликає захворювання і навіть смерть жителів.

Існують **облігатні** (постійні) і **факультативні** (тимчасові) форми паразитизму. Залежно від вибору господаря-живителя, паразити поділяються на **вузькоспеціалізовані**, здатні паразитувати тільки на одному із видів рослин чи тварин, та **неспеціалізовані**, що можуть паразитувати на різних видах живих організмів.

Важливим моментом у житті паразитів є перехід їх з одного організму на інший для завершення повного циклу розвитку. Це означає, що серед паразитів є група таких, які

протягом всього життя живуть за рахунок **одного господаря-живителя** (аскарида, туберкульозна паличка; гриб фітофтора, гриб ріжки, сажкові гриби та ін.). Інша група паразитів частину свого життя живе в організмі **проміжного господаря**, а іншу – в організмі **основного господаря** (рис. 9.10). Отже, вони для повного циклу розвитку потребують двох і більше господарів. Такими є бичачий ціп'як (стадія фіни – у великій рогатій худоби, доросла особина – в людини); малярійний плазмодій (комар – проміжний, людина – основний господар).

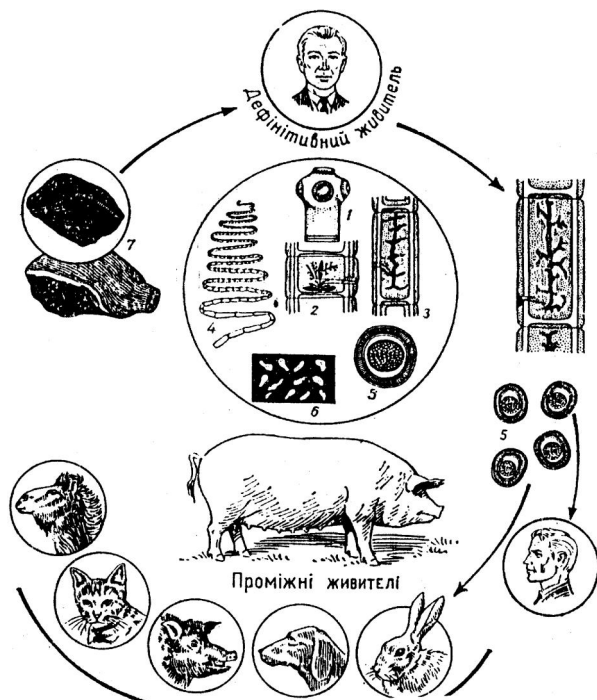


Рис. 9.9. Розвиток свинячого ціп'яка, його проміжні й основні господарі-живителі.

Значну роль у поширенні паразитів відіграють **переносники захворювань** (кровосисні комахи, лисиці, вовки, собаки, пацюки та ін.). Наприклад, сонна хвороба викликається трипаносомами, які живуть у крові африканських антилоп, не завдаючи їм відчутної шкоди. До людини ці паразити переносяться мухою це-це.

Серед паразитичних форм відносин є й такі, за яких обов'язковою є загибель живителя у молодому віці. Ця форма паразитизму поширена у комах рядів перетинчастокрилих і двокрилих. Вони відкладають свої яйця в яйця або личинки інших комах, які від цього гинуть, не досягнувши зрілого стану. Цю групу комах називають **паразитоїдами**. До них належать близько 25% усіх видів сучасних комах. Їх використовують для боротьби із шкідниками, із збудниками захворювань шляхом знищення переносників.

Менш поширеними і тому менш впливовими на популяції є такі позитивні форми як коменсалізм і мутуалізм, які сприяють росту і виживанню популяцій.

9.4. Симбіотичні зв'язки між популяціями

Крім антагоністичних зв'язків, між організмами і популяціями існують **симбіотичні зв'язки**. До них належать **протокооперація** (непостійне співіснування), **мутуалізм** (постійне співіснування) і **коменсалізм**. Вони дуже поширені у природі, особливо характерні угрупованням із багатовидовим складом. Протокоопераційний зв'язок об'єднує запилювача і рослину; рослину і птахів-розповсюджувачів плодів і насіння та інші.

Протокооперація спостерігається також серед дрібних птахів, які подорожують на буйволах. Пташка отримує їжу, поїдаючи ектопаразитів, а тварина звільняється від них. Таке співробітництво приносить користь обома видам.

Значно рідше зустрічається **мутуалізм**, за якого співіснуючі організми становлять єдине нерозривне ціле. Наприклад, терміти не здатні синтезувати ферменти, що необхідні для перетравлювання деревної клітковини. В їх кишківниках живуть найпростіші, що синтезують ці ферменти, тому терміти можуть харчуватися деревиною. Жити окремо ці організми не можуть. Такий зв'язок спостерігається і в жуйних тварин, у передшлунках яких теж живуть інфузорії і інші найпростіші – сапрофаги.

Мутуалізм має місце і в рослин. Прикладом може бути симбіотичний організм лишайник, що поєднує гриби і водорості. Існує думка про те, що деякі лишайники є прикладом тривалої протокооперації.

Коменсалізм як форма біотичних стосунків спостерігається у випадках, коли одна популяція отримує користь від присутності іншої, не завдаючи їй шкоди. Цікавим є приклад коменсалізму, описаний Хітвоулом (1965). Єгипетські чаплі завжди супроводжують худобу на пасовищах. Вони ловлять тут свою здобич (різних комах, ящірок, жаб). Худоба не отримує від зв'язку з чаплями ніякої вигоди, оскільки вони не виловлюють жертву безпосередньо з їхнього тіла. Але спостереження показали, що швидкість і ефективність харчування у чапель була вищою в присутності худоби.

Справжніх **нейтральних** стосунків між організмами і популяціями в природі не існує, оскільки існує ще опосередкований зв'язок між ними.

Дуже складними є міжпопуляційні зв'язки і стосунки у багатовидових угрупованнях, особливо між популяціями різних видів рослин і тварин (комахи і птахів-запилувачів, комах-шкідників, які для розмноження використовують квітки рослин тощо).

Підсумок розділу 9.

Вивчаючи цей розділ, ви дізнаєтесь, що між популяціями одного виду та різних видів існують постійні закономірні зв'язки, що є пристосуванням до сумісного існування та умов середовища. У процесі життєдіяльності популяції здійснюють одна на одну позитивні та негативні впливи. Форми зв'язку і взаємовідносин між популяціями в природі дуже різні і складні, оскільки популяції – це живі динамічні системи. Дослідити їх нелегко, а іноді навіть неможливо. Тому часто користуються моделюванням окремих простих систем і процесів в умовах лабораторії, де можна створити "ідеальні" умови. Цей метод був використаний і для вивчення взаємовідносин між популяціями відомими екологами Піанкою, Гаузе, Лоткою, Вольтеррою та іншими. Це дозволило американському екологу Е.Піанку виділити 6 типів взаємовигідних і несприятливих форм взаємодії (конкуренція, хижацтво, мутуалізм, аменсалізм, коменсалізм, паразитизм).

Найбільший вплив на популяцію мають конкуренція та хижацтво. Дослідження їх на модельних популяціях стало основою для відкриття закону конкурентного виключення Гаузе, рівняння конкуренції Лотки–Вольтерри та рівняння для жертви і хижака, запропонованого цими ж авторами.

Ви познайомитесь також із різними варіантами наслідків конкурентної боротьби і їх впливом на динаміку розвитку конкуруючих популяцій. Заслужують на увагу різні тлумачення понять "хижак" і "хижацтво", особливості адаптованої дії природного добору щодо регуляції взаємовідносин у системі "хижак–жертва".

Не повинно пройти повз вашу увагу трактування паразитизму, його негативного впливу на популяцію та можливості використання паразитів для регуляції вибухової чисельності небажаних для біоценозу видів та для біологічної боротьби зі шкідниками в практиці сільського господарства.

Щоб управляти динамікою популяцій, необхідно добре володіти закономірностями і особливостями їхньої структури і розвитку під впливом різних форм взаємодії.

Перевірте себе.

1. Які типи взаємодії мають позитивний вплив: а) на одну з популяцій; б) на обидві взаємодіючі популяції?
2. Які типи взаємодії мають негативний вплив на обидві взаємодіючі популяції?
3. Які форми взаємодії мають регулюючий вплив на ріст популяції?
4. За яких умов виникає конкуренція внутрішньовидова та міжвидова?
5. У чому суть рівняння конкуренції Лотки–Вольтерри?
6. Що таке експлуатаційна і інтерферентна конкуренція?
7. Назвіть види внутрішньовидової і міжвидової конкуренції?
8. Що таке суперництво?
9. Сформулюйте закон конкурентного виключення Гаузе.
10. Що таке екологічна ніша?
11. Чим відрізняється реальна ніша від фундаментальної?
12. У чому суть співіснування?
13. Що таке хижацтво, які його форми?
14. Назвіть типові риси хижака.
15. Що характерне для нетипових хижаків-збирачів?
16. Які пристосування властиві хижакам?
17. Які пристосування властиві жертві?
18. Як функціонує система "хижак–жертва"?
19. У чому суть рівнянь для хижака і жертви?
20. Що таке пасивний і активний захист жертви від хижака?
21. У чому суть паразитизму?
22. Дайте визначення поняття "паразит".
23. Назвіть види паразитизму.
24. Що таке спеціалізовані паразити, який їх вплив на популяції?
25. Що таке неспеціалізовані паразити?
26. Дайте пояснення понять "проміжний господар", "основний господар".
27. Чим відрізняється паразитоїд від переносника захворювань?
28. Чим відрізняється паразитизм від хижацтва?
29. Яке практичне використання мають паразитоїди?

Розділ 10. ПОТІК ЕНЕРГІЇ ТА ПРОДУКТИВНІСТЬ ПОПУЛЯЦІЇ

Основні терміни і поняття: біологічна продуктивність організму, біологічна і екологічна продуктивність популяції, чиста продукція, оборот особинами, ротація біомаси, наслідки експлуатації популяції, агроенергетика.

Зв'язок організмів, а через них і всієї популяції із середовищем, є постійним і безперервним. Він здійснюється через надходження в організм із середовища певної їжі, а з нею відповідних поживних речовин і енергії, що міститься в ній. Після складних біохімічних перетворень частина цих речовин і вивільненої енергії засвоюється самим організмом на збільшення біомаси та на фізіологічні процеси. Інша частина поступає в середовище у вигляді кінцевих продуктів обміну і тепла. Цей процес називають **біологічною продуктивністю організму** (особини, популяції).

Такий потік поживних речовин і енергії в межах популяції, який виражається сукупним приростом біомаси її особин, приростом народжуваності і тривалості життя конкретної популяції рослин чи тварин, називається біологічною продуктивністю популяції.

10.1. Визначення продуктивності популяції

Для рослин вихідним джерелом енергії є сонячна (світлова), а поживними речовинами – вуглекислий газ повітря і мінеральні солі, що надходять з ґрунту. Для тварин вихідним джерелом енергії і поживних речовин є рослинний корм.

Рослини, як і тварини, виділяють у середовище кінцеві продукти обміну різної хімічної природи. Вони становлять **непродуктивні відходи життєдіяльності особин**.

Продуктивність популяції визначається її *продукцією* (тобто збільшенням кількості особин у популяції), вираженою в особинах. Це **екологічна продуктивність**. Оскільки, кожна особина має свою масу, то **біологічна продуктивність популяції становитиме суму маси всіх її особин і виражається в одиницях маси (кг, ц, т тощо)**.

Продуктивність популяції – величина динамічна, на її показники впливають різні фактори: екологічна і природна смертність, втрати особин у зв'язку з експлуатацією, а також надходження або приплив нових особин.

Отже, *продуктивність популяції залежить від приросту чисельності особин та приросту їхньої біомаси.*

Загальну продукцію популяції (Р) можна виразити сумою біомаси (ΔВ) і елімінацією або відпадом (Е) особин:

$$P = \Delta B + E \quad (10.1)$$

Найвищою буде продуктивність популяції у випадку найменшого відпаду. В культурних фітоценозах та у тваринницьких господарствах таких показників досягають завдяки втручанню людини, яка відповідними методами регулює чисельність популяції культурних рослин через густоту посіву та сільськогосподарських тварин (з розрахунку площі кормових угідь і кормових ресурсів).

В основі біологічної продуктивності популяції лежать особливості споживання кормів і процесу травлення та засвоєння поживних речовин і енергії корму її особинами (кожною зокрема), а також видові особливості цих процесів, типові для всієї популяції.

Отже, не всі поживні речовини і акумульована в них енергія спожитого корму (С) засвоюється живим організмом. Засвоєна частина енергії спожитого корму, тобто використана на процес асиміляції (А), становить бруто продукції. Частина цієї енергії використовується безпосередньо на побудову тіла особини – **приріст живої маси**, що саме становить **чисту продукцію** (продукцію нетто – Р).

Інша частина засвоєної енергії корму витрачається на життєві процеси особини (рух, перетравлення їжі, інші фізіологічні процеси, виконання певної роботи) та розсіюється у вигляді теплової енергії у просторі (рис. 10.1).

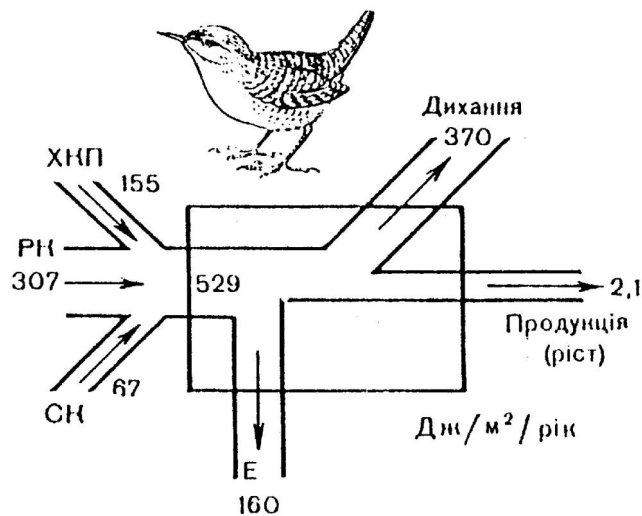


Рис. 10.1. Річний бюджет енергії в популяції волового очка (за Ю.Одумом, 1975):

Е – екскременти; СК – слимаки, краби;
ХКП – хижаки, комахи, павуки; РК – рослиноїдні комахи.

Мірилом засвоєння енергії є інтенсивність дихання особини (R – респірація), оскільки в процесі дихання вивільняється енергетичний потенціал корму.

Неперетравлений корм і фекальні рештки (FU) становлять різницю між спожитим кормом і його засвоєною частиною:

$$FU = C - A \quad (10.2)$$

Отже, біологічна продуктивність – це збільшення біомаси (особин і популяції), в якій поєднуються засвоєні поживні речовини і енергія корму.

Величини продукції популяцій різних видів організмів визначається різними способами.

Так, продукція моноциклічних популяцій деяких комах, які дають за рік лише одне покоління, може бути визначена (в особинах) як різниця між кількістю відкладених яєць і утворених з них личинок, в наступній стадії розвитку – між кількістю личинок і лялечок та, відповідно, між кількістю лялечок і дорослих комах. Загальна продукція, яка охоплює повний цикл розвитку виду, дає достатню уяву про приріст її біомаси і енергії, закладеної в особинах популяції. Так можна визначати продукцію популяції колорадського жука (в особинах), який з'являється навесні на молодих рослинах картоплі і за короткий час з'їдає її листя повністю.

У поліциклічних популяціях, в яких одночасно функціонує кілька поколінь, а розвиток триває досить довго, основним способом визначення продукції є дослідження **обороту особинами**.

Оборот популяції називають **ротацією біомаси** за певний проміжок часу і визначають за формулою:

$$Q = P/V, \text{ звідки } P = V \cdot Q \quad (10.3)$$

де Q – оборот популяції у біомасі,
P – продуктивність популяції,
V – біомаса за певний час.

Можна визначити оборот популяції в особинах:

$$Q_N = N_0/N, \quad (10.4)$$

де N – середня чисельність особин популяції (на певний момент, кінець року),

N_0 – чисельність особин, яка була в популяції.

Польський еколог К.Петрусевич пропонує п'ять різних варіантів математичного виразу продукції:

1) $P = A - R$ (сальдо нетто між збільшенням продукції і коштом на її утримання);

2) $P = C - R - FU$ (сальдо нетто спожитого корму і фекалій разом із сечею та кошту на утримання);

3) $P = \Delta B + E$ (приріст біомаси разом із відпадом);

4) $P = P_r + P_g$ (продукція зростає внаслідок збільшення розмірів особин і народження нових);

5) $P = B \cdot Q$ (середня біомаса в обороті).

Отже, **біомаса, створена популяцією за певну одиницю часу, визначається приростом чисельності особин, що з'явилися у популяції шляхом народження та приростом біомаси цих особин.**

Вивчення динаміки продуктивності популяції в часі дає змогу проаналізувати тенденцію її розвитку та передбачити наслідки експлуатації іншими видами – консументами або людиною в процесі ведення мисливського господарства і рибальства. Так, скорочення чисельності і загроза повного винищення популяції видів, які підлягають охороні, вважаються наслідком дії консументів, які живляться цими видами. Тому проблему їх збереження намагались вирішити обмеженням чисельності популяції хижаків, але не завжди успішно. Відомо, що інтенсивне полювання на хижаків, внаслідок якого їх чисельність поступово скорочується, сприяє росту виду-жертви – рослиноїдних тварин. Але згодом чисельність їхнього покоління починає стрімко падати. Однією з причин такого спаду є скорочення кормової бази: вигоптани пасовища не можуть задовольнити кормові потреби зрелого поголів'я популяції рослиноїдної тварини-жертви.

Наслідки експлуатації однієї популяції іншою можна визначити як відношення кількості корму, засвоєного хижаком, до кількості корму, поданого хижаків:

$$E_{\text{нет.}} = \frac{\text{корм, засвоєний хижаком}}{\text{корм, поданий йому для споживання}} \times 100. \quad (10.5)$$

Підставивши у цю формулу дані у калоріях, отримаємо чисту продуктивність кормового ланцюга.

Компенсувати збитки від експлуатації популяція може трьома шляхами:

1) підвищенням народжуваності;

2) зниженням смертності;

3) підвищенням біомаси особин на різних вікових стадіях розвитку.

10.2. Потік енергії на тваринницькій фермі

У тваринництві також діють певні енергетичні закономірності, згідно яких потенціальна енергія корму, що звільнилась в організмі при розпаді органічних речовин, використовується на утворення кінцевої продукції – м'яса, молока, яєць – лише частково. Кількісний розподіл її важко простежити. Вона витрачається на теплопродукцію, процес травлення і рухи та на утворення продукції, приріст маси тіла. Для великої рогатої худоби цей важливий показник складає 7–35% перетравної енергії раціону або від 4 до 23% валової енергії корму. Від 35 до 50% валової енергії корму втрачається з неперетравними рештками.

Щоб правильно вести сучасне фермерське господарство, зокрема тваринницького напрямку, треба добре знати і енергоємність кормів і потреби тварини, які залежать від її продуктивності, віку, умов утримання та інших факторів. Це дозволить до певної міри підвищити ефективність використання енергії корму на корисну продукцію та управляти енергетичним обміном в організмі тварин.

Однак, для покращення використання енергії корму організмом тварини потрібно великі витрати антропогенної енергії, яка витрачається на приготування і роздачу корму та забезпечення оптимальних умов згодовування.

Агроенергетичний аналіз засвідчив, що сукупна витрата енергії на виробництво продукції тваринництва становить десятки трильйонів мегаджоулів. Зменшити ці витрати можна вдосконаленням технологічних процесів годівлі і догляду тварин та переробки тваринницької продукції, а також розумним поєднанням і оптимальним використанням природних і штучних (додаткової і антропогенної) потоків енергії в межах ферми (комплексу).

Для оцінки ефективності використання цих потоків енергії використовують спеціальні формули. Зокрема, агроном оцінює ефективність використання рослиною сонячної (природної) енергії по коефіцієнту корисної дії (ФАР). Чим вищий вміст сухої органічної речовини в рослині, тим краще засвоює вона сонячну енергію, тим вищий ККД ФАР – коефіцієнт використання і засвоєння корму:

$$\eta_{\text{ФАР}} = \frac{U_1 - e_1}{Q_{\text{ФАР}}}, \quad (10.6)$$

де U_1 – урожайність сільськогосподарської культури, кг сухої речовини,

e_1 – енерговміст 1 кг сухої речовини урожаю, МДж,

$Q_{\text{ФАР}}$ – енергія фотосинтетичної активної радіації на період вегетації сільськогосподарської культури, МДж.

Зооінженери оцінюють ККД організму тварин за ефективністю засвоєння сонячної енергії через енергію корму:

$$\eta = \frac{U_2 - e_2}{Q_{\text{к}}}, \quad (10.7)$$

де U_2 – сумарна продуктивність тварини (по м'ясу і молоку) в перерахунку на суху речовину, кг,

e_2 – енерговміст 1 кг сухої речовини продукції, МДж,

$Q_{\text{к}}$ – сумарна енергія кормів за період обліку, МДж.

Однак, обидві ці формули не враховують затрат енергії паливних матеріалів та ін.

Їх визначають за формулою:

$$\eta = \frac{U_3 - e_3}{Q_{\text{п}}}, \quad (10.8)$$

де U_3 – об'єм механізованих робіт у фізичних одиницях,

e_3 – енергоємність технологічного процесу, МДж,

$Q_{\text{п}}$ – об'єм енергії палива, витраченого на механізовані роботи, МДж.

Спеціаліст-агроенергетик визначає ефективність використаної сукупної (сонячної і антропогенної) енергії за формулою:

$$\eta = \frac{V - Q}{Q_0 + Q}, \quad (10.9)$$

де V – енергія органічних речовин, акумульованих у сільськогосподарській продукції, МДж,

Q – енергія палива плюс затрати праці людини (антропогенна енергія), МДж,

Q_0 – сонячна енергія, що поступає протягом року на сільськогосподарські угіддя, з яких отримані органічні речовини рослин (V), МДж. При цьому $Q_0 = 2Q_{\text{ФАР}}$.

Вивченням способів отримання різних джерел енергії, їх використання, аналізом і керування її потоками у тваринництві займається спеціальна галузь – агроенергетика.

Основні терміни і поняття: флуктуації, осциляції, середня і специфічна швидкість росту популяції, коефіцієнт приросту популяції.

11.1. Оцінка стану і перспективи розвитку популяцій

Дослідження популяції повинно базуватися на таких основних положеннях:

- 1) популяція – складна біологічна система надорганізмового рівня, динамічна, здатна до саморегуляції;
- 2) вона функціонує лише в межах певних екосистем;
- 3) структура, особливості функціонування і розвитку її визначаються типовими біологічними властивостями виду і своєрідністю кожної особини та адаптацією до конкретних умов середовища;
- 4) популяція розвивається як за біологічними закономірностями, так і під дією екологічних факторів середовища.

У попередніх розділах було наголошено, що основними показниками, які характеризують розмір популяції, її стан і напрямок розвитку є, насамперед, чисельність і щільність та здатність до їх відтворення.

Вивчаючи популяцію, еколог-дослідник повинен проаналізувати всі процеси, які відбуваються особливості її розвитку в конкретних умовах і, зокрема, структуру, темпи і швидкість росту чи скорочення розмірів.

Якщо число організмів, що нараховуються в даній популяції, через певні проміжки часу відкладати на осі ординат (y), а час періодичних підрахунків (через кожен день, тиждень, місяць, рік) – на осі абсцис (x), отримуємо криву певної конфігурації, яка показуватиме зміни чисельності популяції, її розмір, тенденцію розвитку.

Про розмір популяції свідчить чисельність, яку визначають підрахунком особин з використанням різних методів.

Ріст популяції виду визначається властивими йому швидкістю, що зумовлюється як біологією розмноження, так і впливом екологічних факторів.

Динаміка зміни чисельності особин у популяціях може мати різний характер, залежно від виду організмів та умов середовища.

Як уже згадувалося у попередніх розділах, у природних популяціях ріст частіше відбувається за типом сигмоподібної кривої і може бути описаний рівнянням:

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = rN \left(\frac{K - N}{K} \right) \quad (11.1)$$

де r – природна, визначена біологічними особливостями виду, швидкість росту популяції.

Високі значення r вказують на велику швидкість розмноження;

K – ємність середовища щодо цієї популяції. Чисельно вона визначається максимально можливим числом особин у даних умовах.

У випадку, коли $N > K$ швидкість росту популяції від'ємна величина і число особин в ній зменшується. При $N < K$ швидкість росту популяції додатна, число особин у ній прогресивно зростає. При $N = K$ розміри популяції не змінюються.

У природі має місце і інший тип росту чисельності популяції – у вигляді j-подібної кривої, що описується рівнянням:

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = rN \quad (11.2)$$

Такий ріст популяції іноді називають ростом типу "бум-крах". У цьому випадку зростання чисельності особин у популяції йде швидко, але потім в момент виснаження ресурсів починається різкий спад. Стабілізація чисельності особин у популяції за цього типу росту не спостерігається.

Стойке існування популяції забезпечується певною специфічною для виду оптимальною щільністю і чисельністю. При розрідженому заселенні популяційної території ускладнюються зустрічі партнерів для розмноження, територію важко оберігати від вторгнення конкурентів. Тому при дослідженні популяції важливо враховувати не **абсолютну щільність**, що виражає загальну насиченість її особинами всієї території, а **екологічну**, яка вказує наскільки густо заселена доступна частина цієї території. Цю особливість чітко визначив Елтон (1933), назвавши **екологічну щільність економічною**, оскільки вона свідчить про ефективність використання популяцією території для свого росту.

При вивченні щільності необхідно також враховувати площу для однієї особини, спосіб життя і характер розподілу на території.

Чисельність і щільність – мінливі ознаки, вони можуть зростати чи зменшуватись під впливом різних лімітуючих факторів до певної межі. *Коливання чисельності особин, що є типовими для багатьох видів рослин і тварин, називаються флуктуаціями.*

Кожному виду організмів властива певна верхня і нижня межа величини популяції у конкретних умовах середовища. Ці межі визначаються розмірами особин, особливостями розмноження і місцем у харчовому ланцюгу. Чим нижчий трофічний рівень, тим більша щільність особин, що зв'язано з потоком енергії.

Середня швидкість росту популяції визначає середню зміну числа особин за певний час. Її величина свідчить про темп росту популяції. Вона залежить від **специфічної швидкості**, що визначається як швидкість росту популяції поділеної на число організмів, що були на початку. Отже, вона вказує на те, скільки нових особин припадає на одну материнську особину чи одну сім'ю.

$$v_{cn} = \frac{N_1 - N_0}{N_0 \cdot \Delta t} \text{ або } \frac{\Delta N}{N_0 \cdot \Delta t}, \quad (11.3)$$

де N_0 – число особин на початку досліджу,

N_1 – число особин на даний час,

ΔN – зміна числа особин за певний час (t),

v_{cn} – число нових особин, що припадає на одну самку або сім'ю за даний час.

Вияснення механізмів, які лежать в основі зміни чисельності популяцій, дуже важлива екологічна проблема. Флуктуації виникають під впливом зовнішніх умов та під дією внутрішніх факторів. Варто нагадати про сезонні зміни величини популяції у москітів, комарів, бур'яну амброзії полинолістої.

Певну зацікавленість викликає зміна щільності популяції, що не пов'язана з сезонністю, але має чітку періодичність. Такі зміни чисельності називають **осциляцією**. *Це цикли зміни чисельності, що відзначаються піками і спадами, які повторюються періодично через кожні кілька років.* На основі них можна завчасно прогнозувати величину популяції у деяких видів комах-шкідників поля чи лісу, гризунів, птахів, а також риб та рослин.

Відомо, що чисельність популяції рисі досягає максимуму через кожні 9–10 років, після чого протягом декількох років зустрічається рідко. Для мишей, полівок, лемінгів характерні 3–4-річні цикли. Відомі спалахи чисельності сарани до незвичайних розмірів через кожні 40 років, коли вона переселяється на поля і масово знищує посіви. Описані випадки спряженої осциляції чисельності гризунів і злакових культур, плодоношення хвойних і білки, хижаків і їх жертв.

Враховуючи те, що швидкість росту популяції та її збільшення залежать від народжуваності, важливо знати **реалізовану** народжуваність у порівнянні з **максимальною**, тобто теоретично можливою, яку могла б досягти, здатна до розмноження частина популяції в ідеальних умовах.

Таке співставлення свідчитиме про те, наскільки конкретні умови існування популяції забезпечують можливості реалізації її біотичного потенціалу і плодючості особин.

Звичайно ні величину популяції, ні очікувані зміни в ній (в сторону збільшення чи зменшення) не можна визначити на основі народжуваності чи смертності. Важливою ознакою є виживання та специфічна смертність різних вікових груп або на різних стадіях онтогенезу. Реальним приростом популяції вважається число нових особин, що з'явилися в складі популяції внаслідок розмноження. **Коефіцієнт приросту популяції**, тобто чиста величина репродукції, ставитиме:

$$R_0 = \sum l_x \cdot m_x, \quad (11.4)$$

де l_x – число особин даної популяції, що виживають в певній віковій групі з розрахунку на 1000 особин (l_x стосується лише самок);

m_x – показник специфічної вікової народжуваності, що означає, скільки здатна народити самка в певному віці.

Якщо перемножити показники l_x на m_x у кожній віковій групі і добутки додати, отримуємо чисту величину репродукції популяції. У природі, в стабільних умовах величина R_0 для популяції повинна становити 1, що вказує на рівновагу між смертністю і народжуваністю.

Дуже важливим для оцінки популяції є **дані про стабільний розподіл в ній організмів по статеві-вікових групах, про їх специфічну плодючість на різних етапах життя з врахуванням умов конкретного регіону.**

У швидкозростаючих популяціях переважають молоді особини. Перевага в складі популяції старих, що втратили здатність до розмноження, є лімітуючим фактором її росту.

Всі вищезгадані характеристики популяції мають безпосереднє практичне використання.

Так, у промислових птахів, ссавців співвідношення числа тварин першого року життя і старіших, яке визначають у кінці мисливського сезону, служить показником того, в якому напрямку розвивалась популяція. Високий процент молодих особин у порівнянні з дорослими, вказує на те, що сезон був вдалим і за умов, що смертність молодих не буде високою, популяція в наступному році зросте.

Отже, визначати чисельність популяції та її динаміку необхідно з врахуванням основних параметрів, від яких вона залежить у конкретному середовищі.

Для підрахунку загальної чисельності і оцінки стану популяції в кінці року (сезону) можна скористатися уже згадуваною формулою:

$$N = N_t + B - D + I - E, \quad (11.5)$$

де N – число особин популяції в кінці року (сезону);

N_t – число особин, популяції на початку року (сезону);

B – число особин, що народились за цей час;

D – число особин, що померли за цей час;

I – число особин, що іммігрували з інших популяцій;

E – число особин, що емігрували в інші популяції.

11.2. Прогнозування норм експлуатації популяцій

Популяція живих організмів практично завжди виступає як основна одиниця використання та керування її розвитком. В усіх випадках **використання ресурсів живої природи повинно базуватися на здатності популяції до саморегуляції своєї чисельності і до поступового відновлення біологічного потенціалу після вилучення певної кількості особин.** Визначення норм вилучення особин та біомаси з популяції є центральним завданням природокористування та визначення порогу стійкості популяції до антропогенного впливу. **Перевищення допустимих норм експлуатації популяцій може призвести до її зникнення.** Прикладом таких наслідків є популяції атлантичного оселедця, що поширені в акваторії Північно-Західної Атлантики. У 1975 р. спеціалісти виявили критичне зниження чисельності особин та потенціалу відтворення оселедців у цих популяціях. Оскільки масовий промисел не був припинений, то до початку 80-х років промисловий вилов став нерентабельним.

Популяції цього цінного виду до цього часу не відновили свою базову чисельність. Окрім чисельності, в популяції атлантичного оселедця порушилася статеві-вікова і просторова структура, що є важливим фактором нормального функціонування і росту. За умов постійного стеження (моніторингу) за станом розвитку і динамікою змін та контролю за нормою вилучення особин популяції можуть існувати необмежено довгий час і зберігати свою продуктивність.

Стан і певні зміни в популяціях окремих видів рослин і тварин свідчать про зміни в стані навколишнього середовища і є об'єктом спеціального біологічного моніторингу.

11.3. Методи визначення чисельності і щільності популяції

Існує кілька методів визначення щільності і чисельності популяцій різних видів організмів. Кожен з них враховує біологічні особливості виду і мету досліджень.

1. **Метод пробних ділянок.** Суть його в тому, що на дослідній території проводять підрахунок особин або зважування їх (у випадку дрібних істот), відбираючи для цього певну кількість пробних ділянок. Розмір пробної ділянки, на якій здійснюється підрахунок, та їх кількість залежить від розміру території популяції та розмірів особин тварин чи рослин, характеру їх розподілу на дослідній території. Для великих хижаків площа підрахунку може сягати 100 км², для підрахунку дерев, білок, мурашників достатня площа 1 га, а для дощового черв'яка, личинок, травневого хруща, колорадського жука – 1 м². У водному середовищі або в ґрунті такими пробними є одиниці об'єму – 1 літр, 1 м³, 1 см³ тощо.

2. **Метод загального підрахунку.** Використовується для визначення чисельності і щільності великих або добре помітних організмів та для істот, які живуть колоніями (мурашники, осині гнізда, бджолині рої).

3. **Метод мічення** з наступним повторним відловом рухливих тварин. За цим методом частину особин популяції відловлюють, роблять певні мітки, кільцюють (птахів) і відпускають. При повторному відлові встановлюють частину мічених особин серед відловлених і на основі цього оцінюють щільність всієї популяції, швидкість її росту.

Метод **мічення і повторного відлову** полягає в тому, що з відведеної площі відловлюють деяку кількість тварин, мітять їх (за допомогою кольорових міток фарбою) і випускають знову в популяцію, звідки вони були взяті.

Через певний проміжок часу, коли немічені особини змішуються з міченими, роблять вторинну пробу і підраховують число мічених особин в ній.

Загальну чисельність тварин у популяції можна визначити за допомогою пропорції:

$$\frac{\text{Загальне число особин}}{\text{Загальне число особин, мічених і випущених}} = \frac{\text{Загальне число особин, відловлених повторно}}{\text{Число мічених особин у пробі повторного відлову}}$$

Наприклад, якщо було спіймано, помічено і випущено 300 особин; потім стільки ж відловили знову. Серед них було 30 мічених.

Звідси,

$$\frac{x}{300} = \frac{300}{30} \cdot$$

$$x = \frac{300 \cdot 300}{30} = 3000 \text{ особин} .$$

4. **Безділянковий метод.** Використовують для визначення щільності великих прикріплених організмів (дерев та ін.).

Для підрахунку чисельності популяцій великих рухливих тварин (вовків, оленів, сайгаків) використовують **метод обльоту території на літаку або вертольоті на низьких висотах**, оскільки популяції цих тварин займають дуже великі території.

Вивчення чисельності та щільності популяції є нелегкою справою, оскільки особини її розміщені в просторі нерівномірно. У популяціях тварин труднощі пов'язані з їхнім рухливим і кочовим способом.

При вивченні популяції важливо знати тенденцію її розвитку – до зменшення чи до збільшення, що має не тільки теоретичне, а й практичне значення. За показниками зміни чисельності та щільності можна прогнозувати збитки від шкідників сільського господарства, розробляти шляхи впливу на розвиток популяцій промислових тварин.

У випадках, коли неможливо визначити реальний розмір популяції, для її оцінки використовують показники **відносної чисельності**. Їх широко використовують для характеристики великих тварин і наземних рослин, коли необхідно дати оцінку чисельності на великих площах без великої затрати часу і коштів.

Наприклад, такі дані повинні мати спеціалізовані мисливські та природоохоронні організації, які зобов'язані щорічно регулювати полювання на мігруючих водоплавних птахів (гусей, качок, крижнів), промислових звірів регіону (зайців, диких кабанів, хутрових звірів та ін.), вилов риби із врахуванням змін їх чисельності відносно попереднього (попередніх) років.

Дослідження популяцій складна і кропітка справа, вимагає обізнаності з біологічними особливостями видів, закономірностями структури і розвитку їхніх популяцій, також певної періодичності і тривалості. Однак, без таких досліджень не можна розробляти шляхи раціонального використання природних ресурсів рослинного і тваринного світу, збереження їх видового багатства.

11.4. Схема екологічної характеристики виду тварин

1. Назва виду (наукова і народна).
2. Загальні відомості про ареал виду.
3. Поширення в регіоні, включаючи коротку характеристику екосистем (біогеоценозів), в яких вони функціонують.
4. Основні відомості про біологію виду:
 - а) розмір, забарвлення, пристосованість до життя в даному середовищі;
 - б) живлення і способи добування їжі;
 - в) особливості розмноження (моно- чи полігамний), кількість нащадків за одне розмноження і за сезон; турбота про потомство;
 - г) орієнтовний приріст популяції, виходячи з плодючості і кількості розмножень за сезон;
 - д) вороги, конкуренти, хвороби.
5. Роль виду в екосистемі, місце в ланцюгу живлення.
6. Стан і чисельність місцевої популяції та характер її змін залежно від впливу природних факторів та діяльності людини.
7. Господарське і естетичне значення виду.
8. Висновки і конкретні рекомендації щодо стану популяції та її значення для виду.

11.5. Схема екологічної характеристики виду рослин (спрощена)

1. Назва виду (наукова і народна).
2. Загальні відомості (літературні) про ареал.
3. Поширення в регіоні. Вказати, в якому типі місцезростань і в яких біогеоценозах переважає.

4. Загальні (літературні) відомості про біологію виду.
5. Життєва форма, розміри рослини і площі, зайнятої однією особиною. Відмітити вплив щільності на розвиток і морфологічні особливості рослини в різних біогеоценозах.
6. Особливості розмноження: насінням, вегетативно, самосівом.
7. Екологічна група за відношенням до водного, світлового і теплового режиму і її витривалість до змін цих факторів середовища.
8. Опишіть найкращу популяцію даної рослини; відмітьте, в якому біогеоценозі вона існує. При описі зверніть увагу на співвідношення вікових груп, їх стан, характер розподілу на території даного біогеоценозу.
9. Господарське і естетичне значення даного виду рослин.
10. Аналіз, висновки і рекомендації.

Підсумок розділу 11.

Вивчення цього розділу скероване на усвідомлення значення популяції як структурної одиниці виду та об'єкту господарського використання.

Скеровувати розвиток популяції в бажаному напрямку можна лише на основі знань про біологічні особливості виду, загальних закономірностей структури, динаміки та швидкості росту його популяцій із врахуванням впливу на них екологічних факторів конкретного середовища.

Рациональне використання природних ресурсів рослинного і тваринного світу можливе тільки за умов дотримання норм вилучення певної кількості особин з популяції, не допускаючи скорочення її розмірів.

Розділ 12. ПОПУЛЯЦІЙНО-ВИДОВИЙ РІВЕНЬ ОХОРОНИ ЖИВОЇ ПРИРОДИ

12.1. Концепція популяційно-видового рівня

Живу природу (біоту) утворюють численні види рослин і тварин. За приблизними даними, на земній кулі нараховується до 500 тис. видів рослин і до 1,5 млрд. видів тварин. Кожен вид живих організмів характеризується властивими йому рисами зовнішньої і внутрішньої будови, способом життя, своїми екологічними вимогами і, відповідно, відіграє різну роль у житті біосфери.

Біологічна різноманітність рослинного і тваринного світу забезпечує екологічну рівновагу, стійкість і стабільність біосфери. Кожен біологічний вид – це неповторний витвір природи, який містить інформацію багатьох поколінь предків. Розшифрування її має винятково важливе наукове та практичне значення. Проблема збереження їхнього генофонду повинна вирішуватися на базі сучасного розуміння структури виду, згідно якого види є сіткою взаємозв'язаних популяцій, розміщених на території його ареалу. Кожна з них по своєму адаптована до конкретних екологічних умов середовища існування (проживання, місцезростання), чим забезпечує можливість існування виду. Популяції та види становлять цілісні біосистеми, утворені сукупністю особин, здатних обмінюватись генетичною інформацією в процесі розмноження. На популяційно-генетичному рівні здійснюється процес еволюції, виникнення і зникнення видів. Тому для **вирішення проблем охорони живої природи та її видового складу популяційно-видовий рівень є найважливішим. Під охороною видів розуміють необхідність збереження всієї сукупності внутрішньовидових форм і популяцій в комплексі із середовищем їхнього існування.** Зникнення не тільки багатьох популяцій, але й видів (родів) живих організмів може спричинити втрату потенційно дуже цінного генетичного матеріалу.

Для існування виду перспективними є популяції, що містять у своєму складі різні вікові групи, з перевагою молодих, здатних до розмноження особин.

Сукупність історично сформованих на певній території видів рослин становить флору, а видів тварин – фауну. Різноманітність і своєрідність флори і фауни окремих регіонів і географічних зон визначається різноманітністю геологічних, орографічних, ґрунтових та кліматичних умов, а також такими факторами, як географічна ізоляція, міграція, вимирання, стихійні природні явища. В даний час до цих факторів приєдналась активна позитивна і негативна за впливом на живу природу діяльність людини.

Серед видів дикої флори і фауни виділяють категорії аборигенні (автохтонні) і інтродуковані, реліктові та ендемічні.

Аборигенні (автохтонні) – це види, що живуть там, де вони виникли в процесі еволюції (качконіс і евкаліпт – у Австралії; мурахойд і дика картопля – у Південній Америці та ін.). Такими є види, що становлять основу регіонального світу живої природи.

Інтродуковані (інтродуценти) – це види, перенесені з інших місцевостей у регіони (географічні області), де вони раніше не зустрічались. Ті з них, які успішно адаптуються до нових екологічних умов, якщо останні не дуже різко відхиляються від умов їх попереднього поширення, поповнюють видовий склад флори і фауни нових регіонів.

Релікти (від лат. *relictum* – залишок) – це види рослин і тварин, які залишились існувати на певних територіях з минулих геологічних епох (тис ягідний, плаун звичайний, копитняк європейський, хохуля звичайна, перев'язка та ін.).

Заслужують на увагу **ендемічні** види (від грецьк. *endemos* – місцевий). До них віднесені види рослин і тварин, поширення яких обмежене певною місцевістю. Таких видів особливо багато у географічно ізольованих місцевостях (у високих горах, на островах, в озерах, в Австралії) та серед видів з обмеженими можливостями до розселення.

Внаслідок сумісної дії природних і антропогенних факторів формується змішана флора і фауна регіонів.

Отже, для вирішення проблем охорони видового багатства живої природи важливі знання генетичного матеріалу і поширення окремих її видів на території основних та інших регіонів.

12.2. Основні причини зникнення видів

Катастрофічне зниження чисельності багатьох видів рослин і диких тварин викликає серйозне занепокоєння. Такий стан є наслідком дії різних негативних природних та антропогенних факторів. За приблизними підрахунками близько 2% фауни сучасних земноводних і плазунів, 3,5% прісноводних риб, майже 5% птахів, понад 6% ссавців, близько 10% видів судинних рослин у світі є на межі зникнення.

До негативних природних факторів належать природні аномалії, стихійні явища і катастрофи (урагани, пожежі, повені і засуха, морози, землетруси), масове розмноження шкідників і паразитів, епіфітотії та епізоотії.

Однак, дуже важливим фактором, який різко впливає на живу природу, є **господарська діяльність людини**. За порівняно коротку свою історію людина докорінно змінила обличчя Планети. Її вплив супроводжувався як позитивними, так і негативними наслідками. Людина урізноманітнила сортами окультурені види рослин та породами одомашнені види тварин, замінила корінні природні ландшафти і екосистеми культурними, індустріальними, урбанізованими. Це призвело до різкої зміни умов проживання, біотичного і абіотичного середовищ, що негативно позначилось на популяційно-видовому складі флори і фауни. Внаслідок цього порушено екологічний баланс і екологічну рівновагу та стійкість біосфери.

Кожен вид живих організмів постійно зазнає впливу різних факторів середовища, які діють сукупно і специфічно, тому по-різному відбиваються на стані окремих видів (табл. 12.1). В ній наведені підсумкові результати про причини вимирання видів хребетних тварин за період з 1600 до 1974 року (Nilson, 1983).

Таблиця 12.1.

Причини вимирання	Число вимерлих видів				
	Амфі-бії	Рептилії	Птахи	Ссавці	Разом
1. Промисел	0	7	21	14	42
2. Руйнування місць проживання	1	1	22	12	36
3. Вселення нових видів	0	8	24	13	45
4. Пряме знищення	0	0	0	1	1
5. Хвороби та інші причини загибелі	0	0	1	0	1
6. Природні фактори	0	0	1	1	2
7. З невідомих причин	0	4	40	23	67

Ще більше насторожують дані про число видів хребетних, яким, за даними міжнародної Червоної книги, загрожує зникнення (табл. 12.2).

Для розкриття характеру дії цих причин необхідно конкретніше проаналізувати кожен із факторів, оскільки вони спричинили вимирання деяких видів тварин і негативно впливають на рослини.

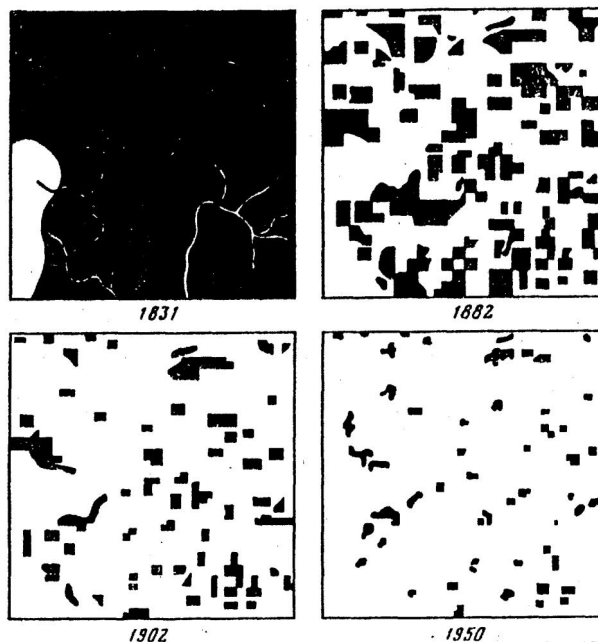
Всезагальною причиною, що призводить до скорочення чисельності, а нерідко і до вимирання цілих популяцій окремих видів і навіть груп їх, є **руйнування місць проживання тварин і зростання рослин**.

Таблиця 12.2.

Причини	Число видів					
	Риби	Амфібії	Рептилії	Птахи	Ссавці	Разом
1. Наднормовий промисел	16	2	39	54	72	183
2. Руйнування середовищ проживання	111	27	16	161	74	389
3. Вплив вселення видів	40	3	19	33	40	135
4. Пряме знищення	0	0	2	2	19	23
5. Хвороби та інші причини загибелі	1	0	1	3	5	10
6. Природні фактори	0	0	0	3	0	3
7. Забруднення середовища	0	1	0	3	0	4
8. Тривога, порушення спокою	0	0	0	6	0	6

Господарське освоєння території залишає все менше місць для життя диких тварин і рослин.

Звичайно першим симптомом руйнування природного життєвого середовища є **інсуляризація** – розпад єдиного ареалу на дрібні острівки (рис. 12.1). Зникнення видів у результаті руйнування середовища проживання відбувається тим швидше, чим менша площа цих острівків ареалу і чим більше вони ізольовані. Методи теоретичних досліджень дали змогу підрахувати швидкість очікуваного зменшення числа видів крупних тварин з цієї причини в 19 східноафриканських національних парках Серенгеті та інших. Виявилось, що інсуляризація може викликати втрату близько 11% видів великих ссавців через 50 років, а через 500 років – 44%.



**Рис. 12.1. Приклад інсуляризації місцезростань:
скорочення площі, зайнятої лісами, на ділянці 10 км
у штаті Вісконсія (США) з 1821 до 1950 р.
(за Е.Піанка, 1981).**

Значна кількість видів дикорослих рослин випадає зі складу флори багатьох регіонів через випасання худоби, меліорацію та розорювання природних угідь і вирубування лісів.

Від такого впливу біоти багатьох видів зазнають таких змін, що не здатні забезпечити їхнє існування. Цікавим прикладом може бути рослина з найбільшою в світі квіткою, що досягає в діаметрі понад один метр – *Rafflesia arnoldi*. Вона поширена в тропічних лісах на о. Суматра (Індонезія) і перебуває на межі зникнення.

Руйнування місцезростання – одна з найсильніших причин зникнення або різкого скорочення чисельності багатьох видів лучних і болотних рослин природної флори та фауни України.

Надмірний промисел (вилучення з природного середовища рослин і тварин для різних цілей: колекціонування, виготовлення сувенірів, отримання медичних препаратів, утримання в неволі тощо) є другою важливою причиною, що спричиняє різке скорочення чисельності видів промислових і декоративних тварин, лікарських і ранньовесняних рослин.

Варто зауважити, що через ці причини скоротили свою чисельність осетрові та інші промислові риби, морські і наземні черепахи, крокодили, фазани, папуги, співучі птахи, декоративні метелики, а також кактуси та інші види цінних диких рослин.

Вашингтонська конвенція 1973 р. про обмеження міжнародної торгівлі рідкісними і зникаючими видами рослин і тварин та продуктами і виробами з них була спробою застерегти і попередити винищення таких видів. У 1985 р. цю конвенцію підписали 88 держав. Внаслідок масового браконьєрського промислу на африканському континенті з 1970 до 1982 р. чисельність носорогів скоротилася в 10 разів; об'єм торгівлі слоновою кісткою збільшився з 400 т/рік у 1968 р. до 10 тис. т/рік у 1982 р., що призвело до загибелі близько 100 тис. слонів у країнах Африки і Азії (А.В.Яблоков, С.А.Остроумов, 1985).

Від нерегульованого збору для колекціонування і торгівлі гинуть або різко скорочується чисельність популяцій кактусів та інших сукулентів, орхідних, лілійних, півонієвих та інших декоративних, лікарських, технічних рослин.

Вселення нових видів (інтродукція, міграція, пасивне і випадкове завезення і занесення) у більшості випадків має негативні наслідки. Чужинці часто агресивно і швидко завойовують нові території, витісняючи місцеві ендемічні види. Для прикладу: до 1978 р. на Гавайські острови було інтродуковано 22 види ссавців, близько 160 видів птахів, близько 1300 видів комах, понад 2 тис. видів квіткових рослин. Це стало причиною того, що з часу відкриття цих островів вимерло до 22 видів птахів (30% аборигенної орнітофауни), 14 видів молюсків (34% аборигенної малакофауни). Перед загрозою зникнення знаходиться 70% видів гавайської флори.

Відомі також приклади негативного впливу вселеної у Прибалтику ондатри на популяції раків, американської норки (крупнішої) на меншу європейську норку, канадського бобра на європейського бобра. Ці приклади є пересторогою контрабандного ввезення та необґрунтованої інтродукції окремих видів рослин і тварин. На користь цього свідчить той факт, що з інтродуцентами часто заносяться небезпечні бур'яни (наприклад, амброзія полинолиста в південні райони України), шкідники (колорадський жук), паразити і збудники захворювань. Останні можуть бути нешкідливими для інтродукованого виду, а місцеві види часто беззахисні перед ними. Так, гриб, завезений із саджанцями з Азії у США, майже повністю знищив американський вид каштана. Інтродукція кіз на о. Св. Єлени призвела до майже повного знищення 33 ендемічних видів рослин.

Відомі факти, що свідчать про підвищену здатність інтродукованих рослин пригнічувати місцеві види через аллопатію (незвичні для аборигенів хімічні виділення).

Згаданий фактор впливу на місцеву флору і фауну **вселених видів** є закономірним явищем, зумовленим жвавою міграцією людей. Він є причиною того, що корінна природна

флора і фауна регіонів змінилась змішаною (аборигени + інтродуценти). Важливо стримувати і регулювати цей процес, щоб зберегти ендемічні та аборигенні види.

Техногенне забруднення середовища є одним із факторів різкого негативного впливу на живу природу.

Штучна хімізація навколишнього середовища вже досягла таких масштабів і рівня, що стала реальною загрозою нормального функціонування та існування біосфери. Недосконалі промислові технології, неправильне зберігання і використання мінеральних добрив і отрутохімікатів у сільському господарстві стали джерелом забруднення усіх середовищ життя (водного, наземно-повітряного, ґрунтового) і перетворили їх у несприятливі для багатьох видів живих організмів, у тому числі й самої людини, діяльність якої породила цей штучний фактор.

Міграція токсикантів і забруднювачів та біоаккумуляція їх в організмах у межах трофічного ланцюга біоценозів стала причиною порушення стабільності природних екосистем, зникнення багатьох цінних видів рослин та їх супутників тварин. Високі концентрації в повітрі діоксиду сірки, окислів азоту, вуглецю, сажа згубно діють на рослини, особливо на зелені насадження міст.

Як відходи промислових підприємств у різні середовища надходять багато сполук металів, які, особливо в надлишкових кількостях, є небезпечними для тварин. Це, зокрема, такі важкі метали, як свинець, ртуть, селен, кадмій тощо. Вони діють на організм тварини безпосередньо або через різні ланки трофічного ланцюга.

Дуже небезпечними для тварин виявились пестициди – основний хімічний продукт другої половини ХХ століття. Класичним прикладом їх дії є препарат ДДТ. Як сильнодіючий, його використовували успішно для боротьби з переносниками трансмісивних захворювань (комарі, мухи, кліщі, сліпні, москити), із шкідниками на полях і в садах. Масове використання ДДТ та інших пестицидів у 50–60-ті роки призвело до різкого скорочення чисельності і навіть до повного зникнення деяких видів риб, рибоїдних та інших м'ясоїдних птахів у багатьох країнах світу, майже на третину стала тоншою шкарлупа їхніх яєць, порушились важливі життєві функції, особливо репродуктивна. Численні жертви серед диких теплокровних тварин є наслідком неконтрольованого використання зооцидів для знищення шкідливих гризунів (мишей, пацюків) та переносників збудників інфекційних захворювань птахів та інших шкідливих і небезпечних хребетних тварин.

Безсумнівно, антропогенне хімічне забруднення планети – одна з головних причин, що загрожує життю диких тварин, оскільки вони проникають в усі середовища життя навіть у ті регіони, що знаходяться дуже далеко від джерел забруднення. Вплив різних забруднювачів на живі організми вивчений ще дуже мало, і тому заслуговує на особливу увагу, щоб не втратити від цього біорозмаїття природи.

Яскравим прикладом, що демонструє негативні наслідки хімічного забруднення середовища є адаптація шкідників до інсектицидів (рис. 12.2) та біоаккумуляція їх у ланках трофічного ланцюга (рис. 12.3).

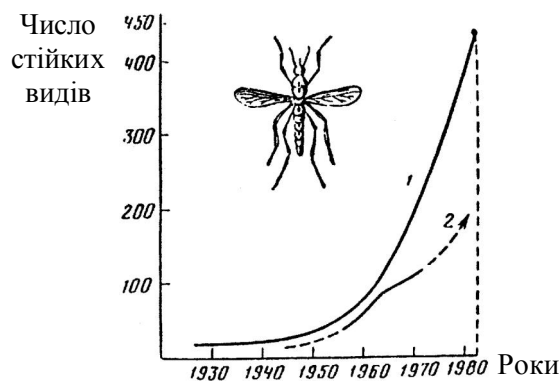


Рис. 12.2. Збільшення числа стійких до інсектицидів форм комах з 1920 до 1980 року.

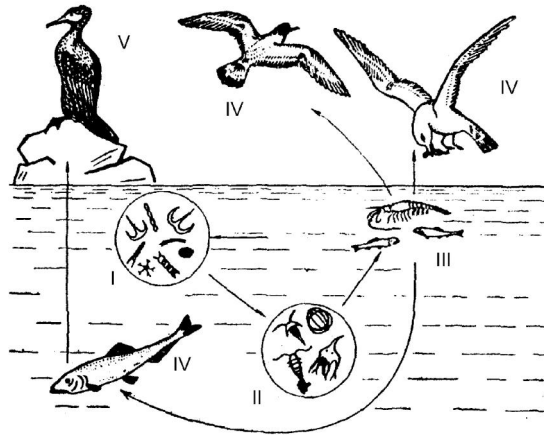


Рис. 12.3. Схема біоаккумуляції інсектициду діелдріну в трофічній сітці прибережної частини моря.

Морська вода: сліди діелдріну.

I – Фітопланктон: 1 млрд.^{-1} . II – Зоопланктон: $2 \cdot 10^2 \text{ млн.}^{-1}$. III – Ракоподібні і риби-мікрофаги: $3 \cdot 10^2 \text{ млн.}^{-1}$. IV – Крячка, яйця: $0,2 \text{ млн.}^{-1}$.

IV – Чайка, яйця: $0,1 \text{ млн.}^{-1}$. IV – Риби-хижаки: $0,2 \text{ млн.}^{-1}$.

V – Баклан, печінка: 6 млн.^{-1} , яйця: 2 млн.^{-1} .

Крім названих причин, що однаково небезпечні для рослин і тварин, є ще різні специфічні та локальнодіючі, які необхідно враховувати при вирішенні багатьох проблем охорони популяцій видів у конкретних регіонах. Вони є об'єктом вивчення багатьох спеціальних дисциплін і прикладних галузей екології та охорони природи.

12.3. Значення популяційних особливостей для охорони видів

Динаміка, структура, чисельність популяції, швидкість і темпи її відтворення, плодючість і виживання мають особливо важливе значення для збереження виду в умовах зростаючого антропогенного впливу. Популяційний тип організації виду забезпечує багатство його генофонду, стійкість і пластичність та ширші можливості адаптування до нових умов середовища.

Із багатьох особливостей популяцій особливе значення для охорони виду має їхня структура та необхідна величина чисельності. Як біологічні системи популяції функціонують як єдине ціле, здатні до саморегуляції, відповідно до змін, що відбуваються у навколишньому середовищі.

12.3.1. Значення структури популяцій

Реакція популяцій на шкідливий фактор значно залежить від її вікової структури. Так, у випадку, коли у популяції одночасно існує лише одне покоління (у різних видів комах, землерийок), обміну генами між поколіннями немає. Для загибелі цілої популяції достатня одноразова дія будь-якого несприятливого фактору в період розмноження. Таке явище спостерігається у популяціях багатьох видів комах з короткою тривалістю життя, у деяких видів дрібних птахів і ссавців із сезонним типом розмноження або одноразовим розмноженням за все життя.

Іншими будуть реакція популяцій та наслідки дії факторів при різновіковій структурі, коли в популяції одночасно існує до п'яти поколінь і обмін генами можливий між двома-трьома поколіннями (польова миша, ящірка прудка); одночасно існує більше десяти поколінь і обмін генами можливий між багатьма поколіннями (дерева, ссавці з великою тривалістю життя). За такої структури дія несприятливих факторів не призведе до зникнення популяції. Наприклад, навіть повне знищення дорослих особин травневого хруща в певний рік не

приведе до повного зникнення його місцевої популяції, оскільки більша частина її існує у вигляді різновікових личинок у різних шарах ґрунту.

Важливою для охорони виду є перебудова статеві структури популяції. Так, при різкому підвищенні смертності у популяції відбуваються зміни, скеровані на підвищення життєвості особин, їх стійкості до несприятливих умов. В таких популяціях перебудовується структура і зростає відносне число самок, які народжують також переважно самок. У випадку, коли виникає перенаселення, різко знижується плодючість, зростає смертність, раніше настає старіння особин. Так, внаслідок саморегуляції створюється щільність особин, яка відповідає ємності даного середовища.

Отже, структура популяції, зокрема статєва, забезпечує нормальне розмноження. Антропогенне забруднення негативно впливає на відтворювальну функцію організмів. Вилучення під час промислу лише особин однієї статі (наприклад, самців у птахів, китоподібних, копитних) істотно порушує статєву структуру популяцій.

Особливості просторової, вікової, статєвої структури популяції визначають її генетичну структуру, інтенсивність і напрям потоку генів між особинами різних поколінь.

12.3.2. Значення величини чисельності популяції для охорони виду

Невід'ємною умовою існування популяції є наявність достатньої кількості особин, що забезпечують здатність її до відтворення і росту.

Визначення мінімального числа особин, при якому популяція може зберегти своє існування, є однією з важливих проблем практичної охорони багатьох видів у природі і в неволі. При цьому важливим залишається збереження рівня генетичної мінливості, що забезпечує здатність популяції адаптуватися до зміненого середовища.

Мінімальну величину популяції визначають за можливістю виникнення близькоспорідного схрещування, що сприяє зниженню гетерозиготності. Практика тваринництва вказує на можливість безпечного інбридингу в межах 1% на одне покоління, відомого як "*правило 1%-го інбридингу*".

У невеликих популяціях спостерігається зниження плодючості. Так, популяція з 10 особин, які розмножуються в кожному поколінні, зникне через 15 поколінь внаслідок інбредної депресії.

Вважають, що для популяцій вищих хребетних тварин ефективною, здатною забезпечити надійне виживання, буде чисельність в декілька сотень особин, а для безхребетних – декілька десятків тисяч особин.

Для відтворення зникаючої популяції (виду), чисельність якої критично мала, важливе значення має число особин виду, що знаходиться на інших територіях та в неволі. Використання їх як резерву є єдиною можливістю не допустити втрати цих видів. Так було збережено і відтворено зубра, річкового бобра, велику і малу чаплі, кулана та ін.

12.4. Шляхи охорони живої природи на популяційно-видовому рівні

Популяційно-видовий рівень охорони природи основним напрямом вважає збереження видів і популяцій безпосередньо в місцях їх поширення у природі. Практично він може здійснюватися шляхом *організації сітки охоронних територій* та шляхом *охорони видів на територіях, перетворених людиною*.
Форми заповідних територій повинні бути різні – заповідники, заказники, природні парки,

"мікрозаповідники" (для охорони безхребетних і дрібних хребетних та для захисту унікальних гнізд, нір та інших унікальних місць).

Однак, для того, щоб зберегти популяції та види на обмежених, ізольованих заповідних територіях, необхідно проводити обмін генетичним матеріалом між популяціями цих територій.

Та, враховуючи антропогенний вплив на природне середовище, збереження і розширення заповідних територій є безперспективним і не може забезпечити ефективну охорону видового багатства живої природи.

Головним і першочерговим стає **необхідність екологізації всієї діяльності людського суспільства**. Лише розумне, гуманне ставлення до природи, гармонійне поєднання інтересів суспільства з її можливостями, різке скорочення добування рідкісних і зникаючих видів рослин і тварин, строге контролювання його можуть стати гарантом збереження біологічного розмаїття.

Іншою важливою умовою є **зменшення забруднення середовища шляхом біотрансформації і біоаккумуляції забруднень**.

Враховуючи тенденцію до підвищення фонового рівня багатьох забруднень у масштабах Землі, особливого значення набуває явище **біоаккумуляції** поллютантів. Разом із наступною біотрансформацією забруднень (або іншою технологією інактивації небезпечних речовин) вона є ефективною формою зниження рівня забруднення середовища.

Новим ефективним шляхом боротьби із забрудненням є **селекція мікроорганізмів** з метою створення штамів, спеціально адаптованих до руйнування певних забруднювачів. Розрахунки показали, що вартість очистки забруднених ділянок водою за допомогою спеціальних бактеріальних препаратів може становити лише одну десяту вартості їх очищення іншими способами.

Важливим шляхом збереження значної кількості видів є **розведення їх під контролем людини в неволі**. Цей шлях став чи не єдиним можливим способом врятування видів, які або повністю зникли в природних місцезнаходженнях, або чисельність їх у неволі дуже мала.

Важливість збереження видів навіть шляхом штучного підтримання їх чисельності в неволі (зоопарки, ботанічні сади та ін.) велика. Для організації довгострокових програм розведення рідкісних тварин у контрольованих умовах необхідний всесвітній облік особин цих видів, планування схем схрещування для мінімізації наслідків інбридингу. Таке реальне використання генетичних ресурсів застосовувалось щодо коня Пржевальського, амурського тигра, індійського носорога, окапі та інших.

Цілеспрямовані практичні заходи, пов'язані з вирішенням проблем охорони живої природи на базі екологічних методів, називають *екологічною інженерією*. Це новий напрямок у екології, що заслуговує на подальший розвиток, оскільки живим організмам у природі важко вижити під тиском людини, а людині важко обмежити свої потреби і бути ощадливими і гуманними щодо природи.

12.5. Концепції охорони видового багатства рослин

Рослинний покрив є дзеркалом, в якому найчіткіше відбивається відношення людини до природи. Тому зміни в складі флори необхідно оцінювати з позицій принципового відношення до загальних екологічних проблем довкілля.

Рослини в процесі фотосинтезу акумулюють у середньому 1% сонячної енергії, яка надходить на поверхню землі, і створюють основу для існування всього живого. За допомогою зелених рослин здійснюється кругообіг речовин і енергії у природі, забезпечується стабілізація хімічного складу повітря і динамічна рівновага у біосфері.

Рослинний покрив виконує дуже важливу санітарно-гігієнічну, рекреаційну та ландшафтно-естетичну роль, забезпечує оптимізацію навколишнього середовища.

Географічне розташування, особливості рельєфу та інших екологічних умов природних зон України зумовили формування багатой і різноманітної флори. За даними ботаніків, в Україні зростає близько 5000 видів рослин, що становить третю частину флори всієї Європи. На території України близько 400 видів ендемів і субендемів, які поза її межами

зустрічаються лише зрідка. Найбагатшою є флора Криму (понад 2400 видів, з них 240 – ендеми), Карпати (2012 видів, 92 – ендеми). Дещо бідніша флора лісостепу (1700 видів) і Полісся (1600 видів). Близько 900–1100 видів – це культурні і занесені види, що входять у склад флори України.

Та популяційно-чисельний стан кожного з видів флори нерівнозначний, як і роль їх, місце в трофічному ланцюгу та практичне значення.

На особливу увагу в природоохоронній практиці заслуговують ендемічні і рідкісні види рослин і тварин, оскільки багатьом з них загрожує небезпека зникнення. У світі нараховують близько 20 тис. видів рослин, які потребують індивідуальної охорони.

З метою обліку рідкісних та зникаючих видів створені Міжнародна Червона книга, а також державні та регіональні. До Червоної книги заносять чотири категорії видів (у Міжнародній книзі вони розміщені на сторінках різного кольору):

1 – *зникаючі* – знаходяться під загрозою зникнення (розміщені на сторінках червоного кольору);

2 – *рідкісні* – збереглися на обмеженій території та у невеликих кількостях (на білих сторінках);

3 – види, *чисельність яких швидко скорочується* (жовті сторінки);

4 – *невизначені* – даних про їх стан немає, але вони віднесені до рідкісних (сірі сторінки).

Категорія відновлених до певної чисельності видів і врятованих від зникнення заноситься окремо на зелені сторінки книги.

До Червоної книги УРСР (1980 р.) включено 151 вид вищих рослин, поширених в Україні. Природоохоронні заходи потрібно скеровувати на створення умов для їх відновлення та поширення. До таких належать: **заборона збору і використання для практичних цілей, розширення сітки заповідних територій, вирощування в культурі та колекціонування у ботанічних садах, підвищення відповідальності за шкоду і знищення їх у природних місцезростаннях, дотримання правил використання заповідних територій, регульований туризм, боротьба з браконьєрством, просвітницька робота** та інші.

Особливої охорони потребують види, занесені в Червону книгу України. Зокрема, *айстра альпійська, арніка гірська, беладона звичайна, едельвейс альпійський, дзвоники карпатські, дріада восьмипелюсткова, бузок східнокарпатський, рододендрон східнокарпатський, шафран білоквітковий, нарцис вузьколистий, родіола рожева*, які зростають у Карпатах та на Закарпатті.

До цього списку включені також численні види рослин інших регіонів України. В них варто наголосити на таких, як *еритроній собачий зуб, горицвіт весняний, рябчик великий, підсніжник звичайний, любка дволиста, лілія лісова, вовчі ягоди пахучі, вовчі ягоди Софії, пізньоцвіт осінній, лунарія оживаюча, косаріки болотні, скополія карніолійська, сон великий*.

Охороні підлягають також різні види *тирличів, крокусів*, що масово і повсюдно винищуються. Окрім вказаних видів рідкісних рослин, до таких віднесені різні види *зозулинців, пальчатокорінників, офрису* (з родини зозулинцевих), *дикі види тюльпанів*. Враховуючи особливості місцезростань, високу декоративність, що зумовлюють прогресуюче різке скорочення чисельності і поширення в різних регіонах, під особливу охорону необхідно взяти *латаття біле (водяну лілію), латаття жовте (гличики)* та інші водно-болотні рослини.

12.6. Концепція охорони видового багатства тварин

Загальна біомаса тварин Землі складає лише 2% всього живого. Тварини щорічно створюють біля 1,5 млрд. тон біомаси. Видове розмаїття та чисельність тварин дуже велика. Так, на кожну людину лише комарів і мух припадає близько 200 млн. особин.

Перебуваючи в залежності від рослин, тварини значно впливають на них, разом з ними беруть участь у кругообігу речовин і енергії в природі, забезпечують стійкість біосфери. Тому при організації охорони природи на популяційно-видовому рівні необхідно виходити з позицій, що для біосфери всі види потрібні і корисні, кожен займає свою екологічну нішу в ній. Щоб стримати зростаючий негативний антропогенний вплив на дику фауну, Міжнародна спілка

охорони природи після узагальнення відомостей про рідкісні і зникаючі види тварин видала Червону книгу фактів (1979 р.). В неї включено 894 види і підвиди хребетних тварин, серед них ссавців – 305, птахів – 258, плазунів – 98, земноводних – 40, риби – 193 види.

За даними зоологів, тваринний світ України нараховує 44800 видів. З них 98,5% припадає на безхребетних тварин і лише 1,5% – на хребетних. Серед безхребетних нараховується близько 20 тис. видів комах. Хребетних тварин в Україні близько 800 видів: ссавців – 108, птахів – 367, плазунів – 21, земноводних – 17, риби – понад 250, інших – 12 видів. До фауністично найбагатших регіонів належить Крим, Полісся, Карпати. Так, у Карпатському регіоні (6,1% території України) зосереджена половина видів хребетних тварин. Зокрема, тут 11 видів плазунів, 180 – птахів, 74 – ссавців. Тому цей регіон має особливе екологічне значення для збереження генофонду тваринного світу.

Екологічний стан багатьох видів дуже критичний. У Карпатах під загрозою зникнення перебувають популяції видри, глухаря, тетерева; рідкісних чорних лелек в Україні менше 200 пар; по кілька пар стрепетів, орланів, чорних грифів.

До Червоної книги України занесено 85 видів і підвидів тварин: ссавців – 29, птахів – 28, плазунів – 6, земноводних – 4, комах – 18 (А.П.Федоренко, 1985).

До рідкісних і зникаючих видів тварин в Україні належать із ссавців *хохуля звичайна, бурозубка альпійська, кутора мала, їжак вухастий, підковониси, нічниця триколірна, кіт лісовий, перев'язка звичайна, зубр*; із птахів до рідкісних належать *лелека чорний, змієїд, орел-могильник, орел степовий, беркут, орлан-білохвіст, сокіл, дрохва, стрепет, журавель сірий, пугач, сич волохатий*. Охороні підлягають також із плазунів *гекон кримський, полоз лісовий (ескулапова змія) і леопардовий*, а із земноводних – *тритони карпатський і гірський, ропуха очеретяна*.

У системі багатьох форм особливе місце належить охороні окремих видів в окультурених ландшафтах і спеціалізованих господарствах. З цією метою виникла спеціальна галузь – **мисливство**. У фауні України зараз нараховується майже 40 видів мисливських звірів, понад 70 видів мисливських птахів, розвинуте також риборозведення.

Оскільки об'єктом промислових господарств є популяції даного виду тварин у конкретних умовах, керувати промислом полювання, кількісним і якісним складом їх необхідно відповідно до можливостей відтворення.

Мисливство як спосіб прямого винищення промислових видів тварин за умови його розумного ведення – це активна і часто необхідна форма їх охорони, яка базується на знаннях структури популяції виду. Кожна популяція тварин має так звані екологічний резерв, який вона використовує лише за певних умов. При полюванні частина тварин вилучається і це підвищує відтворювальні можливості популяції. Наприклад, самка ондатри в умовах перенаселення території цим гризуном і при відсутності промислу народжує 6 малят, а там, де їх вилучують, – 8–9 малят, які вже в перший рік життя беруть участь у розмноженні.

У великих копитних тварин і хижаків екологічний резерв створюється за рахунок зниження смертності молодняку, яка є високою в умовах перенаселення. Наприклад, у соболя і лося процент смертності молодняку зменшується в 3–4 рази, у песця – у 8–10 разів.

При експлуатації промислових видів тварин важливо вилучати лише допустиму кількість особин обох статей, щоб не порушити структуру популяцій. Охорона промислових видів передбачає науково обгрунтоване керування популяціями.

Ведення мисливських господарств включає не тільки добування тварин, а й цілу систему заходів: розведення цих тварин, створення кормової бази, допомога при стихійних лихах тощо. Сюди входить також розселення тварин у ті райони, де вони винищені, профілактичні заходи боротьби з хворобами, паразитами, боротьба з браконьєрством, дотримання законів і правил полювання.

Питання збереження і раціонального використання біологічних ресурсів дикої природи детальніше розглядаються у спеціальних біологічних та екологічних дисциплінах.

Популяція є основною структурною одиницею виду, об'єктом еволюції і важливим об'єктом екології. Вивчення закономірності формування, структури і функціонування популяції має дуже важливе значення для спеціалістів сільського господарства, вплив яких на неї є безпосереднім і, в окремих випадках, необхідним. Завдання полягає в тому, щоб на основі екологічних знань створити для сільськогосподарських тварин і культурних рослин оптимальні умови, необхідні для підвищення їхньої продуктивності та покращення якості продукції.

Дика жива природа є безпосереднім джерелом збагачення культурної та еталоном і взірцем для створення агроєкосистем.

Значення біотичних стосунків між різними видами живих організмів, дослідження екологічних спектрів паразитів та шкідників і переносників захворювань забезпечує можливість впливати на їхню чисельність і розвиток, на основі цього передбачувати або не допускати виникнення епідемій, епізоотій і епіфітотій та розробляти біологічні методи боротьби і збереження біорозмаїття природи як необхідної умови стабільності функціонування біосфери.

Закон життя виду – максимально використати потенціальні біологічні можливості особин для забезпечення свого процвітання і розширення ареалу. Внаслідок дії природного добору у особин виду виробляються спадкові адаптивні ознаки до певних екологічних умов середовища, що призвело до закономірного формування популяцій. Це в однаковій мірі стосується рослин і тварин. Чим різноманітніші умови місць середовища проживання в межах ареалу, тим більше у виду шансів вижити у випадку погіршення умов у одному чи декількох із них. Звідси випливає, що будь-який вплив на популяцію, в тому числі і з боку людини, викликає певні зміни в її структурі і розвитку.

Отже, *вивчення властивостей окремих особин виду та його популяцій є неодмінною умовою раціонального використання і збереження видового багатства і генофонду тваринного і рослинного світу дикої природи та порід свійських тварин і сортів рослин.*

Біологічна неоднорідність – важлива умова виживання і росту популяцій. Вона полягає в тому, що особини однієї і тієї ж популяції характеризуються властивими їм індивідуальними особливостями в розмірах, будові тіла, забарвленні, поведках (у тварин) та ін. Ці відмінності визначають своєрідність і життєздатність всієї популяції.

Явище поліморфізму властиве популяціям рослин та багатьох тварин, видів птахів (сокіл-сапсан, канюк, яструб, папуги, мухоловки, медоноси та ін.) і ссавців (хом'як, хатня миша, водяний щур та інші).

Для прикладу, **хом'як звичайний** має руду спинку і чорне черевце. Однак, серед них трапляються зовсім чорні, що відрізняються ще й іншими біологічними ознаками. Вони менш витривалі, погано перезимовують і гинуть у більшій кількості. Тому, через характерні кліматичні риси географічних регіонів у популяціях хом'яка звичайного спостерігаються різні співвідношення чорних і чорно-рудих особин.

Аналогічний поліморфізм властивий також **хатній миші**. Серед її представників зустрічаються сірі довгохвості і жовтуваті короткохвості. Спостереження свідчать про те, що сірі миші більш сприйнятливі до деяких заразних захворювань (туляремії) і менш стійкі до несприятливих кліматичних умов.

Отже, в межах однієї популяції тварини по-різному реагують на коливання температури, зміни в характері живлення; їм властива різна здатність до розмноження у відносно несприятливих умовах і т. ін. Із цього розмаїття тварин в межах популяції природний добір відбирає лише ті типи індивідів, які мають переваги у плані адаптації до мінливих факторів середовища. Все це необхідно враховувати і в селекційній роботі, і при використанні різних методів боротьби з паразитами та шкідниками сільського господарства. Наприклад, при використанні хімічних методів боротьби з мишовидними гризунами можуть скластися умови, коли при високій чисельності мишей на окремих обмежених ділянках виникають епізоотії

(масові захворювання тварин, у тому числі й небезпечні для людини). Можливі й інші випадки, коли умовно-патогенні бактерії, які не уражають сильних, можуть викликати масову загибель ослаблених тварин чи рослин.

Отже, погіршення умов існування сприяє поширенню захворювання серед мишей. Це непогано за умови, що ця хвороба специфічна для мишей. Якщо ж це захворювання небезпечне і для людини, тоді необхідні практичні заходи, скеровані на боротьбу з мишами і зі збудниками захворювання.

Молоді і старі особини популяції відіграють у ній різну роль. Необхідно зауважити, що у природних умовах старих тварин мало, оскільки значне зниження життєздатності призводить до скорочення популяції. Лише у видів дуже сильних великих тварин з великою тривалістю життя (слони, носороги, тигри, леви, орли) можна зустріти досить старі особини.

Численні експерименти засвідчили певні вікові і фізіологічні зміни, які супроводяться зниженням здатності пристосуватися до низьких температур, коливань атмосферного тиску, зниження вмісту кисню в повітрі та репродуктивної здатності. Тому у багатьох випадках відносно молодші популяції мають більше шансів вижити і адаптуватися до змін у середовищі, відповідно збільшити чи відтворити свою чисельність. Відомо, що в диких ссавців молоді самці не беруть участі в розмноженні до досягнення повного розквіту сил і перемоги над самцем зрілого віку в поєдинку за самку. Так, самки зубра досягають статевої зрілості в 3–4 роки, самці – в 4 роки, але в розмноження вступають у віці 6–7 років. Самці оленів досягають статевої зрілості майже одночасно із самками, але у розмноження включаються значно пізніше.

Подібні спостереження дають підставу стверджувати, що у більшості видів тварин у розмноженні основними є переважно ті самці, які за віком дещо старші від самок. Старі самці, що ще зберегли статеву потенцію, поступово виключаються з розмноження, уступаючи місце молодим плідникам. Отже, складна вікова структура популяції створює передумови для збагачення її здоровими молодими особинами.

Необхідно мати на увазі, що живий організм є індивідуальністю, динамічний, залежний від багатьох факторів. Його властивості не піддаються числовій характеристиці, а закономірності розвитку неможливо чітко виразити математичними формулами. Тому узагальнення результатів спостережень є дещо суб'єктивними, орієнтовними і відносними, але не догматичними.

Віковий стан особин проявляється ще й у тому, що в деяких видів молоді особини сильніше піддаються різним захворюванням. Так, наприклад, зайці часто хворіють кокцидіозом, від якого дуже різко знижується їх чисельність, інколи аж до повного вимирання на великих територіях. Збудник кокцидіозу – мікроскопічні одноклітинні організми кокцидії. Найсприятливішими до цього захворювання є молоді тварини. Відомі випадки, коли молоді зайці вимирали повністю, а старші виздоровлювали і забезпечували відтворення популяції.

У різних видів тварин вікова структура популяції різна. Особливу зацікавленість практиків викликає структура популяцій копитних ссавців (оленів, биків, баранів), оскільки в їх стадах існують складні стосунки між особинами. У популяціях більшості з цих тварин спостерігаються, в основному, 4 вікові групи: однорічки, 2–3-річки (статевозрілі, які ще не беруть участі у розмноженні), 5–9-річні (основні плідники) і старі особини. *У великих тварин із простою віковою структурою популяції найбільше значення має біологічна неоднорідність особин.*

У дрібних тварин, швидке статеве дозрівання яких призводить до ускладнення вікової структури через поліциклічність розмноження, провідним фактором, що підтримує різноманітність біологічних особин популяції, є саме її складна вікова структура.

Вивчення вікової структури має безпосереднє практичне значення. Так, спостереження за динамікою вікового складу промислових тварин дає змогу правильно планувати їхній промисел.

Якщо у популяції якогось виду промислових тварин починають переважати старші вікові групи, розмноження йде повільно, немає росту популяції, тоді промисел їх повинен бути обмежений або припинений до відновлення чисельності!

Ще більше значення має вивчення вікової структури для **організації боротьби із шкідниками сільськогосподарських культур і переносниками заразних захворювань**. Дослідження показали, що при хімічній обробці територій, заселених звичайною полівкою, живими залишаються в основному її самки (переважно вагітні) та молоді особини, що ще не здатні до самостійного життя. Аналогічне відбувається і в популяціях малого суслика. Виявилось, що вагітні самки погано беруть отруйну приманку, тому й смертність їх менша, ніж у самців і самостійного молодняка.

Своєрідним для кожної популяції живих організмів є заселення ними території, тобто **просторова (топографічна) структура**.

Залежно від типу заселення змінюється динаміка чисельності популяції, поширення інфекційних захворювань. При **стрічковому типі** інфекційні хвороби охоплюють тільки окремі ділянки території, а при **суцільному типі** вони поширюються дуже швидко і можуть викликати епізоотії і повне вимирання тварин популяції. Прикладом може бути розміщення на території гризуна бурозубки: в лісах вона утворює поселення суцільного типу, а в степу – стрічкового. В лісі бурозубка є осілою твариною, а в степу вона мігрує і при переміщенні часто заражається різними хворобами від інших гризунів, нори яких вона відвідує, і тому стає додатковим джерелом поширення інфекції. **Це необхідно враховувати обов'язково при вивченні шляхів передачі заразних захворювань.**

У цьому відношенні цікавим є те, що "почуття дому" (хомінг) інколи примушує популяцію тривалий час не збільшувати свою чисельність. Наприклад, навіть у межах невеликого будинку миші горища і підвалів утворюють дві різні популяції, що важливо враховувати при проведенні боротьби з гризунами. Миші підвалу не будуть переселятися на горище. Тому обробку отрутами потрібно проводити в декілька прийомів до повного їх знищення.

Дослідами встановлено, що *збільшення щільності особин у популяції підвищує нервово навантаження і негативно впливає на відтворювальну здатність тварин*. Тому в природі тварини намагаються обмежити контакти з собі подібними і на певний період територія популяції залишається стабільною.

У рослинних популяціях теж у загущених посівах рослини знижують свою насінневу продуктивність.

Отже, *топографічна структура популяції визначається складними і різноманітними закономірностями, скерованими на збільшення чисельності популяції і адаптацію до середовища проживання*. Однак, вона динамічна, зазнає сезонних змін, оскільки в пошуках корму тварини на зимівлю мігрують на інші території, утворюють групи для захисту від холоду та з метою найкращого використання життєвих ресурсів території проживання.

Популяції складають генофонд виду. Охорона видового багатства рослинного і тваринного світу та окремих його видів передбачає збереження популяцій в різних місцях ареалу. Чим різноманітніші і чисельніші популяції, тим перспективнішим є даний вид, тим легше зберегти його за умов надмірної експлуатації та мінливості факторів середовища.

Отже, зберегти вид – це значить зберегти його популяції та їх природне середовище.

Популяції як генофонд виду є носіями різних генотипів і спадкових адаптивних ознак. Звідси неоціненне значення їх для селекційної роботи і поповнення видового складу свійських тварин та культурних рослин шляхом інтродукції та акліматизації. *Підбір високопродуктивних і життєздатних популяцій окремих видів – необхідний екологічний принцип створення оптимальних агробіоценозів.*

У практичній роботі людина має справу не з окремими особинами виду, а з його популяціями. Вона намагається скоротити чисельність шкідливих і збільшити кількість корисних для неї видів рослин і тварин. Науковою основою таких заходів повинні бути знання біологічних особливостей виду, закономірностей динаміки його чисельності, яка визначається інтенсивністю розмноження, виживанням та смертністю.

Так, для більшості великих ссавців, різних видів птахів, деяких плазунів характерним є висока стійкість до несприятливого впливу факторів середовища, тому смертність їх стабільна, але плодючість низька. Період статевого дозрівання досить довгий, тому за сприятливих умов розмноження різко не підвищується їх чисельність.

Інша група тварин значно чутливіша до мінливості дії факторів середовища проживання, характеризується різким зростанням здатності до розмноження у сприятливих умовах, їхня чисельність тоді збільшується в сотні разів.

Людина **штучно розширює територію виду** (ареал) шляхом **акліматизації** (перенесення на нові території і в нові умови). Вона також може повернути види, що зникли, на їх попередню територію шляхом **реакліматизації**. Ці процеси часто мають негативні наслідки, залежно від того, як складуться їхні внутрішньопопуляційні та міжпопуляційні стосунки на цих територіях.

Тому у виробничій і професійній діяльності необхідно дотримуватись важливих екологічних принципів і законів. Зокрема:

1. Організм і середовище – єдине нерозривне ціле; тому необхідно знати його екологічні вимоги до умов середовища. Особливо це стосується завезення у свій регіон нових видів, сортів і порід.

2. Всі фактори середовища діють у сукупності, але дія кожного на організм різна.

Нормальний розвиток і життєдіяльність організму неможливі за умови, що якийсь із життєвонеобхідних факторів відсутній або є в мінімальній чи максимальній дозах.

3. Кожен вид живих істот перебуває у певному зв'язку з іншими, тому біотичне середовище має безпосередній вплив на нього. Вилучення або знищення окремого виду з його біотичного оточення може мати позитивні або негативні наслідки, залежно від характеру стосунків.

Це необхідно враховувати при формуванні мішаних посівів, створенні багатогалузевих тваринницьких ферм та проведенні боротьби з бур'янами і шкідниками. У тварин дуже важливо знати особливості етологічної поведінки і враховувати її при груповому утриманні їх.

4. В межах території свого поширення види представлені особинами і популяціями, що мають свої індивідуальні і групові, генетично закріплені відмінності, які є наслідком пристосування до безпосередніх умов проживання, контактів і співіснування з іншими видами живих істот регіону. Тому вони мають свій генотип, свої оптимальні генетичні ознаки, свій імунітет, здатні найкраще виносити несприятливі умови, розвиватись і забезпечувати високу продуктивність. Це необхідно враховувати в процесі селекційно-генетичної роботи.

Дикі види, місцеві сорти рослин і породи тварин, навіть малочисельні, необхідно охороняти і примножувати як цінні ресурси і здобутки!

5. Без врахування біологічних властивостей та екологічних вимог, без ґрунтового аналізу регіональних ресурсів того чи іншого виду не можна визначати норми його експлуатації, щоб не втратити повністю.

Тому й виникла необхідність розробки і впровадження в практику комплексу застережливих заходів, обов'язкового дотримання природоохоронних норм і правил та індивідуальної охорони особливо цінних і малочисельних видів живої природи. А їх можна врятувати від зникнення за умови збереження природного середовища проживання.

Отже, лише розумний господарський підхід до використання природних багатств живої і неживої природи може забезпечити збереження біорозмаїття і естетичної краси як неодмінної умови життя на Землі для наступних поколінь.

6. Не можна підміняти любов до природи манією або фанатизмом, тобто захопленням і наданням переваги якомусь одному виду живих істот при ігноруванні впливу на інші та на довкілля. Це помилково і небезпечно. Оберігаючи таким чином одне, можна порушити екологічні зв'язки і екологічну рівновагу в живій природі, викликати знищення інших життєвонеобхідних її компонентів, стати причиною повернення і поширення інфекційних захворювань. Усе це збіднить і зробить небезпечним для людини навколишнє середовище.

Врахуйте, що надмірна кількість одного виду зробить неможливим життя інших, у тому числі і тих, за рахунок яких безпосередньо живе він сам. Тоді і цей вид буде приреченим на загибель. Такий закон життя Природи.

ЛІТЕРАТУРА

1. Базаров Е.И., Широков Ю.А. Агроэнергетика. – М.: Агропромиздат, 1987. – 155 с.
2. Банников А.Г. Мир животных и его охрана. – М.: Педагогика, 1978. – 126 с.
3. Білявський Г.О., Падун М.М., Фурдуй Р.С. Основи екології. – К.: Либідь, 1995. – 365 с.
4. Біологічний словник. За ред. акад. АН УРСР І.Г.Підоплічка, К.М.Ситника, Р.В.Чаговця. – К.: Голов. ред. УРЕ, 1974. – 551 с.
5. Воронов А.Г. Геоботаника. – М.: Высшая школа, 1963. – 373 с.
6. Заверуха Б.В., Шемшученко Ю.С., Бабенко В.І. Рослини Червоної книги. – К.: Урожай, 1985. – 134 с.
7. Злобін Ю.А. Основи екології. – К.: Лібра-Тов, 1998. – 248 с.
8. Кучерявий В.П. Екологія. – Л.: Світ, 2000. – 497 с.
9. Лаптев А.А., Приемов С.И., Родичкин И.Д., Шемшученко Ю.С. Охрана и оптимизация окружающей среды. – К.: Либідь, 2000. – 256 с.
10. Лаптев И.П. Теоретические основы охраны природы. – Томск, 1975. – 278 с.
11. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. Перев. с англ. – 1975.
12. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. Перев. с англ. – 1974. – 457 с.
13. Мартинов В.А., Новиков Р.А. Разрушение природной среды. – М., 1981. – 256 с.
14. Одум Ю. Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
15. Пианка Э. Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. – 385 с.
16. Реймерс Н.Ф. Природопользование. Словарь-справочник. – М.: Мысль, 1990. – 638 с.
17. Тимофеев-Росовский Н.В. Очерк учения о популяции. – М., 1973.
18. Федоренко А.П. Охорона рідкісних видів фауни. – К.: Урожай, 1985. – 63 с.
19. Чернова Н.М., Билова А.М. Екологія. – К.: Вища школа, 1988. – 247 с.
20. Червона книга Української РСР. Рідкісні й такі, що знаходяться під загрозою зникнення види тварин і рослин. – К.: Наукова думка, 1980. – 504 с.
21. Шварц С.С. Экологические основы эволюции. Перев. с англ. – 1975.
22. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. – М., 1980.
23. Яблоков А.В., Остроумов С.А. Уровни охраны живой природы. – М.: Наука, 1985. – 174 с.
24. Яблоков А.В., Остроумов С.А. Охрана живой природы. Проблемы и перспективы. – М., 1985. – 267 с.
25. Petruszewicz K. Osobnik, populacija, gatunek. – Warszawa, PWN, 1978.
26. Pearl R. The grows of populations. Quart. Rev. Biol., 1927, 2. – P. 532–548.

Від авторів	3
Вступ	4
Розділ 1. Популяційна екологія, як розділ загальної екології	6
1.1. Популяційна екологія	6
1.2. Популяційна генетика	7
Розділ 2. Концепції виду і популяції	9
2.1. Вид і його структура	9
2.2. Популяція як структурно-функціональна одиниця виду	13
2.3. Принципи виділення і класифікації популяцій	22
Підсумок розділів 1, 2	26
Розділ 3. Екологічна ніша популяції	29
3.1. Концепція екологічної ніші	29
3.2. Перекривання екологічних ніш популяцій	32
3.3. Динаміка екологічної ніші	34
Підсумок розділу 3	37
Розділ 4. Екологічна і біологічна характеристика популяції	39
4.1. Ознаки популяції	40
4.1.1. Розмір і стійкість популяції	42
4.1.2. Чисельність популяції	43
4.2. Репродуктивний потенціал	45
4.2.1. Біотичний потенціал	45
4.2.2. Плодючість	46
4.3. Щільність популяції	51
4.4. Народжуваність	53
4.5. Смертність	58
4.6. Вживання	61
Підсумок розділу 4	63
Розділ 5. Структура популяції	66
5.1. Просторова структура популяції	67
5.1.1. Характер розміщення особин у популяції	68
5.1.2. Розселення	72
5.1.3. Осілі і кочові тварини	73
5.2. Етологічна структура популяцій тварин	78
5.3. Статева структура популяції	85
5.4. Вікова структура популяції	88
5.4.1. Вікова структура популяцій рослин	91
5.4.2. Вікова структура популяцій тварин	97
Підсумок розділу 5	102
Розділ 6. Генетична структура популяції	105
6.1. Закономірності генетичної структури у панмікстичних популяціях	105
6.2. Аналіз генетичної структури природних і штучних популяцій	108
6.3. Мінливість і динаміка генетичної структури популяції	112

Підсумок розділу 6	115	
Розділ 7. Динаміка популяцій	119	
7.1. Фази розвитку популяції	119	
7.2. Типи динаміки популяції	121	
7.3. Типи росту чисельності популяції	123	
7.4. Фактори, що впливають на чисельність популяції	128	
7.5. Гомеостаз популяції	132	
Підсумок розділу 7	135	
Розділ 8. Регуляція чисельності популяції	137	
Підсумок розділу 8	145	
Розділ 9. Внутрішньопопуляційні стосунки та взаємодія популяцій	148	
9.1. Конкуренція	149	
9.1.1. Внутрішньовидова конкуренція	151	
9.1.2. Міжвидова конкуренція	155	
9.2. Хижацтво	162	
9.3. Паразитизм	165	
9.4. Симбіотичні зв'язки між популяціями	171	
Підсумок розділу 9	172	
Розділ 10. Потік енергії та продуктивність популяції	175	
10.1. Визначення продуктивності популяції	175	
10.2. Потік енергії на тваринницькій фермі	180	
Розділ 11. Популяція як об'єкт використання	183	
11.1. Оцінка стану і перспективи розвитку популяцій	183	
11.2. Прогнозування норм експлуатації популяцій	188	
11.3. Методи визначення чисельності і щільності популяції	189	
11.4. Схема екологічної характеристики виду тварин	192	
11.5. Схема екологічної характеристики виду рослин (спрощена)	192	
Підсумок розділу 11	193	
Розділ 12. Популяційно-видовий рівень охорони живої природи	194	
12.1. Концепція популяційно-видового рівня	194	
12.2. Основні причини зникнення видів	196	
12.3. Значення популяційних особливостей для охорони видів	204	
12.3.1. Значення структури популяцій	204	
12.3.2. Значення величини чисельності популяції для охорони виду	206	
12.4. Шляхи охорони живої природи на популяційно-видовому рівні	207	
12.5. Концепції охорони видового багатства рослин	208	
12.6. Концепція охорони видового багатства тварин	211	
Післямова	214	
Література	223	

Р.Й.Кравців, М.В.Черевко

**ОСНОВИ
ПОПУЛЯЦІЙНОЇ
ЕКОЛОГІЇ**

Навчальний посібник

Видавництво «ТеРус»

м. Львів, пр. Червоної Калини, 115

Свідоцтво серія ДК № 483 від 13.06.2001 р.

Формат 60×84/16. Друк офсетний. Папір офсетний.

Ум. друк. арк. 13,25.