

# РОЗДІЛ 7

## МЕТОДИ АНАЛІЗУ ХАРЧУВАННЯ І РОСТУ ОРГАНІЗМІВ

Єдиним типом “валюти”, який визнають усі живі організми, є енергія. Жоден життєво важливий процес, як-то ріст, переміщення, розмноження, та й саме існування особини (підтримування обміну речовин) не відбувається без постійної витрати енергії. Джерелом енергії, що надходить на різні ступіні угруповання є сонячна енергія, яка використовується автотрофними організмами (продуцентами) для синтезу органічних сполук (фотосинтез та хемосинтез), що надалі споживаються гетеротрофними організмами (консументами I-го і II-го порядків). Крім того, частина мікроорганізмів використовує енергію, що вивільняється при різних хімічних реакціях (хемосинтез). З погляду термодинаміки, явище життя обумовлене безперервним “викачуванням” енергії з навколишнього середовища для зниження ентропії в живому об’єкті. Тому при екологічних дослідженнях велике значення надається аналізу енергетичних процесів в організмах, а саме - виробництву, збереженню, розподілу і переміщенню енергії на різних трофічних рівнях екосистеми. У даному розділі в контексті аналізу енергетичних процесів будуть розглянуті такі екологічні характеристики популяцій, як ріст організмів, харчування і продуктивність (для гетеротрофних організмів).

### 7.1. Методи вивчення харчування організмів

При аутоекологічних дослідженнях аналізується як якісний склад їжі, так і кількісний. Як відомо, усі гетеротрофні організми поділяються на три основні групи за способом харчування:

- рослиноїдні (фітофаги);
- м'ясоїдні (зоофаги);
- мертвоїдні (детритофаги).

Крім того, у природі реалізуються можливі комбінації цих основних типів харчування:

- м'ясоїдно-рослиноїдні;
- мертвоїдно-рослиноїдні;
- мертвоїдно-м'ясоїдні;
- усеїдні (еврифаги).

У кожній групі може вироблятися подальша диференціація, наприклад, серед фітофагів розрізняють насінняїдні і зеленоїдні види.

Для грубого підрозділу організмів за широтою спектра харчування використовують терміни моно- або олігофагія (спеціалізоване харчування) та поліфагія (неспеціалізоване харчування).

Реалізація того або іншого способу харчування знаходиться під постійним впливом природного відбору, інтенсивність і спрямованість якого залежить від безлічі популяційних параметрів як самого організму, так і об'єктів харчування. У найбільш грубому наближенні, якісний (відповідно і кількісний) склад їжі повинний бути оптимізований відношенні енергії, витраченої на її одержання. Тобто, організм повинен одержувати з їжею енергії не менше, ніж витрачає на її пошук. У протилежному випадку він приречений на швидку смерть від виснаження. Тому тварині постійно необхідно проводити вибір — чи харчуватися постійно і не вибірково (часто низькокалорійною їжею) або добувати рідку, але ж висококалорійну здобич. Крайні стани цього вибору збігаються з поняттями *рослиноїдності* і *м'ясоїдності*, відповідно.

Залежно від надання переваги тваринним організмом тому або іншому виду кормів виділяють:

- їжу, якій надається перевага;
- їжу, яка заміняє;
- випадкову.

Якісний склад їжі для особин аналізованої популяції визначається або експериментальним шляхом, або при аналізі вмісту шлунка тварин чи екскрементів. У першому випадку тваринам, що утримується в лабораторних умовах, пропонується цілий набір об'єктів харчування, і за відносною кількістю з'їденої їжі кожного типу визначають список харчових об'єктів, яким віддається перевага. В другому випадку у виловлених у природних умовах тварин аналізують вміст шлунків — визначають таксономічне положення об'єкта харчування і його відносну кількість (у першому наближенні, співвідношення рослинної і тваринної їжі). Аналогічно проводиться і аналіз зібраних екскрементів.

Зупинимося більш докладно на першій методиці. При лабораторному експерименті по виявленню улюбленої їжі групі експериментальних тварин пропонується однакова кількість різних харчових об'єктів. Кількість з'їденої їжі може бути визначена безпосередньо зважуванням залишку або ж за відносною шкалою. Зручніше таку шкалу сформувати в логарифмічному масштабі, тоді мінімізується вплив мінливості за розмірами зразка перед початком експерименту. Наприклад, значення "5" індексу поїдання ( $I_E$ ) відповідає випадку, коли з'їдене більше 50 % зразка, "4" — від 25 до 50 %, "3" — від 12,5 до 25 %, "2" — від 6,25 до 12,5 %, "1" — менше 6,25 % і, нарешті, "0" — якщо особина лише доторкнулася до харчового зразку. Експеримент продовжується або протягом заздалегідь заданого відрізка часу (12 годин, 1 доба, 2 доби

тощо), або ж індекс поїдання може відзначатися в різні моменти проведення експерименту (тобто аналізується часова залежність індексу поїдання). Для одержання показника, що не залежав би від відрізка часу проведення експерименту, можна використовувати індекс переваги їжі ( $I_P$ ):

$$I_P = \left( \frac{I_E}{\sqrt{t}} \right) \cdot 1000, \quad (7.1)$$

де  $t$  — тривалість експерименту, при якому індекс поїдання даного харчового об'єкта дорівнює  $I_E$ . В експерименті звичайно використовується не менше 10-20 тварин і на підставі отриманих для кожної тварини показників  $I_E$  і  $I_P$  розраховуються їхні середні значення та помилки.

*П р и к л а д 7.1.* При аналізі харчової переваги одного виду рослиноїдної безхребетної тварини (молюска *Helix pomatia*) отримано наступні показники індексів поїдання і переваги їжі за різні проміжки часу (від 70 до 3235 хв.) для двох видів рослин — *Plantago major* і *Tussilago farfara* (рис. 7.1). Усього в кожному експерименті використовувалося по 10 особин.

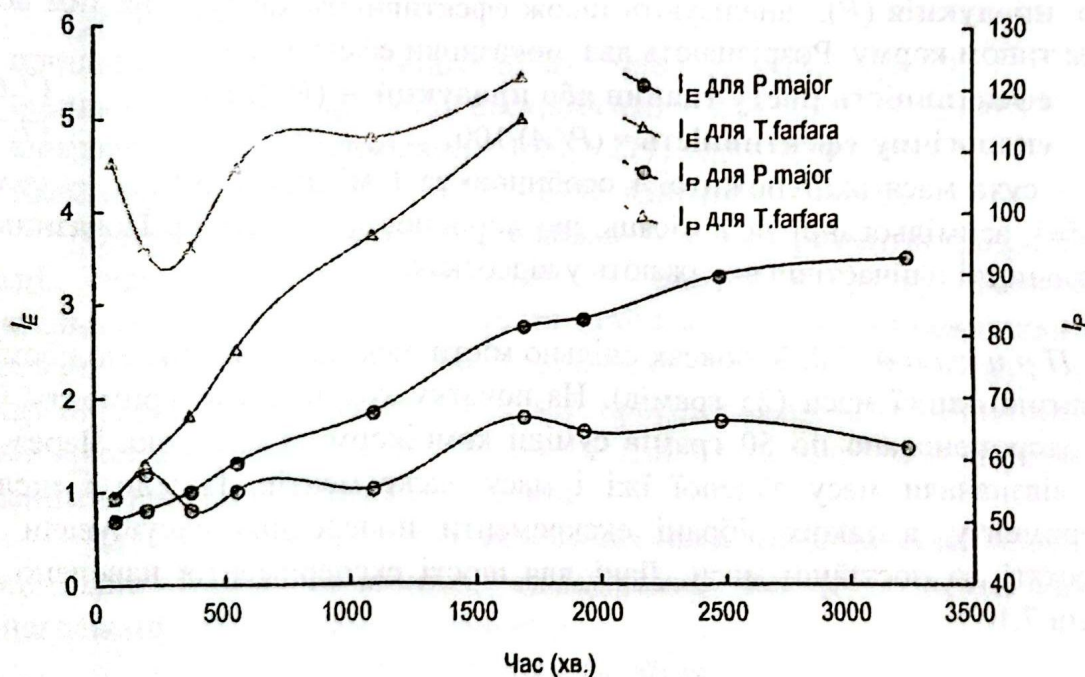


Рис. 7.1. Часова динаміка індексів поїдання ( $I_E$ ) та переваги їжі ( $I_P$ ) для молюсків *Helix pomatia* у відношенні двох видів харчових об'єктів

Як видно з рис.7.1, для обох видів рослин, запропонованих як харчовий об'єкт, індекси поїдання і переваги їжі розрізняються як за абсолютним значенням, так і за характером зміни у часі. Через 28 годин (1690 хв.) після початку експерименту значення  $I_E$  при харчуванні *Tussilago farfara* досягло максимуму (5,0), тоді як при харчуванні листям подорожника в цей момент даний показник був практично в 2 рази нижчий. Навіть через 54 години для молюсків, яким було запропоновано подорожник, значення індексу поїдання досягло лише 3,5.

Паралельно із з'ясуванням набору улюблених кормів можна досліджувати також і кількісні аспекти харчування, такі як:

$$\text{швидкість добового споживання їжі} = C / L.W. \quad (7.2)$$

$$\text{швидкість добової продукції екскрементів} = FU / L.W. \quad (7.3)$$

$$\text{швидкість добової асиміляції} = (C - FU) / L.W. \quad (7.4)$$

$$\text{ефективність асиміляції} = [(C - FU) / C] \cdot 100, \quad (7.5)$$

де  $C$  — суха маса їжі, спожитої 1 особиною за 1 добу;  $FU$  — суха маса екскрементів, що виділила 1 особина за 1 добу;  $L.W.$  — маса живої особини (загальна або суха).

При довгострокових дослідженнях, коли відзначається нарощування маси сухої тканини в тілі організму за одиницю часу (частіше за 1 місяць), тобто продукція ( $P$ ), аналізують також ефективність харчування тим або іншим типом корму. Розрізняють два показники ефективності:

$$\text{ефективність росту тканин або продукції} = (P / I) \cdot 100, \quad (7.6)$$

$$\text{екологічну ефективність} = (P / A) \cdot 100, \quad (7.7)$$

де  $I$  — суха маса їжі, спожитої 1 особиною за 1 місяць ( $C \cdot 30$ );  $A$  — суха маса їжі, асимільованої за 1 місяць, що дорівнює:  $(C - FU) \cdot 30$ . Показники ефективності найчастіше виражають у відсотках.

*Приклад 7.2.* У боксах спільно містилися по 12 особин молюсків приблизно однієї маси (25 грамів). На початку кожного експерименту їм було запропоновано по 50 грамів суміші комбікорму з крейдою. Через 2 доби відзначали масу з'їденої їжі і масу екскрементів. Їжу до і після експерименту, а також зібрані екскременти попередньо висушували в термостаті до постійної маси. Дані для шості експериментів наведено в таблиці 7.1.

Необхідно визначити швидкість добового споживання, швидкість виробництва екскрементів, асиміляції і показники ефективності, якщо в середньому за 1 місяць особини наростили 500 мг сухої маси тканин.

Спочатку розрахуємо кількість з'їденої їжі та вироблених екскрементів на 1 особину за 1 добу, наприклад, для 1-го експерименту:

$$11,0 : 12 : 2 = 0,458 \text{ г (або 458 мг);}$$

$$6,7 : 12 : 2 = 0,279 \text{ г (або 279 мг)}.$$

Таблица 7.1

№	Для 12 особин за 2 доби		Для 1 особини за 1 добу		Швидкість добового Поїдання, (мг/г)	Швидкість добового виробництва екскрементів (мг/г)	Швидкість добової Асиміляції, (мг/г)	Ефективність асиміляції (%)
	З'їдено їжі (г)	Вироблено екскрементів (г)	З'їдено їжі, (мг)	Вироблено екскрементів (мг)				
1	11,0	6,7	458	279	18,32	11,16	7,16	39,08
2	9,0	5,7	375	238	15,00	9,52	5,48	36,53
3	11,7	6,7	488	279	19,52	11,16	8,36	42,83
4	10,0	5,9	417	246	16,68	9,84	6,84	41,01
5	13,6	8,0	567	333	22,68	13,32	9,36	41,27
6	13,2	7,6	550	312	22,00	12,48	9,52	43,27
У середньому:			476±12	281±6	19,0±1,2	11,3±0,6	7,8±0,6	40,7±1,1

Далі визначимо:

- швидкість добового споживання їжі =  $458 : 25 = 18,32 \text{ (мг/г)}$ ;
- швидкість добової продукції екскрементів =  $279 : 25 = 11,16 \text{ (мг/г)}$ ;
- швидкість добової асиміляції =  $(458 - 279) : 25 = 7,16 \text{ (мг/г)}$ ;
- ефективність асиміляції =  $[(458 - 279) : 458] \cdot 100 = 39,08 \%$ .

Одержавши показники для кожного з експериментів, розраховуємо їхні середні значення (наведені в нижньому рядку таблиці) за загальноприйнятими статистичними методиками. Середні показники потім можуть бути використані для порівняння з даними (по об'єкту того ж харчового типу) у іншого виду, або проаналізовані в розмірно-віковому або часовому аспектах для особин з даної популяції, або порівнянні з даними для іншого харчового об'єкта.

Далі необхідно розрахувати показники ефективності, попередньо оцінивши місячні показники споживання їжі ( $I$ ) і асиміляції ( $A$ ) (нагадаємо, за умовами  $P = 500 \text{ мг}$ ):

$$I = 476 \cdot 30 = 14280 \text{ мг};$$

$$A = [(476 - 281) \cdot 30] = 5850 \text{ мг}.$$

Тепер ефективність росту тканин або продукції складатиме:

$$(500 : 14280) \cdot 100 = 3,5 \%,$$

а екологічна ефективність -  $(500 / 5850) \cdot 100 = 8,5 \%$ .

Показники споживання їжі і її асиміляцій розрізняються серед організмів різного віку (як правило, у молодих організмів ці показники

вище), вони пов'язані з розмірами особин (одного віку) і коливаються в різні сезони року. Усі ці аспекти харчування також знаходяться під пильною увагою, оскільки в кінцевому рахунку визначають інтенсивність потоку енергії через популяцію гетеротрофних тварин, що відбивається у відношенні виробленої продукції до біомаси (див. нижче).

**Примітка 7.1.** Крім вагового еквівалента, усі представлені вище показники можуть бути визначені при використанні енергетичного еквівалента речовин (тобто при перетворенні грамів в калорії). Калорійність речовин визначається в калориметричній бомбі. Далі, отримані вихідні значення (калорійність їжі, екскрементів і тканин самого організму) підставляють у ті ж формули, хоча значення показників одержують вже інші.

Як уже вказувалося вище, якісні і кількісні аспекти харчування можуть бути проаналізовані і при розборі вмісту шлунка виловлених тварин, або аналізі вмісту їхніх екскрементів (або пелеток хижих птахів). У цьому випадку визначають такі показники, як частка проб, у яких зустрічається кожний з об'єктів харчування (тобто, частота зустрічальності об'єкта харчування) і частка кожного об'єкта харчування серед усіх зустрінутих у сукупності досліджених проб (обидва показники виражаються у відсотках). Якщо даний вид корму присутній у всіх вивчених пробах (змісті шлунка, пелетках, позначці тощо), то частота його зустрічальності дорівнює 100 %, якщо тільки в половині проб — 50 %, тощо.

Крім того, дані про харчування можуть бути представлені як розподіл за кількістю видів кормів у раціоні тварини, або ж просте співвідношення рослинної і тваринної їжі (у відсотках, або за кількістю видів). Дані показники можуть надалі порівнюватися при аналізі часової динаміки характеру харчування одного виду або при аналізі характеру харчування близьких видів.

*Приклад 7.3.* У таблиці 7.2 наведено кількісне співвідношення видів кормів у раціоні борсука у різні сезони року.

Таблиця 7.2

Сезон	N	Види кормів, виявлених в одному зразку екскрементів (%)												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Весна-літо	111	1,8	16,2	30,6	27,0	9,9	4,5	0,9	—	—	—	—	—	—
Літо-осінь	489	7,1	26,2	21,0	18,6	9,6	5,5	3,3	2,0	2,2	0,4	—	0,2	0,2

N — кількість проаналізованих зразків.

*Приклад 7.4.* При аналізі 140 пелеток сови виявлено залишки наступних видів тварин (табл. 7.3).

Таблиця 7.3

Показники	Видовий склад тварин, рештки яких зустрічалися у пелетках						
	нориця звичайна	хом'ячок сірий	миша хатня	миша лісова	пацюк	білозубка мала	птахи
Кількість проб з рештками	110	3	105	15	1	1	25
Частота зустрічей решток, %	78,6	2,1	75,0	10,7	0,7	0,7	17,9
Загальна кіл-ть решток	53	6	105	28	1	1	22
Частка корму, %	24,5	2,8	48,6	13,0	0,5	0,5	10,1

Спочатку визначимо, скільки разів зустрічалися харчові об'єкти різного типу в проаналізованих 140 пелетках, тобто частоту зустрічей кісткових решток кожного типу корму. Для нориці звичайної цей показник складає:

$$(110 : 140) \cdot 100 = 78,6 \%,$$

для сірого хом'ячка:

$$(3 : 140) \cdot 100 = 2,1 \% ; \text{ і таке інше.}$$

Для того, щоб розрахувати частку кожного з харчових об'єктів у раціоні сов (даної популяції в даний сезон року) спочатку визначається загальна кількість решток усіх видів, тобто  $53 + 6 + 105 + \dots + 22 = 216$ . Далі розраховується частка кожного харчового об'єкта, наприклад нориці звичайної:

$$(53 : 216) \cdot 100 = 24,5 \%,$$

сірого хом'ячка:

$$(6 : 216) \cdot 100 = 2,8 \% , \text{ і т.д.}$$

Надалі отримані результати можуть бути використані при сезонних, географічних або міжвидових порівняннях характеру харчування (методи ті ж, що і для аналізу якісних показників; див. розділ 4).

На рис. 7.2 представлено порівняльну характеристику числа видів рослин і тварин у раціоні чотирьох видів хижих ссавців. Як видно, навіть у хижаків частка рослинної їжі варіює від 17 до 27 %.

Наприкінці даного параграфу розглянемо особливу форму харчування — внутрішньовидове хижацтво, або **канібалізм**. Канібалізм відмічений, принаймні, для 1300 видів тварин. Канібалізм частіше характерний для дорослих особин, чим для молоді, при цьому важливу роль грають відносні розміри особини. Довгий час його вважали абберантним типом поведінки, але зараз вже встановлено, що це нормальний компонент поведінки тварин і він може відігравати істотну роль у популяційній екології ряду видів.

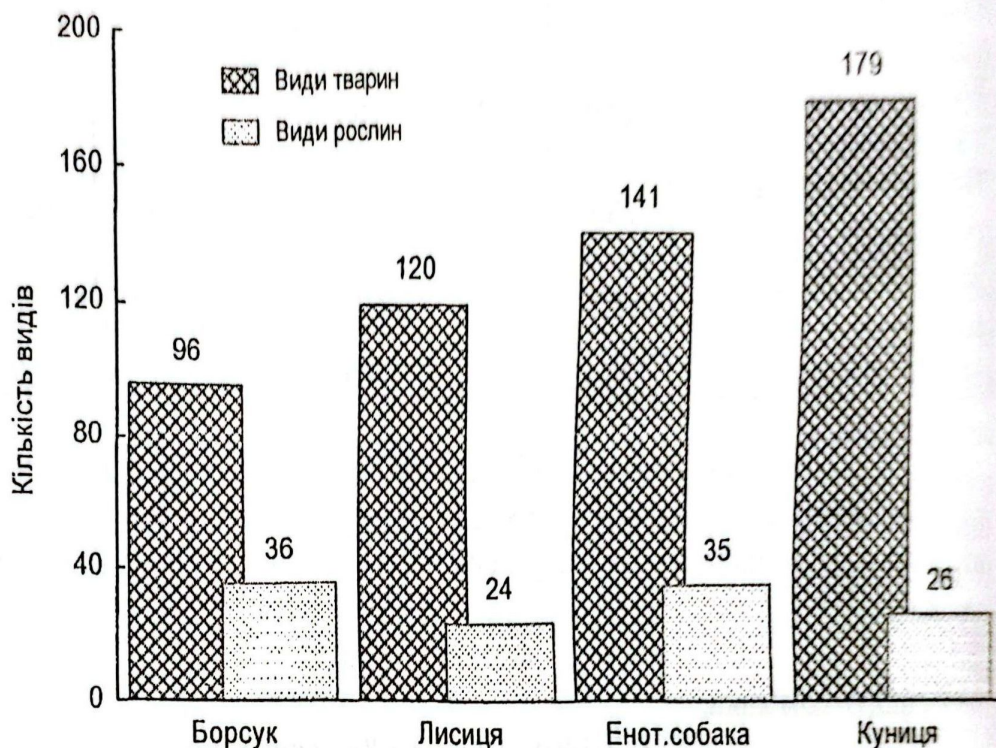


Рис. 7.2. Співвідношення рослинної та тваринної їжі для чотирьох видів хижаків

Внутрішньовидове хижацтво є головною причиною смертності у багатьох видів і нерідко досягає 90 % чисельності визначених розмірних класів. Нерідко канібалізм пов'язаний зі зростанням щільності популяції і є одним з механізмів регуляції її чисельності.

З енергетичної точки зору, канібалізм дозволяє зберігати енергію усередині популяції, якщо статевонезрілі особини використовують ресурси, обмежено доступні для дорослих, або ж дорослі особини мають обмежені харчові ресурси. Канібалізм може сприяти виживанню популяції, особливо в умовах значних коливань кількості та якості харчових ресурсів, однак в деяких випадках він може призвести і до загибелі популяції.

Вважається, що розвитку канібалізму сприяють ситуації, коли поїдання представників якого-небудь вікового класу вносить істотний



вклад у репродуктивний успіх старших особин (див. розділ 6). Вважається, що у видів, самці яких захищають кладки яєць, внутрішньовидова оофагія (особливий різновид канібалізму, що полягає в поїданні яєць конспецифічних особин) може впливати на асортативність спарювання. Якщо виражений гетероканібалізм (поїдання чужих яєць), самиці повинні віддавати перевагу більш великим самцям, які можуть бути кращими захисниками своїх нащадків. Якщо ж розвинутий канібалізм у відношенні до власних нащадків — самиці будуть віддавати перевагу дрібним самцям, що з'їдять менше яєць. Оофагія серед “новонароджених” підвищує виживаність на ювенільних стадіях і швидкість росту особин-канібалів, що, в цілому, сприятливо позначається на чисельності популяції. Самиці багатьох видів навіть відкладають серед запліднених яєць і незапліднені, які потім поїдаються “новонародженими” (так звані “годувальні яйця”).

## 7.2. Методи аналізу ростових процесів

Визначення поняття “ріст” повинне задовольняти критерію збільшення розмірів, що відбувається у всіх організмів — від одноклітинних до самих високоорганізованих рослин і тварин, а також враховувати пов'язану з ростом метаболічну активність. Тому ріст можна визначити як *необоротне збільшення сухої маси протоплазми*. Це, у свою чергу, відбиває збільшення кількості синтезованого білка і той факт, що процес білкового синтезу складає основу росту. Ознайомившись з визначенням росту, тепер можна зрозуміти, чому даний аспект розглядається у розділі, що присвячений енергетиці життя.

Ростові процеси організмів можуть бути проаналізовані з двох боків. По-перше, аналізуючи особливості росту лінійних розмірів організму (або його маси) у часі (*хронологічний ріст*), а по-друге, вивчаючи ріст окремих частин організму у відношенні росту всього організму в цілому (*відносний, або алометричний, ріст*). Спочатку докладніше зупинимося на методах аналізу хронологічного росту.

Якщо взяти когорту організмів (тобто групу особин одного — частіше ювенільного — віку) і відзначати через рівні відрізки часу їхні лінійні розміри (і/або масу), то, зобразивши ці значення на графіку, одержують *криву хронологічного росту* організмів (рис. 7.3).

Залежно від особливостей темпів приросту на різних стадіях онтогенезу можуть зустрічатися два основних типи кривих росту. У першому випадку (крива I) швидкість наростання розмірів (або маси) організму максимальна на початкових етапах і поступово сповільнюється ближче до кінця онтогенезу; у другому випадку (крива II) — швидкість наростання розмірів (або маси) низька на початкових стадіях, потім різко

зростає при досягненні організмом визначеного віку і потім знову знижується. Характерною рисою хронологічного росту є практично повне припинення ростових процесів при досягненні організмом визначеного віку. Найчастіше цей момент відповідає досягненню організмом статевої зрілості. Після цього вся енергія, що надходить в організм, витрачається на підтримку основного обміну і вироблення статевих продуктів (див. розділ 6).

Для опису набору емпіричних даних, що характеризують хронологічний ріст організмів, найбільш придатні асимптотичні рівняння, наприклад рівняння Берталанффі або логістичне рівняння.

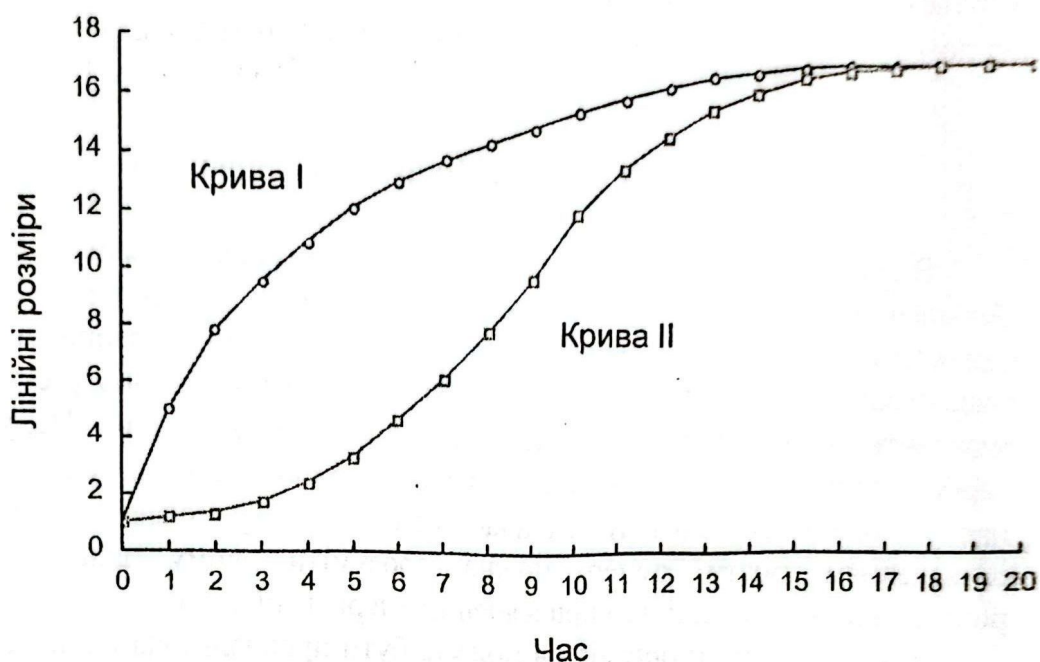


Рис. 7.3. Типи кривих хронологічного росту

Рівняння Берталанффі (для лінійного росту) має вигляд:

$$L_t = L_{max}(1 - e^{-bt}), \quad (7.8)$$

де  $L_{max}$  — теоретично максимально можливе значення розмірів даного організму в даній популяції,  $L_t$  — розмір організму в момент часу  $t$ .

Значення  $L_{max}$  може бути визначено методом Форда-Волфорда. Цей метод полягає в тому, що значення  $L_{max}$  відповідає рішення системи рівнянь:

$$\begin{cases} L_{t+1} = \alpha + \beta L_t; \\ L_{t+1} = L_t. \end{cases}$$

Крім того, значення  $L_{\max}$  може бути визначене за формулою:

$$L_{\max} = L'_{\max} / 0,95,$$

де  $L'_{\max}$  — максимально можливе з емпіричних значень даної ознаки в даній популяції.

Після невеликого перетворення рівняння Берталанффі може бути представлено в лінійній формі, для якої значення параметрів “ $a$ ” і “ $b$ ” легко можуть бути знайдені методом найменших квадратів:

$$\ln \left[ 1 - \frac{L_t}{L_{\max}} \right] = a - bt.$$

Логістичне рівняння має вигляд:

$$L_t = \frac{L_{\max}}{1 + e^{a-bt}}, \quad (7.9)$$

де позначення ті ж. Також, як і рівняння Берталанффі, логістичне рівняння може бути перетворене в лінійний вигляд:

$$\ln \left[ \frac{L_{\max}}{L_t} - 1 \right] = a - bt.$$

Нарешті, для опису вагового росту організмів може бути використане рівняння:

$$W_t = W_{\max} (1 - e^{-bt})^3, \quad (7.10)$$

де параметри  $W_{\max}$  і  $W_t$  мають той же зміст, що й у рівняннях лінійного росту.

Після перетворення і це рівняння може бути представлено в лінійній формі:

$$\ln \left[ 1 - \sqrt[3]{\frac{W_t}{W_{\max}}} \right] = a - bt.$$

Крім того, часто використовуються ще дві аналітичні моделі вагового росту — рівняння Гомперца та рівняння Пюттера.

Рівняння Гомперца має вигляд:

$$W_t = W_0 \exp \left( \frac{A_0 (1 - e^{-at})}{\alpha} \right), \quad (7.11)$$

де  $W_0$  — маса особин при народженні;  $A_0$  та  $\alpha$  — постійні, що специфічні для виду (чи популяції) й обумовлюють початковий темп росту та швидкість дозрівання, відповідно. Максимально можлива маса організму, тобто  $W_{\max}$ , при використанні рівняння Гомперца складатиме:

$$W_{\max} = W_0 \exp\left(\frac{A_0}{\alpha}\right).$$

Рівняння Пюттера має вигляд:

$$W_t = \frac{W_{\max}}{\exp[\beta(t + \alpha)^p]}, \quad (7.12)$$

де  $\beta$ ,  $\alpha$  та  $p$  — специфічні для виду (або популяції) константи.

Важливий біологічний зміст використаних для опису лінійного (і вагового) росту рівнянь полягає в тому, що після визначеного моменту часу значення залежного параметра досягає максимально можливого (для даної популяції або даного виду), але ніколи його не перевищує, тобто розміри (або маса) прагне до якоїсь асимптоти. При цьому, рівняння Берталанффі краще використовувати для функціонального опису процесу росту, що відбувається за типом кривої I, а рівняння логістичного росту — за кривою типу II (так званні сигма- або S-образні криві росту).

При використанні моделі Пюттера асимптота досягається пізніше, ніж для двох інших моделей вагового росту, а для моделі Гомперца максимально можливе значення ( $W_{\max}$ ) нижче реального.

*Приклад 7.5.* Дані про хронологічний ріст організму (у мм) протягом 19 місяців наведено в таблиці 7.4. Кожне значення відповідає середньому арифметичному для даної когорти в даний момент часу. Необхідно розрахувати теоретичне рівняння хронологічного росту.

Таблиця 7.4

$t$	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
$L_t$	1,0	5,0	7,8	9,5	10,9	12,1	13,0	13,7	14,3	14,8
$t$	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
$L_t$	15,3	15,8	16,2	16,5	16,7	16,9	16,9	17,0	17,0	17,0

Спочатку необхідно визначити значення  $L_{\max}$ , для чого скористаємося методом Форда-Волфорда. Як було сказано вище, значення  $L_{\max}$  відповідає точці перетинання ліній (рис. 7.4.):

$$\begin{cases} L_{t+1} = 3,814 + 0,775 \cdot L_t; \\ L_{t+1} = L_t. \end{cases}$$

Вирішивши дану систему рівнянь, знаходимо, що  $L_{\max} = 17,4$  (мм).

Отже, коефіцієнти "a" і "b" з рівняння лінійного росту Берталанффі можуть бути знайдені за допомогою методу найменших квадратів для лінійної функції:

$$\ln\left[1 - \frac{L_t}{17,4}\right] = a - bt.$$

Одержимо:  $a = -0,567$ ,  $b = -0,012$ ; коефіцієнт детермінації  $R^2 = 99,0\%$ , тобто  $99,0\%$  мінливості вихідного набору даних апроксимується рівнянням з отриманими коефіцієнтами.

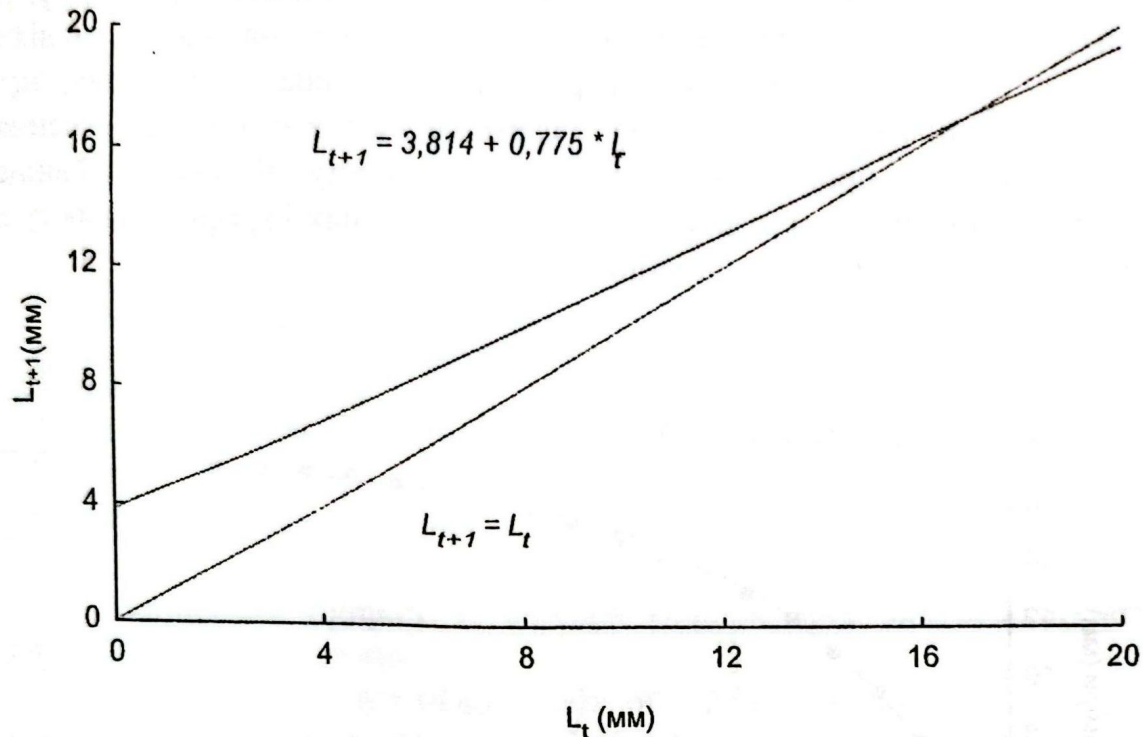


Рис. 7.4. Визначення  $L_{\max}$  для даних з прикладу 7.5 методом Форда-Волфорда

Це добре видно на рис.7.5, на якому вихідні (емпіричні) дані апроксимовані рівнянням Бергаланффі з розрахованими вище параметрами.

Як видно, після досягнення визначеного віку (близько 12 місяців), крива хронологічного росту виходить на, так зване, “плато” і подальшого наростання лінійних розмірів особин вже не відбувається.

Часто при дослідженні природної популяції буває так, що немає можливості одержати весь повний набір даних про хронологічний ріст, а набагато легше (особливо використовуючи метод мічення і повторного вилову; див. розділ 1) відзначати приріст розмірів тіла групи мічених особин різного віку через визначені відрізки часу (тобто, в ході серії повторних спостережень).

У такому випадку можна проаналізувати швидкість росту лінійних розмірів організмів різних розмірів (тобто, на різних стадіях онтогенезу),

побудувавши графік, на якому величини приросту відкладаються залежно від розмірів на початку одиничного проміжку часу (або ж залежно від напівсуми розмірів на початку і наприкінці одиничного відрізка часу). За формою отриманої кривої можна також оцінити особливості хронологічного росту, а також визначити розміри досліджуваного організму, при яких приріст (тобто швидкість росту) виявляється максимальним. На графіку хронологічного росту це відповідає моменту, коли кут нахилу дотичної до кривої має найвище значення. Для графіка кривої росту I типу найвище значення цей кут має на ранніх стадіях онтогенезу, і графік приросту утворює повільно спадаючу криву, що поступово наближається до вісі ОХ, перетинаючи її в момент досягнення максимальних розмірів. Для графіка кривої росту II типу найвище значення цей кут має при деяких проміжних значеннях і графік приросту в такому випадку має дзвоникоподібний вигляд.

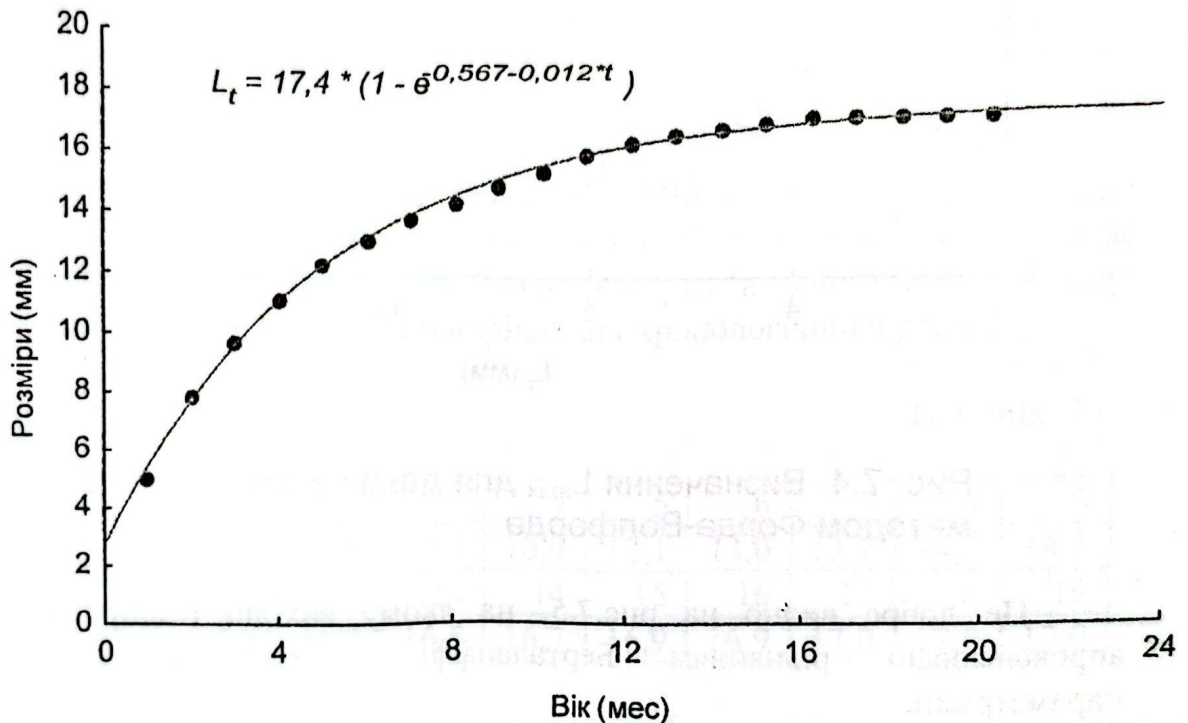


Рис. 7.5. Хронологічний ріст лінійних розмірів організму з прикладу 7.5. Наведено апроксимуючу криву та рівняння Берталанффі кривої росту

*Приклад 7.6.* Аналізувався ріст одного виду тварин. Для цього на початку експерименту було позначено по 10 особин чотирьох вікових класів. Потім кожні 40-50 діб проводили виміри і розраховували середні



розміри для кожної вікової групи (у мм). Отримані результати занесено в таблицю 7.5.

На основі вихідних даних необхідно визначити величину приросту для особин кожної вікової групи в плинні кожного часового відрізка. Величину приросту визначаємо як різницю між розмірами в момент часу  $t+1$  і  $t$ , співвіднесену до тривалості відповідного відрізка часу:

$$\Delta = \frac{\Delta L}{\Delta t}$$

Таблиця 7.5

Вікова група	Розміри, мм				
	$L_0$	$L_1$ ( $t_{0-1}=50$ діб)	$L_2$ ( $t_{1-2}=45$ діб)	$L_3$ ( $t_{2-3}=42$ діб)	$L_4$ ( $t_{3-4}=47$ діб)
Перша	3,60	4,63	5,76	8,44	11,24
Друга	4,70	5,61	6,92	9,28	11,13
Третя	6,70	7,48	9,05	11,67	13,00
Четверта	9,00	10,44	11,43	12,64	13,80

Наприклад, приріст за перший відрізок часу для особин першої вікової групи складатиме:

$$\Delta = (4,63 - 3,60) : 50 = 0,021 \text{ (мм/добу)}$$

Це значення відповідає розмірам:  $(3,60 + 4,63) : 2 = 4,12$  мм.

У підсумку одержимо 16 пар значень величини приросту при відповідних розмірах, що представлені у вигляді графіка на рис.7.6. Для набору емпіричних даних методом найменших квадратів наведено апроксимуючу криву. Хоча вихідних даних виявляється вкрай недостатньо, проте має місце деяка тенденція — найвищі значення приросту відзначаються при середніх значеннях розмірів організму (близько 9,0 мм). На більш ранніх і більш пізніх стадіях онтогенезу приріст значно нижчий. У якісному плані хронологічний ріст для цього організму швидше за все проходить згідно з кривою II типу (див. вище).

Показником інтенсивності приросту може служити кут нахилу дотичної ( $\xi$ ) у будь-якій точці кривої росту (більш точно, кут нахилу хорди, що з'єднує два значення величини організму за два послідовних моменти, що наближається до  $\xi$  при  $\Delta t \rightarrow 0$ ), що визначає миттєву швидкість росту:

$$tg \xi = \frac{\Delta L}{\Delta t}$$

звідки

$$\xi = \operatorname{arctg} \left[ \frac{\Delta L}{\Delta t} \right].$$

Наприклад, для величини  $\Delta = 0,021$  (мм/добу) цей кут буде складати 1,2 градуси (або 0,021 у радіанах).

Форму організму можна розглядати як діаграму сил (як генотипового, так і паратипового походження), що діяли в процесі онтогенезу організму, або як визначену систему векторів. Зараз вже стало загальноновизнаним, що такими силами є співвідношення у швидкості і тривалості росту окремих частин організму за різними напрямками, причому співвідносний ріст знаходиться під контролем генотипу, тобто існують генетичні фактори, що визначають форму в цілому, а не відповідні розміри. Перетворення форми (як мікро-, так і макроеволюційні) теоретично представляються досить простими і можуть розглядатися як результат деформації системи координат, у яку форма вписана. На цій основі введено поняття алометричного росту, що визначає співвідносність росту між окремими частинами організму і його загальними розмірами.



Рис. 7.6. Графік залежності приросту від лінійних розмірів (для прикладу 7.6)

В онтогенезі особини розрізняють три основні процеси: 1) **ріст** — збільшення розмірів і, отже, обсягу і маси; 2) **розвиток** — диференціація і зростання складності організації (морфогенез); 3) **дозрівання** — припинення розвитку приросту і настання репродуктивних процесів.



Якщо розглядати взаємодію першого і другого з цих процесів, тобто аналізувати, яким чином відбувається регуляція зміни розмірів окремих частин (органів) залежно від змін інших, чи залежно від змін величини організму в цілому, то виявляється, що такі взаємини часто описуються простим математичним рівнянням:

$$Y = \beta X^\alpha, \quad (7.13)$$

або в логарифмічній формі:

$$\lg Y = \lg \beta + \alpha \lg X, \quad (7.14)$$

де  $Y$  — розміри даної частини;  $X$  — розміри організму (або іншої частини);  $\alpha$  і  $\beta$  — константи. Як видно, в логарифмічній формі ми маємо справу з простою лінійною залежністю.

Ці співвідношення відомі під назвою *алометричних залежностей*, де  $\alpha$  — константа алометрії. Якщо  $\alpha > 1$ , то  $Y$  збільшується в розмірах швидше, ніж  $X$ ; якщо ж  $\alpha < 1$ , то навпаки; якщо  $\alpha = 1$ , то  $X$  і  $Y$  ростуть пропорційно один одному, і цей особливий випадок називають *ізометрією*.

Слід зазначити, що “алометрія” за визначенням передбачає відсутність геометричної (або фізіологічної) подібності організмів різного розміру. При цьому виділяють:

— *онтогенетичну алометрію*, коли досліджується залежність між різними відділами тіла в онтогенезі особини (використовуючи дані з хронологічного росту окремих частин організму), або серед особин різного віку одного виду;

— *внутрішньовидову алометрію*, що простежує ці ж закономірності в ряді особин одного виду, що знаходяться на одній стадії розвитку (звичайно дорослих);

— *міжвидову алометрію*, що виявляється при порівнянні середніх значень досліджуваної ознаки, характерних для особин (як правило, дорослих) різних видів;

— *еволюційну алометрію*, яку можна визначити як міжвидову алометрію в ряді філогенетичне близьких форм.

В екологічних дослідженнях часто використовують перші два типи алометричних залежностей для порівняння особливостей ростових процесів залежно від умов навколишнього середовища. При цьому порівнюються як різні внутрішньопопуляційні угруповання, що виділені на підставі часової, просторової або іншого типу роз'єднаності, так і різні популяції одного виду, що живуть у різних умовах середовища. Ступінь диференціації визначається на підставі наявності достовірних розходжень між алометричними показниками ( $\alpha$ ), що зв'язують ті ж самі ознаки в двох групах особин, що порівнюються. Такі порівняння проводять, використовуючи стандартний  $t$ -критерій Ст'юдента.

На рис.7.7 наведено графіки двох алометричних залежностей росту маси від довжини тіла на різних стадіях онтогенезу у лабораторних білих мишей двох груп — самців і самиць.

Для того, щоб визначити, чи є будь-яке розходження між цими двома групами за швидкістю росту маси тіла залежно від його розмірів, необхідно порівняти між собою розраховані алометричні показники:

$$t = \frac{|2,66 - 2,68|}{\sqrt{0,12^2 + 0,10^2}} = 0,13.$$

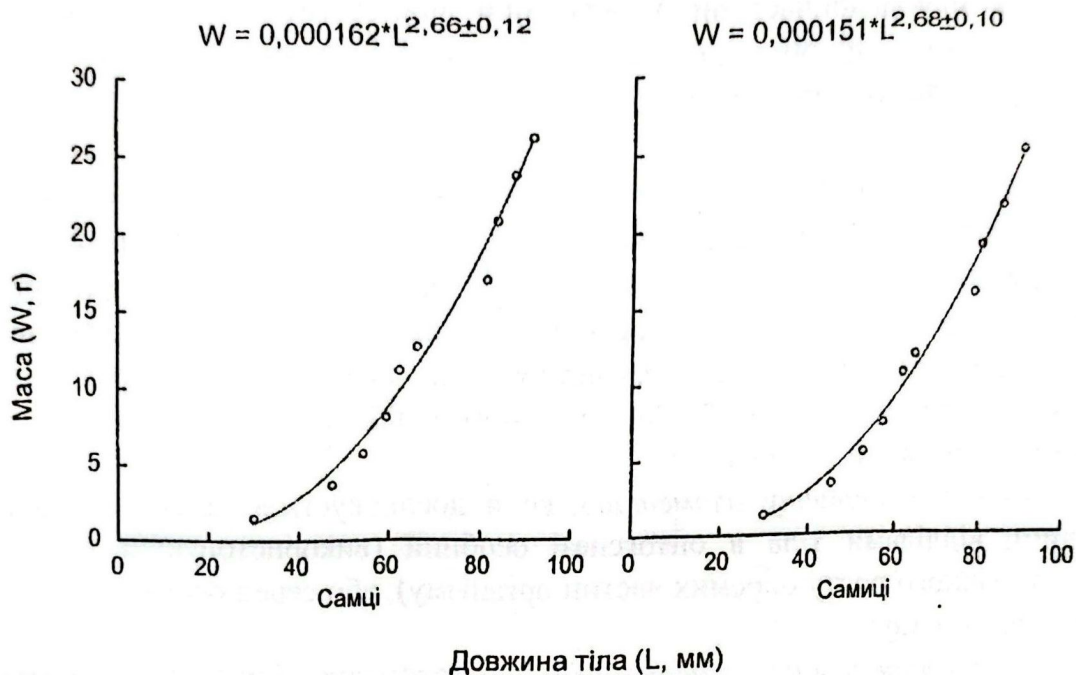


Рис. 7.7. Алометричні залежності між масою та лінійними розмірами тіла серед лабораторних білих мишей двох статевих груп

У кожній статевій групі використовувалося дев'ять пар значень, отже число ступенів свободи для табличного значення  $t$ -критерію Ст'юдента —  $df = 9 + 9 - 2 = 16$ . З таблиці у додатку А знаходимо, що критичне значення  $t$ -критерію для  $df = 16$  дорівнює 2,12, що набагато більше, ніж отримане при порівнянні алометричних показників. Отже, ніяких вірогідних розходжень в особливостях наростання маси тіла залежно від його лінійних розмірів у самців і самиць білих мишей не виявлено.

Алометричні рівняння є досить розповсюдженим інструментом при вивченні взаємозв'язків між різними частинами організму (або його загальними розмірами в цілому), а алометричний показник часто використовується як видовий критерій, і навіть як генетично обумовлений

показник відмінностей між різними популяціями одного виду (або внутрішньопопуляційними угрупованнями).

Однак, зустрічаються ситуації (як, наприклад, така, що розглянута вище), коли алометричні показники не розрізняються, тоді як коефіцієнти  $\beta$  виявляються вірогідно відмінними в двох порівнюваних групах. Коефіцієнт  $\beta$  алометричного рівняння часто, але помилково інтерпретується як показник, що залежить від величини розходжень між порівнюваними групами величин. Однак насправді  $\beta$  можна і потрібно інтерпретувати як *масштаб, що виражає розходження у величині між порівнюваними тваринами однакової форми*.

Алометричні рівняння будуються окремо для кожної пари ознак. Однак, існують методи, що дозволяють досліджувати одночасно залежності між цілим набором ознак (методи багатомірного аналізу), що будуть розглянуті в розділі 10 саме у відношенні особливостей росту організмів.

### 7.3. Метод розрахунку вторинної продуктивності (метод Хайна)

У процесі життєдіяльності організм постійно споживає енергію (запасену в їжі), частина цієї енергії використовується для росту і підтримки основного обміну організму, частина витрачається на відтворення (тобто, на продукцію статевих продуктів), частина виділяється з екскрементами і, нарешті, ще одна частина — губиться.

Окремо взята особина після народження починає споживати їжу (тобто одержувати енергію), використовуючи її для нарощування власної біомаси (найчастіше до визначеного періоду часу). Після досягнення статевого дозрівання частина одержуваної енергії витрачається нею на відтворення. Однак практично в будь-якій популяції в кожен момент часу є особини різного віку і, отже, такі, що характеризуються різними стадіями (у розумінні стратегії розподілу енергії) онтогенезу. При цьому безупинно відбувається зміна поколінь, тобто одні особини гинуть (і не обов'язково від старості), інші народжуються.

*Загальна маса всіх живих організмів, що проживають на даній території називається біомасою і виражається в одиницях маси (або енергії) на одиницю площі. Однак, як вже згадувалося вище, цей показник не відбиває реального виробництва органічної речовини, тому що частина цієї речовини (або енергії) губиться із загиблими особинами, або особинами, що іммігрували, а також у вигляді екскрементів. Для позначення цієї сумарної маси (або енергії) використовується поняття продукції. А швидкість нагромадження речовини (або енергії) за одиницю*

часу (найчастіше, в перерахунку на 1 рік) називається продуктивністю (для продуцентів — первинною продуктивністю, а для консументів — вторинною продуктивністю). Особливо для гетеротрофних організмів, ні в якому разі не можна змішувати поняття біомаси і продукції (або продуктивності) популяції.

Для гетеротрофних організмів, що мають відносно тривалий життєвий цикл, часто важко розрахувати величину продукції (або продуктивності), безпосередньо з огляду на приріст, відмирання і таке інше біомаси в аналізованій популяції. У таких випадках використовують метод Хайна. Перевага цього методу полягає в тому, що немає необхідності використовувати дані для однієї окремо взятої когорти, хоча цей метод може і дещо завищувати розраховані значення.

При використанні методу Хайна всі особини в популяції розбиваються на окремі вікові групи, найчастіше на підставі загальних розмірів тіла (див. розділ 5). Щомісяця протягом року збираються дані про віковий розподіл популяції і чисельності (щільності) особин кожної вікової групи з використанням методик, що наведені у розділі 1. Потім розраховуються середні показники для щільності особин кожного віку, а також варіанси цих показників.

Паралельно визначається суха маса особин різного розміру (віку). Для цього на вибірці різновікових особин розраховується рівняння залежності маси особини від її розмірів. Для одержання оцінки сухої маси тіла, особина розміщується у вакуумній камері, де відбувається її повне зневоднювання. Якщо тварина має зовнішній кістяк (наприклад черепашка), спочатку розраховують рівняння залежності її сухої маси від розмірів тіла, а потім визначають частку органічних речовин, що містяться в кістяку (або черепащі). І тоді до сухої маси тіла особини додають суху масу органічних сполук, що містяться в зовнішньому кістяку.

Показник середньої річної продуктивності розраховується за формулою:

$$Pr = \alpha \left[ \sum_{i=1}^{\alpha-1} (n_i - n_{i+1}) G_i + n_{\alpha} W_{\alpha} \right] \left[ \frac{365}{CPI} \right], \quad (7.15)$$

а її варіанса:

$$S_{Pr}^2 = \alpha^2 \left[ G_1^2 S_n^2 + \sum_{i=2}^{\alpha-1} (G_i - G_{i-1}) S_n^2 + (W_{\alpha} - G_{\alpha-1}) S_n^2 \right] \left[ \frac{365}{CPI} \right]^2, \quad (7.16)$$

де  $\alpha$  — кількість вікових груп ( $i \in [1; \alpha]$ );  $n_i$  — щільність особин  $i$ -тої вікової групи, а  $S_n^2$  — її варіанса;  $W_i$  — суха маса особини  $i$ -ої вікової групи;  $G_i$  — середня геометрична маси тіла особин  $i$ -ої і  $i+1$ -ої вікових груп;  $CPI$  — часовий інтервал між продукуванням когорт (у днях). Останній показник вимірюється у величинах, кратних 365, тобто 365, 730, 1095 днів тощо.

**Приклад 7.7.** Методику розрахунку вторинної продуктивності краще продемонструвати на реальних даних для популяції наземного молюска *Bradybaena fruticum*. Вихідні і всі проміжні дані занесено в таблицю 7.6.

Молюсків збирали методом пробних майданчиків з березня 1984 р. по березень 1985 р. щомісяця (усього було зібрано 10 вибірок по 50-70 пробних майданчиків у кожній вибірці). На основі отриманих даних про чисельність особин дев'яти виділених вікових класів в кожен із 12 місяців року були розраховані середньорічні показники щільності ( $n_i$ ) та їхні варіанси ( $S_{ni}^2$ ).

Таблиця 7.6

Розмір (мм)	$n_i$ (ос/м <sup>2</sup> )	$S_{ni}^2$	$W_i$ (мг)	$G_i$	$B_i$ (мг/м <sup>2</sup> )	$P'$ (мг/м <sup>2</sup> )	$G_{i-1}$	$S_{ni}^{2*}$ ( $G_i - G_{i-1}$ ) <sup>2</sup>
0-3	0,33	0,0002	0,08	0,46	0,026	0,041	—	0,000
3-6	0,24	0,0012	2,59	5,79	0,622	-2,025	0,46	0,034
6-9	0,59	0,0017	12,92	21,94	7,623	-4,606	5,79	0,443
9-12	0,80	0,0023	37,24	55,33	29,792	-20,474	21,94	2,566
12-15	1,17	0,0032	82,22	112,81	96,197	-22,561	55,33	10,570
15-18	1,37	0,0064	154,77	196,80	212,035	-9,840	112,81	46,155
18-21	1,42	0,0064	250,25	313,20	355,355	369,574	196,80	86,707
21-24	0,24	0,0010	391,98	477,00	94,075	104,939	313,20	26,830
24-27	0,02	0,0001	580,45	—	11,609	11,609	477,00	1,070
Суми					807,334	426,657		173,375

Паралельно розраховувалися алометричні рівняння залежності сухої маси особини ( $Wb$ , мг) і сухої маси черепашки ( $Ws$ , мг) залежно від лінійних розмірів останньої ( $D$ , мм):

$$Wb = 0,023 \cdot D^{3,125}$$

$$Ws = 0,010 \cdot D^{3,564}$$

Коефіцієнти детермінації ( $R^2$ ) для цих двох рівнянь дорівнювалися 99,2 % і 92,3 %, відповідно.

Крім того, було визначено, що зміст органічного матеріалу в черепашці складає: при діаметрі черепашки менше 19 мм — 4,34 %, а більш 19 мм — 1,38 %. Використовуючи ці залежності, була розрахована середня маса особин для кожної розмірно-вікової групи ( $W_i$ ).

Для кожної вікової групи біомасу ( $B_i$ ) визначають, перемноживши середню щільність на середню масу особини відповідного віку:

$$B_{0-3} = 0,33 \cdot 0,08 = 0,026 \text{ (мг/м}^2\text{)};$$

$$B_{3-6} = 0,24 \cdot 2,59 = 0,622 \text{ (мг/м}^2\text{)}.$$

Загальну біомасу за рік визначаємо складаючи розраховані значення для кожного вікового класу:

$$B = 0,026 + 0,622 + \dots + 94,075 + 11,609 = 807,334 \text{ (мг/ м}^2\text{)} \text{ або } 0,81 \text{ (г/м}^2\text{)}.$$

Для визначення продуктивності спочатку розраховуємо проміжні значення ( $P'$ ) для кожного вікового класу. Для розрахунку цих показників спочатку необхідно обчислити середні геометричні значень середньої маси для двох послідовних вікових груп ( $G_i$ ):

$$G_{0-3} = \sqrt{0,08 \cdot 2,29} = 0,455;$$

$$G_{3-6} = \sqrt{2,29 \cdot 12,92} = 5,785; \text{ і т.д.}$$

Після цього, для кожного вікового класу розраховуються значення  $P'$ :

$$P'_{0-3} = (0,33 - 0,24) \cdot 0,455 = 0,041;$$

$$P'_{3-6} = (0,24 - 0,59) \cdot 5,785 = -2,025; \text{ і таке інше.}$$

Як видно, для кожного вікового класу цей показник дорівнює добутку різниці його середньорічної щільності і середньорічної щільності наступного вікового класу на відповідне значення  $G_i$ . Для останнього вікового класу ця величина визначається як добуток середньорічної щільності на середню масу. Після всіх розрахунків знаходимо суму отриманих величин — 426,657 (мг/ м<sup>2</sup>).

Тоді річна продуктивність досліджуваної популяції знаходиться за формулою:

$$Pr = 9 \cdot 426,657 \cdot (365/ 730) = 1920,0 \text{ (мг/ м}^2\text{рік)}, \text{ або } 1,92 \text{ (г/м}^2\text{рік)}.$$

У цій формулі 9 — число виділених вікових груп, а 730 — часовий інтервал між продукуванням когорт (даний вид досягає статевої зрілості на другий рік життя, тому для нього  $CPI = 2$  роки, тобто 730 днів). Для однолітніх видів цей показник був би 365, а для виду, що досягає статевої зрілості на 3-ій рік життя — 1095 днів і таке інше.

Для того, щоб розрахувати помилку отриманого значення продуктивності, необхідно спочатку обчислити значення  $S_{ni}^2(G_i - G_{i-1})^2$ . Для першого вікового класу ця величина розраховується як  $G_{0-3}^2 \cdot S_{n1}^2$  (у даному випадку вона дорівнює 0,000042 і була прирівняна до 0). Сума цих значень (173,375) потім підставляється у формулу, наведену вище:

$$S_{Pr}^2 = 9^2 \cdot 173,375 \cdot (365/ 730)^2 = 3510,84.$$

Помилка значення продуктивності знаходиться як корінь квадратний з отриманого значення варіанси:

$$SE_{Pr} = \sqrt{\frac{3510,84}{1000000}} = 0,06 \text{ (г/м}^2\text{рік)},$$

(тут 1 000000 — перехідний коефіцієнт від міліграмів до грамів, з огляду на те, що варіанса виражається в другій степені). Тоді можна визначити довірчий інтервал отриманого значення продуктивності:

$$Pr \pm 2SE_{Pr} = 1,92 \pm 0,12,$$

або

$$1,80 \leq Pr \leq 2,04 \text{ (г/м}^2\text{рік)}.$$

Одним з важливих екологічних показників є відношення середньої біомаси до продуктивності, або питома продуктивність ( $B/Pr$ ). У прикладі 7.7 ця величина складає 2,38 (рік<sup>-1</sup>). Даний показник залежить від середньої тривалості життя особин досліджуваної популяції. Для видів з коротким життєвим циклом питома продуктивність висока, тоді як для видів з тривалим — наближається до 1.