

1 Лекція. ДЕМЕКОЛОГІЯ (ЕКОЛОГІЯ ПОПУЛЯЦІЙ)

1. Популяції в екосистемах.
2. Поняття популяції в екології.
3. Склад і структура популяцій. Геміпопуляції.

3. Склад і структура популяцій. Геміпопуляції.

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

Популяційний ареал – простір, заселений особинами конкретної популяції. Власне простір (ареал) є одним із важливих критеріїв популяції. Ареал популяції може розширюватися або звужуватися. Розширення ареалу популяції відбувається у випадках, коли особини займають нові екологічні ніші, сприятливі для їх розмноження. Ареал популяції для різних видів може бути специфічним як за конфігурацією, так і за розмірами, а для деяких – змінюватися в часі. Наприклад, для прудкої ящірки (*Lacerta agilis*) він коливається від 0,1 до декількох гектарів, для водяної нориці (*Arvicola terrestris*) – від одного до декількох десятків гектарів.

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

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

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

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

оптимальні для особин умови, які погіршуються на периферії. Ця закономірність характерна і для ареалу виду. Популяції виду, розміщені на периферії ареалу, можуть бути місцем «апробації» нових генотипів.

Елементами популяції зазвичай вважаються особини. При дослідженні низки конкретних питань буває корисно вважати елементами популяції певні розмірно-вікові групи, або групи тієї чи іншої статі, інколи варто виділяти генетичні групи тощо. При дослідженні багатьох екосистем, зокрема водних, часто доводиться мати справу з одновидовими біосистемами, які аж ніяк не є самовідтворними. Зокрема, личинки комах, що входять до складу гідроекосистем і часто є домінуючими групами (личинки хірономід, бабок, веснянок тощо) з одного боку, і дорослі форми (імаго, що населяють наземні екосистеми – з іншого. *Такі сукупності життєвих стадій одного виду, що населяють певний біотоп, прийнято називати «геміпопуляціями»* (Беклемишев, 1960).

При вивченні популяцій використовують дві групи кількісних показників: статичні – що характеризують стан популяції в певний момент часу t і динамічні, що характеризують процеси, які відбуваються в популяції за певний проміжок часу Δt .

3.1 Статичні показники популяції.

До статичних показників належать: *загальна чисельність і щільність* популяції, різноманітні характеристики популяційної структури (*вікової, розмірної, статевої, генетичної* тощо).

Визначити загальну чисельність організмів у природних популяцій досить складно, часто – практично неможливо. Можна відносно точно порахувати дерева, кущі тощо на певній території, проте визначити точно загальну кількість тварин у природних екосистемах зазвичай практично неможливо. Для оцінки загальної чисельності популяцій рухливих тварин зручним виявляється метод мічення і повторного відлову. Суть його полягає у тому, що відловлюють певну кількість тварин, і після мічення їх випускають на волю. Через певний час проводять повторні відлови, і за часткою, яку складають серед відловлених істот мічені, розраховують загальну чисельність популяції. Але в переважній більшості випадків визначають не загальну чисельність, а щільність популяції. Це відомі методи трансект при вивченні рослин, метод облову певних ділянок, сюди ж належать і маршрутні методи обліку чисельності (птахів, рептилій, амфібій тощо).

Віковий склад популяції є її важливою характеристикою, яка істотно впливає на народжуваність, смертність тощо. Співвідношення вікових груп у популяції визначає її здатність до розмноження в даний момент часу і показує, чого можна очікувати у майбутньому, тому віковий склад дає цінну інформацію про популяцію і для прогнозування її стану.

Зазвичай у популяціях, які швидко збільшують свою чисельність, значну частку складають молоді особини (рис. 1, а); при повільному зростанні чисельності віковий розподіл більш рівномірний; популяції, що знаходяться у стаціонарному стані, мають значну частку старих особин (б).

Дещо спрощено, в популяції можна виділити три екологічні вікові групи: *пререпродуктивну, репродуктивну та пострепродуктивну*. Тривалість цих періодів по

відношенню до загальної тривалості життя значно варіює у різних організмів. У одnodенок личинковий період розвитку у воді триває від одного року до кількох, а у дорослому стані вони живуть кілька діб. Від величини загибелі особин різних вікових груп залежить загальний характер смертності популяції, який може бути представлений відповідними для кожного виду кривими (рис. 2).

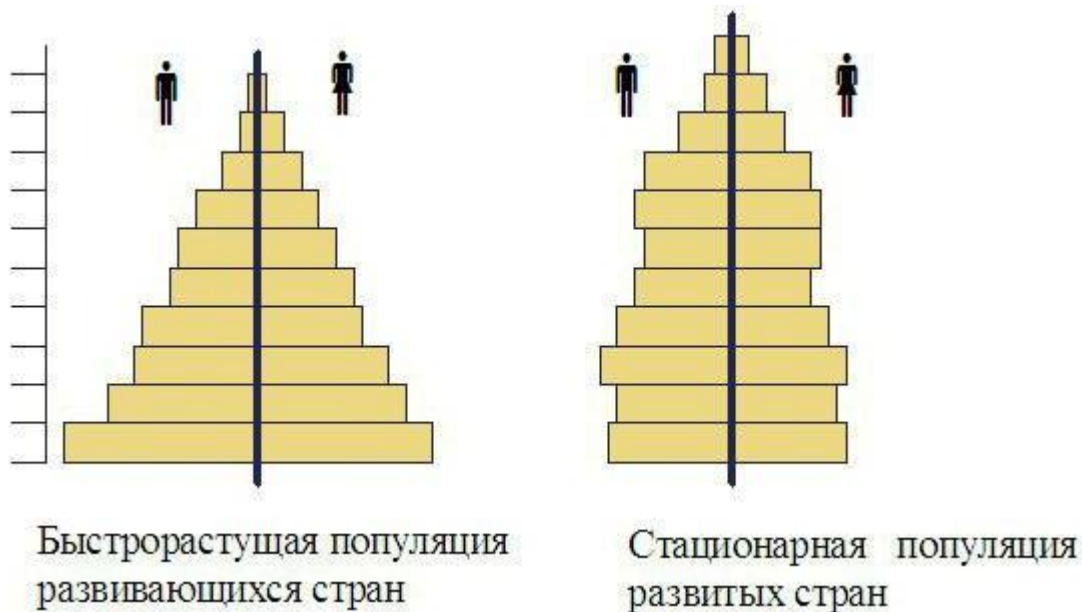


Рис. 1 – Віковий склад населення.

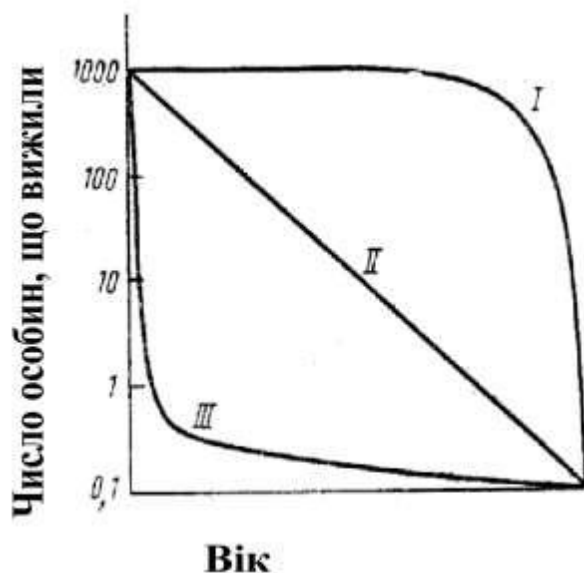


Рис. 2 – Головні типи кривих виживання особин.

Крива I (випукла крива) означає малу смертність особин протягом життя, лише на старості всі організми різко вимирають. Така крива властива людині в розвинених країнах (дрозофіла, кит, слон, слизень, гідра, людина).

Крива II (похила пряма) характеризує залежність смертності від віку (птахи, рослини після проростання та вкорінення тощо).

Крива III (ввігнута крива) ілюструє інший варіант, коли значна частина особин гине на початкових етапах онтогенезу, а в подальшому цей процес уповільнюється (більшість живих організмів: риби, рослини, комахи та інші безхребетні організми).

У природних умовах реальні криві виживання є комбінацією цих типів залежно від стадії розвитку популяції, віку та умов середовища.

Щодо просторового розподілу, то можна виділити три основні типи: *випадковий*, *регулярний (рівномірний)* і *груповий (плямистий)* (рис. 3).

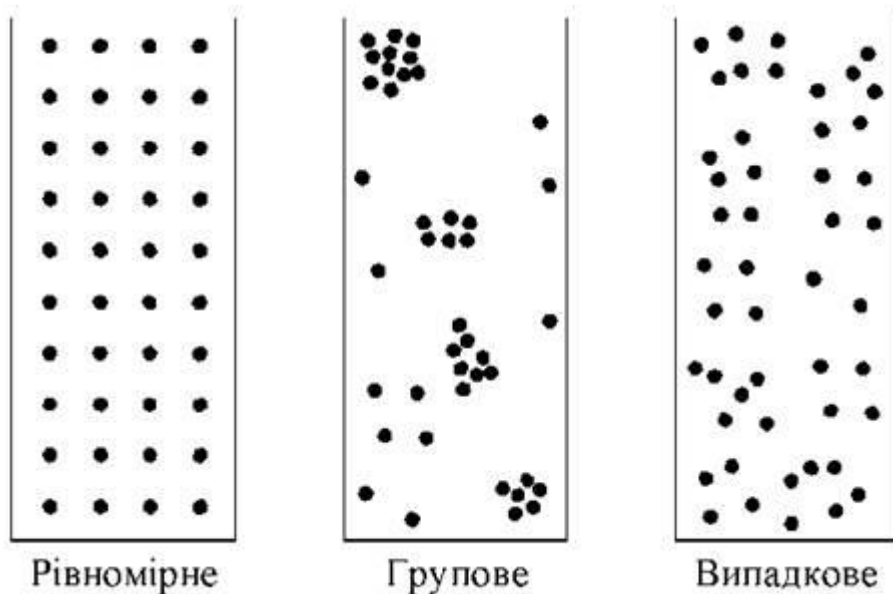


Рис. 3. – Типи розподілу організмів у просторі: 1-регулярний, 2-груповий, 3-випадковий.

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

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

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

Існує багато способів математичного визначення того чи іншого типу розподілу в залежності від конкретних ситуацій. Одним із найпростіших і часто вживаних методів встановлення типу розподілу є порівняння середньоквадратичного відхилення (σ^2) із середнім арифметичним (\bar{m}):

$$\sigma^2 = \bar{m} - \text{випадковий}; \sigma^2 > \bar{m} - \text{плямистий}; \sigma^2 < \bar{m} - \text{регулярний}.$$

Біологічний сенс того чи іншого типу розподілу визначається, як правило, умовами середовища (типом розподілу ресурсів та інших чинників середовища) і характером внутрішньопопуляційних взаємин. Так, якщо ресурси у просторі знаходяться рівномірно, то можливі два варіанти розподілу – *випадковий* (за відсутності територіальності) і *рівномірний* (проявляється територіальна поведінка особин). Найчастіше як ресурси, так і окремі умови середовища мають мозаїчний малюнок, йому відповідає плямистий тип розподілу особин у просторі.

До певної міри агрегацію можна пояснити і принципом оптимальної щільності популяції. *Згідно принципу Олі (Allee, 1931, 1938, 1951) як недонаселення, так і перенаселення може виступати лімітуючим чинником.* Для кожної популяції в певних умовах існує оптимальна щільність, за якої виживання особин буде максимальним.

Популяції, в яких особини розміщені групами, більш урівноважені. Зазначимо, що особини у групах можуть розміщуватися по-різному: дифузно, за острівним типом і вервечкоподібно, а також комбіновано (рис. 4).

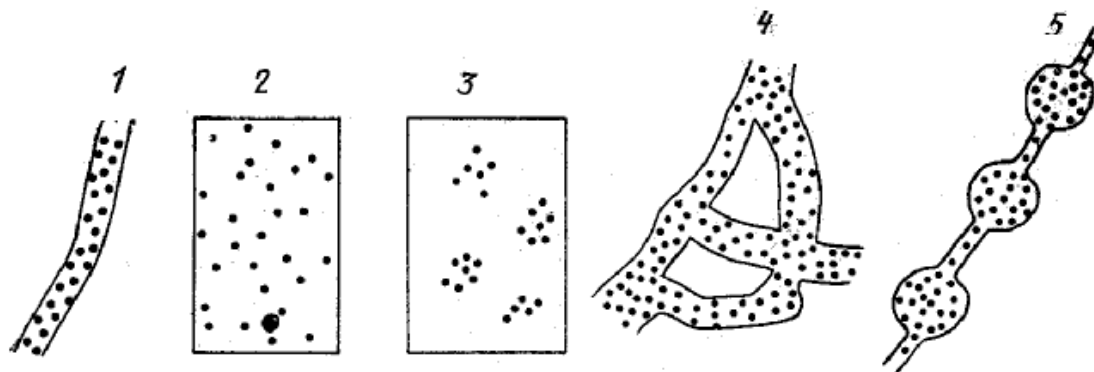


Рис. 4 – Схема стрічкового (1), дифузного (2), острівного (3), сітчастого (4) та вервечного (5) розподілу особин (або малих скупчень особин) у природних популяціях.

3.2 Динамічні показники популяції.

До динамічних показників популяції належать типи росту і типи динаміки чисельності (чи щільності) популяції.

У загальному вигляді рівняння динаміки чисельності популяції має вигляд:

$$\text{швидкість зміни чисельності} = (\text{народжуваність} + \text{швидкість іміграції}) - (\text{смертність} + \text{швидкість еміграції}).$$

До основних динамічних показників популяції належать: швидкість народжуваності (чи просто народжуваність) – кількість особин, що народжуються в популяції (ΔN) за певний проміжок часу Δt ; для оцінки народжуваності та порівняння за

цим показником різних популяцій зручно користуватися питомою народжуваністю $\Delta N/\Delta t$. Смертність – величина, протилежна народжуваності.

Розрізняють мінімальну смертність (смертність, спричинену процесом старіння за ідеальних умов, значення її стає для популяції) та екологічну або реалізовану смертність (відображає загибель особин за реальних умов середовища та залежить від типу популяції (стара, зріла)).

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

де ΔN_m – кількість відмерлих особин за певний проміжок часу.

Біотичний потенціал популяції – миттєва швидкість зміни чисельності чи щільності популяції.

В кожний конкретний момент часу його можна розглядати як різницю між миттєвою народжуваністю та миттєвою смертністю:

$$r = b - d;$$

де: r – біотичний потенціал популяції; b – рівень народжуваності (*birth-rate*); d – рівень смертності (*death-rate*).

Таким чином, у кожний момент часу популяція може змінювати свій біотичний потенціал або шляхом зміни рівня народжуваності, або рівня смертності, або ж обох цих показників одночасно.

Типи росту популяцій. J- подібний та S- подібний ріст.

Розрізняють два основні типи росту чисельності (чи щільності) популяцій – *J-подібний* і *S-подібний*, названі так за характером кривих росту (рис. 5).

Якщо чисельність особин зростає з відносно постійною швидкістю, то має місце типовий *J- подібний ріст*.

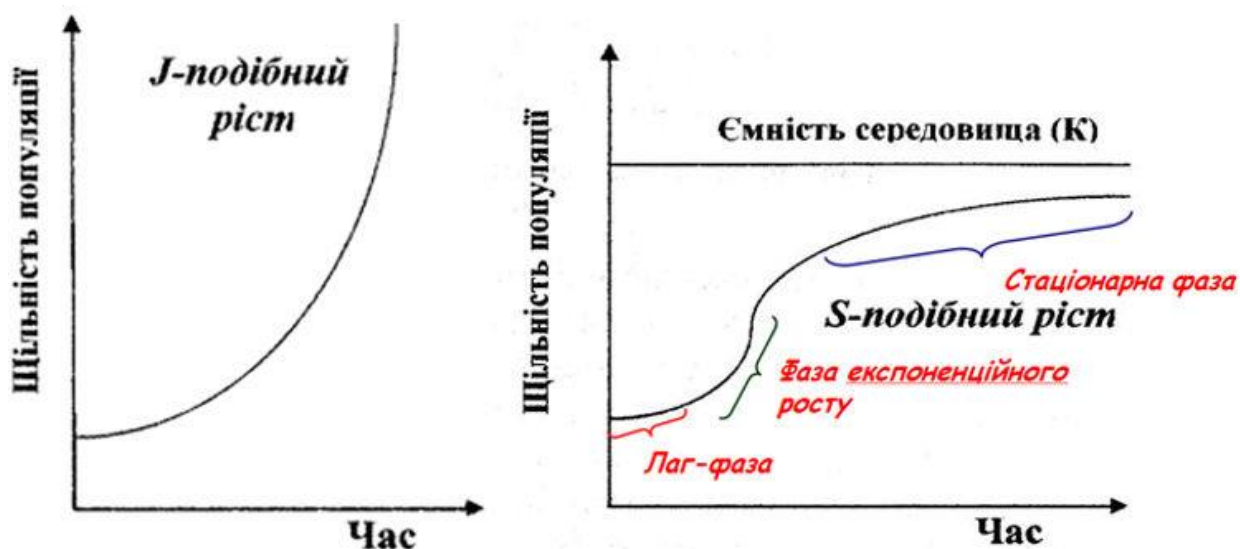


Рис. 5 – Типи росту популяцій.

Ємність середовища (для популяції) – це максимальна щільність популяції, яка може підтримуватися ресурсами даної екосистеми.

Типи динаміки чисельності популяцій.

У загальному вигляді співвідношення процесів, що визначають динаміку чисельності популяції, можна записати таким чином:

$$\text{Зміна чисельності популяції} = (\text{народження особин} + \text{імміграція}) - (\text{загибель особин} + \text{еміграція}).$$

За особливостями динаміки чисельності всі популяції можна поділити на дві основні групи: *рівноважні* та *опортуністичні*. Перші – це популяції, щільність яких не має різких перепадів, вона зазвичай коливається в певних межах навколо якогось середнього значення. Зазвичай рівноважний тип динаміки щільності притаманний популяціям тих видів, представники яких відзначаються відносно великими розмірами, значною тривалістю життя, тривалим життєвим циклом (рис. 6).

Щодо особливостей росту чисельності (щільності) рівноважних популяцій, то, зазвичай, їм притаманний S- подібний ріст, тоді як опортуністичним – J- подібний (що і дає їм можливість вибухоподібно збільшувати свою щільність за відповідних умов).

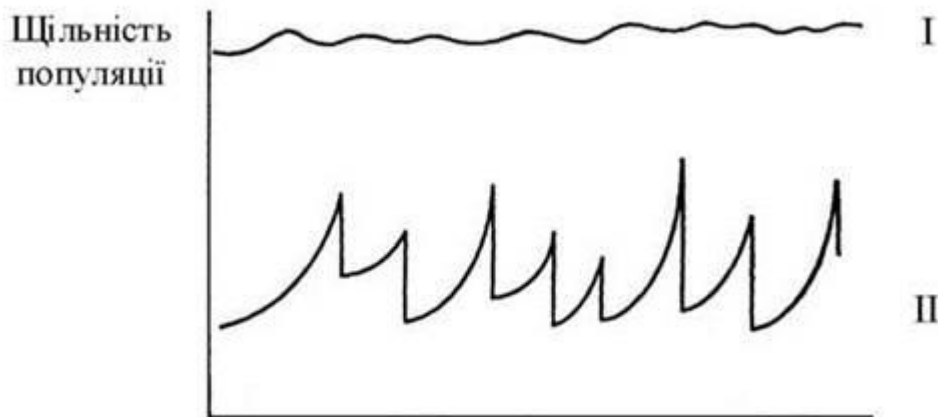


Рис. 6 – Рівноважний (I) та опортуністичний (II) типи динаміки популяції.

Опортуністичні ж популяції характеризуються різкими коливаннями щільності. Такий тип динаміки характерний багатьом видам, яких називають «шкідниками» різних господарств тощо, зокрема загальновідомі спалахи щільності сарани, мишовидних гризунів тощо. Графіки динаміки їх чисельності (чи щільності) часто нагадують електрокардіограму чи енцефалограму (рис. 6).

Щодо причин коливання щільності популяцій існує безліч теорій. Зокрема, навіть за стаціонарних умов у популяції буде спостерігатися певна цикліка її щільності, пов'язана з періодичністю розмноження, тривалістю життя тощо (рис. 7).

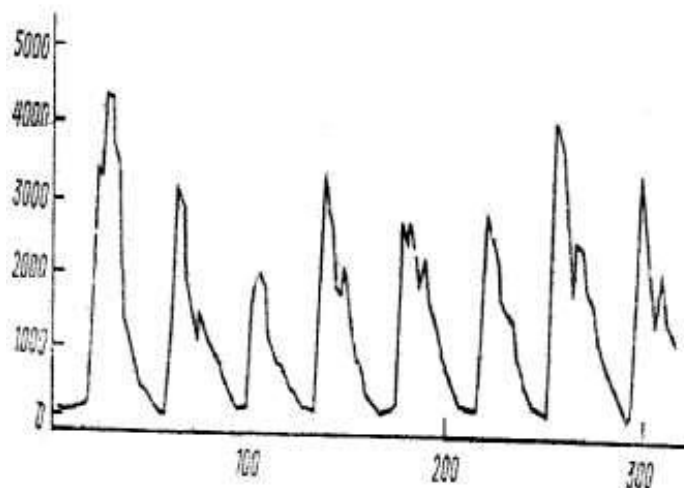


Рис. 7 – Циклічні коливання чисельності мух *Lucilia cuprina* в лабораторній популяції, що культивується за постійної кількості корму (за Nicholson, 1954).

Часто причини коливань чисельності чи щільності популяцій пояснюють різними зовнішніми (для даної популяції) впливами. Досліджуючи причини динаміки щільності масових видів планктонних ракоподібних на водосховищі в нижній течії р. Замбезі в тропічній Африці, польський гідробіолог Глівіч виявив дивний зв'язок між фазами місяця і динамікою щільності масових видів планктонних ракоподібних (*Bosmina longirostris*, *Diaphanosoma excisum*, *Eudiaptomus sp.*, *Mesocyclops leuckarti*) (Gliwicz, 1986). Зокрема, було встановлено, що чисельність цих ракоподібних протягом року закономірно коливається, причому максимумами щільності завжди припадали або ж на повнолуння, або ж за кілька діб до нього. Глівіч з'ясував причину цього явища: інтенсивне виїдання ракоподібних уночі за повного місяця невеликими (до 8 см завдовжки) прісноводними сардинами лімнотрисами (*Limnothrissa miodon*). Планктонні ракоподібні в цій водоймі, як і в багатьох інших, здійснюють добові вертикальні міграції, піднімаючись в темну частину доби до поверхні – в шари, багаті їжею, а в світлу частину доби залишаються у придонних шарах на значній глибині, де через незначний рівень освітленості у них значно менший ризик стати жертвою риб. Риби також здійснюють вертикальні міграції – скопичення їх плывуть слідом за максимальним скопиченням планктону (що було встановлено з використанням ехолотного дослідження). У безмісячні ночі скопичення риб розсіюються, живлення не спостерігається. З наближенням до повного місяця скопичення риб починають зберігатися й на ніч, а максимальна інтенсивність виїдання планктону спостерігається за максимального освітлення води – повний місяць та кілька діб до і перед ним.

Знання закономірностей динаміки щільності популяцій конче необхідне для розробки квот виловів риб певних видів, ліцензування відстрілу окремих видів тварин, лісокористування, прогнозування спалахів чисельності видів, які є переносниками найрізноманітніших захворювань, «шкідниками» лісового і рибного господарств тощо.

Популяційна екологія досягла значного розвитку значною мірою саме завдяки її практичній спрямованості, адже раціональне використання популяцій, як складова раціонального збалансованого природокористування, має опиратися саме на наукові

дослідження особливостей їх відтворення у конкретних екосистемах. Адже, як підкреслював О.В. Яблоков, «визначення меж відведення особин та біомаси популяцій є центральним завданням природокористування. Популяція є першим акцептором, який сприймає всю різноманітність порушень, що вносить в навколишнє середовище діяльність людини. Якщо антропогенна діяльність навіть і не направлена прямо на ту чи іншу популяцію, вона опосередковано сприймає такі дії. Перевищення порогів використання популяцій завжди загрожує серйозними наслідками».

Тому раціональне використання кожної популяції має ґрунтуватися на детальних відомостях щодо її особливостей, зокрема продукційних та циклічних характеристиках.