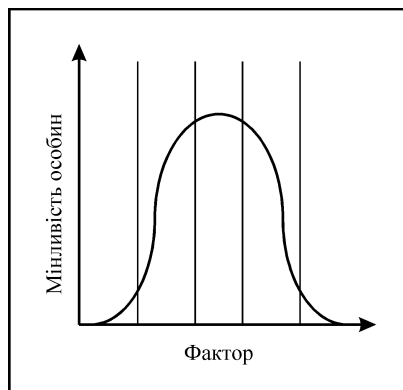


Міністерство освіти і науки України
Львівський національний університет імені Івана Франка

Й.В.Царик

ПОПУЛЯЦІЙНА ЕКОЛОГІЯ
КЕРУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЯМИ

Навчальний посібник



Львів
2004

**Міністерство освіти і науки України
Львівський національний університет імені Івана Франка**

Й. В. Царик

**ПОПУЛЯЦІЙНА ЕКОЛОГІЯ
КЕРУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЯМИ**

Навчальний посібник

**Львів
Видавничий центр: ЛНУ ім. І. Франка
2004**

ББК Е 0 * 804 я 73
Ц - 18
УДК 574.3 (075.8)

Царик Й. В. Популяційна екологія. Керування популяціями: Навчальний посібник. - Львів: Видавничий центр ЛНУ ім. І. Франка, 2004.- 101 с.

З урахуванням сучасних досягнень популяційної та загальної екології розглянуто головні характеристики популяцій, її місце в системі виду й екосистеми. Обґрунтовано значення даних про структуру і динаміку популяцій під час розробки методів експлуатації та збереження біотичних ресурсів.

Для студентів біологічних спеціальностей університетів.

ББК Е 0*804 я 73

Рекомендовано до друку Вченою Радою Львівського національного університету імені Івана Франка Протокол № 21/7 від 1 липня 2004 р.

Рецензенти: д-р біол. наук., ст. наук. співробітник Г. Г. Жиляєв (Інститут екології Карпат НАН України); проф. С. П. Гудзь (Львівський національний університет імені Івана Франка).

Редактор М. М. Мартиняк

© Царик Й. В., 2004

ПЕРЕДМОВА

У посібнику “Популяційна екологія. Керування популяціями”, підготовленому для студентів біологічних спеціальностей університетів, розглянуто сучасні досягнення популяційної екології, а також значення знань щодо організації популяцій під час розробки ефективних способів збереження й експлуатації біотичних ресурсів.

Посібник складається із шести розділів, в яких наведено інформацію щодо місця популяційної екології в загальній екології, структури популяцій, їхньої динаміки, взаємодії між популяціями, головних властивостей мінімальної життєздатної популяції, способів збереження й експлуатації видів тварин і рослин. Проаналізовано також питання щодо чинників загрози існування популяцій, їхньої стратегії в мінливих умовах середовища, перелічено найінформативніші параметри популяцій, які доцільно використовувати під час моніторингових досліджень.

Звернено увагу на такі нові поняття популяційної екології, як метапопуляція, мінімальна життєздатна популяція, фрагментація біотопів, ізоляція тощо.

Матеріал у посібнику згруповано так, щоб студент під час його аналізу зміг отримати інформацію про найважливіші ознаки популяцій та особливості їхнього існування в просторі та часі.

Значну допомогу в оформленні посібника, підготовці його до публікації надали лаборанти кафедри зоології Т. . Копко і О. В. Скарбарчук, а також асистенти І. В. Дикий, І. В. Шидловський , О. В. Головачов, за що автор щиро вдячний.

Розділ 1

Екологія. Популяційний та екосистемний підходи

Термін *екологія* (від грец. *ойкос*-дім, житло) запропонував 1866 р. німецький природодослідник Е. Геккель для характеристики "загальної науки, що вивчає відношення організмів і навколишнього середовища". Згідно з запропонованою Геккелем ієрархічною класифікацією біологічних наук, екологія належить до фізіології її навіть називали фізіологією взаємовідношень. Зазначимо, що за часів Геккеля під терміном фізіологія розуміли дещо інше, ніж тепер. Цей термін спочатку застосовувало обмежене коло природодослідників. Більш-менш сформованою наука екологія стала на початку ХХ ст., а в 20–40-х роках вона набула сучасних рис, зокрема, було визначено об'єкти і методи досліджень, а також концептуальний апарат. Важливо те, що екологія як самостійна наука зародилася в надрах біології [16; 17].

В останні 10–20 років з легкої руки непрофесіоналів слово *екологія* почали широко застосовувати в природоохоронній справі, науково-популярній літературі (екологія мистецтва), психології (екологія душі), інформатиці (екологія інформації), тощо. Цим словом стали називати речі, які ніяк не стосуються науки екології, особливо це роблять політики, журналісти, господарники. Наприклад, такий термін, як погана екологія міст для екологів-професіоналів звучить абсурдно. Якщо цей вираз перекласти зрозумілою мовою, то вийде, що місто є засміченим, загазованим, погано працюють комунікації, водопостачання. Усунення цих недоліків – завдання господарників, працівників санепідемстанцій тощо. Екологи вирішити проблему поганої

екології міст аж ніяк не можуть, вони лише можуть визначити наслідки дії тих чи інших чинників на розвиток біоти (живого). Звичайно, боротися з широким використанням терміна **екологія** не варто, однак повинно бути чітке розмежування між поняттям **екологія** власне як науки й **екологія** як словом.

У цьому посібнику ми будемо дотримуватися погляду, що екологія – частина біологічної науки, яка вивчає взаємовідношення живих організмів між собою і середовищем їхнього існування.

Сьогодні в межах екології виділяють три головні розділи:

- аутекологію (екологію організмів);
- демекологію (екологію популяції);
- синекологію (екологію угруповань). Останній розділ донедавна охоплював також учення про екосистеми[2].

М. Голубець [6] вважає, що **синекологія** вивчає угруповання живих організмів, а **екосистеми** повинна вивчати екосистемологія. Учений виділяє четвертий розділ екології, а саме: екосистемологію, предметом дослідження якої є екосистеми всіх розмірів і ступенів складності – від консортивної до біосфери, – тобто живі системи, в яких сукупність живих істот та абіотичного середовища їхнього існування творить функціональну єдність.

Поряд з екологією починає інтенсивно розвиватися така наука, як інвайроменталістика (від англ. Environmental – навколишнє середовище). Предметом інвайроменталістики є дослідження абіотичних факторів (води, температури, сонячної радіація, освітленості, вітрового та снігового режимів, газового складу атмосферного повітря, забруднення органічними і неорганічними сполуками повітря, ґрунту, води тощо) [22]. Завдання цієї науки – удосконалення технологічних процесів

виробництва, оцінка забруднення води, повітря, інших компонентів середовища з метою їхнього очищення [8].

Екологічним дослідженням притаманний головне системний (комплексний) підхід.

Автором цього підходу вважають Людвіга фон Берталамфі, який запропонував його 1928 р. Головними поняттями цього підходу є *елемент*, *система* та *структура*. Систему визначають як сукупність елементів, що, взаємодіючи між собою, формують нову якість. Зв'язки в системі сильніші, ніж поза нею.

Одним із найважливіших досягнень системного підходу є визначення ієрархії рівнів організації живих систем та емергентного (нова якість) характеру змін між цими рівнями. Підвищення різноманіття структурних елементів системи зумовлює зростання стійкості до дії фактора(ів) завдяки додатковим функціональним зв'язком та підвищенню компенсаторних властивостей системи. За системним підходом є три форми існування живого: організмений, популяційний і екосистемний, а рівнів їхнього дослідження багато, вони залежать від цілей і технічних можливостей дослідника [21]. Назвемо деякі з рівнів:

- а) субмолекулярний;
- б) молекулярний;
- в) клітинний;
- г) тканинний;
- д) організмений;
- е) популяційний;
- є) видовий;
- ж) біоценотичний;
- з) екосистемний (біосферний).

Розглянемо лише два рівні дослідження живого: популяційний (популяційний підхід) та екосистемний (екосистемний підхід).

Популяційний підхід

Екосистемний підхід розвиває популяційна екологія – наука, спрямована на вивчення взаємодії організмів одного виду, їхнього поширення і розвитку. Суть популяційної екології полягає в дослідженні процесів розвитку та смертності особин у популяціях, їхньої життєздатності, характеру оточення, стійкості до дії різних чинників, типів стратегії, що дає змогу оцінити її перспективу на майбутнє, розробити заходи, спрямовані на збереження, відтворення та раціональну експлуатацію.

Екосистемний підхід

Екосистемний підхід чіткого визначення терміна *екосистеми* немає. Переважно вважають, що це сукупність різних організмів, які існують разом, а також фізичних і хімічних компонентів середовища, необхідних для їхнього існування. До структури екосистеми належать: продуценти, консументи, редуценти, які в процесі взаємодії між собою і неживим середовищем забезпечують кругообіг біогенних елементів і потік енергії. Визначення меж між екосистемами пов'язане із певними труднощами, оскільки між ними відбувається обмін речовин та енергії (всі природні екосистеми відкриті).

Екосистемний підхід передбачає дослідження структури і функцій екосистем, тобто особливих взаємодій між компонентами, наслідків дії на екосистеми негативних чинників, особливостей і способів саморегулювання, міжекосистемних зв'язків та моделювання й прогнозування екологічних процесів [6].

Розділ 2

Популяційна екологія, її завдання, значення

Популяційна екологія як наука почала формуватися в 20-х роках ХХ ст., і цей процес триває. Центральним об'єктом досліджень популяційної екології є популяція. Сучасне уявлення про популяцію як систему організмів одного виду виникло завдяки розвитку різних напрямів біології, зокрема, генетики, систематики, географії рослин і тварин, біоценології, екології. Можна говорити про два підходи до вивчення популяції як системи надорганізменого рівня: генетично-еволюційний та еколого-демографічний. Перший передбачає дослідження мікроеволюційних процесів у популяціях, другий – виживання групи особин у мінливих умовах середовища.

Термін *популяція* увів у біологічну літературу В.Іохансен для позначення природної суміші особин одного виду, неоднорідної генетично. Генетичний підхід до вивчення популяцій виник у 20-х роках ХХ ст. і був спрямований на вивчення так званих менделівських популяцій, тобто груп особин, у яких відбувається вільне схрещування. Подальші дослідження популяцій дали підставу для трактування виду як складної ієрархічної системи, сформованої із сукупностей особин різних рангів. Розвиток генетики і систематики стали тією основою, яка дала змогу ввести поняття про популяцію в екологію тварин і рослин.

Початок екологічних популяційних досліджень А.Макфедьєн (цит. За Я.П. Дідухом) [8] пов'язав з іменем Ч.Елтона. Особливого поширення набули популяційні

дослідження в зоології з огляду на необхідність раціонального використання тварин (риб, ссавців) і охорону природи. Ці дослідження дали поштовх розвитку екологічно-демографічного напрямку вивчення популяції, а фактично – популяційної екології. Посилення інтересу до екології популяцій тварин привело до розвитку уявлень щодо їхньої просторової структури, специфічних рис динаміки, закономірностей зміни чисельності та вікового складу, адаптаційних пристосувань тощо.

Завдяки еколого-генетичним дослідженням поняття про популяцію почали застосовувати і в ботаніці.

Подальші дослідження популяцій тварин і рослин [2; 4; 5; 8; 10; 12; 13; 23; 24; 25; 26; 27; 32] дали змогу розглядати популяцію як загальносистемне явище і виділити такі притаманні їй ознаки:

- складається з особин одного виду і займає певну територію;
- має специфічну генетичну структуру;
- неоднорідна генетично;
- здатна до еволюції внаслідок перебудови генетичної структури;
- здатна до самостійного існування і підтримання чисельності протягом більш–менш тривалого періоду завдяки чергуванню поколінь, які замінюють одне одного;
- має зв'язки ймовірно-статистичного типу.

Таке розуміння популяції фактично означає об'єднання двох напрямів дослідження популяцій генетичного й еколого-демографічного в третій – синтетичний.

Найповніше цей синтез виявляється у визначенні популяції, яке дали О.В.Яблоков та О.Т.Юсуфов[28; 29]. За цими авторами:

популяція – це мінімальна, здатна до самовідновлення група особин одного виду, яка протягом еволюційно тривалого періоду, заселяє певний простір, утворює самостійну генетичну систему і формує власну екологічну нішу. Наведене визначення популяції передбачає, що вона є екологічною системою, і в ній відбуваються мікроеволюційні процеси.

Є й інші визначення популяції, наприклад: *популяція* – це група особин одного виду на конкретній території або група особин одного виду в конкретному фітоценозі (ценопопуляція). Розуміння популяції не акцентує уваги на її здатності до мікроеволюційних перетворень. Фактично названі вище групи особин – це форми популяційного рангу (за О.В.Яблоковим), тобто групи особин, які мають деякі ознаки справжньої популяції, однак не відома ні їхня історія, ні їхня генетична цілісність, або їм властивий короткий час існування.

З визначення О.В.Яблокова і О.Г.Юсуфова можна зробити висновок, що *популяція* – це елементарна група особин, яким властива еволюція. Ні “сім’я”, ні “прайди”, ні “стада”, ні “зграї”, а тим більше поодинокі особини не мають власної “еволюційної долі”, оскільки вони відмирають, не встигнувши еволюційно змінитися. Коли йдеться про мінімальну чисельність популяції, то беруть до уваги таку чисельність, яка достатня для виживання групи навіть під час різких її коливань (які інколи сягають тисяч). Звичайно, популяція хребетних тварин у період мінімальної чисельності може, в окремих випадках, становити декілька дорослих особин, які розмножуються. Коли йдеться про мінімальну чисельність, то мають на увазі *ефективну чисельність*, тобто кількість особин, які беруть участь у репродукції. Ефективна чисельність завжди менша від загальної.

Залежно від цілей дослідження можна користуватися різними визначеннями популяції.

У випадку дослідження структури видів популяцію доцільно розглядати в розумінні О.В.Яблокова і О.Г.Юсуфова, а в разі вивчення потоку енергії чи речовин через екосистеми можна користуватись визначенням *популяції, як групи особин одного виду на конкретній території*. Однак це визначення популяції буде недостатнім для розробки методів експлуатації або охорони видів. Згідно з біологічною концепцією, *вид* – це система популяцій [7]; *охорона видів* – охорона його популяцій; *експлуатація* – це експлуатація окремих, найпродуктивніших популяцій. З огляду на такі міркування ми вважаємо, що під час розробки заходів щодо охорони або експлуатації біотичних ресурсів доцільно дотримуватись визначення популяції О.В. Яблокова і О.Г.Юсуфова, а в усіх інших випадках зазначити, що це групи особин популяційного рангу.

Популяцію, як і будь-яку біологічну систему, характеризують набором елементів, будовою і функціями, що визначені таким поняттям, як *структурно-функціональна організація*. Склад і будова популяції – це *структура*, а особливості функціонування елементів – *функція*. Обидві ці фундаментальні ознаки взаємопов'язані між собою.

Значний інтерес до вивчення популяцій рослин і тварин зумовлений: по-перше місцем у системі живого (організм–популяція–вид; організм–популяція–екосистема), по-друге, тим, що – популяція є елементом екосистеми, через який проходить потік речовин та енергії.

Головними екологічними характеристиками популяції є її ареал, чисельність, щільність, вікова, просторова, статева структури, а також популяційна динаміка.

Популяційний ареал. Власне простір (ареал) є одним із важливих критеріїв популяції. Ареал популяції може розширюватися або звужуватися. Розширення ареалу популяції

відбувається у тих випадках, коли особини займають нові екологічні ніші, сприятливі для їхнього розмноження. Зазначимо, що ареал популяції для різних видів може бути специфічний як за конфігурацією, так і за розмірами, а для деяких – змінюватися в часі. Наприклад, для прудкої ящірки (*Lacerta agilis*) він коливається від 0.1га до декількох гектарів, для водяної полівки (*Arvicola terrestris*) - від одного до декількох десятків гектарів. Розмір ареалу популяції залежить від рухливості тварин (репродуктивної активності), та відстані на яку може поширюватися пилок, насіння або вегетативні частини рослин, які здатні до проростання. Наприклад, для виноградного слимака (*Helix pomatia*) радіус репродуктивної активності становить декілька десятків метрів, для ондатри – декілька сотень метрів, для дуба (*Quercus robur*) (пилок) – також декілька сотень метрів. Безумовно, радіуси репродуктивної активності (РРА) є одним із факторів, які визначають розмір популяції. Сьогодні немає достатньо великої кількості даних для точного аналізу цих зв'язків. Якщо відомий РРА, то можна приблизно розрахувати мінімальний ареал популяції (S_{\min}): $S_{\min} = 3.14 \cdot \text{РРА}^2$.

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

За конфігурацією ареали популяцій можна розділити на декілька типів: локальні, лінійні та континуальні. **Локальний тип ареалу** властивий популяціям тих видів, які або приурочені до специфічних умов, наприклад, заболочених ділянок, або ізольовані антропогенними чинниками; **лінійний тип ареалу** притаманний видам, які приурочені до русел річок, а **континуальні** – це великі за розміром ареали популяції, властиві багатьом видам ссавців, наприклад, ареал популяції(ій) вовка

(*Canis lupus*), птахів та риб, а також багатьох видів рослин. У центрі ареалу популяції переважно формуються оптимальні для особин умови, які погіршуються на периферії. Це саме характерно і для ареалу виду. Популяції виду, розміщені на периферії ареалу, можуть бути місцем "апробації" нових генотипів.

Кількість особин. З огляду на різні розміри ареалу популяцій у них може суттєво змінюватися кількість особин. У комах та рослин, яким властиві континуальні типи ареалів, кількість особин може сягати мільйонів. Крім того, всім популяціям притаманна динаміка кількості. Розмах коливань кількості особин окремих популяцій може бути значним. Відомі приклади коливання кількості травневих хрущів (*Melolontha hippocastani*) у мільйон разів. Для денних твердокрилих комах цей розмах сягає 10 мільйонів, лускокрилих – тисячі, мишоподібних гризунів – сотні, білок – десятки разів.

Доцільно зазначити, що наведені приклади стосуються дорослих особин. З кількістю особин тісно пов'язана проблема мінімальної чисельності. *Мінімальна чисельність* – це така чисельність особин, нижче якої популяція відмирає. Чисельність популяції, як і інші популяційні характеристики, є мінливою. У кожному конкретному випадку мінімальна чисельність популяції специфічна для конкретного виду. Вважають, що критичною найменшою чисельністю, яка ще здатна забезпечити виживання популяції ссавців, є 50 особин.

Щільність популяції – це не менш важлива, ніж кількість особин, характеристика популяції, виражають кількість особин на одиницю площі (1 м², 1 га, 1 км²) або об'єму. Цей показник дає змогу порівнювати популяції між собою, оскільки чисельність особин у межах їх ареалів не завжди можна визначити.

Вікова структура. Популяції сформовані з особин різних вікових груп. Вікові групи особин можна виділяти за

календарним або біологічним віком. Біологічний вік означає стан особин на певному етапі онтогенезу і має низку надійних індикаторних ознак, наприклад, для рослин – **сходи** дерев мають сім'ядолі, які в наступній віковій фазі – **віргінільній** – зникають, **генеративні фази рослин** супроводжуються наявністю квітів, а в **субсенільній фазі** переважають процеси відмирання над утворенням живих частин рослин, **сенільній фазі** – припиненням процесів новоутворень. Під час досліджень популяцій рослин оперують такими поняттями, як віковий стан, вікова група особин. Виділяють такі вікові групи особин рослин за біологічним віком або стадією онтогенезу: **насіння (Se), проростки (P), ювенільні (J), іматурні (Im), віргінільні (V), генеративні (g), субсенільні (Ss), сенільні (Se).**

У разі виділення вікових груп у популяціях тварин на перше місце важливим є вік особин. Такими групами можуть бути **покоління** – особини (нащадки) минулого покоління, які одночасно перебувають у репродуктивній фазі, або **когорта** – приплід особин, що народилися в різних поколіннях, але в один період.

Розглянемо деякі приклади. Зокрема, у представників землерийок (*Sorex*) навесні з'являється на світ один - два припліди, дорослі особини вимирають, і до осені популяція складається із молодих статевозрілих тварин. До весни всі особини, які перезимували, досягають статевої зрілості, і цикл повторюється.

Складніша вікова структура полівки (*Microtus economus*), що дає за рік три припліди, з яких весняний восени також дає приплід. Отже, популяція складається з особин різних поколінь. Це характерно для більшості тварин, які розмножуються протягом тривалого часу, а їхні нащадки встигають увійти в генеративну фазу, у якій перебуває батьківське покоління.

Вікові стадії характерні і для безхребетних, зокрема метеликів: яйце → личинка (гусінь) → лялечка → доросла особина.

У рослин складніша вікова структура, особливо це стосується багаторічників, у яких виділяє дев'ять вікових стадій: **насіння (Se)**, **проростки (P)**, **ювенільні (J)**, **іматурні (Im)**, **віргінільні (V)**, **генеративні молоді (g1)**, **генеративні зрілі (g2)**, **генеративні старі (g3)**, **субсенільні (Ss)** та **сенільні (S)**. Популяцію, яка представлена всіма віковими групами, називають *повночленною*, без якоїсь групи – *неповночленною*. Якщо в популяції переважають особини прегенеративних вікових стадій без особин генеративної та постгенеративної, то такі популяції називають *інвазійними*, якщо є наявні особини лише постгенеративних стадій, то популяції *регресивні*, а якщо є всі вікові групи особин, то популяції *нормативні*. Неповночленність вікових спектрів властива також і нормальним популяціям (рис. 1).

Нормальна популяція, відповідно, може бути молодію, зрілою і старою. У молодій нормальній популяції переважають молоді (прегенеративні) особини, у зрілій – генеративні, а у старій – постгенеративні (рис. 2).

Статева структура. Відомо, що генетичний механізм забезпечує розщеплення потомства в співвідношенні 1X:1E (первинне співвідношення статей). Унаслідок неоднакової життєздатності чоловічих і жіночих організмів (різна життєздатність – еволюційно вироблена ознака) це первинне співвідношення часто змінюється на вторинне (характерне під час народження) й третинне (характерне для дорослих особин). У рослин і тварин вторинне і третинне співвідношення статей може коливатися в значних межах. Наприклад, у деяких видів комах популяції складаються переважно з одних самок завдяки генетичним механізмам елімінації самців. У інших організмів

завдяки лабільності генетичної системи формування статі визначене впливом зовнішніх чинників. Зокрема, личинки кільчастого черва *Bonelia viridis* перетворюється в самок, якщо вони після деякого періоду життя в морі не можуть прикріпитися до іншої дорослої самки. У випадку, якщо личинка прикріплюється до самки, то із неї розвивається самець, який паразитує на ній і в десятки разів менший від неї за розмірами.

У тварин співвідношення статей відіграє значну роль і є темою спеціальних досліджень. Співвідношення чоловічих і жіночих особин як 1:1 називають сім'єю, один до декількох (1:д – **прайдом**, декількох до багатьох (д:б) **стадом**, багатьох до багатьох (б:б) – **колонією**. Самці відповідають за якість потомства, а самки – за кількість. Пошук самцем партнерки для спарювання сприяє мутаціям і мінливості ознак.

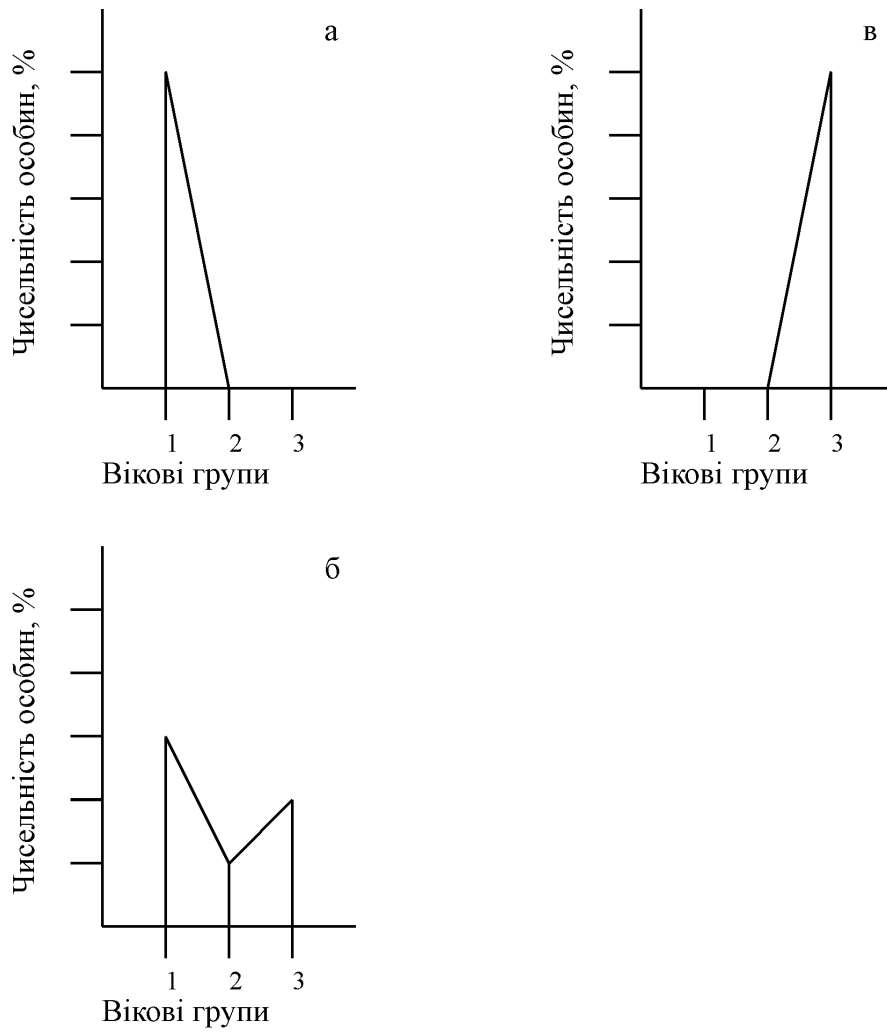


Рис. 1. Типи популяцій за віковим складом їх особин: 1 – прегенеративна група особин; 2 – генеративна група особин; 3 – постгенеративна група особин; а – інвазійна популяція; б – нормальна популяція; в – регресивна популяція.

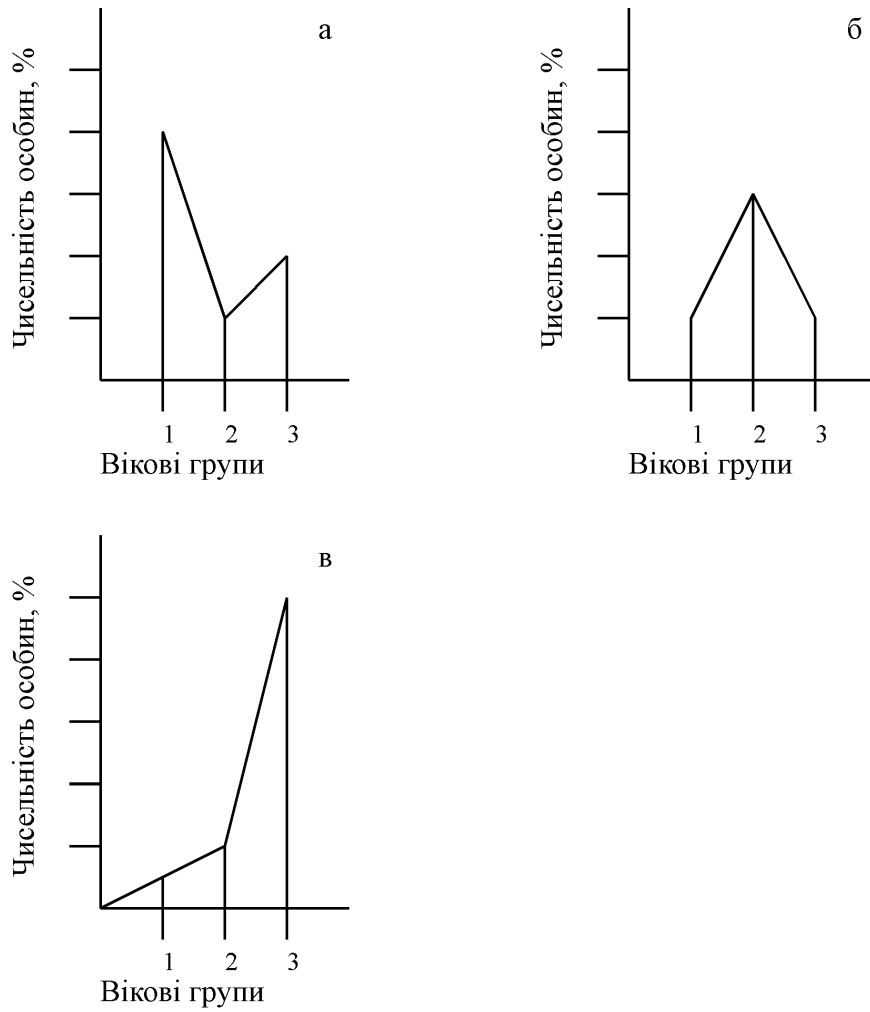


Рис. 2. Різні типи нормальних популяцій: 1 – прегенеративна група особин; 2 – генеративна група особин; 3 – постгенеративна група особин; а – нормальна молода популяція; б – нормальна зріла популяція; в – нормальна стара популяція.

Статеву структуру популяції є стійкою видовою ознакою, яка надзвичайно сильно впливає на взаємовідношення між організмами та їхньою поведінку.

Просторова структура. Як популяції в межах виду, так і особини в межах популяцій завжди розміщені нерівномірно. Це зумовлене гетерогенністю фізико-географічних та інших умов середовища, які приводять до нерівномірного розподілу харчових ресурсів, місць захисту для тих або інших вікових груп особин.

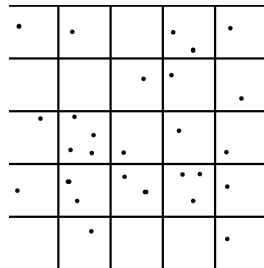
Просторова структура популяції – це характер розміщення в популяційному ареалі окремих особин і їхніх груп. Особини популяції в межах ареалу можуть бути розміщені *випадково*, *рівномірно* або *плямисто*. Ці типи розподілу особин визначають як візуально, так і на підставі статистичних методів (співвідношення середньої кількості особин (x) на конкретній площі і дисперсії δ^2).

Якщо це співвідношення близьке до одиниці, то розміщення особин випадкове; якщо більше – групове; якщо менше – рівномірне (рис. 3).

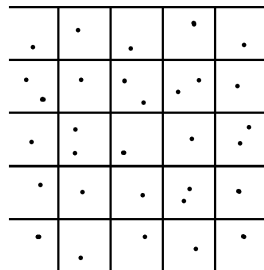
Випадковий розподіл особин простежується в однорідному середовищі, коли організми не сконцентровані в групи. Такий тип розміщення особин є тоді, коли на особини популяції діють численні, але слабкі абіотичні й біотичні фактори. Будь-яке місце в просторі може бути зайняте особиною.

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

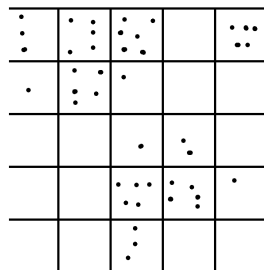
Плямистий (груповий, агрегований) розподіл найчастіше трапляється в природі (зграї птахів, рої бджіл, стада копитних). За такого розміщення особин простежується **ефект**



а



б



в

Рис. 3. Розміщення особин у просторі: а – випадкове; б – рівномірне; в – групове.

групи, суть якого полягає в тому, що на рівні групи зростає ймовірність виживання особин у мінливих умовах середовища.

Популяції, в яких особини розміщені групами, більше врівноважені. Експериментами доведено, що в групі, наприклад, рої бджіл, зберігається достатньо тепла для їхнього виживання навіть при температурі, коли гинуть окремі особини. Відомо також, що “крик” однієї тварини попереджує стадо, і воно вчасно реагує на небезпеку. З’ясовано, що політ птахів шеренгою, клином, чи уступом збільшує аеродинамічний ефект крила [2].

І таких прикладів переваг групового розміщення особин можна навести багато. В літературі це називають принципом Оллі. Суть цього принципу в тому, що агрегація в цілому сприяє виживанню популяції, але посилює антагонізм між особинами. Причини агрегативності такі:

- 1) векторний розподіл градієнта середовища;
- 2) соціальна поведінка;
- 3) розмноження;
- 4) конкуренція.

Для багатьох видів агрегативність з часом замінює ізоляція. Це характерно для таких птахів, як лелеки, лебеді, гуси, які в період гніздування відокремлюються, а восени збираються у зграї для відлітання у вирій. Групи особин у межах популяції можуть мати свою ієрархію. Наприклад, для хребетних у середині їхніх популяцій можна виділити три типи інтеграції: неорганізовані (наприклад, косяки пелагічних риб, які прямують на нерест); групи, організовані на засадах просторових контактів (наприклад, колонії птахів, гризунів); стійкі багаторічні групи (наприклад, у багатьох приматів). Розподіл особин в ареалі популяції значно залежить також від радіуса репродуктивної активності – відстані між місцем народження і місцем розмноження для 95% особин конкретного покоління.

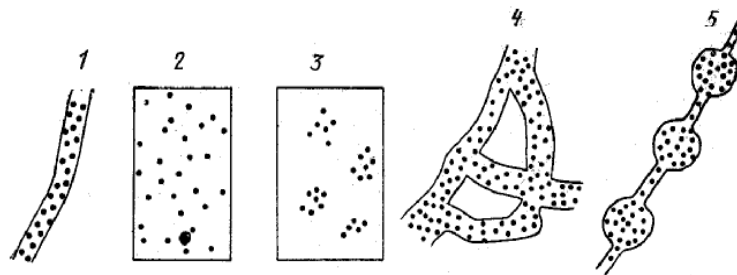


Рис. 4. Схема стрічкового (1), дифузного (2), острівного (3), сітчатого (4) і вервечного (5) розподілу особин (або малих скупчень особин) у природних популяціях.

Зазначимо вказати, що особини в групах можуть розміщуватися по-різному: дифузно, за острівним типом і вервечкоподібно, а також комбіновано (рис. 4).

Багатьом видам рослин і тварин притаманна метапопуляційна організація, яка тісно пов'язана із просторовим розміщенням особин. Термін метапопуляція увів у літературу Р.Левінс (1970). Цей термін означає **популяцію популяцій** [10], тобто популяція складається із субпопуляцій, між якими хоча б раз за покоління відбувається обмін генетичним матеріалом (діаспорами, пилок, вегетативними зачатками, заплідненою самкою або статевозрілим самцем). З'ясовано, що види, які формуються із метапопуляцій, є менш уразливими до дії негативних абіотичних і біотичних, а також антропогенних чинників. Гіпотетичний приклад метапопуляційної організації показано на рис. 5.

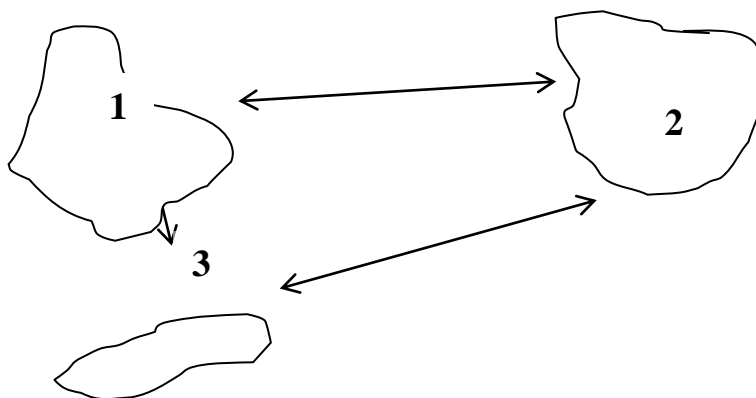


Рис. 5. Гіпотетична метапопуляція: 1 – 3 – часткові популяції (субпопуляції); \leftrightarrow – обмін генетичним матеріалом.

Розділ 3

Динаміка популяцій

У попередньому розділі головна увага була зосереджена на характерних ознаках, які притаманні популяції: чисельності, щільності, віковій, статевій і просторовій структурах. Розглянемо динамічні аспекти функціонування популяції. Зазначимо, що тривалість існування популяції не залежить від тривалості життя окремих її елементів (особин).

3.1. Динаміка чисельності

Динаміка чисельності популяцій визначена такими процесами: народженням особин та імміграцією; смертністю й еміграцією. В природних популяціях рослин і тварин основою динаміки є **народжуваність** і **смертність** та, менше, імміграція й еміграція.

Народжуваність – це здатність популяції до омолодження та збільшення чисельності. Розрізняють максимальну (фізіологічну) народжуваність як теоретично можливу появу нових особин за ідеальних умов без лімітних факторів. Ця характеристика є сталою для певного виду і популяції. У переважній більшості аналізують **екологічну народжуваність**, яка означає омолодження, збільшення чисельності особин у популяції за реальних умов. Ця величина змінюється залежно від вікового стану особин та інших факторів.

Народжуваність залежить від кількості особин, що народилися за певний проміжок часу, її позначають ΔNn (кількість особин за проміжок часу t). Ще розрізняють, **питому народжуваність** b як співвідношення $\Delta Nn/N\Delta t \times 100$, де N – загальна кількість особин у популяції.

Смертність характеризують кількістю особин, що загинули в популяції з будь-якої причини за одиницю часу. Розрізняють **мінімальну смертність** (смертність, спричинену процесом старіння за ідеальних умов, значення її сталие для популяції) та **екологічну, або реалізовану смертність** d (відображає загибель особин за реальних умов середовища та залежить від типу популяції (стара, зріла)). Питома смертність d – це $\Delta Nm/N\Delta t$, де ΔNm – кількість відмерлих особин за певний проміжок часу. Різниця між питоною народжуваністю і питоною смертністю означає виживання r , яке виражають формулою: $r=b-d$.

3.2. Зростання чисельності популяції

Зростання чисельності популяції описують **експоненційними та логістичними кривими**.

Експоненційне зростання відбувається тоді, коли нема лімітувальних факторів. Прикладом у цьому випадку може бути зростання популяції особин мухи. Чисельність нащадків розраховують на підставі кількості особин жіночої статі. У разі відкладання однією самкою 120 яєць за умов співвідношення статей 1:1 через сім поколінь кількість мух досягла б $6,5 \cdot 10^{12}$ особин, якщо маса однієї особини 0,1 г це 28 тис. т. Таке розмноження описують рівнянням $\Delta N/\Delta t = bN - dN = rN$, де N – число особин у популяції в конкретний момент; b –

народжуваність; d – смертність; r – питома швидкість росту. Якщо r – стала, то зростання популяції відбувається за експоненційним законом, у логарифмічному вигляді це відображає пряма, а рівняння таке – $d\text{Ln}N/dt=r$;

$\text{Ln}N_t - \text{Ln}N_0 = rt$, де N_t – кількість особин у момент t ; N_0 – початкова чисельність; r – характеристика крутості нахилу прямої до осей графіка (рис. 6).

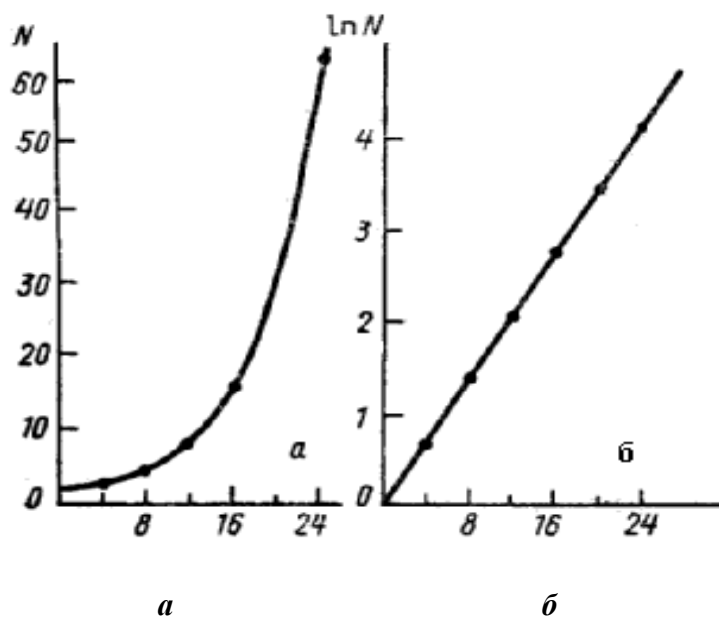


Рис. 6. Експоненціальне зростання гіпотетичної популяції одноклітинного організму, який ділиться щотири години (За А. Гіляровим [4]): *a* – арифметична шкала; *б* – логарифмічна шкала.

Логістичне зростання - це зростання популяції в реальному середовищі, де існують обмежувальні фактори, які стримують розвиток популяції, і вона досягає межі, коли кількість народжених особин дорівнює числу відмерлих, а $r=0$, тоді розмір популяції залежить від ємності середовища K , – тобто наявності ресурсів. Можна записати таке рівняння: $dN/dt=rN(K-N)/K$. Якщо $N=0$, то $K/K=1$, і тоді рівняння характеризує експоненційне зростання. У випадку $N=K$, маємо $(K-N)/K=0$, $r=0$, і крива переходить у пряму та формує плато. Тобто ці два рівняння відображають зростання популяції на початку заселення нею простору і, рівноважний стан, якого вона набуває, заселивши постір. Графічно це зображено на рис. 7.

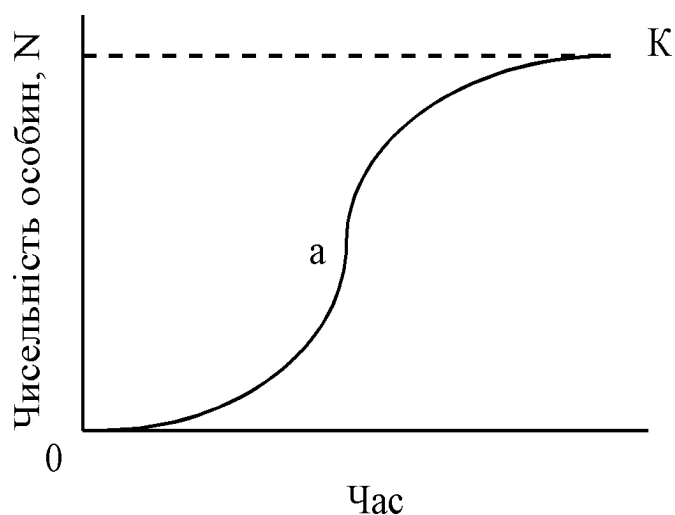


Рис. 7. Логістична модель зростання популяції: a – крива росту популяції; K – максимальна чисельність.

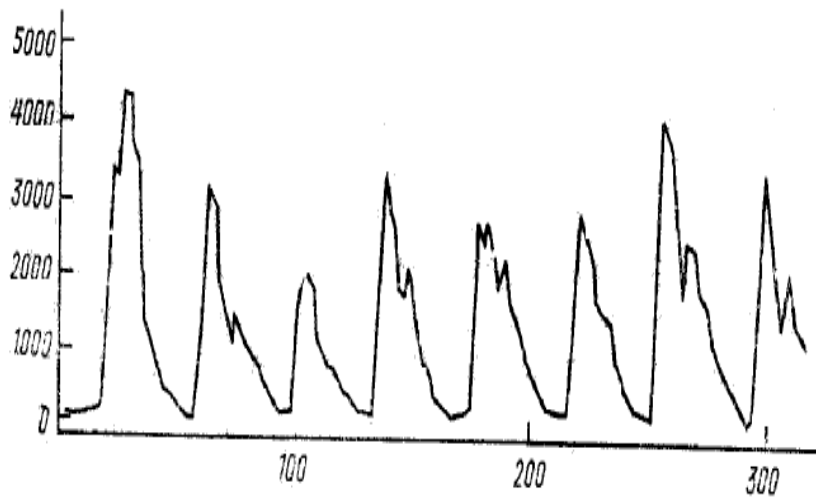


Рис. 8. Циклічні коливання чисельності дорослих мух *Lucia cuprina* за реальних умов [4].

У подальшому внаслідок флуктуації ресурсів ця крива може ускладнюватися і набувати вигляду, як на рис. 8, де відображено циклічну динаміку, що може бути зумовлена як ендогенними, так і екзогенними причинами (сезонні чи річні зміни доступного корму тощо).

3.3. Виживання популяції

Виживання популяції характеризує її біологічну суть і визначає особливність співвідношення між народжуваністю і смертністю особин залежно від їхнього віку або вікового стану. Для того, щоб визначити виживання популяції, будують демографічні таблиці (див. таблицю виживання). У таблицю заносять такі дані: вік особин (x); кількість живих особин у момент обліку (lx); частка особин, які не досягли відповідного віку x , тобто питома виживання Lx ; кількість особин, що загинули від початку інтервалу x до наступного інтервалу $x+1(dx)$; смертність в інтервалі x , тобто питому смертність (qx); народжуваність на одну самку (mx); питому народжуваність $mxLx$. Початок віку вибирають умовно, залежно від об'єкта і

Таблиця виживання гіпотетичної популяції за Я.П.Дідухом [8]

Вік особин	Кількість особин у момент обліку	Питома виживання	Кількість особин, що відмерли від x до $x+1$	Питома смертність	Кількість нащадків, народжених однією самкою	Питома народжуваність
0	20	1	4	0.20	0	0.00
1	16	0.80	4	0.20	0	0.00
2	12	0.60	4	0.20	2	0.20
3	8	0.40	4	0.20	4	1.60
4	4	0.20	2	0.10	4	0.80
5	2	0.10	1	0.05	2	0.20
6	1	0.05	1	0.05	1	0.05
7	0	0.	0	0	0	0

Примітка: qx = обчислено за формулою: dx/lx

поставлених завдань. Вікові класи виділяють з огляду на біологічні особливості виду. Це можуть бути роки, місяці, дні, години з урахуванням тривалості життя й особливостей життєвого циклу. Всі дані обчислюють статистично. До уваги здебільшого беруть лише самок.

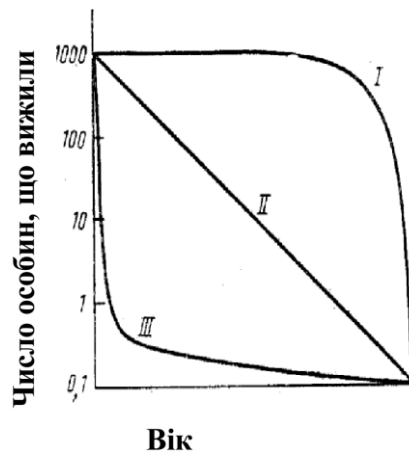


Рис. 9. Головні типи кривих виживання особин.

На підставі даних щодо частки особин, що дожили до певного віку (Lx), залежно від віку x можна побудувати криві виживання (рис. 9). Крива *I* означає малу смертність особин протягом життя, лише на старості всі організми різко вими-

рають. Така крива властива людині в розвинутих країнах, а також дрозюфілі. Крива *III* ілюструє інший варіант, коли значна частина особин гине на початкових етапах онтогенезу, а в подальшому цей процес сповільнюється (більшість живих організмів: риби, комахи, рослини).

Крива *II* характеризує залежність смертності від віку (птахи, рослини після проростання і вкорінення тощо). У природних умовах реальні криві виживання є комбінацією цих типів залежно від стадії розвитку популяції, віку та умов середовища.

3.4. Швидкість відновлення популяції

Важливим показником оцінки швидкості відновлення популяції є питома народжуваність, тобто кількість нащадків, що їх народжує самка за одиницю часу в кожному віковому стані, тобто mx lx . Сума $\sum mx$ lx усіх самок популяції характеризує чисту швидкість розмноження R_0 , яка відображає на скільки збільшується популяція за одне покоління. Значення цієї величини змінюється залежно від біологічних особливостей виду. Якщо $R_0 = 1$, то популяція перебуває в рівновазі. Такий стан притаманний зрілій популяції, яка живе в стабільних умовах.

3.5. Обмежувальні чинники зростання популяції

Чисельність особин будь-якої популяції могла б збільшуватися в геометричній прогресії, якби на неї не діяли обмежувальні фактори (ресурси, конкуренція, ендегенні причини). Щільність популяції регульована рівновагою між внутрішнім для даної популяції потенціалом зростання і впливом зовнішніх чинників (середовищем, ресурсами, конкуренцією тощо).

А.М.Гіляров [4] навів три можливі варіанти гальмування росту чисельності популяції тварин: 1) збільшення стресових станів, що спричиняє зниження народжуваності та збільшення смертності; 2) збільшення міграції з оптимальної зони в крайову, де смертність більша; 3) зміна генотипу, що призводить до заміни особин зі швидким розмноженням такими, що розмножуються повільно.

Механізми гальмування росту чисельності популяції спрацьовують із затримкою, що зумовлює коливання їхньої чисельності, які виявляються на великих проміжках часу. Для багатьох видів тварин характерні циклічні коливання чисельності з інтервалом три – десять років. Причини таких коливань ще до кінця не вивчені, їх не завжди можна пов'язати зі змінами клімату. Приклад циклічного коливання чисельності особин показано на рис. 8.

Водночас відомо, що чисельність особин можна обмежити трофічними зв'язками. Найяскравіше така залежність простежується в системі жертва - хижак, чисельність компонентів якої взаємопов'язана (рис. 10).

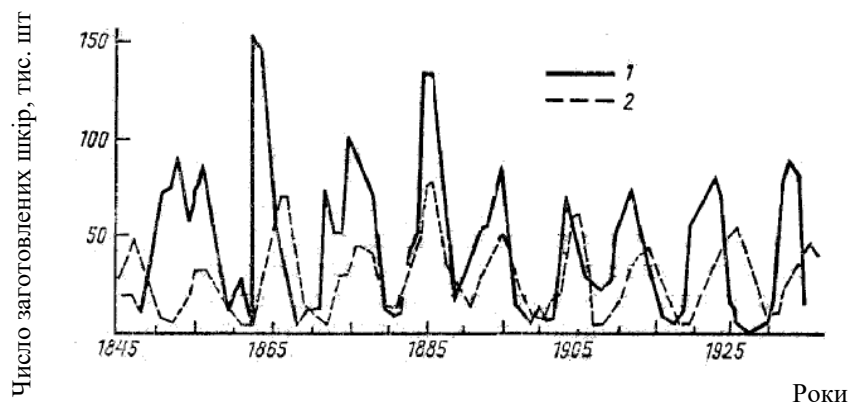


Рис. 10. Коливання чисельності зайця (*Lepus americanus*) (1) і рисі (*Lynx lynx*) (2) у Канаді за матеріалами заготівлі шкір компанією Гудзон-Бей [4].

3.6. Чинники загрози існуванню популяції

Відомо, що вимирання популяцій призводить до вимирання видів.

Вид вважають *вимерлим*, якщо у світі немає жодної живої його особини. Якщо особини збереглися в неволі (зоопарки, ботанічні сади або банки репродуктивного матеріалу), то вважають, що вид зник у природі, але перебуває під контролем людини.

Вид може бути також *локально зниклим*. Це можливо за умови, якщо вид зник з більшості локалітетів, а наявний лише в деяких з них (наприклад, білотка альпійська).

Екологічно зниклим вважають вид у тому випадку, коли кількість його особин, які є в природі, не впливають суттєво на особин інших видів (наприклад, тигр).

Загалом, зниження чисельності особин того чи іншого виду навіть у разі їхнього розмноження є передумовою того, що в майбутньому такий вид може зникнути. Такі види, в яких чисельність особин постійно зменшується, можна вважати *потенційно зниклими*.

Останні світові зведення щодо змін біотичного різноманіття свідчать про надзвичайно високі темпи його збіднення. Близько 30 000 років тому різноманіття квіткових рослин, комах, хребетних тварин було надзвичайно високим.

Сьогодні ситуація суттєво змінилась. Більшість дослідників зниження різноманіття, передусім видів і вищих таксонів, пов'язують зі збільшенням кількості людей. Наприклад, нині до 40% від первинної продукції наземних екосистем людина використовує або знищує. Це становить 25 % від первинної продукції землі. Заселення людиною Австралії, Північної та

Південної Америки призвело до того, що 86 % мегафауни ссавців (тобто тих організмів, маса яких була понад 44 кг) зникло. Це було пов'язане з мисливством та винищенням лісів (цит. за [18]).

Згідно з даними, які опублікували Шмідт та інші [34], з 1600 р. до тепер зникло 85 видів ссавців, 113 видів птахів. На перший погляд, такі втрати видів нестрашні, та якщо з 1600 до 1700 р.р. зникав один вид за десятиріччя (птахів і ссавців), то з 1850 до 1950 р.р. – один вид за рік. Нині, з'явилися дані про те, що темпи зникнення ссавців і птахів дещо знизилися. Вважають, що це пов'язано із посиленням їхньої охорони.

Не менш цікавий факт про те, що зі всіх зниклих з 1600 р. видів половина зникла на островах, хоча острови становлять незначну частину суші.

Що стосується водних систем, то в океанах вимерло 12 видів, з них три види ссавців, п'ять - птахів і чотири - моллюсків. Ніби не багато. Однак, ці види були ключовими, вони відігравали важливу роль у функціонуванні морських угруповань (приклад – стелерова корова). Щодо втрат риб та інших систематичних груп організмів достовірних даних поки що немає. Суттєвіші втрати видів простежено на суші і в прісних водоймах. Тут швидкість втрат залежить від регіону. Наприклад, у Північній Америці понад 1/3 видів риб нині перебувають під загрозою зникнення.

Висока швидкість вимирання видів на островах, а також вивчення острівних екосистем стали підставою для розробки правила розподілу біотичного різноманіття, яке узагальнене в біогеографічній моделі островів Мак-Артура і Вільсона [32]. За допомогою цієї моделі пробують пояснити залежність між кількістю видів і площею, на якій вони трапляються. З'ясовано, що острови з великою площею містять більше видів, ніж малі.

На підставі цієї моделі можна зробити прогноз щодо кількості видів, які можуть вимерти у випадку руйнування оселищ. Ця модель взаємозалежності між площею і кількістю

видів стала основою організації національних парків і заповідників, які можна розглядати як „острови”, оточені трансформованими екосистемами. Згідно з цією моделлю, руйнування 50 % площі такого „острова” призведе до втрати 10% видів, відповідно, реліктові й ендемічні види перейдуть у категорію вимерлих.

У випадку руйнування 90 % оселищ втрати видів будуть становити 50%, а внаслідок руйнування 99% – 75%.

За цією моделлю прогнозують, що в недалекому майбутньому в африканських країнах вимре 30% лісових приматів (цит. за [18]).

Отримані конкретні дані щодо зникнення деяких видів птахів засвідчують, що у фрагментах площею 1000 га половина видів зникне через 50 років, а у фрагментах площею 10 000 га – лише через 100 років.

Звичайно, ці залежності будуть різними в регіонах, однак тенденція і закономірності зберігаються. Згідно з прогнозом Вільсона (цит. за [18]), який припустив, що кожного року буде зникати 1% тропічних лісів, кожного дня зникатиме 68 видів, або три види за годину. За час від 2000 до 2010 року вимре близько 250 тис. видів. Зрозуміло, що це оцінки прогностичні, та не викликає сумніву те, що протягом найближчих 50 років сотні тисяч видів можуть перейти в категорію тих, що перебувають під загрозою зникнення.

Не меншу тривогу викликає локальне вимирання видів навіть на заповідних територіях. Таке вимирання засвідчує, що в екосистемі щось не так.

Причини вимирання популяцій. Локальне вимирання на територіях, які охороняють, змусило вчених замислитися над тим, які фактори зумовлюють цей процес, якщо угруповання і види пристосовані до цього середовища.

Річард Б. Прімак [18] виділив такі причини: руйнування оселищ; фрагментація, деградація, глобальна зміна клімату, надмірна експлуатація ресурсів, інвазія екзотичних видів, хвороби.

Уважають, що найбільше руйнування біотичних угруповань відбулося за останні 150 років, коли населення планети зросло з 1 млрд у 1850 р. до 2 млрд. у 1930 р., а на 12 жовтня 1998 р. становило 6 млрд. Прогнозують, що в 2050 р. населення Землі буде становитиме 10 млрд.

Людство несе повну відповідальність за швидкі темпи збіднення *біотичного різноманіття*. Водночас постає питання, чи зростання населення призводить до пропорційного збільшення втрат біотичного різноманіття? Намагатимемося відповісти на це запитання.

Услід за Р. Б. Прімаком розглянено головні фактори загрози для біотичного різноманіття на популяційному рівні.

Руйнування місць проживання (оселищ). Цей фактор є одним із головних факторів загрози біотичному різноманіттю. Руйнування оселищ може бути як повним, так і з пошкодженнями у вигляді забруднень, фрагментації.

Найнегативніші наслідки має руйнування болотистих територій і водних екосистем (дренаж, греблі, меліорація та ін.), степів, гірських територій, коралових рифів, опустелення тощо. Нині у світі налічують 9 млн. км² деградованих земель.

Фрагментація оселищ (інсуляризація). Крім цілковитого руйнування площі, простежується також розділення її на дрібні куски дорогами, полями, городами, лініями електропередач, тобто деградованими територіями.

Фрагменти відрізняються від раніше суцільної площі також тим, що вони мають значно більшу протяжність примезових зон, центр кожного фрагмента розташований близько до краю. Все це впливає на функціонування популяцій видів, зокрема на можливість щодо розселення, зоохорії тощо. Фактично змінюються трофічні ланцюги, що позначається на функціонуванні екосистеми.

У таких фрагментах імовірність зникнення окремих популяцій суттєво зростає, оскільки вони потрапляють під дію інбридінгу і дрейфу генів.

Крайовий ефект. У примезових зонах порівняно із серединою угруповань змінюється освітленість, температура повітря та ґрунту, швидкість вітру тощо. Якщо зміни проникають у середину угруповань, де ростуть види, вузько пристосовані до певних абіотичних факторів, то це призводить до зниження життєздатності їхніх популяцій, туди починають потрапляти особини видів рудеральної стратегії. Це все підсилює ефект дестабілізації угруповань.

Деградація і забруднення місць. Можливі випадки, коли територія не піддається явному впливу зовнішніх чинників, однак ці чинники діють у малій дозі, (наприклад, викиди заводів, автомобілів), що не супроводжується візуальними змінами.

Серед забруднень перше місце доцільно відвести забрудненню територій пестицидами. На цей вплив вперше звернув увагу у 1962 р. Річард Карсон у книзі “Мовчазна весна”.

Не менш важливим чинником зниження рівня біорізноманіття є забруднення вод, яке призводить до зникнення риб і молюсків, а відтак – до збіднення харчового раціону людини та зміни якості води як середовища життя гідробіонтів.

Забруднення повітря. Головним чинником тут є такий, як кислотні дощі, які формуються з оксидів азоту і сірки. Для кислотних дощів характерна комплексна дія, вони впливають на фізико-хімічні властивості води, ґрунту та безпосередньо на тіло організмів.

Утворення озону. Внаслідок функціонування електростанцій, автомобілів, у повітря потрапляють вуглеводні й оксиди азоту, які під впливом сонячного світла вступають в реакцію, унаслідок якої утворюється озон. Відомо, що озон у приземних шарах повітря є шкідливим для біотичних систем.

Що стосується забруднення токсичними металами (свинець та цинк), то наслідки цього впливу особливо яскраво простежуються біля металургійних комбінатів.

Глобальне потепління клімату. Вважається, що тенденція до потепління клімату завдяки “парниковим газам” буде зберігатися і надалі, навіть у випадку суттєвого зниження рівня викиду CO₂ в атмосферу, оскільки молекула цього газу існує в атмосфері в середньому сто років, а потім асимілюється.

Негативним є те, що глобальне потепління відбувається швидко, і біологічні системи не встигають адаптуватися до нових умов.

Надмірна експлуатація ресурсів. Безумовно, збільшення кількості людей зумовлює різке зростання експлуатації ресурсів. Переважно їхня експлуатація нераціональна. Наприклад, в Америці на одного американця припадає в 243 рази більше паперу, ніж на одного жителя Індії і в 43 рази більше бензину.

Ще однією причиною втрати біотичного різноманіття є *проникнення інвазійних видів*. Прикладом такого впливу може слугувати зникнення багатьох ендемічних видів молюсків Французької Полінезії внаслідок інтродукції туди хижого молюска *Englandia rosea*, а також інтродукція в оз. Вікторія нільського окуня тощо. Таких прикладів можна навести багато.

Причини інтродукції можуть бути різні, зокрема, колонізація Європи вихідцями з інших країн, садівництво і сільське господарство, випадкове заселення тощо.

Хвороби. З'ясовано, що ймовірність захворювання тварин і рослин зростає в розбалансованих екосистемах, а також у системах, де простежуються часті контакти між дикими і домашніми тваринами, рослинами.

Біотехнологія. Використання генетично поліпшених сільсько-господарських культур зростає, а одчасно посилюється й небезпека впливу генетично модифікованих організмів (ГМО) на біотичне різноманіття. З огляду на це, у 2000 р. підписано Картахенський протокол з біологічної безпеки, який спонукає країни-виробники ГМО дотримуватися безпеки їхнього транспортування, зберігання і використання.

Наведені вище чинники є загальними.

У XXI ст. розвиток суспільства відбуватиметься за низкою сценаріїв, реалізація яких може призвести як до зниження рівня

впливу цих чинників на біотичне різноманіття, так і навпаки, до їхнього підсилення. Сценарії можуть бути такі: *Перший сценарій* – ринок. Розвиток ґрунтується на ринкових механізмах, і все підпорядковане цінностям, які властиві промислово розвинутим країнам. У подальшому це призведе до виснаження ресурсів; *Другий сценарій* – стратегія. Уряди країн розпочинають енергійні дії щодо вирішення певних соціальних та екологічних проблем. *Третій сценарій* – безпека. Світ нерівностей, де процвітають конфлікти, зумовлені соціальними, економічними й екологічними кризами. *Четвертий сценарій* – сталість (сталий розвиток). Передбачає гармонійне співіснування природи і суспільства, зародження нової парадигми розвитку, яка опиратиметься на певну систему цінностей, де буде більше справедливості.

Розділ 4

Взаємодія популяцій

Жодний організм, жодна популяція на Землі не існують поза взаємодією з іншими організмами та їхніми популяціями. Тому зникнення одного виду може призвести до загибелі інших.

Форми, в яких може виявитись взаємодія природних популяцій різних видів, різноманітні. Будь-яка їхня типологія (класифікація) є дещо умовною. Розглянемо деякі із взаємовідношень між популяціями.

Конкуренція – це така взаємодія, за якої один організм використовує ресурси, доступні для іншого організму, або міг би їх використовувати. Таким ресурсом може бути не лише їжа, а й територія.

Розрізняють *внутрішньо-* і *міжвидову конкуренцію*. **Внутрішньовидова конкуренція** виявляється тоді, коли особини одного виду мають подібні потреби, і в разі обмеження ресурсу (їжі) настає момент, коли його не вистачає. Це в кінцевому підсумку призводить до зниження життєвості особин і рівня розмноження. Виділяють дві форми внутрішньовидової конкуренції: *експлуатаційну*, коли особини безпосередньо не взаємодіють між собою, але кожна особина отримує ту частку ресурсу, яка залишилась від іншої(их), та *інтерференційну*. Інтерференційна форма взаємодії полягає в тому, що особина заважає іншій особині використовувати ресурс (“охорона” території, заселення місць тощо).

Інтенсивність конкуренції залежить від щільності популяцій.

Внутрішньовидова конкуренція впливає на народжуваність, смертність, розподіл особину у просторі, біомасу.

Міжвидова конкуренція – це такий тип взаємодії між особинами різних видів, який може призвести до витіснення одних і домінування інших (принцип Гаузе), а в іншому випадку - до динамічної рівноваги, як це показано на рис. 9. Зменшення чисельності особин жертви обов'язково через певний проміжок часу призведе до зниження чисельності хижаків.

У природі оцінити конкуренцію дуже важко, оскільки функціонування популяцій визначається багатофакторністю середовища, завдяки чому екологічні ніші популяцій різних видів розмежовані. У випадку перекривання екологічних ніш напруженість конкурентних відношень зростає, і це може призвести до витіснення з цієї території особин іншого виду. Окрім того, доцільно пам'ятати й те, що ресурсам властива динаміка в часі, а це призводить до того, що особини різних видів з порівняно однаковими потребами можуть існувати на одній території, маючи різну чисельність особин.

Не менш важливою формою взаємовідносин особин різних видів є **хижацтво** – процес поїдання одних живих організмів іншими. Хижаків поділяють на чотири групи: **справжні хижаки** вбивають жертву відразу; **пасовищні** поїдають частину жертви, яка відростає або поновлюється (корови, п'явки); **паразитоїди** відкладають яйця, а личинки поступово з'їдають жертву (оси, лускокрилі); **паразити** поїдають частини жертви, і тісно пов'язані з нею.

Детритофагія – важлива передумова кругообігу речовин та потоку енергії в екосистемах. Цей тип взаємовідношень виникає в системі “мертві організми та їхні частини – живі організми” і призводить до розкладу “мертвої органіки”. Функцію розкладу виконують редуценти (бактерії та гриби), власне детритофаги (тварини, що живляться мертвою органікою) і капрофаги

(організми, які живляться екскрементами). Всі ці групи організмів можна зачислити до детритофагів [2]. Їх поділяють на такі групи:

мікрофауна та мікрофлора (до 100 мкм) – бактерії (*Bakteria*), гриби (*Fungi*), найпростіші (*Protozoa*), нематоди (*Nematoda*) та коловертки (*Rotatoria*);

мезофауна (0,1–2 мм) – кліщі (*Acari*), ногохвістки (*Collembola*), енхітреїди (*Enchytraidae*), а також безвусикові (*Protura*), двохвістки (*Diplura*), деякі несправжні скорпіони (*Chelonetni*) та ін.;

макрофауна (ширина тіла 2–10 мм) – косарики (*Orniliones*), мокриці (*Isopoda*), бокоплави (*Amfipoda*), деякі губоногі (*Chilopoda*), багатоніжки (*Diplopoda*), дощові черв'яки (*Megadrili*), личинки жуків (*Coleoptera*), павуки (*Araneida*), слимаки (*Mollusca*);

мегафауна (більше 20 мм) – крім безхребетних, до цієї групи можна також зачислити деякі види мишоподібних гризунів, птахів, також хижих ссавців (борсуки) та деяких ротичних. Виявлено цікаву екологічну закономірність, згідно з якою співвідношення мікро-, мезо- та макрофауни змінюються залежно від кліматичних зон. У тропічній зоні переважає макрофауна, а в північній – мікрофауна.

Важливим для життєдіяльності деяких видів організмів є **мутуалізм** – тип взаємодії між особинами різних видів, що дає їм користь. Прикладом мутуалізму є мікориза рослин, симбіоз гриба і водорості, азотфіксувальні бактерії. Мутуалізм з високим ступенем спеціалізації називають **симбіозом**. Такий тип взаємодії простежується між жуйними тваринами та найпростішими і бактеріями, що живуть у рубцях їхнього шлунку за певного значення рН.

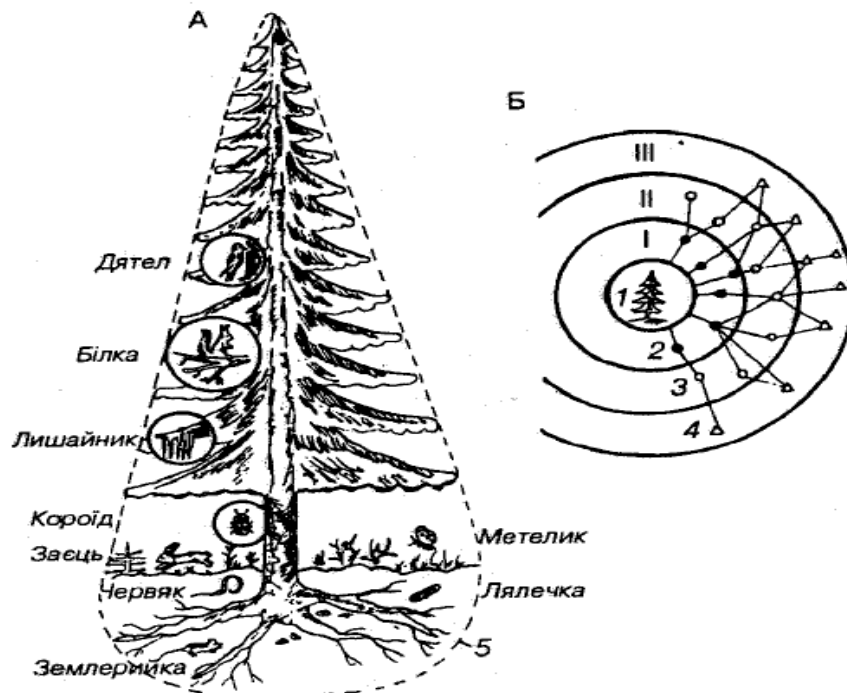


Рис. 11. Обсяг і будова консорції (За [6]): *A* – схематичне зображення консорції, штриховою лінією позначена межа консорції; *Б* – схематична консорція; *1* – ядро (детермінант) консорції; *I–III* – концентри; *2* – консорти першого порядку; *3* – консорти другого концентру; *4* – консорти третього концентру.

Найяскравіше взаємовідношення між особинами різних видів організмів виявляються на рівні **консорції** – сукупності особин, у центрі якої перебуває організм будь-якого автотрофного або гетеротрофного виду, з яким пов'язані трофічними, топічними, фабричними, форитичними зв'язками особини інших видів, і під впливом їхньої взаємодії формується

специфічне мікросередовище. Таку консорцію називають індивідуальною. Якщо в центрі (ядрі) консорції розглядають популяцію, то це популяційна консорція. Консорція – елементарна екологічна система, в якій відбувається біотичний кругообіг і потік енергії [24] (Рис. 11).

Ні один організм не існує поза консорцією. Він є ядром своєї консорції і елементом (складовою частиною) консорції особин інших видів. Смерть ядра консорції (особини, популяції) призводить до смерті облігатних (обов'язкових) консортів і порушення життєдіяльності факультативних (не обов'язкових).

Зазначимо, що дослідження консорцій – надзвичайно актуальне завдання екології. Від його вирішення значно залежить ефективність заходів, які розробляють з метою охорони тих чи інших видів, їхніх угруповань, реінтродукції, акліматизації та експлуатації біотичних ресурсів.

Розділ 5

Уявлення про стратегію популяцій

У сучасній еволюційній та екологічній літературі для опису життєдіяльності рослин і тварин широко застосовують термін *стратегія життя виду* (*life – history strategy*). Спочатку цей термін використовували дослідники, які вивчали процеси еволюції [30, 32]. Ці вчені довели, що здатність живих організмів витратити різну кількість ресурсів на розмноження сформувалася в процесі природного добору і є специфічною ознакою виду [6, 15, 16]. За розміром затрат ресурсів, потрібних для розмноження, види живих організмів можна розділити на дві групи: конкуренти (*K*-стратегів) і рудерали (*R*-стратегів). Види-конкуренти живуть у порівняно стабільних умовах середовища, а види-рудерали - у мінливих, нестабільних. Пізніше Р. Уїттекер [35] зробив висновок, що поділ живих організмів за двома типами стратегії не завжди правильний. Багато видів з різних місцезростань мають ознаки, за якими їх неможливо зачислити до якогось одного з двох типів стратегії. Отже, Р. Уїттекер уперше звернув увагу на те, що дуже важко однозначно стверджувати належність організмів лише до *R*- або *K*-стратегій. Для вирішення цієї проблеми він запропонував третій тип – *L*- стратегію.

За основу своєї системи стратегій Р. Уїттекер узяв закономірності коливань чисельності особин між двома рівнями: *S* – верхнім, який відповідає максимальній щільності особин, і *L* – нижнім, якому властива така чисельність, яка не забезпечує виживання групи особин, хоча періодично може раптово збільшуватися. У видів *R*-стратегії чисельність особин коливається між *S*- і *L*-рівнями, чисельність *K*- і *L*-стратегів

здебільшого знаходиться в межах *C*- і *L*-рівнів, відповідно. У групі *L*-стратегів природний добір спрямований на вдосконалення механізмів, які дають змогу їм витримувати несприятливі умови середовища.

Стратегію можна розглядати як комплекс пристосувань, спрямованих на виживання та відновлення організмів. Б. М. Міркін [15] вважає, що стратегія визначає тріаду виживання: здатність популяції протистояти конкуренції, захоплювати той чи інший об'єм гіперпростору, переживати зумовлені біотичними й абіотичними чинниками стреси й відновлюватися після порушень. На думку Дж. Грайма [30] і Ю. Е. Романовського [], стратегія зумовлена двома групами чинників – стресом і порушеннями. **Стрес** обмежує чисельність особин і продуктивність видів через ліміт ресурсів або вплив субоптимальних фізичних чинників; **порушення** пов'язані з відчуженням біомаси популяцій споживачами або зростанням смертності внаслідок дії екстремальних чинників. Уважають, що за сильного стресу й сильних порушень жодний вид не може існувати. Допускають три типи комбінації чинників, за яких види можуть існувати: **сильний стрес – слабкі порушення; слабкий стрес – сильні порушення; слабкий стрес – слабкі порушення**. Ці три комбінації чинників і зумовлюють, відповідно, три типи стратегій. У розумінні типів стратегій Р. Уїттекера перша група комбінацій чинників призводить до формування *L*-стратегів, друга – до формування *R*-стратегів, третя – до формування *K*-стратегів.

Найповніше уявлення щодо типів стратегій міститься у численних працях Дж. Грайма [30], який також запропонував концепцію трьох типів стратегій і назвав їх так: конкурентний (*K*-тип), стрес-толерантний (*S*) і рудеральний (*R*). Учений назвав ці типи стратегії первинними.

Види конкурентного типу стратегії здебільшого здатні

протистояти конкуренції й досягають оптимальної продуктивності в оптимальних для їхнього існування непорушених умовах, тобто їхня стратегія, згідно з двома групами чинників, детермінована слабким стресом і слабкими порушеннями.

Види стрес-толерантного типу стратегії мають низьку швидкість росту й низьку продуктивність, вони здатні тривалий час існувати в несприятливих для життя місцезростаннях, у яких діє сильний стрес і слабкі порушення.

Види рудерального типу стратегії, завдяки інтенсивному росту й значній продукції діаспор, максимально швидко освоюють сильно порушені, але сприятливі для життя місцезростання, тобто вони існують в умовах слабого стресу й сильних порушень. Згідно з уявленнями Дж. Грайма [], види трьох типів стратегій займають різне положення в межах *R-K*-континууму. В зоні *R*- розміщуються рудерали, у центрі – стрес-толеранти і в області *K*-конкуренти.

Аналіз уявлень про стратегію видів допоміг Дж. Грайму зробити висновок, що в природі реально існують види, яким властиві ознаки різних типів стратегій, що не дає підстави зачислити їх до якогось одного з трьох виділених первинних типів. З огляду на це Дж. Грайм запропонував виділяти поряд із первинними також вторинні типи. Вторинним типам стратегії, за домінуючих ознак якогось одного типу, властиві також ознаки інших первинних типів стратегій, наприклад, *K-S-R*; *K-R*; *S-R*; *K-S*.

У літературі, яка стосується стратегій, є уявлення, що тип стратегії – це узагальнена біологічна характеристика, яка означає набір властивостей та ознак, завдяки яким вид займає певне місце в угрупованні. Таке розуміння типу стратегії було та є головним у російській фітоценологічній літературі й відображене в класифікації ценотипів, яка побудована на підставі наслідків дії

одного виду на інші (домінанти, асектатори тощо). Інший підхід до класифікації ценотипів ґрунтується на виявленні у видів різноманітних пристосувань, які дають змогу їм домінувати в угрупованні. Саме у рамках другого підходу Л. Г. Раменський [19] обґрунтував своє уявлення про три групи ценотипів: віоленти, пагієнти та експлеренти. Віоленти пригнічують інші види завдяки високій енергії життєдіяльності й повноті використання середовища; пагієнти – найтолерантніші й витривалі до крайніх суворих умов їхнього зростання; експлеренти – здатні досить швидко захоплювати звільнені території.

Ценотипи Л. Г. Раменського збігаються з типами первинних стратегій Дж. Грайма. Відмінності між цими двома класифікаціями полягають у тому, що типи стратегій за Дж. Граймом можна застосовувати в ширшому спектрі еколого-ценотичних ситуацій, а класифікація ценотипів Л. Г. Раменського спрямована, передусім, на те, щоб виявити у фітоценозах види, які відрізняються за здатністю до домінування.

Подальший розвиток уявлень Л. Г. Раменського про ценотипи можна знайти в працях Т. О. Работнова [20], який досліджував природу патієнтності, віолентності й експлерентності. Зокрема, вчений виділив екологічні й фітоценотичні пагієнти та розділив їх залежно від місця, яке вони займають у сукцесійно-демутаційних рядах угруповань і клімаксових ценозах.

Сьогодні накопичено значний досвід виділення ценотипів Л. Г. Раменського у фітоценозах.

Б. М. Міркін [15] зробив спробу об'єднати в одну синтетичну систему типи стратегій Дж. Грайма, Є. Піанки [33], Р. Уїттекера та ценотипи Л. Г. Раменського. Однак ця система поки що лише теоретична, оскільки нема методичного забезпечення для визначення запропонованих Б. М. Міркіним

синтетичних типів стратегій.

Значний внесок у розвиток уявлень про стратегію видів у ценозах зробила О. В. Смирнова [23], вчена детально дослідила поведінку видів у різних частинах їхнього ареалу, але в угрупованнях одного типу. Ці дослідження дали підстави їй запропонувати уявлення про фітоценотичні потенції й позиції виду. Згідно з О. В. Смирновою, фітоценотичні потенції означають сукупність біологічних властивостей виду, які дають йому змогу панувати або займати підпорядковане місце в ценозі, а реальне положення виду в ценозі дає уявлення про його позиції. Крім того, О. В. Смирнова вважає що замість терміна стратегія доцільніше застосовувати термін поведінка. Ми не відкидаємо права автора на зміну терміна стратегія, проте переконані, що доцільним є саме термін стратегія як нейтральний, який не має навантаження, пов'язаного з діяльністю нервової системи. Термін поведінка варто застосовувати для характеристики етологічних особливостей тварин, а не для рослин.

Під час розгляду поведінки видів О. В. Смирнова за основу взяла класифікацію типів стратегій Дж. Грайма й виділила низку інтегральних і диференційних ознак, які відповідають кожному з них. Згідно з О. В. Смирновою, є три інтегральні ознаки стратегій: 1) *конкурентна (конкурентна потужність)*, яка виявляється в здатності одних видів пригнічувати інші завдяки високій життєздатності й високій здатності використовувати ресурси середовища; 2) *толерантна (стійкість)* – здатність видів існувати впродовж тривалого часу на зайнятій території завдяки максимальному зниженню енергії життєздатності; 3) *реактивна (динамічність, піонерність, рудеральність)* – здатність видів максимально швидко захоплювати звільнені площі. Види, в яких переважає конкурентна здатність, зачислені до конкурентів; види у яких переважає толерантність, – до толерантів; а види у яких панує реактивність, – до рудеральних.

У фітоценологічній та екологічній літературі, яка стосується стратегії, наведено багато різних ознак, за якими види можна зачислити до того або іншого типу стратегії чи ценотипу. Такими ознаками є життєва форма, розмір рослин, їхня біомаса, тривалість життя, способи та інтенсивність розмноження, особливість ритмологічних та інтенсивність фізіологічних процесів тощо [15, 33].

Для визначення типу стратегії виду Дж. Грайм [30] використав два головні кількісні показники: перший – морфологічний індекс $M = (a + b + c)/2$, де a – оцінка в балах висоти рослини, b – горизонтальне поширення; c – потужність підстилки, другий – максимальна потенційна швидкість утворення сухої продукції за одиницю часу R_{\max} .

О. В. Смирнова [23] запропонувала повнішу систему ознак, за якими можна виділити типи стратегії. За цією системою вперше розрізняють ознаки стратегії двох рівнів: індивідуального й популяційного. Особливо важливим, на нашу думку, є виділення популяційного рівня ознак, що є новим у теорії стратегій. На рівні організмів такими ознаками є:

Тип і час повних та скорочених онтогенезів і типів відновлення;

Темпи розвитку;

Здатність переходити в стан вторинного спокою й квазісенільний стан;

Типи вегетативного розмноження й розростання, швидкість захоплення території;

Час утримання території;

Репродуктивна здатність, біомаса діаспор;

Біомаса, об'ємна біомаса, середньорічний приріст біомаси;

Площа листової поверхні, її ККД;

Інтенсивність фізіологічних процесів: асиміляція, транспірація, поглинальна здатність коріння;

Час та інтенсивність росту нових утворень у підземній і

надземній частині;

Лабільність життєвої форми. Ознаки популяційного рівня такі:

- структура й розвиток клонів;
- запас діаспор у ґрунті;
- тип самопідтримання;
- тип вікової й просторової структур;
- максимальна екологічна щільність.

На індивідуальному рівні ознаки стратегій можна доповнити алометричними морфологічними показниками (фотосинтетичне зусилля, репродуктивне зусилля).

Як засвідчили дослідження, окремі показники стратегій індивідуального й популяційного рівнів позитивно корелюють між собою й утворюють плеяди. Кожному типу стратегії властива плеяда диференційних ознак. Наприклад, для *конкурентного типу стратегії* характерні такі ознаки: максимальний середньорічний приріст біомаси, велика біомаса, високий ККД листової поверхні, велика площа поверхні листка, тривалий час процесів росту й утворення нових структур у підземній і надземній частині за вегетаційний сезон, максимальна екологічна щільність, висока потенційна та фактична продуктивність насіння й вегетативних зачатків, тривалий час існування елементів популяції на зайнятій території, створення суцільного фітогенного поля популяції завдяки дифузній або компактно-дифузній структурі; а для *стрес-толерантного типу стратегії* – такі: невеликий середньорічний приріст біомаси; низький ККД листової поверхні, невелика площа поверхні листків, низька інтенсивність і нетривалий час процесів росту та утворення нових структур у надземній і підземній сферах, низька потенційна та фактична продуктивність насіння й вегетативних зачатків, здатність переходити і тривалий час існувати у стані вторинного спокою й вегетативних зачатків, тривалий або максимальний час існування елементів популяції на зайнятій

території й тривалий час повного онтогенезу, велика біомаса та об'ємна біомаса, утворення компактних або слабодифузних клонів, мала вегетативна рухливість (або її зовсім нема), велика біомаса діаспор; для *рудерального типу стратегії*, характерні: максимальна репродуктивна здатність і ранній початок насінневого та (або) вегетативного розмноження й невелика маса діаспор, максимальна потенційна продуктивність насіння або вегетативних зачатків, великий запас насіння або вегетативних зачатків у ґрунті, максимально тривалий час процесів росту й новоутворень у надземній і підземній сферах упродовж вегетаційного періоду, максимальні темпи росту й розвитку в молодому віці, максимальна швидкість вегетативного розвитку, мінімальна щільність, мінімальний час існування елементів на зайнятій території в активному стані, мінімальний час повного онтогенезу, мінімальні об'єми біомаси, лабільний віковий склад популяції та окремих популяційних локусів.

Наведені комплекси ознак первинних типів стратегії в природі трапляються зрідка. Зазвичай, дослідник працює з вторинними типами, в яких поєднані ознаки двох або й трьох первинних типів стратегій.

У літературі є два підходи до аналізу типів стратегій рослин: географо-флористичний [30] і ценотичний [19, 23].

У першому підході запропоновано ординацію за осями трикутної моделі [30] усіх видів досліджуваного регіону без урахування їхньої ценотичної приуроченості; у другому передбачено виділення видів за типами стратегій усередині фітоценозів, він спрямований на виявлення механізмів стабільності фітоценозів або їхніх окремих синузій [23].

Не відкидаючи двох попередніх підходів до дослідження стратегій популяцій, ми пропонуємо третій – еколого-генетичний, у якому об'єктом вивчення стратегії є природно-історична популяція того або іншого виду. Природно-історичну

популяцію ми розуміємо як групу особин, яка має здатність до самовідтворення впродовж тривалого часу еволюції, населяє певний простір, утворює самостійну генетичну систему та формує власну екологічну нішу [29].

Для природно-історичної популяції характерні як генетична, так і екологічна структури. Генетична структура популяцій виявляється в тому, що в будь-який момент вона розділена на невеликі, стійкі впродовж коротких термінів групи (не більше одного-двох поколінь), які здебільшого відокремлені в просторі й складаються з генетично тісно пов'язаних між собою особин. Популяційна гетерогенність – це такий же феномен, як індивідуальна мінливість. Генетична структура таких груп (за складом генотипів і частотами алелів) є унікальною. Навіть близькі внутрішньо-популяційні групи можуть значно відрізнятися за частотами певних алелів, і, навпаки, подібні частоти алелів можуть бути виявлені для дуже віддалених груп. Усі внутрішньопопуляційні групи в кожному поколінні пов'язані між собою потоками алелів.

Важливою характеристикою генетичної структури популяцій є також система схрещування особин, у цьому разі перехресне схрещування будь-якого типу ускладнює загальну генетичну конструкцію популяції, а інбридинг її спрощує. Не менш важливим є те, що генетична структура популяцій завжди адаптована до того багатомірного екологічного простору, в якому вона формується. У генетичній структурі популяцій приховано основу мінливостей її пристосувань.

Щодо екологічної структури, то вона достатньо повно описана в попередніх розділах. Її складовими є щільність, віковий спектр, характер розміщення особин на площі, статеві структура тощо.

Очевидно, що без генетичних досліджень популяцій говорити про всі механізми, які зумовлюють їхню стратегію в

мінливих умовах середовища, неможливо.

Згідно із запропонованим нами підходом, стратегію популяції доцільно розглядати як сукупність пристосувань, рис і властивостей, які виявляються в процесі реалізації генотипів особин у мінливих умовах біотичного, абіотичного й антропогенного середовища та забезпечують їй тривале існування, можливість захоплювати вільні екологічні ніші, переживати стрес і відновлювати структуру та функції [26].

Про доцільність виділення еколого-генетичного напрямку у вивченні стратегії популяції свідчить і те, що всі дослідники користуються поняттями стратегії життя виду без урахування його популяційної організації. Водночас, згідно з біологічною концепцією виду, вид — це сукупність особин, яким властиві спільні морфологічні ознаки, які схрещуються між собою, формують систему популяцій та утворюють спільний (суцільний або частково розірваний) ареал. У природних умовах види звичайно відокремлені один від одного і є стійкими генетичними системами.

Оскільки будь-який вид – це система популяцій, які в межах його ареалу перебувають під впливом різних екологічних чинників (крім випадку, коли вид представлений однією популяцією), то окремі популяції, що перебувають у подібних екологічних умовах, будуть відрізнятися від інших популяцій того ж виду, які ростуть у різних умовах за сукупністю ознак і властивостей, що дає змогу їм вижити й мати еволюційну перспективу, тобто стратегію. У цьому випадку стратегія життя виду може бути визначена лише тоді, коли будуть виявлені стратегії популяцій, які його формують. Іншими словами, стратегія життя виду - це інтегрована характеристика стратегій і тактик його популяцій.

Термін тактика ми розуміємо як зміну однієї або декількох ознак популяції під дією деякого конкретного чинника,

наприклад викошування. Зокрема, у популяції *Amica montana* під час скошування формуються особини з приземленими розетками – сінокісний тип тактики. Утворення видовжених листків розетки через затінення або перезволоження ґрунту – пригнічений тип тактики; зміна репродуктивного зусилля – репродуктивна тактика тощо.

Аналогічно до видів, для популяцій ми виділяємо три типи первинних стратегій: конкурентний, стрес-толерантний і рудеральний, та вторинні типи стратегій, які можна визначити лише під час порівняння популяцій одного виду, які ростуть у різних умовах, або популяцій різних видів, що ростуть в однотипних умовах. Без такого порівняння не має сенсу визначати типи стратегій.

Важливим у дослідженні стратегій популяцій є аналіз співвідношення стратегії популяції й стратегії виду, до складу якого вона належить. Ми вважаємо, що стратегія популяції виду не може бути іншою, ніж для виду загалом. Наприклад, якщо для виду характерний конкурентний тип стратегії, то ознаки, які його зумовлюють, є доміантними в усіх його популяціях. Не може бути такого, щоб для виду переважали конкурентні ознаки, а для його популяції, – наприклад, рудеральні.

На рівні конкретної популяції виду домінують ті ознаки, які притаманні його первинній стратегії. Змінюється лише інтенсивність прояву ознак інших типів. Як видам, так і популяціям властиві первинні й вторинні типи стратегій.

Ми виділяємо дві інтегральні ознаки стратегій на рівні популяцій: перша – інтенсивність процесів життєдіяльності, друга – час утримання території. Конкурентний тип стратегії характеризують максимальною інтенсивністю процесів життєдіяльності й здатністю впродовж тривалого часу утримувати територію; рудеральний тип - максимальною швидкістю захоплення звільненої території та мінімальним

терміном її утримання. Ці дві ознаки найяскравіше виявляються в місцях, де діють дві групи чинників – порушення й стрес.

Інтенсивність процесів життєдіяльності й час утримання території популяцією детерміновані генетичною її складовою, яка визначає норму реакції на зміну умов росту. Популяції різних видів мають різну норму реакції. Це дає змогу зробити висновок, що популяції тих видів, яким властивий вузький діапазон реакції, не будуть набувати вторинних ознак стратегій під час зміни екологічних умов, що врешті-решт і призведе до їхнього відмирання.

Інтегральні ознаки стратегії визначені властивостями, які притаманні як особинам, так і популяції загалом.

Первинні типи стратегії виявляються в умовах еколого-ценотичних оптимумів популяцій. Однак така ситуація трапляється зрідка.

Кожному з типів первинної стратегії популяцій властиві диференційні ознаки, які в узагальненому вигляді наведені О. В. Смирною [23] й описані раніше. Вторинні типи стратегій пуляцій мають комбінацію диференційних ознак різних первинних типів.

Еколого-генетичний підхід до вивчення стратегій популяцій потребує подальшого розвитку, особливо щодо дослідження генетичних особливостей популяцій за різних екологічних умов і механізмів виживання. Цей напрям спонукає дослідників до вивчення особливостей виживання популяцій у кожному конкретному випадку, що важливо для розроблення методів керування популяціями, які є елементарними одиницями не лише еволюції, а й експлуатації та охорони біотичних ресурсів [14]. Не менш важливе вивчення стратегії популяції в процесі розвитку. Відомо, що за переважанням віргінільних, генеративних або постгенеративних груп особин популяції можна розділити на три типи: інвазійні, нормальні й регресивні. Інвазійні популяції

складаються переважно з прегенеративних особин; у нормальних популяціях наявні всі вікові групи – від проростків до сенільних особин, хоча бувають випадки, коли нормальні популяції (дефінітивні) є неповночленними [25]; регресивні популяції складаються, здебільшого, з постгенеративних особин.

Будь-яка популяція в процесі розвитку проходить через стадії інвазійної, нормальної та регресивної популяцій, які відповідають станам її становлення, стабілізації й загасання. На кожному з етапів переважає специфічний комплекс пристосувань і змін, спрямований на захоплення особинами території, її утримання й виживання. Отже, в одній і тій же популяції впродовж певного часу можуть виявлятися ознаки різних типів стратегій: на початкових етапах – рудеральні; на етапі стабілізації – конкурентні; на стадії загасання – стрес-толерантні. Однак це припущення потребує детальніших досліджень. З'ясовано, що навіть у межах однієї популяції можуть бути групи особин, яким властиві диференційні ознаки різних типів стратегій. Підтвердженням цього можуть слугувати результати досліджень Любарського С. Е., який довів, що в популяції *Plantago major* L., яка перебуває під впливом пасовищно-рекреаційного навантаження, більша частина особин починає інтенсивно продукувати насіння (*R*-стратегія), тоді як інша група особин зберігає ознаки *K*-стратегії і, навпаки, зниження інтенсивності витоштування призводить до переважання ознак *K*-стратегії.

Отже, можна погодитися з думкою Б. М. Міркіна [15], що термін стратегія безрозмірний. Однак його варто застосовувати тоді, коли досліджують комплекс механізмів, спрямованих на виживання популяцій упродовж тривалого часу за мінливих умов середовища.

Знання механізмів, які визначають той або інший тип стратегії, можна використати для розкриття такого функціонального явища, як екологічна ніша, зокрема, для оцінки

фундаментальної ніші – найабстрактнішого заселеного гіпероб'єму, коли особини не обмежені конкуренцією за ресурси з іншими, й реалізованої ніші – об'єму простору, який займає популяція в умовах біотичного обмеження [35].

Р. Мак-Артур [32] зазначав, що екологічний термін ніша і генетичний термін фенотип – поняття аналогічні, обидва пов'язані з невизначеною кількістю ознак.

Уважатимемо, що в умовах фундаментальної ніші в популяції переважатимуть функціональні ознаки якогось одного первинного типу стратегії, тоді як у реалізованій – ознак різних типів. Це припущення теж потребує експериментального підтвердження. Не менш важливим є співвідношення між стратегією популяцій та її життєздатністю, особливо це стосується малочисельних популяцій.

Життєздатність популяції – це здатність популяції впродовж тривалого еволюційного часу виживати в мінливих умовах середовища [10], що стає досяжним завдяки генетичній гетерогенності особин, певній їхній чисельності та наявності умов для росту і відтворення (певний розмір території, наявність поживних речовин, консортів-опилювачів, симбіозу організмів тощо). Якщо наявність умов для популяції стохастична, тобто вони або є, або їх немає, то виживання популяції в умовах, які більш-менш сприятливі для неї, досягне завдяки комплексу пристосувань, змін організмів і популяції загалом, тобто її стратегії.

Ефективно спрогнозувати функціонування біотичних систем у мінливих умовах середовища можна лише тоді, коли за основу взяти інтегральні ознаки систем. Такими ознаками на рівні популяцій можуть бути **стійкість і стратегія**. Стойкість властива системам різних ієрархічних рівнів, стратегія характерна для виду й популяції. **Стойкість – це здатність живої системи завдяки внутрішнім механізмам протистояти**

зовнішнім збурювальним впливам, захищатися від цих чинників, адаптуватися до них без суттєвих змін структурно-функціональних особливостей або швидко повертатися до стійкого (парастабільного) стану, якщо цей вплив зумовив тимчасове відхилення системи від заданої програми [5].

Якщо порівняти визначення стійкості й стратегії, то можна зробити висновок, що стійкість є складовою стратегії популяцій.

Отже, знаючи тип стратегії популяції, можливо прогнозувати її стійкість до дії того чи іншого чинника. Наприклад, популяція, якій властивий рудеральний тип стратегії та яка детермінована незначним стресом – сильними порушеннями, буде стійкішою до відчуження маси, ніж популяція, якій властивий стрес-толерантний тип. Підтвердженням цього можуть бути дослідження, проведені нами в популяції щавлю альпійського, що має диференційні ознаки рудерального типу стратегії [27]. За результатами дослідів з'ясовано, що популяція є стійкою до багаторазового за сезон скошування надземної маси, однак починає відмирати у випадку проникнення в угруповання особин інших видів, наприклад, щучки дернистої, жовтозілля дібровного, що призводить до зміни напруження конкурентних відношень за ресурси, тобто до зростання стресу. Популяції, які мають ознаки стрес-толерантного типу стратегії (більшість популяцій альпійських видів рослин), навпаки, є стійкими до стресу, але нестійкими до відчуження маси. Нестійкі як до стресу, так і до відчуження маси, популяції конкурентного типу стратегії (більшість деревних порід).

У тому випадку, коли дослідження спрямовані на визначення типів стратегій популяцій, з'являється можливість опосередковано оцінити стійкість більшості видів, характерних для екосистеми, до дії тих чи інших факторів, які впливають на ресурси середовища або супроводжуються відчуженнями маси.

Вивчення мінливості окремих параметрів, наприклад, продуктивності або щільності популяцій, під дією різних чинників без урахування стратегії популяцій є малоінформативним для пізнання механізмів стійкості біотичних систем.

Ще одним аспектом вивчення стратегії популяцій є їхня індикаційна роль у визначенні стану екосистем. Відомо, що популяція є не лише складовою частиною виду, й компонентом екосистем, через який проходить потік енергії та відбувається трансформація речовин.

У цьому аспекті виділимо два підходи. Перший підхід полягає у вивченні стратегії популяцій видів рослин фітоценотичного ядра [25], або так званих провідних видів. Цей підхід трудомісткий, і його треба застосовувати у випадку, коли вивчають автотрофний блок екосистеми загалом.

Менше розроблений другий підхід, об'єктом дослідження якого є провідні види, що їх в екосистемі може бути небагато. Це зумовлює певну колізію, коли на підставі декількох видів ми робимо висновок про життєздатність сотень і тисяч видів (цілої екосистеми). Як пише М. Е. Сулей [21], „це дуже просто і дуже неекологічно". Водночас відомо, що один із найдавніших принципів екології – це закон мінімуму Лібіха: „життєздатність біологічної системи лімітована тим чинником, потребу в якому задовольняють найменше". Провідні види нерідко відіграють у системах саме роль індикаторів критичних і обмежувальних чинників, а це дає підставу стверджувати, що дослідження стратегії популяції провідних видів для характеристики процесів, що відбуваються в екосистемах, є “екологічнішим”, ніж творення різних теорій, які не оперують даними тонких механізмів функціонування екосистем.

Відігравати роль провідних можуть популяції таких видів [24]:

1) які завдяки своїй життєдіяльності створюють умови для існування інших (види-едифікатори);

2) видів-мутуалістів, які своєю діяльністю сприяють відтворенню або розселенню інших видів;

3) рідкісних видів.

Наведений короткий аналіз уявлень щодо розуміння стратегії життя виду й стратегій популяцій дає змогу зробити висновок, що вивчення стратегій популяцій у генетично-екологічному розумінні є одним із найактуальніших напрямів не лише популяційної біології, й екології загалом. Наповнення досліджень стратегій популяцій сучасними генетичними методами, методами імітаційного моделювання допоможе не лише розробляти способи керування біотичними ресурсами, а й поглибити уявлення щодо мікроеволюційних процесів за умов антропопресії та різної стійкості екосистем.

Розділ 6

Популяція як одиниця охорони, експлуатації та керування

За біологічною концепцією виду [7], його структурною одиницею є популяція. Популяція – є елементарна еволюційна одиниця, в якій відбувається мутаційний процес, їй притаманні популяційні хвилі, для неї характерна та чи інша форма ізоляції, вона піддається природному добору, який виявляється в диференційному розмноженні та відтворенні потомства.

Як експлуатація біотичних ресурсів, так і їхня охорона відбувається на рівні популяцій. Переважно експлуатують одну – дві популяції того чи іншого виду, а не вид взагалі. Це ж саме стосується й охорони. Оскільки ніхто не охороняє вид у цілому його ареалі, крім окремих випадків, коли він представлений однією популяцією.

Збереження біологічного різноманіття – найважливіша проблема сучасності. Лише біологічне різноманіття може бути підставою для сталого розвитку, концепція якого сформульована 1992 р. на конференції ООН у м. Ріо-де-Жанейро. Суть цієї концепції полягає в тому, що людство в розвитку повинно керуватися принципом гармонійного співіснування цивілізації з природою, за якого задоволення потреб людини не буде супроводжуватися деградацією природи, і вона зможе забезпечити життєві потреби не лише нинішнього, а й майбутніх поколінь.

Біологічне різноманіття – це різноманіття популяцій (іноді окремих визначених особин), видів, екосистем.

Ми звернемо увагу на збереження популяцій і видів.

Ефективне збереження популяцій і видів не можливе без пізнання особливостей їхнього функціонування. Заповідання територій – важливий, але не остаточний засіб, який гарантує їхнє збереження. Підтвердженням цього може бути декілька причин: по-перше, щораз все важче вдається вилучити з експлуатації значні території землі; по-друге, інколи для охорони того чи іншого виду (популяції) необхідна територія, що охоплює значну площу, сумірну з площею декількох держав; по-третє, невтручання в процеси життєдіяльності деяких популяцій (видів) (а заповідання саме це передбачає) не дає бажаного ефекту. Виникає потреба в керуванні популяціями, тобто активній охороні.

Цей новий підхід щодо охорони (керування) популяцій, а отже, і видів знайшов втілення в концепції мінімальної життєздатної популяції (МЖП).

Тисячоліттями вважали, що для заснування племені людей достатньо однієї пари (самця і самки). Про це також написано в Біблії. Насправді за цим твердженням приховано щось більше, ніж міф. Якщо повезе, то однієї пари засновників може бути достатньо для відтворення популяції з подальшим її еволюціонуванням.

Однак постає питання; що таке везіння? Якщо не звертатись до теорії ймовірності, то на це питання можна відповісти так: під терміном (словом) везіння в цьому контексті розуміють ***сприятливий або надзвичайний збіг обставин, який приводить до позитивного результату***. Результат, який цікавить нас, – це виживання популяції в стані, що забезпечує збереження її життєвої сили і можливість еволюціонувати (приспосовуватися). Якщо ці риси притаманні популяції, то вона життєздатна.

Концепція мінімальної життєздатної популяції ставить питання так: скільки особин буде достатньо для виживання

популяції протягом тривалого часу. А якщо конкретизувати це питання, то постає завдання визначити, який мінімальний набір умов може забезпечити **тривалий термін виживання** виду або популяції в конкретному місці і їхню **адаптацію** до умов середовища. З усіх теоретичних завдань популяційної біології це найважче вирішити, оскільки потрібен набір відомостей щодо всіх абіотичних і біотичних чинників у всіх часових та просторових проявах з подальшим прогнозуванням ситуації.

Розглянемо такі поняття як, **виживання популяції протягом довгого часу та адаптація**.

Виживання популяції протягом тривалого часу означає здатність групи до самопідтримки без будь-якого суттєвого демографічного або генетичного впливу протягом еволюційного майбутнього (переважно декілька століть) із визначеним наперед ступенем ймовірності (наприклад, 95%)” [23]. Така ймовірність є вкрай необхідною.

Під терміном адаптація в контексті МЖП розуміють підтримання групою особин деякого нормального рівня повсякденної життєвості (фертильності, плодючості), а також наявність генетичної мінливості, достатньої для того, щоби завдяки природному добору адаптуватися до мінливих умов середовища [23].

Вираз ... **Без будь якого демографічного і генетичного впливу** ... означає, що ми предбачаємо самовідтворення популяції в природних умовах (тобто для популяції існують сприятливі оселища, на неї мінімально впливає людська діяльність).

В історії Землі людина з культурою, технологіями існує якусь секунду, однак ця секунда для всього живого має колосальне значення, а в деяких випадках навіть катастрофічне. Ось чому концепція МЖП актуальна сьогодні.

Навіть у період останніх плейстоценових зледенінь зміни умов середовища були порівняно повільними, що дало змогу живому “перейти” до екватора, де умови були більш-менш сприятливі.

Тепер, коли людина заселяє майже всю землю, її діяльність впливає на всю плівку живого і це може мати катастрофічні наслідки, значно більші від тих, які були в епохи зледенінь.

Усе це спонукало екологів звернути увагу на можливі шляхи припинення негативних наслідків руйнування екосистем, а відтак, і на збереження біотичного різноманіття. Як уже здалося, першим кроком вирішення цієї проблеми є заповідання територій. Прикладом цього можуть бути заповідники, природні національні парки, заказники тощо. Нині заповідати окремі ділянки Землі стає щораз важче з огляду на зростання народонаселення.

Це поставило перед дослідниками таке питання: який мінімальний набір умов забезпечує життєздатність природної системи? Відповідь на нього спочатку шукали в двох незалежних напрямках. **Перший: яка мінімальна територія забезпечує життєздатність системи.** У вирішенні цього питання значну роль відіграє острівна біогеографія. **Другий: яка мінімальна кількість елементів (особин) є достатньою для забезпечення життєздатності системи.** Цей напрям інтенсивно розробляють біологи-еволюціоністи [2, 8].

Сьогодні ці два напрями зближуються, і панує думка, що найпрактичнішою є індикація життєздатності екосистем через індикацію життєздатності популяцій, які належать до їхнього складу і є структурними компонентами критичних або головних видів [7].

Головними критеріями життєздатності популяцій спочатку вважали динаміку чисельності особин, тобто процес їхнього народження і смертності. Проте цей критерій не завжди

відповідав реальній ситуації з огляду на мінливість умов середовища та внаслідок різної просторової структури популяцій (метапопуляційна організація). Тому тепер під час аналізування життєздатності популяцій вважають за доцільне враховувати в комплексі динаміку чисельності особин, стохастичність умов середовища та просторову структуру популяцій.

Зазначимо, що за певних умов (збіг обставин) забезпечити життєздатність деяких популяцій буває неможливо, але керуючи природними процесами більш-менш розумно, можна все таки продовжити термін їхнього існування.

Як уже наголошено, індикація стану екосистем можлива, якщо аналізують популяції критичних або ключових видів. Такий аналіз може бути першим і найбільш раціональним кроком до проблеми аналізу життєздатності екосистеми.

Ніяких методів для визначення мінімальних площ заповідних територій, крім тих, що ґрунтуються на процесах, які відбуваються в екосистемах в цілому, поки що немає. Діє таке положення: охороняти доцільно великі території або водозбірні басейни. Це положення не завжди можна втілити в практику: по-перше, не завжди можна заповідати великі території, а по-друге, як бути у випадку слабо або сильно пересічених місцевостей? Водночас, як ми вже зазначали, твердження про те, що, на основі даних щодо життєдіяльності популяцій ключових видів можна індукувати стан екосистеми, є надто сміливе і на перший погляд ризиковане. Оскільки долю сотень видів, які притаманні екосистемі, ми прирівнюємо до долі небагатьох ключових видів.

Ще раз нагадаємо: один із найстаріших принципів екології – принцип Лібіха – проголошує, що життєздатність біологічної системи лімітована чинником, потребу в якому задовольють найменше. Ключові види в екосистемах нерідко відіграють роль обмежувальних факторів. Отже, дослідження МЖП ключових видів є більш екологічним підходом, ніж творення будь-яких

штучних, непідтверджених науковими дослідженнями програм збереження екосистем.

Кандидати, які можуть відігравати роль критичних, ключових видів (представники яких своєю життєдіяльністю підвищують життєвість інших видів (наприклад, здатність до розмноження або розселення) такі:

види-мутуалісти;

хижаки або паразити, які регулюють чисельність інших видів, і відсутність яких у кінцевому підсумку призводить до зниження видового різноманіття;

види, представники яких, з позиції людини, мають естетичну цінність, рекреаційне чи господарське значення (мисливські види тощо);

види, які перебувають під загрозою зникнення (види, занесені до Червоних книг, списків видів, що перебувають під загрозою зникнення тощо).

6.1. Головні властивості мінімальної життєздатної популяції

Демографія випадкового вимирання. Площі оселищ популяцій і природних екосистем під впливом людської діяльності (вирубання лісів, забудова, розорювання, тощо) щораз зменшуються, а це зумовлює зникнення низки видів. Деяких із них намагаються зберегти в зоопарках, а інших – у вигляді повноцінних популяцій, які належать до складу більш-менш природних угруповань. Цю функцію виконують заповідники. Водночас площа заповідників значно менша від

ареалів видів, що зникають, а в окремих випадках – і від популяцій. У заповідниках можуть добре зберегтись лише природно малочисельні реліктові види. Для інших видів, які потребують охорони, доцільно оцінити мінімальний і достатній розмір території, який би дав підставу твердити, що дата вимирання цієї популяції (виду) буде відтермінована. Мінімальний розмір території повинен відповідати мінімальній чисельності особин популяції, яка достатня для її адаптації та еволюційних перебудов.

Зрозуміло, що популяція вмирає тоді, коли вмирає її остання особина. Причини смерті можуть бути різними, однак серед них є багато випадкових.

Звідси можна зробити висновок, що популяції вмирають тому, що їм просто не “повезло”.

Час існування популяції в конкретному оселищі без урахування змін умов середовища моделювали за такою формулою:

$$T(N) = \sum_{x=i}^N \cdot \sum_{y=x}^{N_m} \cdot \frac{1}{y d(y)} \cdot \prod_{z=x}^{y-1} \cdot \frac{b(z)}{d(z)}, \quad (1)$$

де N – чисельність особин у даний момент, $b(z)$ – середня народжуваність за чисельності популяції z ; $d(z)$ – середня смертність за чисельності z ; N_m – максимальна чисельність, яка може бути.

Якщо середня народжуваність і середня смертність є сталими, то зі збільшенням N_m час існування популяції буде зростати.

Однак, наведена формула не відображає ситуації, що є реально, тобто коли середовище змінне. З цією метою у формулу (1) вважали за доцільне ввести дві величини: середню питому

швидкість зростання чисельності і дисперсію цієї швидкості. Тоді формулу змінили так [10, 24]:

$$T(N) = \sum_{x=i}^N \cdot \sum_{y=z}^{Nm} \frac{2}{y[yV(y) - r(y)]} \prod_{z=x}^{y-1} \frac{V(z) \cdot z + r(z)}{V(z) \cdot z - r(z)}, \quad (2)$$

де $r(z)$ – середня питома (на одну особину) швидкість зростання чисельності популяції за чисельності Z ; $V(z)$ – дисперсія цієї швидкості, за тієї ж чисельності.

Формула (2) засвідчує, що час існування популяції залежить від межі чисельності особин у популяції (Nm), набору середніх значень питомої швидкості зростання чисельності та набору дисперсій питомої швидкості зростання. І ще один висновок, який можна зробити: мінливість умов середовища є більшою загрозою для існування популяції, ніж індивідуальна мінливість.

Мінімальна чисельність особин – чисельність, яка забезпечує виживання популяцій за мінливих умов середовища.

Є два підходи до визначення мінімальної чисельності особин МЖП. **Перший – генетичний**, який ґрунтується на понятті випадкового генетичного дрейфу й опирається на даних щодо швидкості втрати популяцією генетичного різноманіття. **Другий – демографічний**, який враховує ймовірність вимирання популяцій унаслідок випадкових демографічних процесів. Обидва підходи тісно пов'язані між собою.

У разі першого підходу важливою є ефективна чисельність (N_e) особин, тобто тих, які беруть участь у репродукції. Її можна розрахувати за формулою

$$N_e = 4N_1 \times N_2 / (N_1 + N_2), \quad (3)$$

де N_1 – чисельність самців; N_2 – чисельність самок. Коефіцієнт зниження генетичного різноманіття за відомого N_e $\lambda = 1 - \frac{1}{2N_e}$, якщо $\lambda = 1$, то можна визначити N_e . З'ясовано, що крайня межа чисельності для ссавців становить 50 особин.

Демографічний підхід до визначення мінімальної чисельності ґрунтується на аналізі народжуваності й смертності особин та чинників, які впливають на популяцію.

Чинники, що впливають на виживання популяції можуть бути демографічними, середовищними, генетичними, катастрофічними.

Демографічні чинники пов'язані з випадковими подіями, які впливають на виживання та відтворення особин, наприклад, неможливість зустрічі самця і самки, хвороба одного із партнерів тощо.

Чинники середовища стосуються зміни погоди, запасів корму, конкуренції, хижацтва, паразитизму тощо.

Чинники катастроф пов'язані із природними стихійними явищами, зокрема, посухами, пожежами, повеннями тощо. Для них можлива певна циклічність.

Чинники генетичні зумовлені випадковими, невизначеними змінами генетичного складу популяцій, пов'язаними з “ефектом засновника”, дрейфом генів або близькоспорідним схрещуванням.

Зниження чисельності особин призводить до того, що наслідки дії цих чинників зростають. Окрім того, між чинниками може бути взаємодія, яка в кінцевому підсумку зумовить інтенсивне вимирання особин.

Виявлено, що за умов дії демографічних чинників збільшення чисельності особин призводить до збільшення часу

існування популяцій. З цього факту можна зробити висновок, що демографічні чинники негативно діють у малочисельних популяціях.

Тривожнішими щодо часу існування популяцій є чинники середовища. Збільшення чисельності особин у популяції, на яку діють чинники середовища, призводить також до зростання часу її існування, однак це зростання відбувається лінійно, а не за експонентою, тобто зниження чисельності особин у тій же самій пропорції збільшує ймовірність вимирання популяції.

Що стосується катастрофічних чинників, то їхній вплив на виживання популяцій залежить не лише від питомої народжуваності, а й від частоти катастроф. Отже, більше шансів вижити і продовжити час існування мають ті види та їхні популяції, самки яких народжують багато малят і декілька разів у рік (комахи, мишоподібні гризуни та ін.), тобто види R-стратегі.

Достатньо чітких закономірностей дії генетичних факторів поки що не виявлено. Проте відомо, що підтримання генетичної різноманітності популяцій є запорукою тривалого часу їхнього існування.

Уважають, що близькоспоріднене схрещування – головна загроза виживанню популяції, а дрейф генів – загроза генетичному різноманіттю.

Дослідженнями Франкеля і Сулея доведено таке: для того, щоб популяція могла існувати, її ефективна чисельність повинна бути понад 50 особин, а для того щоб у популяції відбувалися адаптації, потрібно 500 особин. Реальна ж чисельність особин буде значно більшою, а якщо ввести ще час існування популяції, наприклад 100 або 1000 років, то ефективна чисельність повинна становити декілька тисяч особин.

З викладеного матеріалу можемо зробити висновок, *що значна чисельність особин популяції є запорукою її*

довготривалого існування. Чималий термін існування властивий тому виду, який складається з багатьох популяцій.

Зниження ризику вимирання популяцій можливе за умови зменшення негативних наслідків дії на них демографічних, середовищних та генетичних чинників.

Іншою не менш важливою умовою для довготривалого існування популяції є заселення особинами територій. Якщо не брати до уваги факт, що простір, у якому поширена популяція, є гетерогенним, то для її виживання протягом тривалого часу залежно від маси особин потрібна відповідна площа, наприклад, для ссавців від десяти до 1 млн. км².

Проте реально простір є гетерогенним. Зазначимо, що просторовий чинник дещо відокремлений, ніж інші чинники. Хоча його роль в існуванні видів та їхніх популяцій не викликає сумніву, однак просторова структура екологічних систем, у якій враховують фактичне розміщення особин, у більшості узагальнень не беруть до уваги.

Наприклад, під час генетичного аналізу популяцій звертають увагу на N (кількість особин) і p (частоту того чи іншого гена) на всій території, але області де ця оцінка справджується, не враховують.

Неврахування просторової структури пов'язане з двома можливими міркуваннями. По-перше, в польових умовах досить складно контролювати розміщення особин, особливо рухливих. Дещо краща ситуація з ботанічними об'єктами та малорухливими тваринами.

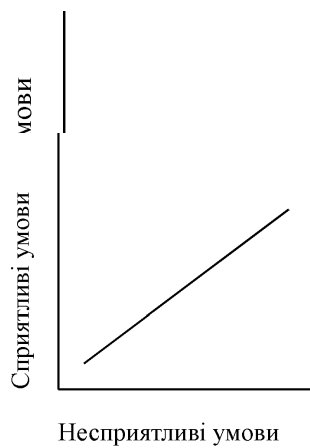
По-друге, виникає низка труднощів у разі теоретичного аналізу просторових відношень, які можна ліквідувати лише за допомогою "доброї математики" та застосування потужних ЕОМ.

Ми не будемо аналізувати ці труднощі, однак зазначимо, що під час аналізу життєздатності популяцій просторовий чинник треба обов'язково враховувати.

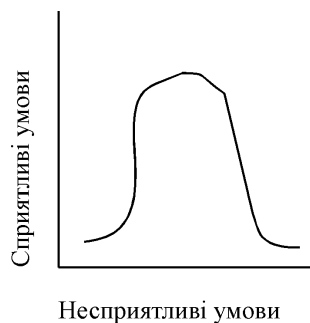
Розглянемо декілька теоретичних варіантів організації популяцій у просторі, що їх характеризують сприятливими і несприятливими умовами (рис. 12).



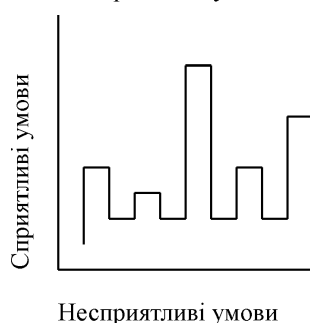
Варіант А засвідчує, що особини популяції локалізовані в одному місці.



Варіант Б відображає однорідний за чинниками простір, крім одного. Популяцію в такому просторі описує лише одна змінна N . Та навіть у такому порівняно однорідному просторі деякі види тварин формують скупчення (зграї, колонії тощо).



Варіант Г



Варіант Д

Варіанти В, Г вказує на те, що простір, зайнятий популяцією, може мати різні температури, вологості тощо, що призведе до утворення груп особин.

Найреальнішим і складним для аналізу є варіант Д. Він відображає, що популяція заселяє гетерогенне середовище, вона є “плямистою”, тобто це сукупність локальних популяцій – метапопуляція.

Рис. 12. Можливі варіанти організації популяцій у просторі.

Кожну “пляму” можна розглядати як своєрідний острівець, на якому поселені групи особин, що різняться від інших острівців низкою параметрів (віковим станом, масою, статевою структурою тощо).

З метою визначення чисельності особин такої “плямистої” популяції необхідно пронумерувати всі острівці від 1 до Z , визначити чисельність особин на кожному з них і підсумувати.

Для такої плямистої популяції особливо важливим є обмін особинами (діаспорами) між острівцями. Спосіб і характер обміну між острівцями може бути різним. Завдяки такому обміну відбувається генетична диференціація “островів”, змінюється щільність особин, динаміка чисельності. Зрозуміло, що інтенсивність обміну між островами залежить від ступеня їх ізолюваності один від одного, який, зазвичай, залежить від відстані між ними та особливостями середовища, що їх розділяє. Під час аналізу таких строкатих популяцій важливі дані щодо вимирання особин у ”плямах”, яке залежить від багатьох чинників, а також здатності особин заселяти нові місця.

За динамікою вимирання та заселення острівців метапопуляції можна розділити на стабільні і флуктуаційні. У стабільних метапопуляціях зберігається рівновага між кількістю новонароджених і вимерлих особин. Тривалий термін існування

таких популяцій залежить, перш за все, від обміну особинами між острівцями.

У флуктуаційних метапопуляціях важливою є динаміка вимирання особин на острівцях і заселення їх новими особинами. Якщо баланс між вимиранням і заселенням зміщується в бік вимирання, то така популяція може бути приреченою на смерть через збільшення просторової неоднорідності, поділу її на випадкові фрагменти (інсуляризація).

Метапопуляція має такі властивості: перша – в острівцях може підсилюватися інбридинг, що є несприятливим для групи особин; друга – чим більше острівців, заселених особинами, тим час існування популяції довший. Переміщення між островами за покоління хоча б однієї здатної до репродукції особини нівелює негативний ефект інбридингу. Крім того, доведено, що сукупність ізольованих груп особин може мати більшу генетичну мінливість, ніж одна велика популяція з такою ж чисельністю. Тиск відбору в кожному конкретному острівці може бути різним, одні локуси можуть отримати перевагу над іншими, або в їхніх особин закріпиться нова якість. Тому природно, що структурована в просторі популяція може вмістити на відносно невеликій площі значну чисельність особин з різними генотипами. Її шанс вижити в мінливих умовах середовища набагато вищий, ніж у популяціях, просторово не структурованих.

З'ясовано, що неоднорідність просторового розміщення особин впливає на всі генетичні і демографічні властивості популяції, які стосуються проблеми МЖП.

Фрагментація популяцій загострює проблему інбридингу. Часте вимирання особин на острівцях і повторне їхнє заселення може суттєво знизити ефективну чисельність популяції (N_e). Виявлено що незбалансоване вимирання і повторне заселення

особин у “плямах” може призвести до вимирання цілої метапопуляції.

6.2. Керування популяціями

Під поняттям *керування популяціями* розуміємо комплекс науково обґрунтованих заходів, спрямованих на підтримання життєздатності популяції.

Керування популяціями доцільно застосовувати як у випадку їхньої охорони, так і разі їхньої експлуатації.

Під час експлуатації природних популяцій виникають три проблеми, які необхідно вирішити:

1. Підвищення щільності малих і таких, що зникають популяцій.

2. Отримання сталого рівня промислу (сировини, особин, частин особин (ботанічний об’єкт тощо), або рівня “урожаю” популяцій, які експлуатують.

3. Зниження щільності популяцій, які надмірно численні та швидко зростають.

Ці три проблеми є актуальними й для охорони популяцій.

У мисливстві, рибальстві та охороні часто трапляється так, що важливою стає одна якась проблема. Наприклад, у рибальстві актуальним є забезпечення стабільного рівня промислу. Інші дві проблеми виникають зрідка.

Що стосується сільськогосподарської ентомології, то тут важлива проблема зниження щільності популяцій тварин, які завдають шкоду сільськогосподарським культурам.

Вирішення цих трьох проблем можливе, якщо є способи керування динамікою чисельності особин. Наприклад, впливати на динаміку чисельності особин популяції можна через вплив на їхні оселища (заболочені місця – для комарів), джерела води, кормові запаси тощо, а в інших випадках доцільно використовувати прямі методи (тобто методи, які прямо впливають на життя особин, – відстріл, відлов, застосування хімічних речовин тощо).

У заповідних умовах прямі методи регулювання чисельності особин не застосовують.

6.3. Охорона популяцій

Вирішення багатьох завдань, які пов'язані з охороною біотичних систем, залежить не стільки від наукових і технічних можливостей забезпечення охорони, скільки від економічної та соціальної підтримки.

Не потрібно бути особливим спеціалістом, щоб визначити причину зменшення чисельності особин, а у випадку, коли це не вдається, зробити теоретичні припущення.

Найскладніше переконати фінансистів (держслужбовців міністерств тощо) та широку громадськість у доцільності збереження тієї чи іншої біотичної системи. Прикладом може бути боротьба за заборону полювання на зубатого кита, яка діяла майже 40 років. Тепер, після заборони полювання, важливою стала проблема зміни харчового раціону кита і трансформація його оселищ.

Понад 95% усіх проблем, пов'язаних з охороною диких популяцій тварин, зумовлені двома причинами: харчуванням і зміною оселищ їхнього життя.

Вирішення цих проблем може бути як простим, так і складним. Не завжди потрібні проводити довготермінові дослідження, якщо перші коректні результати можна отримати порівняно швидко.

Завдання щодо зменшення чисельності особин доцільно вирішувати в два етапи.

Перший етап – дослідження причин зменшення чисельності особин – буде легким, якщо є доступ до популяції, яка перебуває в сприятливих умовах. Тоді можна порівняти умови життя двох популяцій (“критичної” і “нормальної”).

Наприклад, з'ясовано, що на території, заселеній “критичною” популяцією, умови середовища подібні до умов нормальної популяції, але там випасають овець, а на площі “нормальної” популяції овець нема. У цьому разі щоб переконатися, що причиною зменшення чисельності особин у “критичній” популяції є випасання овець, достатньо його заборонити. Якщо зменшення чисельності припинено, то зникає потреба в другому етапі досліджень. Багато природоохоронних заходів і вирішують таким способом, тобто порівнюють умови існування нормальних популяцій і тих, які потребують охорони. У випадку, коли відбувається і далі зменшення чисельності особин, постає потреба в другому етапі досліджень. Перш за все потрібно звернути увагу на питому народжуваність, тобто з'ясувати, чи не прихована причина в способах розмноження. Зазначено, що зниження питомої народжуваності трапляється зрідка. Та якщо воно є, то зумовлене хворобами або дією якихось інших чинників.

Зменшення чисельності можливе також унаслідок зниження плодючості або зростання смертності. Якщо плодючість є на

нормальному рівні, то причина зниження чисельності особин – у їхній високій смертності. Тоді треба визначити, яка вікова група особин найінтенсивніше відмирає. Якщо смертність дорослих особин висока, а молодих – низька, то причина прихована в способах експлуатації популяції (наприклад, зривання генеративних пагонів рослин, відстрілювання, відловлювання дорослих особин тощо). У випадку, коли виявлено, що інтенсивно відмирають молоді особини, то причина цього – в погіршенні умов існування. Найбільш критичну вікову групу організмів доцільно виявляти за допомогою демографічних таблиць (спосіб їхньої побудови розглянутий раніше). У деяких випадках це можна зробити за допомогою аналізу черепів відмерлих тварин.

Якщо відома найвразливіша вікова група особин, і з'ясовано, що їхня смертність зумовлена зміною умов існування, то необхідно провести подальші дослідження: опитати місцевих жителів (що змінилось); проаналізувати дані про клімат, порівняти за декілька років аерофотознімки, карти. Ці дослідження дадуть змогу оцінити зміни, які відбулись в оселищах популяцій. Якщо не виявлено суттєвих змін, то наступним кроком може бути паразитологічний аналіз організмів, а кінцевим – консорційний. Консорційний аналіз полягає у визначенні взаємовідношень між досліджуваними особинами та іншими живими організмами, які пов'язані з цими процесами життєдіяльності, а також абіотичним середовищем.

Якщо відома причина зменшення чисельності особин, тоді розробляють план дій щодо припинення її негативних наслідків. Такі дії можуть бути адміністративним: заборона експлуатації, реконструкція оселищ, збільшення кормової бази для популяції тощо.

Наведені приклади загальні. Кожен біологічний об'єкт, який перебуває під загрозою, потребує специфічних заходів щодо збереження його біологічних особливостей.

Збереження популяцій, видів надзвичайно дороге, іноді воно суперечить важливим соціальним програмам.

Наведемо деякі приклади заходів щодо збереження популяцій видів, які перебувають під загрозою вимирання.

1. Лише для природних популяцій:

перерозподіл особин або генетичного матеріалу (насіння, сперми тощо);

збільшення ємності оселища (наприклад, підгодівля);

обмеження розселення особин (наприклад, шляхом обгородження);

вигодовування молодняку;

зниження смертності особин (наприклад, вакцинація, контроль за паразитами, хижаками, боротьба з браконьсрами);

вибракування особин;

охорона оселищ;

відновлення оселищ

2. Лише для популяцій, які перебувають у неволі:

підтримка популяцій, які розмножуються в неволі, для репродукції і (або) постійного збереження штучних умов;

збереження генетичних і демографічних параметрів (генетичної гетерогенності, народження і смертності, щільності);

збереження гамет або зародків у мінізоопарках (наприклад, рефрижераторах);

3. Для природних популяцій і популяцій у неволі:

реінтродукція вирощених у неволі особин або генетичного матеріалу в зайнятій популяцією оселища або в потенційно придатні, але ще не заселені;

відловлювання особин або збирання генетичного матеріалу для розведення в неволі.

Кожен з названих вище заходів під час його реалізації потребує суттєвого фінансового забезпечення і підтримки громадськості. Наприклад, успішна боротьба з браконьєрством можлива лише за підтримки на державному рівні: це збільшення кількості егерів, їхня фахова підготовка, забезпечення транспортом, сучасною технікою, законодавчими актами тощо.

6.4. Експлуатація ужиткових популяцій

Головна мета керування господарсько цінними популяціями – це забезпечити сталий рівень здобичі, який би не призвів до її зменшення. У випадку, коли швидкість зростання в популяціях дорівнює “0”, промисел недоцільний. Така швидкість зростання притаманна дефінітивним (стабілізованим) природним популяціям.

Експлуатувати можна ті популяції, швидкість зростання яких більша “0”. Під час організації промислу доцільно брати до уваги ті чинники, які забезпечують зростання популяції. Передусім, це кормовий чинник (наявність поживи), чинник середовища існування популяції (сприятливе, несприятливе).

Отже, щоб збільшити зростання популяції, треба збільшити частку ресурсів, які їй потрібні. Якщо залишити таку популяцію в спокої, то з часом її зростання буде дорівнювати "0". Норма експлуатації повинна бути не більша, ніж приріст особин у популяції.

Під час експлуатації тварин, для яких характерний соціальний спосіб життя, треба враховувати ієрархічні взаємовідношення між особинами та групами. Тут можливий варіант, коли забирають якусь одну групу повністю, а інші швидко ростуть, або проводять рівномірний відбір особин зі всіх груп. Рівномірний відбір особин зі всіх груп практикують для кочових видів. Вибірковий відбір особин може бути за статтю і віком. Переважно відбирають особини з низькою репродуктивною здатністю (старі). Такій формі експлуатації повинно передувати вивчення демографічної структури популяції (вікової, просторової).

Способи експлуатації популяції повинні враховувати біологічні особливості видів, їхню популяційну організацію і ґрунтувати на довготривалих спостереженнях за чисельністю особин, їхньою віковою та просторовою структурами [12].

Регулювання чисельності. Відомо, що більшість знищених людиною популяцій зникли внаслідок вжиття до них енергійних заходів, спрямованих на припинення їхнього вимирання. І навпаки, численні спроби зменшити чисельність популяцій виявилися марними. Таких прикладів можна навести безліч, це зокрема спроби зменшити чисельність особин деяких видів комах, нематод, ссавців, бурянів тощо.

Причина вимирання популяцій, які людина і не думала знищувати, здебільшого була пов'язана з руйнуванням їхніх

оселищ (біотопів), тоді як під час боротьби зі шкідливими видами предметом уваги ставали самі організми. З цього можна зробити висновок, що популяція чутливіше реагує на зміну середовища її існування, а не на знищення особин.

Зміна умов існування популяції переважно якісно змінює один або більше чинників середовища (освітленість, вологість, температура тощо), і популяція не в змозі пристосуватися до цих змін, у наслідок чого знижується щільність, як це відбувається в разі зменшення кількості ресурсів харчування. Популяція, яку атакують прямо відстрілюванням або отрутохімікатами, не повинна адаптуватися до змін умов середовища. Навпаки, для вцілілих особин зростає частка ресурсу (корму, місць захисту, води тощо). Отже, внаслідок боротьби з деякими популяціями завдяки збільшенню ресурсів на одну особину зростає народжуваність і зменшується смерність, що в кінцевому підсумку призводить до відновлення щільності популяції або навіть до її перевищення. Цей підхід і застосовують під час експлуатації популяцій промислових видів.

Що стосується популяцій, чисельність яких треба зменшити, то найефективнішим способом є зміна їхніх біотопів. Цей спосіб має небагато недоліків порівняно з прямим методом. Більшість популяцій чутливо реагують на зміну найбільш життєво необхідних їм чинників. Таким прикладом може бути зниження чисельності європейського кролика в Новій Зеландії. Спочатку чисельність кроликів зменшили завдяки застосуванню прямих методів (отрутохімікатів), а потім змінили їхні біотопи, використавши добриво для підвищення урожаю трав'яних рослин та формування густого травостою. З'ясовано, що європейський кролик – це пустельна тварина, і лише в пустелі або місцях, близьких до неї, може підтримувати високу щільність особин.

6.5. Моніторинг популяції

Ухвалення ефективних рішень щодо експлуатації промислових видів або охорони й відтворення рідкісних можливе лише за умови наявних багаторічних даних про зміни головних параметрів популяцій, характер та інтенсивність дії на них екзогенних чинників, у першу чергу антропічних. Такі дані можна отримати лише на підставі довготривалих досліджень (моніторингу).

Розглянемо найінформативніші параметри популяцій, які доцільно залучити в систему моніторингу. Система моніторингу – це комплекс довготривалих досліджень за взаємопов'язаними параметрами систем [1, 3, 10, 11,].

Перший параметр популяцій (незалежно чи це компоненти рідкісних або промислових видів), який потребує довготривалого дослідження, – чисельність особин. За цим критерієм оцінюють не тільки популяції, а й види.

Довготривалі дослідження чисельності особин повинні бути спрямовані на визначення їхньої загальної кількості, а також тенденцій зміни протягом років (зменшення, збільшення). Що стосується флуктуаційних змін чисельності протягом року, то це значення менш важливе для моніторингу. Обов'язковим також є виявлення чинників, які впливають на чисельність особин.

Другим параметром моніторингу є ареал популяції. Довготривалі дослідження змін ареалу популяції дають змогу визначити особливості його фрагментації, виявити, найнебезпечніші для життя особин місця. Крім того, з'являється змога дати повну характеристику ареалу популяції, яка вкрай необхідна під час інтродукції особин в інші місця або їхньої реінтродукції.

Третім параметром, який необхідно вивчити, – є організація оселищ популяції. Вивчення оселищ – комплексне завдання, яке потребує вивчення абіотичних і біотичних складових. Головною метою вивчення оселищ є з'ясування ступеня їхньої деградації з року в рік унаслідок дії антропогенних чинників, природних катастроф чи сукцесій рослинного покриву.

Моніторинг оселищ також повинен охоплювати місця перебування організмів, що є в заповідних умовах і оптимальні для тих чи інших популяцій. Дані, отримані для таких оселищ, необхідні під час реконструкції деградованих місць проживання особин, а також для оцінки території з метою реінтродукції або інтродукції видів у нові умови.

Четвертим параметром, який треба врахувати під час моніторингу, є репродукція. У разі аналізування репродукції популяцій необхідно визначити співвідношення між народжуваністю особин і їхньою смертністю, а також те, наскільки умови середовища сприяють цьому процесу.

Вивчення репродукції популяцій буває досить складним. Зокрема, можна отримати достовірніші дані для багаточисельних на особини популяцій, ніж для малочисельних (рідкісних або тих, що перебувають під загрозою зникнення).

П'ятий параметр – вікова, статева, просторова структури популяцій. Дані щодо цих ознак популяцій необхідні для визначення її майбутнього та особливостей розміщення особин у просторі, а також особливостей обміну між ними генетичною інформацією.

Шостий параметр, який потребує вивчення, це – генетична структура популяцій, яка для більшості видів рослин і тварин не відома.

Необхідна спеціальна програма генетичних досліджень природних популяцій (тих, що живуть в умовах “дикої”

природи). Без такої програми досліджень, її фінансової підтримки реалізація більшості заходів щодо збереження біотичного різноманіття на видовому рівні не має сенсу.

Недостатньо уваги під час довготривалих досліджень популяцій приділяють *сьомому параметру* моніторингу популяцій – поведінці особин. На особливу увагу заслуговують ті елементи поведінки, які пов'язані з реагуванням тварин на присутність людини та здатністю їх до синантропізації.

Особини, які мають такі ознаки поведінки, можна використовувати як засновників груп (відтворення в напівприродних умовах) з переважанням синантропогенних ознак.

Восьмий параметр популяційного моніторингу – харчування. Довготривалі спостереження за харчуванням тварин дають змогу виявити зміни в раціоні (якщо такі зміни простежуються), внести корекції щодо формування кормової бази та розробити рецептуру збалансованого живлення тварин в умовах неволі.

Дев'ятий параметр моніторингу – вплив антропогенних чинників на популяції. На особливу увагу заслуговує їхній вплив на трансформацію оселищ популяції, пердусім місць репродукції, вигодовування молодняку, відпочинку тощо. Не менш важливим є виявлення реакції тварин на людську діяльність в тій чи іншій місцевості, наприклад, реагування на шум транспортних засобів, роботи механізмів тощо. Норми реакцій особин і популяцій на таку форму дії антропогенних чинників можуть бути достатньо мінливими. Зокрема, деякі особини популяцій частіше трапляються в місцях появи людей.

Десятим параметром моніторингу популяцій є стратегія взаємовідносин між людиною і твариною. Ці взаємовідношення з часом змінюються; добрим прикладом є еволюція оцінки ролі вовка в природі.

Перелічені вище параметри популяцій, які необхідно враховувати під час моніторингу, не є остаточними. Залежно від біологічних особливостей видів, їхнього статусу (промисловий, рідкісний, якому загрожує зникнення, релікт, ендемік, має естетичну цінність) кількість параметрів, за якими треба стежити, буде змінюватися. Проте, без такого моніторингу ефект від керування популяціями буде мінімальним.

ПІДСУМОК

Отже, збереження, експлуатація і відтворення популяцій можливе за умов наявної інформації щодо їхньої структурно-функціональної організації в майбутньому, особливостей взаємовідношень між особинами різних видів, тенденцій і варіантів змін природного середовища.

Отримання такої інформації залежить від розвитку популяційної екології як науки. Зазначимо, що популяційна організація видів вивчена для незначної їх кількості. Це стосується не лише тваринних організмів, а й рослин. Майже зовсім не вивчена метапопуляційна організація тварин, характер існування їх у мінливих умовах середовища. Невідомий і досі мінімальний набір умов середовища, необхідний для нормального функціонування популяцій.

Першочергового вивчення потребують види, які перебувають під загрозою вимирання, зокрема, види, занесені до Червоної книги, реліктові та ендемічні.

Не менш важливе вивчення популяційної організації господарсько цінних та “щкідливих” видів тварин. Регулювання чисельності особин таких популяцій виявиться найефективнішим лише в тому випадку, коли будуть враховані природні механізми її динаміки.

На особливу увагу заслуговують дослідження мікроеволюційних процесів, які відбуваються в популяціях тварин за умов сучасного антропогенного впливу на середовище їхнього існування та змін клімату.

До найважливіших прогностичних параметрів функціонування популяцій належать: ефективна чисельність особин, вікова, статевая та просторова структури, а також співвідношення між народженням та смертністю організмів.

Висновки щодо майбутнього існування популяцій рідкісних і промислових видів повинні ґрунтуватися на багаторічних даних про зміни їхньої структури та особливостей функціонування.

СПИСОК РЕКОМЕНДОВАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. *Белогуров В.П.* Концепция системы экологического мониторинга Украины. – Харьков: 1996. – 153 с.
2. *Бигон М., Харгер Д.Ж., Таусенд К.* Экология. Особи, популяції и сообщество: Т.1. – М.: Мир, 1989. – 667 с.
3. *Бронштейн Д.Л.* Современные средства измерения загрязнения атмосферы. – Л.: Гидрометеиздат, 1989. – 325 с.
4. *Голубець М.А., Царик Й.В.* Стійкість і стабільність – важливі ознаки живих систем // Ойкумена. – 1992. - №1. – С. 21 – 26.
5. *Голубець М.А.* Єкосистемологія. – Львів: Поллі, 2003. – 315 с.
6. *Гиляров А.М.* Популяционная экология. – М.: МГУ, 1990. – 191 с.
7. *Грант В.* Эволюционный процесс: критический обзор эволюционной теории. – М.: Мир, 1991. – 488 с.
8. *Дідух Я.П.* Популяційна екологія. – К.: Фітосоціоцентр, 1998. – 192 с.
9. *Дідух Я.П., Плюта П.Г.* Фітоіндикація екологічних факторів. – Київ, 1994. – 279 с.
10. Жизнеспособность популяций. Природоохранные аспекты /Под ред. М. Сулея. – М.: Мир, 1989. – 223 с.

11. *Израель Ю.А.* Экология и контроль состояния природной среды. – М.: Гидрометеиздат, 1984. – 560 с.
12. *Коли О.* Анализ популяций позвоночных. – М.: Мир, 1970. – 362 с.
13. *Лаврик В.І.* Методи математичного моделювання в екології. – К.: Фітосоціоцентр, 1998. – 132 с.
14. *Малиновський К.А., Царик Й.В.* Проблеми вивчення і охорони популяцій рідкісних видів флори Українських Карпат //Укр. ботан. журн. – 1991. – Т.48. - №3. – С.13-21.
15. *Миркин Б.М.* Теоретические основы современной фитоценологии. – М.: Наука, 1985. – 136 с.
16. *Одум Ю.П.* Экологія. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
17. *Одум Ю.П.* Экологія. – М.: Мир, 1986. – Т.1. – 328 с.; Т.2. – 376 с.
18. *Раменский Л.Г.* О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Сов. бот. – 1935. - №4. – С.35 – 41.
19. *Работнов Т.А.* Некоторые вопросы изучения автотрофных растений как компонентов наземных биогеоценозов //Бюл.МОИП. Отд. биол. – 1980. – Т.85. – Вып.3. – С.64 – 80.
20. *Примак Р.Б.* Основы сохранения биоразнообразия/ Пер. с англ. – М.: НУМУ, 2002. – 256 с.
21. *Сидоренко В.К., Дмитренко П.В.* Основи наукових досліджень: Навч. посібник. – К.: Нац. пед. університет ім. М.П.Драгоманова, 1997. – 154 с.

22. *Ситник К.М., Брайон А.В., Гордецький А.В., Брайон А.П.* Словарь-справочник по экологии. – К.: Наук. думка, 1994. – 666 с.
23. *Смирнова О.В.* Структура травяного покрова широколиственных лесов. – М.: Наука, 1987. – 205 с.
24. *Сулей М.Е.* Введение // Жизнеспособность популяции: Природоохранные аспекты. – М.: Мир, 1989. – С.10 – 22.
25. *Царик Й.В.* Популяционная структура высокогорных сообществ Карпат: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. – Днепропетровск, 1991. – 43 с.
26. *Царик Й.В.* Урбанізація як фактор ісуляризації популяцій рослин / Урбанізація як фактор змін біогеоценотичного покриву: Матер. конф. Львів-Яремче, 21-23 вересня 1994р. – Львів: Академ. Експрес, 1994. – С.12 – 13.
27. *Царик Й.В.* Деякі уявлення про стратегію популяцій рослин // Укр. ботан. журн. – 1994. – Т.51. – №2. – С. 5-10.
28. *Чернова Н., Билова О.* Екологія. – К.: Вища школа, 1986. – 231 с.
29. *Яблоков А.В., Юсуфов А.Г.* Эволюционное учение. – М.: Высш.школа, 1989. – 335с.
30. *Grime J.P.* Plant strategies and vegetation processes. N.Y., 1979. – 222р.
31. *Mac Arthur J.W.* Environmental fluctuations and species diversity //Ecology and Evolution of Communities. – Belknap, Cambridge, Massachussetts, 1975. – P. 74 – 80.
32. *Mac Arthur R.H., Wilson E.O.* The Fheary of Island Biogeography. – Princeton, NI.: Princeton Universty Press., 1967.

33. *Pianka E.R.* On r- and K-selection // *Amer. Naturalist* – 1970. – Vol. 104. - P. 592 – 597.
34. *Smith F., May R.M., Pellow R., et. al.* How much do we know about the current extinction rate? *Trends in Ecology and Evolution* // *Evolution*. – 1993. – Vys. – P. 375-378.
35. *Whittaker R.H.* The design and stability of plant communities / *Unifying concepts in ecology*. – Hague:Wageningen, 1975. – P.169 – 181.

ОФІЦІЙНІ ДОКУМЕНТИ

1. Закон України “Про охорону навколишнього природного середовища”, № 1264, 25.06.1991 р.
2. Закон України “Про природно-заповідний фонд України”, № 2456-ХІІ, 16.06.1992 р.
3. Закон України “Про ратифікацію Конвенції про охорону біологічного різноманіття”, № 257\94-ВР, 29.11.1994 р.
4. Закон України “Про тваринний світ”, № 3041-ХІІ, 03.03.1993 р.
5. Закон України “Про рослинний світ”, № 561-ХІV, 09.04.1993 р.
6. Закон України “Про приєднання України до Конвенції 1979 року про охорону дикої флори та фауни та природних середовищ існування у Європі”, № 436/96-ВР, 29.10.1996 р.
7. Закон України “Про приєднання України до Конвенції про збереження мігруючих видів диких тварин”, № 535, 19.03.1999 р.

8. Закон України “Про загальнодержавну програму формування національної екологічної мережі України на 2000-2015 роки”, №1989-III від 21.09.2000 р.
9. Закон України “Про Червону Книгу України”, №2894-III від 13.12.2001 р.
10. Постанова Верховної Ради України “Про Червону Книгу України”, №2750-XII від 29.11.1992 р.
11. Постанова Верховної Ради України “Про концепцію збереження біологічного різноманіття України”, №493 від 12.03.1997 р.
12. Постанова Верховної Ради України “Про основні напрямки державної політики України в галузі охорони довкілля, використання природних ресурсів та збереження екологічної безпеки”, №188.98 ВР від 05.03.1998 р.
13. Національна доповідь про стан навколишнього природного середовища в Україні у 1999 році. Київ: Вид-во Раєвського, 2000 – 184 с.

Зміст

ПЕРЕДМОВА	4
<i>Розділ 1. Екологія. Популяційний і екосистемний підходи</i>	6
1.1. Популяційний підхід	9
1.2. Екосистемний підхід	9
<i>Розділ 2. Популяційна екологія, її завдання, значення.</i>	11
<i>Розділ 3. Динаміка популяцій</i>	26
3.1. Динаміка чисельності	26
3.2. Ріст чисельності популяції	27
3.3. Вживання популяції	31
3.4. Швидкість відновлення популяції	33
3.5. Обмежуючі фактори росту популяції	33
3.6. Фактори загрози існуванню популяцій	35
<i>Розділ 4. Взаємодія популяцій</i>	44
<i>Розділ 5. Уявлення про стратегію популяцій</i>	49
<i>Розділ 6. Популяція як одиниця охорони, експлуатації і управління</i>	66
6.1. Основні властивості мінімальної життєздатної популяції (МПЖ)	71
6.2. Управління популяціями	80
6.3. Охорона популяцій	82
6.4. Експлуатація ужиткових популяцій	86
6.4.1. Регуляція чисельності	87
6.5. Моніторинг популяцій	89
ПІДСУМОК	93
СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ	95
ОФІЦІЙНІ ДОКУМЕНТИ	98