

## 1 Лекція. ДЕМЕКОЛОГІЯ (ЕКОЛОГІЯ ПОПУЛЯЦІЙ)

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

### 1 Популяції в екосистемах.

Популяційна екологія – один з найбільш розвинених розділів сучасної екології як за своїм теоретичним і прикладним значенням, так і за станом розвитку його концептуального апарата. Це обумовлено значною практичною спрямованістю популяційних досліджень. Адже прогнозування вилову риби, добування мисливських видів, раціональне лісове господарство, прогнозування спалахів чисельності шкідників сільського, лісового та інших господарств та безліч інших проблем тісно пов'язані з питаннями динаміки чисельності популяцій, характеру міжпопуляційних взаємин та їхньої ролі у популяційній цикліці тощо.

Багато вчених визначає екологію як науку про популяції. Так, канадійський вчений Ч. Кребс визначає екологію як *«науку про взаємодії, що визначають поширення і кількісний розвиток організмів»* (Krebs, 1985). Згідно цього визначення головні питання екології: чому саме ті чи інші організми в даний момент зустрічаються саме в цьому місці і чому їхня чисельність і біомаса саме така, а не інша, а якщо вона змінюється з плином часу, то чому саме так? (впадає в око, що це визначення переформулюється з тлумаченням екології як «економіки природи»).

Принагідно слід зауважити, що відповіді на ці питання (чому, скільки тощо) можна лише з позицій екосистемного підходу, адже доля кожної популяції в конкретній екосистемі врешті рещт визначається сукупністю всіх абіотичних і біотичних чинників та характером їхньої взаємодії і взаємозв'язку внутрішньопопуляційних процесів з екосистемними. І лише розглядаючи конкретну популяцію як елемент екосистеми, можна знайти відповіді на ці запитання.

Популяційний підхід зосереджує увагу на окремих видах. Зазвичай, це види, що мають важливе господарське значення – як об'єкти промислу, так і всілякі «шкідники» сільського і лісового господарства, носії захворювань тощо, а також види, що потребують охорони.

Слід зазначити, що до складу однієї, навіть незначної за розмірами, природної екосистеми входить кілька сотень чи тисяч видових популяцій. Тому, цілком природно, вивчення всіх популяцій навіть невеликої екосистеми, практично абсолютно неможливе.

### 2. Поняття популяції в екології.

Серед біологів не вщухають суперечки щодо визначення поняття «популяція». Термін *популяція* (від лат. *populus* – народ, населення) спочатку використовували для окреслення груп людей, які населяють певну місцевість. *Вперше термін «популяція»*

*було запроваджено в біологію данським біологом і генетиком Вільгельмом Людвіком Йогансеном у 1903 році для позначення «природної суміші особин одного і того ж виду, неоднорідної в генетичному відношенні». У подальшому цей термін набув екологічного значення. Р. Пірл писав: «популяція – група живих особин, що виділяється в деяких рамках простору і часу» (Pearl, 1937).*

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

Частина авторів вважає, що термін «популяція» може застосовуватися лише до тих груп, які досить тривалий час (в принципі – необмежено) можуть існувати без будь-яких контактів з іншими аналогічними групами (Шварц, 1969). За визначенням С.С. Шварца (1980), *«популяція – це елементарне угруповання організмів певного виду, що має всі необхідні умови для підтримання своєї чисельності неосязно тривалий час в умовах середовища, що постійно змінюються».*

Олексій Володимирович Яблоков визначає популяцію як *«мінімальну самовідтворну групу особин одного виду, що протягом еволюційно тривалого часу населяє певний простір, утворюючи самостійну генетичну систему і формуючи власний екологічний простір»* (Яблоков, 1987). При цьому автор підкреслює, що *«...популяція – завжди досить численна група особин, протягом великої кількості поколінь значною мірою ізольована від інших аналогічних груп особин».*

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

При вивченні екосистем під терміном «популяція» розуміють сукупність всіх особин даного виду, що входять до даної екосистеми. Подібної точки зору часто дотримуються фітоценологи, проте замість терміну «популяція» у цих випадках вживають термін *«ценопопуляція»*, підкреслюючи цим, що це не просто сукупність рослин певного виду, а сукупність, що входить до конкретного ценозу (угруповання).

Олексій Меркурійович Гіляров (Гіляров, 1990) пропонує в екології під популяцією розуміти *«будь-яку здатну до самовідтворення сукупність особин одного виду, більш-менш ізольовану в просторі і часі від інших аналогічних сукупностей того ж виду».* Дотримуючись логіки системного підходу, в екології *під «популяцією» слід розуміти самовідтворну одновидову біосистему в рамках даної екосистеми.* Елементами популяції є особини, або різні розмірно-вікові групи особин, чи певні стадії розвитку тощо (в залежності від цілей конкретного дослідження).

### 3. Склад і структура популяцій. Геміпопуляції.

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

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

Розмір ареалу 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 ( $S_{\min}$ ):

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

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  $\Delta t$ .

### **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 одноденок 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).

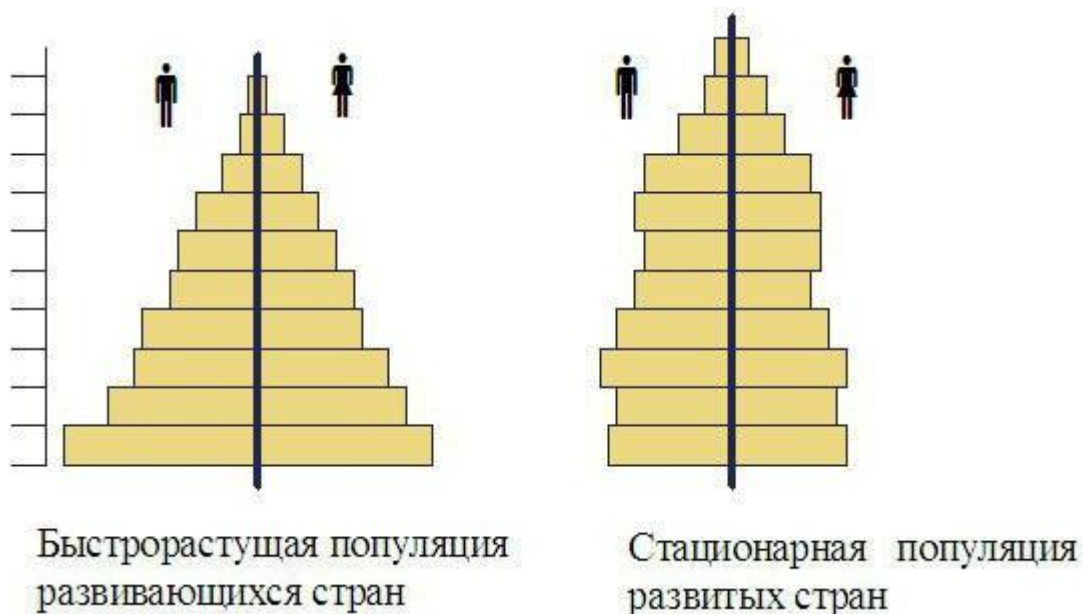


Рис. 1 – Віковий склад населення.

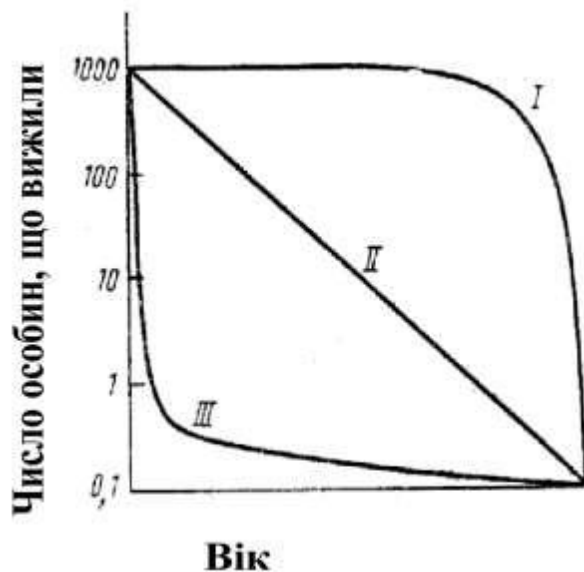


Рис. 2 – Головні типи кривих виживання особин.

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).

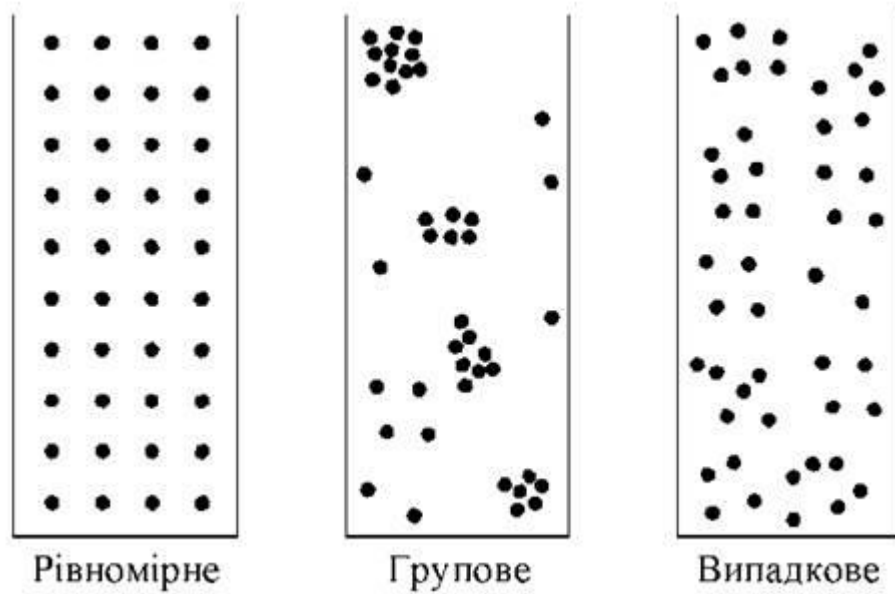


Рис. 3. – Типи розподілу організмів у просторі: 1-регулярний, 2-груповий, 3-випадковий.

*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 ( $\sigma^2$ ) 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).

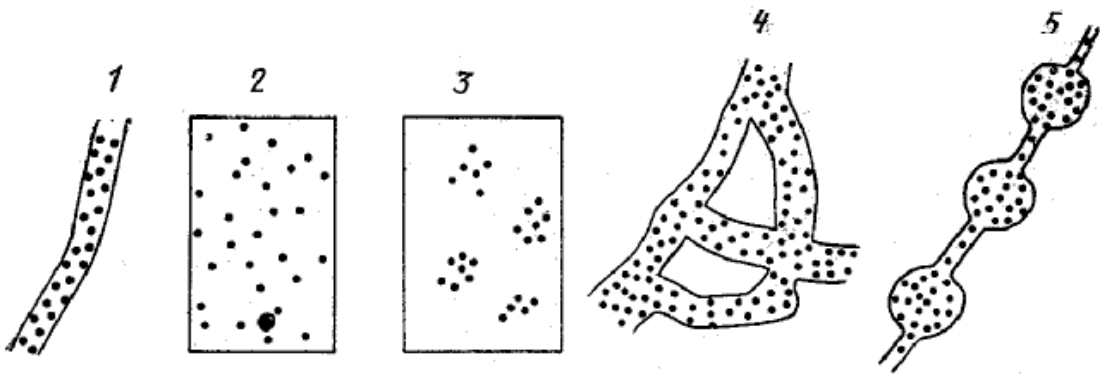


Рис. 4 – Схема стрічкового (1), дифузного (2), острівного (3), сітчастого (4) та вервечного (5) розподілу особин (або малих скупчень особин) у природних популяціях.