***ЛЕКЦІЯ 5.***

**ДЕМЕКОЛОГІЯ. ЕКОЛОГІЯ ПОПУЛЯЦІЙ**

***План:***

1. Статистичні характеристики популяції.

2. Динамічна характеристика популяції.

3. Структура популяції.

4. Взаємовідносини між популяціями.

1. ***Статистичні характеристики популяції***

**Популяцію** можна визначити як будь-яку групу організмів одного виду, що займає певний простір і функціонує як частина біотичного угруповання. Популяція, як і складові її організми, з яких вона складається, диференціюється і підтримує саму себе. Обмін генами перетворює популяцію на відносно цілісну генетичну систему, а взаємини особин дозволяють підтримувати оптимальну в даних умовах чисельність – **гомеостаз**.

Популяціям, як груповим об'єднанням властивий ряд специфічних властивостей:

1) **чисельність** - загальна кількість особин на всій території;

2) **щільність** - середнє число особин на одиницю площі (*середня щільність* - середнє число особин на одиницю всього простору; *питома щільність* - середнє число особин на одиницю простору, де безпосередньо мешкають особини).

Для обліку щільності використовують методи: 1) тотального обліку; 2) пробних майданчиків; 3) методи мічення з повторним виловом; 4) метод без взяття проб (для нерухомих об'єктів);

3) **народжуваність** - число нових особин, що з'явилися за одиницю часу в результаті розмноження. Розрізняють декілька типів народжуваності: *максимальну*, яка виявляється в ідеальних умовах, при відсутності факторів, що лімітують; *екологічну*, що діє при фактичних умовах; *абсолютну*; *питому* – на одну особину в популяції (в демографії на 1 жінку репродуктивного віку).

4) **смертність** - кількість загиблих в популяції особин за певний відрізок часу. Розрізняють *екологічну* (в даних умовах) і *мінімальну* (в ідеальних умовах). Часто замість терміну *смертність* (М) використовують термін – *виживаність* (1-М). При вивченні популяції складають таблиці виживання, враховують вік особин і питому виживання в кожному віці. На підставі таблиць будують криві виживання.



Форма кривої залежить від турботи про потомство, від щільності популяції. У людей протягом майже всієї історії була висока дитяча смертність, яка різко знизилася з успішним розвитком медицини. Це призвело до зміни типу кривої виживання в поколіннях і стрімкого збільшення чисельності населення Землі, який отримав назву демографічного вибуху

5) **приріст популяції** – різниця між народжуваністю і смертністю. Яко теоретично популяцію не лімітують фактори зовнішнього середовища, то вона здатна до необмеженого росту чисельності і в такому випадку швидкість зростання популяції залежить тільки від величини біотичного потенціалу, властивого виду. Це теоретичний максимум нащадків від однієї особини за одиницю часу.

**

де – максимально можливий приріст популяції,

– відрізок часу,

N0 – початкова чисельність популяції.

Величина *r*, наприклад, у козулі = 10-15 потомків, бджоли – 50 тис. яєць, риб - до декількох мільярдів ікринок. Різницю між максимальним *r* і швидкістю зростання, що спостерігається в реальних польових або лабораторних умовах, часто використовують як міру опору середовища, яка характеризує суму всіх факторів середовища, що лімітують і перешкоджають реалізації біотичного потенціалу.

6) **темп росту** - середній приріст за одиницю часу.

1. ***Динамічні характеристики популяції****.*

1) **криві росту**.

Характер збільшення чисельності популяції може бути різним, і в зв'язку з цим виділяють різні типи росту популяції: **J** -подібний і **S** –подібний (сігмоїдний).

При **J -подібній кривій** щільність швидко зростає по експоненті, але потім, коли, починають діяти опір середовища або інший фактор, що лімітує, зростання швидко припиняється. Цей тип росту описується рівнянням:

****r****

де **–зміна кількості організмів*, *–проміжок часу*, N –* кількість організмів.

При цьому швидкість росту буде постійною, а її величина – пропорційною величині біотичного потенціалу **r**.

**J**-подібний ріст характерний для видів, ріст чисельності яких не залежить від щільності популяції. Тобто для них відсутні обмежуючі чинники, сила яких проявляється зі збільшенням щільності особин у просторі. Відповідно, в таких популяціях відсутній механізм зворотного зв’язку, який забезпечує саморегуляцію чисельності популяції.



Рисунок 2. Типи росту популяцій.

Такий тип росту чисельності часто є характерним для популяцій при заселенні організмами вільного субстрату (бактерії на поживному середовищі, бур’яни на перелозі), або при виникненні сприятливих кліматичних умов (тепла волога погода, що сприяє розвитку борошнистої роси або фітофтори).

Проте жодна природна популяція не може збільшувати свою чисельність нескінченно. У певний момент відбудеться насичення простору особинами, або умови середовища зміняться на несприятливі. Це призведе до обмеження швидкості розмноження, інтенсифікує процеси еміграції особин.

Найчастіше у природі при зростанні чисельності організмів включаються специфічні **механізми зворотного зв’язку,** які починають поступово пригнічувати народжуваність. Такими механізмами можуть бути зменшення трофічних ресурсів, накопичення токсичних метаболітів у середовищі, інформаційні механізми пригнічення розмноження при груповому способі існування. В результаті на певному етапі швидкість росту чисельності популяції знижується. При цьому чисельність популяції стабілізується на певній величині, що відповідає максимально можливій. Ця величина отримала назву **ємності середовища** – максимальна можлива чисельність популяції, потреби якої можуть бути задоволені ресурсами даної екосистеми. Така крива росту чисельності характеризується **S-подібною** формою. З математичної точки, така крива описується логістичним рівнянням



Така форма кривої обумовлена поступовим посиленням (з наростанням щільності популяції) дії несприятливих чинників (опір середовища) на відміну від **J** -подібного росту, при якому популяція починає відчувати опір середовища майже в кінці свого росту. Тобто сигмоїдний ріст ще називають ростом, обумовленим щільністю.

2) **гомеостаз популяції і регуляція чисельності.**

Гомеостаз популяції - це підтримка певної чисельності. Регуляція чисельності буває незалежна від чисельності (сильні бурі, раптові падіння температури) або залежна від чисельності (конкуренція, паразитизм і інші біотичні фактори, які призводять у одних видів до загибелі надлишку особин, а у інших до зниження плодючості на основі умовних рефлексів).

До жорстких форм можна віднести, наприклад, явище самозрідження у рослин: при великій щільності сходів частина рослин неминуче гине в результаті пригнічення фізіологічно більш сильними сусідами, має значення температура появи сходів, деталі мікрооточення.

У рослин регуляція щільності може також здійснюватися шляхом зміни вегетативної потужності кожної особини (відбувається стабілізація не чисельності особин в популяції, а загальної листової фотосинтезуючої поверхні).

У тварин жорсткі форми регуляції щільності популяції виявляються лише в тих випадках, коли запаси їжі, води або інших ресурсів різко обмежені (канібалізм у окуня при відсутності інших видів риб; самки наїзників відкладають яйця в дрібних господарів, які представляють собою невеликий запас корму, переважно незапліднені яйця, з яких у перетинчастокрилих розвиваються самці, що впливає на чисельність наступного покоління).

Механізмом, що затримує ріст популяції, можуть бути хімічні взаємодії особин (*наприклад,* один великий пуголовок *Rana pipiens* може затримати зростання всіх інших в акваріумі на 75 літрів). Інший механізм - прояв при збільшенні щільності інстинктів масової міграції (у попелиць збільшення щільності викликає поява крилатої фази і розліт).

Найбільш ефективний механізм стримування зростання чисельності на певній території - територіальна поведінка тварин (мічення і охорона ділянок не допускають розмноження на них чужих особин). Надлишкова частина популяції висиляється, іноді це набуває характеру навалу.

При перенаселеності у ссавців в результаті гормональних змін (відповідь на стрес) знижується плодючість, падає народжуваність, підвищується агресивність і рівень смертності. При стабілізації чисельності фізіологічний стан нормалізується.

1. ***Структура популяції***

Популяції властива певна організація:

а) ***просторова структура* –** характер розподілу особин по території Розподіл особин в популяції може бути *випадковим* (1), *рівномірним* (2), *випадково груповим* (3), *рівномірним груповим* (4), *груповим, з утворенням скупчення груп* (5).

Рівномірний розподіл зустрічається там, де між особинами дуже сильна конкуренція або існує антагонізм, що сприяє рівномірному розподілу в просторі. Розподіл випадкового типу можна очікувати в природі в тих випадках, коли на популяцію одночасно впливають численні, але слабкі фактори. Груповий розподіл виникає в результаті того, що всі особини прагнуть до якогось одного місця.



1 2 3 4 5

Рисунок 3. Типи просторової структури популяцій.

У кожному конкретному випадку тип розподілу в займаному просторі виявляється пристосувальним, тобто дозволяє оптимально використовувати ресурси. Агрегація може посилювати конкуренцію між особинами за компоненти мінерального живлення, їжу або простір, але це часто більш ніж врівноважується підвищенням життєздатності групи, оскільки група володіє великими можливостями для свого захисту, виявлення ресурсів або зміни мікроклімату. *Наприклад*, група рослин здатна краще протистояти вітру або ефективніше зменшувати втрату води, ніж окремі особини. Бджоли в вуликах виділяють і зберігають досить тепла для виживання всіх особин при температурі, при якій гинуть окремі особини.

Недонаселеність, як і перенаселеність можуть мати обмежуючий вплив. Це **принцип Оллі** - найбільш сприятлива популяція середніх розмірів.

*За типом використання простору* все рухливі тварини діляться на дві групи: **осілі** й **кочові**.

При осілому існування тварини протягом більшої частини життя використовує досить обмежену ділянку середовища і часто мають розвинене відчуття дому - хомінг (голуби). Біологічні переваги – на добре знайомій території тварина вільно орієнтується, витрачає менше часу на пошуки корму, найкоротшим шляхом рятується в відомі йому укриття, створює систему запасів (білки створюють серії комор). Однак осілий спосіб життя таїть в собі загрозу швидкого виснаження ресурсів в разі перенаселення.

Перевага кочового способу життя полягає в тому, що тварини залежать від запасів корму на конкретній території. Постійні пересування одиночних особин, проте, збільшують ймовірність загибелі від хижаків. Тому кочовий спосіб життя практично не властивий одиночним тваринам, кочують групи, стада, зграї.

б) ***вікова структура*** – співвідношення вікових груп. Для рослин вікова група – це етап онтогенезу, на якому вони характеризуються певними відносинами із середовищем. Так, *проростки* мають змішане харчування; *ювенільні* переходять до самостійного харчування, але зберігають просту одновісьову організацію; *іматурні* рослини мають перехідні ознаки до дорослих *вегетативних* (типова для виду структура підземних і надземних органів); потім слідує стадія молодих *генеративних*, середньовікових генеративних, старих генеративних, старих вегетативних (субсенільних), сенільних і відмираючих особин.

Співвідношення цих груп називається **віковим спектром популяції**, який дозволяє виділити наступні типи:

– *інвазійна* (тільки насіння або молоді особини);

– *нормальна* (всі вікові групи), здатна до самопідтримки,

– *регресивна* (старі генеративні, синільні).

У тварин можна виділити три екологічні вікові групи: *дореподуктивна,* *репродуктивна, пострепродуктивна*. Співвідношення різних вікових груп (вікова піраміда) в популяції визначає її здатність до розмноження в даний момент і показує, чого можна очікувати в майбутньому:

– у швидко зростаючих значну частку складають молоді особини;

– в стабільних віковий розподіл більш рівномірний;

* в популяції, чисельність якої знижується, буде міститися велика частка старих особин.

Розрізняють три типи вікових пірамід: **прогресивний**, **стаціонарний** та **регресивний**.

**Прогресивний тип** характеризується значною часткою в популяції молодих особин і низькою представленістю особин старших поколінь і за формою нагадує трикутник. Такий тип вікової піраміди може характеризувати як позитивні процеси у популяції, коли популяція швидко збільшує свою чисельність, і тому основну частину її складають особини репродуктивного віку та їх нащадки. Проте, подібний тип піраміди буде характеризувати популяції, в яких спостерігається швидке відмирання старших вікових груп.

**Стаціонарний тип** характеризується врівноваженим співвідношенням особин, які складають запас популяції та їх нащадків. Форма піраміди більша нагадує дзвін. Для таких популяцій характерно коли у пари особин в середньому народжується не більше 3-х нащадків.

**Регресивний тип** характеризується переважанням особин старших вікових груп над частою молодих. Форма нагадує кубок. Такий тип не обов’язково відповідає популяціям, що вимирають. *Наприклад* для організмів, зі високою плодючістю та значною тривалістю життя регресивний тип вікової піраміди є звичайним явищем. *Наприклад*, у зрілій діброві більшість дерев будуть являти собою старші вікові групи. Молоді дуби будуть зустрічатися як виключення на галявинах, що залишилися після відмирання окремих старих дерев.



Рисунок 4. Вікові піраміди

**в) *статева структура популяції*** – співвідношення особин різної статі в популяції.

Співвідношення чоловічої і жіночої статей в популяції має важливе екологічне значення, оскільки воно безпосередньо пов'язане із потенціалом розмноження, а отже – впливає на життєдіяльність усієї екосистеми. Це пов’язано з тим, що чоловіча особина може запліднити декілька самок. Тому чисельність жіночих особин у популяції має більш важливе значення для існування популяції, ніж її загальна чисельність.

У тваринному світі переважають роздільностатеві види, зрідка такі види трапляються і в рослин (тополі, мохи). Також зустрічається явище гермафродитизму, тобто наявність в одному організмі чоловічих і жіночих органів розмноження. Більш характерний для безхребетних тварин та вищих рослин.

Існують одностатеві популяції які складаються лише з жіночих особин і розмножуються партеногенезом (попелиці, коловертки, деякі спорові і насіннєві рослини). Як виключення зустрічаються партеногенетичні популяції деяких видів риб, амфібій та рептилій.

Співвідношення статей - це відношення кількості самців до кількості самок. Завдяки генетичній детермінації статі у більшості живих організмів кількість самців і самок у хордових тварин майже однакова (1:1).

**Первинне співвідношення статей** визначається сполученням статевих хромосом у процесі мейозу і звичайно буває близько 1:1. Відомо декілька основних шляхів хромосомного визначення статі у тварин. У окремих при сполучень статевих хромосом гетерогаметною статтю виявляються самці, а в інших - самки.

Порушення теоретичного співвідношення статей 1:1 при утворенні зигот може бути пов’язано з різницею в інактивації X та Y сперміїв. Статистично доведена менша тривалість існування сперміїв у людини та великої рогатої худоби, які несуть Y-хромосому. Також показано, що у молодих самиць багатьох ссавців частіше народжуються особини чоловічої статі, у середньовікових самиць збільшується частка самок, у самиць старшої вікової групи знову переважають самці.

**Вторинне співвідношення статей** - визначається після народження особин. Варіює у не менш широких межах, ніж первинне. При цьому виявляється, що на вторинне співвідношення статей можуть впливати різні екологічні фактори. Так, наприклад, у багатьох видів черепах, ящірок, крокодилів та змій стать потомства залежить від температури інкубації яєць (температура впливає на активність ферментів, що відповідають за синтез статевих гормонів). Найчастіше низькі температури призводять до народження самців.

На визначення статі особини можуть впливати й хімічні фактори. Наприклад, личинка кільчастого черва Bonellia viridis розвивається в самку, якщо після періоду вільного життя вона осідає на дно моря. Якщо ж їй вдається прикріпитися до іншої особини – з неї утвориться самець (який фактично паразитує у статевих протоках самиці, будучи в сотні разів менше за неї).

**Третинне співвідношення статей** – це співвідношення на момент настання статевої зрілості. Зазвичай структура популяції може змінюватись за рахунок елімінації тих чи інших статевих груп (наприклад, самці у ссавців живуть менше, ніж самки). У багатьох живих організмів стать визначається не генетичними механізмами, а зовнішнім середовищем. Наприклад, декоративна рослина арізема японська *Arisaema japonica* – дводомна рослина. Чи буде це жіноча рослина або буде чоловіча рослина залежить від маси бульб: найбільші бульби дають рослини з жіночими квітками (бульба містить запас поживних речовин, необхідний для формування плодів).

**г) *етологічна структура популяції*.**

Закономірності поведінки тварин складають предмет окремої науки – етології. Поведінка тварин по відношенню до інших членів популяції залежить передусім від того, поодинокий або груповий спосіб життя властивий для виду.

**Поодинокий спосіб життя**, за якого особини в популяції незалежні і відокремлені одна від одної, характерний для багатьох видів. Але абсолютно поодинокого існування організмів у природі не зустрічається, тому що при цьому було б неможливим здійснення їх основної життєвої функції – розмноження. Такий спосіб існування вважають властивим для багатьох комах (сонечко, жуки-туруни).

Подальше ускладнення відносин всередині популяції призводить до утворення груп: *сімей, колоній, зграї і стад*. В міру ускладнення таких відносин виникає злагоджена складна поведінкова організація, де кожна особина має свій ранг. Ранг кожної особини у стаді визначається багатьма чинниками. Мають значення вік, фізична сила, досвід і спадкові якості тварини. Більш сильні і досвідчені, зі стійким типом нервової системи, як правило, домінують над більш слабкими. Домінування проявляється в перевазі при споживанні їжі, праві на розмноження, порядку пересування в групі і т. п.