

Лекція 3.

Популяція. Загальна характеристика, структура та динаміка чисельності популяцій

Основні поняття і визначення. *Популяція* — це сукупність особин одного виду, що займають одночасно певне місце в просторі.

Відомо, що спадкова інформація зберігається в хромосомах у вигляді нуклеїнових кислот, молекули яких або їх окремі частини, названі генами, визначають спадкові ознаки. Сукупність усіх генів утворює генотип, а сукупність усіх особин, що зберігають і передають у спадок генетичну інформацію, формує *генетичний фонд, або генофонд, популяції*.

Основні характеристики популяцій:

1. **Чисельність популяції** — загальна кількість особин на відокремленій території;
2. **Густина** (або щільність) популяції — середня кількість особин на одиницю площі або обсягу зайнятого популяцією простору; крім того, щільність її визначають як масу членів популяції на одиницю простору;
3. **Народжуваність** — кількість нових особин, які з'явилися за одиницю часу в результаті розмноження;
4. **Смертність** — показник, який відображає кількість загиблих у популяції особин за визначений період часу;
5. **Приріст популяції** — різниця між народжуваністю та смертністю; він може бути позитивним і від'ємним;
6. **Темп приросту** — середній приріст за одиницю часу.

Подібно до відмінностей, що існують між окремими особинами, *є відмінності й між популяціями*, оскільки кожна популяція пристосована до умов тієї місцевості, в якій вона мешкає. Завдяки властивості пристосування (адаптації) до умов навколишнього середовища популяція може влаштуватися в певній області за наявності відповідного клімату, поживних речовин і джерела енергії. *Тому кожній популяції притаманна низка ознак, яких немає в окремих її членів*. Такими відмінними ознаками є чисельність і щільність популяції, відповідне місце мешкання, яке за температурою, вологістю, характером ґрунту і рослинністю, харчовими ресурсами та іншими параметрами відповідає її потребам.

Подібно до того як окремі особини не можуть існувати в природі поза популяцією, так і популяції не можуть існувати у певному місці відособлено від популяцій інших видів, тобто поза біогеоценозом. Тому можна стверджувати, що біогеоценоз — це комплекс взаємопов'язаних і таких, що взаємодіють, популяцій різних видів, які мешкають на певній території з відносно однорідними умовами існування. З погляду поняття біогеоценозу ця територія з відносно однорідними умовами існування раніше була визначена як біотоп. Проте в межах одного біотопу кожен вид займає різні ділянки території, які забезпечують цьому виду біотичні й абіотичні умови, необхідні для існування популяції.

Таким чином, кожен вид у межах біотопу має властиве тільки йому житло. Такі житла виду (або місця проживання) називають **стаціями** (від лат. *stacio* — місце проживання). Наприклад, біотопом популяцій лісових видів рослин і тварин є ліс, який природним чином розділяється на ділянки — стації, зайняті різними деревними породами (сосна, береза, модрина), для кожної з яких характерні певні умови росту, що відрізняються різними ґрунтами, вологістю та ін. Більш того, різні види комах, що харчуються деревними рослинами (листя, корою, деревиною), найкраще розвиваються на якій-небудь одній деревній породі. Тому біотоп лісу поділятиметься на стації, пов'язані з існуванням популяцій окремих видів комах, що входять до складу лісового біоценозу. Отже, біотоп є сукупністю великої кількості стацій.

Чисельність і щільність популяцій. Чисельністю популяції одного виду називають кількість особин цього виду. Чисельність популяцій у біосфері сильно змінюється як у часі, так і в просторі, залежить від умов місця проживання і дій людини. Чисельність популяцій різних видів коливається від декількох десятків до десятків тисяч особин (у мікроорганізмів — до мільярдів особин). Чисельність популяції — одна з її найважливіших характеристик, що дає змогу екологам судити про ступінь сприятливості умов існування як для самої популяції, так і для біогеоценозу в цілому. Щільність популяції — це її чисельність, віднесена до одиниці займаного нею простору, або середнє число особин на одиницю площі (об'єму).

Чисельність популяції може зростати з двох причин: в результаті міграції із сусідніх популяцій або за рахунок розмноження особин. Одним із показників розмноження є *плодючість*, вимірювана числом нащадків однієї жіночої особини. Кажучи про популяції ссавців, використовують термін "народжуваність", що визначається як число нащадків, народжуваних однією самкою за рік. *Зменшення*

чисельності популяції може відбуватися також з двох причин: у результаті смертності або міграції особин в інші сусідні популяції. Смертність означає вірогідність смерті й визначається як частка (у відсотках) померлих особин до загального їх числа в популяції.

Для людської популяції смертність виражається середнім числом смертей за рік на 1000 осіб, а народжуваність — числом народжень (живих дітей) на 1000 осіб за рік. У країнах, що розвиваються, рівень народжуваності приблизно удвічі вищий, ніж у розвинених країнах. Соціологи називають культурні зміни в суспільстві при переході з вищого рівня народжуваності на нижчий *демографічним переходом*. Вивченням статистики народжуваності і смертності людей, аналізом їх часових і географічних закономірностей для цілей прогнозу займається демографія.

Рівень народжуваності населення знизився протягом 1985—2000 рр. удвічі (з 15 до 7,8 на 1000 тих, що народилися живими). Смертність населення з кожним роком зростає (з 12,1 в 1985 р. до 15,3 у 2000 р. на 1000 осіб) і у 2000 р. її рівень у 2 рази перевищив рівень народжуваності. Якщо за даними Держкомстату в Україні на 1 січня 1991 р. проживало 52,1 млн осіб, то за даними перепису населення на 1 січня 2002 р. чисельність населення України зменшилася до 48 млн осіб. За даними на 1 січня 2006 р. чисельність населення становила 46,2 млн осіб і щомісячно зменшувалася в середньому на 28,6 тис. осіб. Середня тривалість життя становила 71 рік (65 — у чоловіків, 75 — у жінок) — це 52-ге місце у світі.

За оцінками демографів, у перші два — три десятиріччя ХХІ ст. нагальна чисельність людей на планеті збільшиться приблизно удвічі, причому населення розвинених країн збільшиться трохи, а основний приріст народонаселення припаде на країни, що розвиваються.

Криві виживання. Один з основних чинників, що впливають на розміри популяції, — це відсоток особин, які гинуть до досягнення статевої зрілості (смертність у дорепродуктивному періоді). В межах певного виду ця величина набагато більш мінлива, ніж плодючість. Для того щоб чисельність популяції залишалася постійною, в середньому тільки два нащадки кожної пари повинні доживати до репродуктивного віку.

Криву виживання можна отримати, якщо почати з деякої популяції новонароджених особин і потім визначати число тих, що вижили, залежно від часу. По вертикальній осі звичайно відкладають або абсолютне число особин, що вижили, або їх відсоток від початкової популяції:

Кількість тих, що вижили

• 100 %

Чисельність вихідної популяції

Більшість тварин і рослин схильна до старіння, яке виявляється в зниженні тривалості життя з віком після періоду зрілості. Як тільки починається старіння, вірогідність настання смерті в певний проміжок часу зростає. Безпосередні причини смерті можуть бути різними, але в основі їх лежить зменшення опірності організму до дії несприятливих чинників (наприклад хворобам).

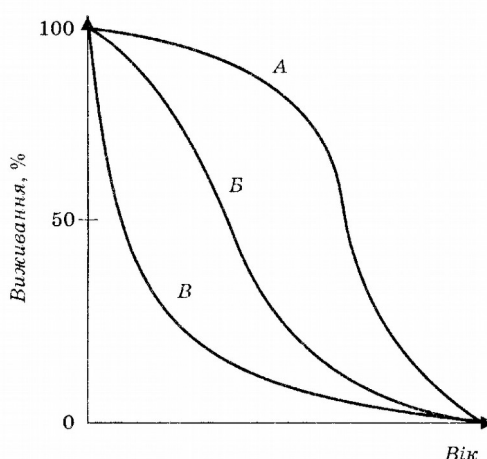


Рис. 2.2. Три типи кривих виживання

Крива A на рис. 2.2 дуже близька до ідеальної кривої виживання для популяції, в якій старіння є головним чинником, що впливає на смертність. Прикладом може бути популяція людини в сучасній розвиненій країні з високим рівнем медичного обслуговування і раціональним харчуванням. Більшість людей доживає до старості, але середню очікувану тривалість життя майже неможливо збільшити більш ніж до 75 років. Відхилення кривої від ідеальної зумовлене дитячою смертністю, що відображається нахилом початкової ділянки. Хоча дитяча смертність у розвинених країнах набагато нижча, проте і тут вірогідність смерті в ранньому дитинстві вище середньої. Також на криву виживання крім старіння

впливає чинник випадкової загибелі, причини якої з віком можуть змінюватися. В Англії, наприклад, найбільша смертність у результаті автомобільних катастроф припадає на вік 20—25 років. Крива, схожа з кривою *A*, властива також однорічним культурним рослинам, коли на певному полі вони старіють одночасно.

Крива типу *B* характерна для популяцій організмів з високою смертністю в ранній період життя, наприклад, для гірських овець або для популяції людини в країні, де поширені голод і хвороби. Плавна крива типу *B* може бути отримана, якщо смертність постійна протягом усього життя організмів (50 % за певну одиницю часу), наприклад, тоді, коли головним чинником, що визначає смертність, стає випадок, причому особи гинуть до початку помітного старіння. Дуже схожа крива характерна для популяцій деяких тварин (наприклад гідр), що не наражаються на особливу небезпеку в ранньому віці. Для більшості безхребетних і рослин теж характерна крива такого типу, але висока смертність серед молодих особин призводить до того, що початкова частина кривої спускається ще крутіше.

Є невеликі внутрішньовидові відмінності в кривих виживання. Вони можуть бути зумовлені різними причинами і нерідко пов'язані зі статтю. У людей, наприклад, жінки живуть децю довше, ніж чоловіки, хоча точні причини цього невідомі.

Накреслюючи криві виживання для різних видів, можна визначати смертність для особин різного віку і таким чином з'ясовувати, в якому віці певний вид найуразливіший. Встановивши причини смерті в цьому віці, можна зрозуміти, як регулюється величина популяції.

Зростання популяції і криві зростання. *Якщо народжуваність у популяції перевищує смертність, то популяція зростатиме, якщо, звичайно, зміни внаслідок імміграції і еміграції незначні. Щоб зрозуміти закономірності зростання популяцій, корисно спочатку розглянути модель, що описує зростання популяції бактерій після посіву їх на свіже культуральне середовище. В цьому новому і сприятливому середовищі умови для зростання популяції оптимальні й спостерігається експоненціальне зростання.*

Крива такого зростання — це експоненціальна, або логарифмічна, крива.

Але, врешті-решт, досягається така точка, коли з кількох причин, у тому числі внаслідок зменшення харчових ресурсів і накопичення токсичних відходів метаболізму експоненціальне зростання стає неможливим. Воно починає сповільнюватися так, що крива зростання набуває сигмоподібної (S-подібної) форми. Такий тип зростання називають залежним від щільності, оскільки швидкість зростання залежить від щільності популяції, яка впливає на виснаження харчових ресурсів і накопичення токсичних продуктів, а тому на зростання. Зі збільшенням щільності швидкість зростання популяції поступово знижується до нуля, а крива виходить на плато. За нульового зростання популяція стабільна, тобто розміри її не змінюються (окремі організми при цьому можуть рости і розмножуватися; нульова швидкість розмноження, якщо воно відбувається, урівноважена смертністю). Така сигмоподібна крива зростання отримана для ряду одноклітинних і багатоклітинних організмів, наприклад, для клітин водоростей культуральному середовищі, для фітопланктону озер і океанів весною, для комах, таких як борошняні хрущаки або кліщі, інтродуковані в нове місце проживання з рясними запасами їжі, де немає хижаків.

Крива іншого типу спостерігається, коли експоненціальне зростання продовжується аж до раптового падіння щільності популяції внаслідок вичерпання ресурсів середовища. Цю криву називають J-подібною, або кривою типу "бум і крах". Таке зростання не залежить від щільності, оскільки його регуляція не пов'язана з щільністю популяції до самого моменту катастрофи. Крах може відбуватися з тих же причин, наприклад внаслідок виснаження харчових ресурсів, яке у разі сигмоподібної кривої зростання завчасно справляло регулюючий вплив на зростання. Міграція або розселення, так само як і раптове зниження швидкості розмноження, може сприяти зменшенню чисельності популяції. Розселення може бути пов'язане з певною стадією життєвого циклу, наприклад з утворенням насіння. Сигмоподібна і J-подібна криві — це дві моделі зростання популяції. При цьому передбачається, що всі організми дуже схожі між собою, мають рівну здатність до розмноження і рівну вірогідність загинути, а отже, швидкість зростання популяції в експоненціальній фазі залежить тільки від її чисельності й не обмежена умовами середовища, які залишаються постійними. Але стосовно природних популяцій ці припущення часто несправедливі. Наприклад, швидкість зростання популяції в природному місці проживання залежатиме від кліматичних змін, від постачання їжею і від того, чи обмежене розмноження певною порою року. Та все ж моделі зростання популяцій сприяють кращому розумінню природних популяцій, і у разі потреби їх можна удосконалити.

Коливання і регуляція чисельності популяцій. У попередньому розділі ми розглянули зростання популяції. Після того, як початкова фаза цього зростання закінчилася, розміри популяції

продовжують коливатися від покоління до покоління. Істотний вплив можуть справляти як зміни кліматичних умов (наприклад, температури), так і харчові ресурси, вороги і т. ін. Іноді коливання відбуваються регулярно, і їх можна назвати **циклами**. Вивчати їх важко, для цього потрібен тривалий час, оскільки дані про дикі організми часто доводиться збирати протягом декількох років. У ряді випадків для отримання даних використовувалися лабораторні організми з короткими життєвими циклами, наприклад дроздофіли, щури або кліщі. Їх популяції вивчаються як моделі, оскільки умови в лабораторії можна контролювати більш суворо, ніж у полі.

Розміри популяції можуть бути непостійними в результаті змін плодючості або смертності, а іноді того й іншого. При вивченні розмірів популяцій і їх змін зазвичай прагнуть відшукати **визначальний чинник**, тобто чинник, з яким пов'язана найбільша частина зсувів, які спостерігаються при зміні поколінь. У більшості досліджених випадків це чинник, що впливає на смертність. Хоча можна було б чекати, що коливання розмірів популяцій матимуть чисто випадковий характер, насправді є низка чинників, які утримують величину популяції в деяких межах. Це чинники, які скорочують чисельність, сприяючи підвищенню смертності або зниженню плодючості. Вони діють ефективніше при збільшенні щільності популяції, тобто це **чинники, залежні від щільності**. Іноді такими чинниками можуть бути брак їжі або зростання чисельності ворогів, їх безпосередній вплив на смертність очевидний. *До двох добре вивчених регулюючих механізмів, що впливають на плодючість, належать територіальна поведінка і фізичні наслідки перенаселення.*

Територіальна поведінка. Територіальна поведінка, або *територіальність*, зустрічається у широкого кола тварин, у тому числі деяких риб, рептилій, птахів, ссавців і суспільних комах. Це явище особливо добре вивчено у птахів. Один самець або самець і самка, що створюють пару, можуть закріпити за собою територію кубла, яку вони захищатимуть від вторгнення особин того ж виду. За допомогою співу, а іноді візуальної демонстрації (для якої слугують, наприклад, червоні груди малинівки) птах утверджує свої права на територію, і непрохані гості звичайно віддаляються, іноді після короткої "ритуальної бійки", в якій конкуренти не заподіюють один одному серйозної шкоди. Це має очевидні переваги над "справжніми боями". Сусідні території особин одного виду зовсім або майже не перекриваються і зазвичай забезпечують достатню кількість їжі для батьків і їх пташенят. Зі зростанням популяції окремі території стають меншими і на них може мешкати все менша кількість нових птахів. У крайніх випадках деяким птахам не вдається закріпити за собою територію, і тому вони не розмножуються. Таким чином, *регуляція тут обумовлена просторовими обмеженнями*.

Перенаселеність. Ще одна форма регуляції чисельності, в якій велику роль відіграє простір, — це дія перенаселеності. Як показали лабораторні експерименти з щурами, коли щільність популяції досягає певної величини, плодючість тварин сильно знижується, навіть якщо немає нестачі в їжі. Відбуваються різні гормональні зсуви, які впливають на статеву поведінку; все частіше зустрічається нездатність до спаровування, безплідність, викидні, поїдання дитинчат батьками. Батьківська турбота про потомство слабшає, і дитинчата покидають кубло в дуже ранньому віці, що знижує вірогідність їх виживання. Посилюється агресивність тварин. Подібні зміни характерні для ряду ссавців і можуть відбуватися також у природних умовах зовні лабораторії, наприклад, у природних популяціях полівок.

Взаємодії між популяціями. Динаміку популяції тільки одного виду вивчають рідко. Є низка добре вивчених типів взаємодій між популяціями різних видів (міжвидові взаємодії). На певному трофічному рівні це може бути *міжвидова конкуренція*, тобто конкуренція між особинами різних видів за доступні ресурси, наприклад їжу і простір. Саме тому для екології угруповань важливе вивчення ніш.

Кожний вид займає у своєму місці проживання певну **екологічну нішу**. Поняття екологічної ніші має на увазі не тільки *фізичний простір*, де може бути знайдений цей вид, а й, що ще важливіше, певну *його роль у угрупованні*, зокрема його живлення і взаємовідносини з іншими видами. Коли два види займають одну нішу, вони звичайно конкурують один з одним, поки один з них не буде витіснений (Г.Ф. Гаузе). Схожі місця проживання включають схожий набір екологічних ніш, і в різних частинах земної кулі можна зустріти морфологічно близькі, хоч і різні за таксономічним положенням види тварин і рослин. Наприклад, відкриті луки, степи і зарості низького чагарнику є екологічними нішами для швидко бігаючих трав'яїдних, але це можуть бути коні, антилопи, бізони, кенгуру і т. ін.

Популяції, що знаходяться на різних трофічних рівнях, теж можуть взаємодіяти — можливі, наприклад, відносини типу "хижак — жертва" і "господар — паразит". Є й інші типи взаємовідносин; іноді їх важко помітити і вони є складними, як, скажімо, деякі симбіотичні взаємовідносини, з яких обидва партнери отримують користь.

Взаємодіють між собою і особини одного виду (*внутрішньовидові взаємодії*). Сюди належать територіальні відносини та інші форми конкурентної поведінки.

Структура популяції. Кожна популяція має певну структуру: **вікову** (співвідношення особин різного віку), **статеву** (статеве співвідношення) і **просторову** (колонії, сім'ї).

Вікова структура відображає особливості розподілу чисельності популяції за віком і може бути виражена у вигляді залежностей відносного числа особин (стосовно чисельності популяції), вік яких перебуває в певних тимчасових інтервалах.

За виглядом вікової структури можна судити про те, чи є популяція такою, що розвивається (з чисельністю, що зростає) або скорочується. *Для популяції, що розвивається, характерним є значне перевищення чисельності вікової групи особин з дорепродуктивним віком порівняно з групою, що має післярепродуктивний вік.* Репродуктивним називають вік особин, які можуть давати потомство. Популяція, що скорочується, має обернене співвідношення вікових груп дорепродуктивного і післярепродуктивного віків.

Кожна популяція особин займає певний простір, який забезпечує засобами існування лише певну кількість особин. Розміщення особин у популяції може бути таким: *випадковим* (організми не намагаються об'єднатися у групи); *рівномірним*; *нерівномірним* (груповим).

З урахуванням цього основними формами організації популяції тварин є такі:

1. *Поодинокий спосіб життя*, коли окремі особини існують практично незалежно одна від одної, лише на короткий період формуються репродуктивні пари.

2. *Сімейний спосіб життя* властивий тваринам, у яких партнери, що беруть участь у розмноженні, утворюють пари на тривалий період. Вони не лише утворюються на період спарювання, але й зберігаються під час виведення, вигодовування та виховання молоді. У птахів відомі види, які схильні до збереження сімейних пар на все життя. При сімейному способі життя тварини, як правило, намагаються контролювати територію свого помешкання.

3. *Зграйний спосіб життя* полягає в об'єднанні тварин в групи чисельністю в декілька десятків або сотень особин. Зграї, як правило, існують цілорічно — на період розмноження особин можуть розбиватися на сімейні пари. У перелітних птахів зграї формуються на період міграцій. Зграї мають великі переваги в здобуванні їжі (вовки) або захисті від ворогів (копитні). Структура зграй може бути різною: іноді в них всі тварини рівноправні (риби), але частіше в зграї є лідер та складна ієрархія підпорядкування особин. Ієрархічна організація дає великі переваги, оскільки забезпечує спокійне існування тварин без зайвих витрат енергії. Ранг у зграї визначається зазвичай тільки один раз. Після його встановлення сутички між тваринами припиняються. Інформація про ранг повідомляється партнерам у зграї особливими сигналами або особливим типом поведінки. Ієрархія забезпечує відповідальність поведінки тварин зграї та збільшує шанси виживання всіх особин.

4. *Стадо.* Як найбільш стійку форму існування груп особин виділяють стадо. У стаді здійснюються всі функції популяції: пошук корму, розмноження, охорона та вирощування молоді. Розміри стада залежать від наявності корму. Для стада особливо характерна ієрархічна структура та наявність лідера. Лідер — це тварина, яка найбільш пристосована до даних умов існування, здатна до швидкого вироблення умовних рефлексів. У стаді зубрів лідером є найбільш сильний та досвідчений самець, а в стаді північних оленів лідирує група найбільш досвідчених самок.

5. *Колонії* являють собою групові поселення тварин різного віку та статі. Такі колонії можуть бути постійними або виникати на період розмноження. Колоніальний спосіб життя полегшує захист від ворогів. Особливо характерні поселення ряду видів птахів та гризунів. Складну організацію мають колонії таких комах, як мурахи, бджоли та терміти.

6. *Прайдами* живуть леви. Окремий прайд включає одного самця, двох-трьох самиць та декілька особин молодняка. Організація популяції у вигляді колонії, прайда, зграї або стада дає певні переваги: полегшується пошук корму, забезпечується захист від ворогів, у риб та птахів менше енергії витрачається на переміщення у просторі, оскільки основну роботу здолання опору води чи повітря виконують більш сильні тварини, що рухаються попереду зграї.

У багатьох видів тварин наявне намагання жити на одній, освоєній колись території. Воно отримало спеціальну назву — *хомінг* (від англ. home — дім). Хомінг дуже корисний для тварин, він дозволяє притримуватися тієї території, яка їм добре відома та де вони легко знаходять їжу й укриття. Власна територія контролюється тваринами, особини свого виду на неї не допускаються й активно виганяються. Тут спрацьовує ціла система міток або звукових сигналів. Як мітки найчастіше використовуються пахучі виділення. В антилоп такий пахучий секрет виділяється біля краю ока, у сарн — біля основи рогів. Кішки та собаки мітять свою територію сечею. Ведмеді та інші тварини обдирають кору на деревах, що ростуть на межі їхньої території. У птахів контроль території здійснюється за рахунок звукових сигналів.