

**МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ПОЛТАВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ ПЕДАГОГІЧНОГО УНІВЕРСИТЕТ
ІМЕНІ В. Г. КОРОЛЕНКА
ФАКУЛЬТЕТ ПРИРОДНИЧИХ НАУК ТА МЕНЕДЖМЕНТУ
КАФЕДРА БОТАНІКИ, ЕКОЛОГІЇ ТА МЕТОДИКИ НАВЧАННЯ
БІОЛОГІЇ**

**Навчальний посібник навчальної дисципліни
«Популяційна екологія»**



Полтава 2025 н.р.

РЕЦЕНЗЕНТИ:

Дерев'янка Т. В. – кандидат біологічних наук, доцент, завідувач кафедри біології, здоров'я людини та фізичної реабілітації Полтавського національного педагогічного університету імені В. Г. Короленка.

АЛЕКСЄЄВА С. В. – доктор педагогічних наук, старший науковий співробітник, головний науковий співробітник відділу дидактики Інституту педагогіки НАПН України.

УКЛАДАЧІ:

Дяченко-Богун М. М. – доктор педагогічних наук, професор, професор кафедри ботаніки, екології та методики навчання біології Полтавського національного педагогічного університету імені В. Г. Короленка.

Гомля Л. М. - кандидат біологічних наук, доцент, доцент кафедри ботаніки, екології та методики навчання біології Полтавського національного педагогічного університету імені В. Г. Короленка.

Шкура Т. В. - кандидат біологічних наук, доцент, доцент кафедри ботаніки, екології та методики навчання біології Полтавського національного педагогічного університету імені В. Г. Короленка.

Красовський В. В. – кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник, директор Хорольського ботанічного саду.

Рокотянська В. О. – кандидат сільськогосподарських наук, асистент кафедри ботаніки, екології та методики навчання біології Полтавського національного педагогічного університету імені В. Г. Короленка.

Сагайдак В. Р. - асистент кафедри ботаніки, екології та методики навчання біології Полтавського національного педагогічного університету імені В. Г. Короленка.

Навчальний посібник навчальної дисципліни «Популяційна екологія» призначені для студентів, які вивчають основи екології, зокрема процеси, що відбуваються на рівні популяцій. Лекції містять фундаментальні знання про структуру та динаміку популяцій, принципи їх функціонування та адаптації до змінюваних умов середовища.

У матеріалах розглядаються основні фактори, що впливають на розвиток популяцій, як біотичні, так і абіотичні, а також методи дослідження чисельності популяцій та їх взаємодії з іншими організмами в екосистемах. Окремо приділено увагу механізмам природного добору, конкуренції, симбіозу та іншим еколого-динамічним процесам.

Особлива увага в лекціях звернена на сучасні методи популяційної екології, зокрема використання математичних моделей для прогнозування змін у популяціях під впливом екологічних факторів і антропогенних впливів. Матеріали допомагають студентам глибше зрозуміти, як глобальні зміни, такі як зміна клімату, впливають на екосистеми і популяції організмів.

Конспекти лекцій є основою для формування наукових досліджень і розв'язання прикладних екологічних задач. Вони сприяють розвитку вміння критично аналізувати процеси, що відбуваються в популяціях, а також формуванню екологічного мислення, необхідного для вирішення екологічних проблем на різних рівнях.

Затвердила вчена рада Полтавського національного педагогічного
університету імені В. Г. Короленка
(протокол 8 від 03.02.2025 р.).

©ПНПУ імені В.Г. Короленка, 2025
©Дяченко –Богун М.М, Гомля Л.М., Шкура Т.В.,
Красовський В.В., Рокотянська В.О., Сагайдак В.Р., 2025

ЗМІСТ

ЛЕКЦІЯ 1	6
1.1 Завдання, об'єкт, предмет вивчення популяційної екології (демекології) . .	6
1.2 Популяційний аналіз та методи дослідження популяцій	7
1.3 Історичний аспект розвитку популяційної екології	10
1.4 Поняття популяції	12
1.5 Особливості популяцій рослин та тварин	16
Питання для контролю:	17
Література:	18
ЛЕКЦІЯ 2	19
2.1. Організація популяцій і способи їх формування.	19
2.2. Екологічна ніша.....	21
2.3. Взаємовідносини між популяціями.....	24
2.4. Стратегія рослин та тварин.	25
Питання для контролю:	30
Література:	30
ЛЕКЦІЯ 3	31
3.1 Розподіл особин у популяційному полі (просторова структура).....	31
3.2 Просторова структура популяцій	33
Питання для контролю:	36
Література:	36
ЛЕКЦІЯ 4	37
4.1 Вікова структура популяцій.....	37
4.2 Насіннева продуктивність.	40

4.3 Генетична структура популяцій.	41
4.4 Статева структура.....	42
4.5 Віталітетна структура.	44
Питання для контролю:	45
Література:	45
ЛЕКЦІЯ 5	46
5.1 Визначення вікової структури популяцій.....	46
5.2 Дослідження просторової структури.	48
5.3 Вивчення насінневої продуктивності.....	48
5.4 Дослідження віталітетної структури.....	49
5.5 Визначення стратегії видів рослин.....	50
Питання для контролю:	50
Література:	51
ЛЕКЦІЯ 6:	52
6.1 Характер розселення популяцій.	52
6.2 Розмежування популяцій. Ізоляційні бар'єри.	54
6.3 Розподіл популяцій у межах ареалу.	56
6.4 Динамічність меж ареалів. Типи розселення.	59
Питання для контролю:	61
Література:	62

ЛЕКЦІЯ 1

Популяційна екологія як напрямок біоекології.

План

- 1.1 Завдання, об'єкт, предмет вивчення популяційної екології (демекології).
- 1.2 Популяційний аналіз та методи дослідження популяцій
- 1.3 Історичний аспект розвитку популяційної екології
- 1.4 Поняття популяції
- 1.5 Особливості популяцій рослин та тварин

1.1 Завдання, об'єкт, предмет вивчення популяційної екології

Популяційна екологія — це науковий напрямок, що досліджує закономірності взаємозв'язків між організмами певного виду (або видів) та оточуючим середовищем, у результаті чого відбувається формування біосистем (популяцій), здатних до самовідновлення і розвитку.

Суть популяційної екології полягає в дослідженні особливостей процесів розмноження та смертності в популяціях, їх життєвості, характеру онтогенезу, способу підтримки, стійкості, типу стратегії через призму впливу екологічних факторів, що дозволяє оцінити перспективу майбутнього популяцій, розробити заходи, спрямовані на їх збереження.

Об'єктом дослідження є популяція.

Предметом досліджень популяційної екології є взаємодія організмів як однієї, так і різних популяцій з оточуючим середовищем.

Предмет популяційної екології не є специфічним і притаманним для такої дисципліни, як екологія, оскільки взаємодія окремих організмів чи видів або біоценозів не настільки відрізняється від того, що досліджується в обсязі популяцій. Тому окреслити коло специфічних завдань чи встановлених законів власне популяційної екології досить важко.

Популяційна екологія направлена розв'язувати різні проблеми, серед яких:

- чому ті чи інші популяції приурочені до відповідних ценозів?
- що обмежує поширення особин у популяціях?
- який фактор впливає на чисельність особин?
- прогнозування стану популяції при відомій динаміці чисельності?
- які екологічні фактори і як саме обумовлюють всі ці характеристики?

З*ясування даних закономірностей дозволять вирішити практичні проблеми охорони популяцій та видів в умовах наростання впливу антропогенного навантаження.

1.2. Популяційний аналіз та методи дослідження популяцій

У популяційному аналізі можна виділити шість його найважливіших складових:

1. Визначення вікових спектрів популяцій рослин. Вікові спектри розкривають співвідношення в популяціях особин різного онтогенетичного стану. Польова робота в цьому випадку містить у собі облік вікового стану конкретних особин на постійних чи тимчасових пробних площадках з підрахунком окремо кількості рослин по кожній віковій групі.

2. Визначення віталітетних спектрів популяцій рослин. Ця форма популяційного аналізу спирається на попередню оцінку віталітету окремих особин популяції. Із цією метою проводиться серія достатньо точних польових вимірювань та порівняно складна статистична обробка матеріалу. Спочатку в польових умовах реєструється широкий набір (не менше 20—40) морфометричних ознак особин (довжина, ширина, висота, вага окремих частин рослини). Нині цей процес ґрунтується на використанні персональних ЕОМ, що дає можливість оперативно та вірогідно одержувати віталітетні спектри популяцій і порівнювати їх між собою.

3. Щільність популяцій. Цей параметр відображає кількість особин на одиницю площі популяційного поля. При визначенні щільності популяцій існують специфічні труднощі, пов'язані з характером облікової одиниці. На

підставі інформації про щільність популяції повніше розкривається її ценотична роль та динаміка в просторі і часі.

Окрім зовнішніх чинників при визначенні щільності (особливо її високих показників) слід враховувати і такі моменти, як: занесення великої кількості насіння зовні, значні запаси життєздатного насіння у ґрунті, добру виживаність особин та ін.

4. Запас насіння, як і запас бруньок вегетативного розмноження, дає надзвичайно важливі відомості, необхідні для прогнозування чисельності рослин в угрупованнях. За здатністю створювати банки життєздатного насіння у ґрунті види рослин істотно різняться. Визначають величину запасів насіння в ґрунті шляхом відокремлення від субстрату, очищенням та пророщуванням.

5. Розміщення особин. На перших етапах популяційних досліджень до уваги бралось виявлення загальних закономірностей просторового розміщення особин на популяційних полях. Проте, більшої актуальності нині набуло визначення рівня і типу заповнення популяційного поля особинами, які мають різний віковий або віталітетний стан. У популяцій рослин, котрі в природних угрупованнях представлені сукупностями особин на різних етапах онтогенезу, спостерігається просторове варіювання особин різного віталітету. У вегетативно рухливих рослин ускладнює загальну картину просторового розміщення клонова структура популяційних полів.

6. Розмір популяції. Величина цього параметра є площа, яку займає той чи інший фітоценоз із приуроченою до нього певною популяцією.

Аналіз конкретних популяцій за вище наведених параметрах дозволяє встановити вплив на них екологічних факторів та оцінити фітоценотичний стан, оцінити ступінь подібності окремих видових популяцій між собою і прогнозувати їх поведінку на еколого-ценотичних градієнтах або в умовах антропогенних навантажень різного ступеня. Викладені вище матеріали свідчать, що система об'єктивних критеріїв оцінки популяцій розроблена достатньою мірою. Дані їх загальної оцінки, котрі можна широко

використовувати для популяційного аналізу в геоботаніці, звичайно, треба доповнювати залежно від виду рослини й особливостей фітоценозів, застосовуючи ті чи інші спеціальні прийоми.

Методи якими користується популяційна біологія рослин взаємозв'язані математичні методи та методи математичного моделювання процесів (розрахунки, побудови графіків, статистична обробка матеріалу).

цитогенетичні методи. Застосовуються з метою вивчення хромосомних перебудов, які спричиняють збільшення або втрату генів – (дуплікація – подвоєння частини хромосоми, делеція – втрата частини хромосом, інверсія – поворот частини хромосоми на 180^0 , транслокація – відірвана ділянка хромосоми може приєднатися до не гомологічної хромосоми). Часто у популяціях рослин спостерігається збільшення числа хромосом кратне галоїдному набору (поліплоїдія): $3n$ – триплоїд, $4n$ – тетраплоїд, $5n$ – пентаплоїд, $6n$ – гексаплоїд.

— морфометричні методи. Визначаються кількісні показники.

— ембріологічні методи. Застосовують при вивченні внутрішніх біологічних ізоляційних бар'єрів, які контролюють запліднення. Ці внутрішні бар'єри відомі під назвою «несумісності та нежиттєздатності гібридів».

— методи фенетики. Фенетика вивчає у популяціях морфологічні, екологічні, фізіологічні, біохімічні та інші ознаки, що одержали назву «фенів». На відміну від фенотипних модифікацій, які не успадковуються, під фенами розуміють ті ознаки, що детермінуються придбаним генетичним матеріалом, можуть бути спадковими. Фени можуть використовуватися як маркери генотипу, вони легко визначаються в природних популяціях. Морфологічні та інші маркери можна використати для визначення об'єму і меж популяцій. Як правило, фени концентруються в певних елементах рельєфу, на підставі чого доведено існування просторової спряженості частоти фенів із ландшафтною диференціацією ареалів популяцій.

- морфологічні методи. Спрямовані на ідентифікацію різноманітних морфологічних особливостей і точний їх облік. Існує проблема з'ясування облікової одиниці у рослин, оскільки умови середовища спричинюють значні зміни життєвості організмів, що призводить до відхилень від нормального ходу онтогенезу, до його поліваріантності, змін у розмноженні та способах відновлення популяції.
- польові (маршрутні, стаціонарні).
- інтродукційні. Досліджується особини відповідного виду в умовах культури.

1.3. Історичний аспект розвитку популяційної екології

Термін популяція став використовуватися в біологічній літературі на початку ХХ століття. В 1903 році відомий датський генетик і селекціонер В. Іогансен охарактеризував популяцію як сукупність біотипів, тобто груп особин, що мають однаковий генотип. У подальшому під популяцією генетики стали розуміти групу особин, спадковість яких об'єднана на основі вільного схрещення.

Пізніше до вивчення популяцій звернулись екологи.

У 30-х роках сформувалась нова галузь екологічної науки — популяційна екологія. Основоположником її слід вважати англійського вченого Ч. Елтона. У своїй книзі «Екологія тварин» (1927) Елтон переключав увагу з окремого організму на популяцію як одиницю, яку слід вивчати самостійно, оскільки на цьому рівні виявляються свої особливості екологічних адаптацій і регуляцій. Центральними проблемами популяційної екології стали проблеми внутрішньовидової організації і динаміки чисельності.

Беручи до уваги латинське слово “populus” – населення, від якого виник термін, дано визначення популяції як частини населення виду, що займає певну територію.

На початкових етапах формування популяційної біології ботаніки не займалися вивченням популяцій, вважаючи їх об'єктом вивчення генетики, у

той час як зоологи приділяли цій проблемі неабияке значення. Але згодом, стрімко почала розвиватися саме популяційна екологія рослин.

У розвиток популяційної екології значний внесок зробили М. О. Сєверцев, М. П. Наумов, праці яких багато в чому визначають сучасний стан цієї галузі науки. Дослідження популяцій у рослин започатковано працями Е.Н. Сінської (1948), яка багато зробила для з'ясування екологічного і географічного поліморфізму видів.

В.М. Сукачов і К.М. Завадський на сторінках «Ботанічного журналу» дискутували про внутрішньовидові відношення, але з позиції чисельності (щільності) та її екологічного значення.

А.А. Уранов вніс значний вклад у розробку методів вивчення онтогенезу рослин. У великому життєвому циклі він виділив періоди та онтогенетичні стани особин.

Уперше найбільш детально проаналізований склад популяцій Т.А. Работновим. Він розробив методики вивчення структури популяції, та розподілив популяції на типи (інвазійні, нормальні, регресивні). Запропонував принцип виділення популяцій, під якими розуміють групу особин виду, що входять до складу одного фітоценозу. «Будь-який вид, якщо він зустрічається у декількох угрупованнях, то представлений у них різними популяціями». Розробив методику вивчення саме ценопопуляцій.

В 1964 році А.А. Корчагін запропонував для визначення популяцій у вузькому конкретному понятті термін «ценозна популяція» (ценотична популяція) або ценопопуляція. Тобто цей термін є відображенням принципу виділення популяцій за відповідним ценозом.

У рамках екологічного підходу спосіб відокремлення популяцій, запропонований Т.О. Работновим має різне значення у ботаніці та зоології. Проведення меж зоологічних популяцій по кордону угруповань має значні складності, так як більшість тварин хоч і залежать у своєму розподіленні від фітоценозів, але із легкістю можуть порушити їх.

Нині популяцію розглядають як генетичну відокремленість особин одного виду.

Іншим важливим напрямком розвитку популяційної екології є уявлення про типи стратегій, незалежно розроблені Л.Г. Раменським (1928) та Ж. Граймом (1979). Паралельно з цим виникла ідея про r- та K форми добору (MacArthur, Wilson, 1967), що тісно пов'язує екологічні дослідження з математичними моделями росту популяцій.

У подальшому К.А. Малиновський розробив методи досліджень, якими користується популяційна біологія рослин (цитогенетичні, морфологічні, методи фенетики) та розподілив популяції за характером розселення (1986).

На сучасному етапі розвитку популяційної екології удосконалюються методи вивчення насінневої продуктивності Ужгородськими дослідниками, зокрема І.В. Вайнагієм. Дослідженням та розробкою методик визначення віталітетної структури займається Ю.А. Злобін (Сумський ун-т).

1.4. Поняття популяції

У загальних рисах під популяцією розуміють реально існуючу у природі групу організмів одного біологічного виду, яка займає певну територію та відрізняється наявністю серед цих організмів функціональних зв'язків та спільності структур. Усі живі організми в природі існують лише у формі популяцій.

Популяції (за О.В. Яблоковим) – це мінімальна, самовідновна група особин одного виду, яка утворює самостійну генетичну систему, протягом тривалого часу населяє певний простір та, відповідно, ізольована від інших різними бар'єрами.

Як і більшість понять екології, термін «популяція» неоднозначний. Спеціалісти різного профілю, виділяючи популяції у природі, користуються різними критеріями.

У генетиці обов'язковою умовою виділення окремої популяції є наявність вільного обміну генами між усіма особинами даної популяції, що забезпечує спільність генофонду. Такі популяції називають менделівськими. Вони невеликі за розмірами. Але існують види, для яких панміксія не завжди характерна і існує багато винятків –

апоміксис – зародок і насіння розвивається без подвійного запліднення;

партеногенез – з незаплідненої яйцеклітини (галоїдної – дурману, тютюну; диплоїдної – кульбаб, приворотнів, нечуйвітру);

апогамія – з к-н синергід і антипод, клітин ендосперму (подорожник ланцетолистий)

апоспорія – з диплоїдних покривів насінного зачатку (цитрусових, розоцвітих).

Виключно вегетативне розмноження наявне у лепехи, елодеї канадської. Для багатьох тварин характерні «стійкі шлюби» і вільне схрещування відсутнє. Тому сьогодні умова обов'язковості панміксії знята, йдеться про тривалість існування популяції без контактів з іншими популяціями.

Генетики уникають широкого вживання терміну «популяція», якщо не переконані в такій генетичній повноцінності певної групи, що здатна протидіяти впливу інбридингу. Тобто популяція має включати набір особин з такою генетичною мінливістю, гетерозиготністю, яка б протидіяла можливості утворення гомозигот зі зниженою життєздатністю. Водночас відомі випадки широких ареалів певних видів, що характеризуються низькою генетичною мінливістю (гепарди).

У рослин при вітрозапиленні та при запиленні комахами пилок розноситься, як правило, на невеликі відстані. У вітрозапильних чагарників та дерев вона не перевищує 100-150 м. Пилок ентомофільних рослин комахи можуть розносити на відстань не більшу за 1-3 км, але звичайно взяток береться в радіусі всього кількох сотень метрів. Невеликими є й шлюбні території тварин. У менделівських популяціях особини теоретично мають бути

повністю ідентичними. Але звичайно цього не відбувається. Така ідентичність має місце лише тоді, коли живі організми розмножуються нестатевим шляхом або автогамно. Так формуються популяції кореневищної рослини пирію, гермафродитних тварин типу паразитичного цїп'яка або партеногенетичних скельних ящірок.

У ботаніці критерієм виділення популяції служить її розміщення у межах певного біоценозу. Такі популяції називають цефотичними. Розміри ценопопуляцій можуть бути різними. У невеликих ценозах вони незначні, а в монотонно-однорідних типу тайгового лісу можуть охоплювати території в сотні та тисячі гектарів і складатися з багатьох мільйонів особин.

На одній території (ценозі) можуть формуватися генетично різнорідні популяції (диплоїди, тетраплоїди, гексаплоїди), що не схрещуються, але візуально не відрізняються між собою. Якщо з позиції генетики це різні популяції, то з погляду екології (ботаніки) – одна. Є протилежні приклади, коли на різних етапах онтогенезу організм змінює не тільки територію, але й тип екосистеми (ценозу) (личинки комарів живуть у воді, а дорослі комарі – у повітрі, іржасті гриби змінюють господаря: листя барбариса весною – пшениця влітку).

Кожна популяція може бути охарактеризована певними ознаками – популяційними параметрами. Основні з них:

- а) чисельність - загальна кількість особин, що входять до складу даної популяції,
- б) щільність – кількість особин, що припадає на одиницю території або одиницю об'єму простору, який займає популяція,
- в) народжуваність – число нових особин, що з'явилися за одиницю часу у результаті розмноження,
- г) смертність – кількість особин, що відмирають у певний проміжок часу,
- д) приріст популяції - співвідношення між народжуваністю та смертністю.
- е) темп росту – середній приріст за одиницю часу.

Критеріями виділення популяції виступають:

- а) наявність ареалу і відповідної множини;
- б) можливість самовідновлення;
- в) можливість обміну генетичним матеріалом у групі;
- г) наявність і характер бар'єрів.

Якщо якийсь вид представлений однією особиною (до того ж певної статі), то він не може розглядатися як популяція, оскільки його майбутнє в даному місці не лише не відоме, а взагалі сумнівне. Крім того, така особина не розкриває нам ні екології, ні специфіки розподілу (групування), ні територіальної вираженості, тому ми не можемо розглядати індивид як популяцію. Популяція – це завжди множина.

Нерідкими є випадки, коли в даних конкретних умовах вид не відновлюється. Наприклад, в сосново-букових лісах молодий підріст світлолюбної сосни не може формуватися під густим наметом бука. В майбутньому в ході сукцесії сосна зникне з деревостану і зміниться буком, проте існуючі насадження сосни в таких лісах ми маємо розглядати як популяцію. Якщо бук вирубати, то у сосни з'явиться здатність до самовідновлення саме на цьому місці.

За здатністю до самовідтворення виділяють такі популяції:

1. **Незалежні** – популяції мають досить високий потенціал розмноження завдяки чому постійно оновлюються без надходження представників видів із зовні.
2. **Напівзалежні** – можуть існувати як в результаті розмноження власних особин так і при можливому надходженні осіб із зовні, що сприяє поліпшенню популяції.
3. **Залежні** – розмноження у середині таких популяцій не компенсує витрат, тому вони можуть існувати лише при надходженні осіб із зовні (сусідніх популяцій).

4. **Періодичні** – популяції з'являються в незаселених біотопах у продовж певного періоду, що пов'язано з тимчасовим виникненням сприятливих умов середовища.

5. **Геміопопуляції** – мають яскраво виражену відмінність життєвих вимог у різних фазах життєвого циклу (гусінь – доросла комаха, личинки комара – імаго).

1.5 Особливості популяцій рослин та тварин

Між популяціями рослин та тварин існує чимало глибоких відмінностей. У рослин найважливішими є нерухомий спосіб життя та відсутність в багатьох видів чітких меж між окремими особинами.

У тварин, завдяки рухомості, існує можливість вибору місця проживання та розмноження. Це може знімати стреси, викликані несприятливим впливом екологічних факторів, дефіцитом ресурсів чи локальним переселенням, шляхом міграції. Рослини таких можливостей не мають. Вони реагують на стресові фактори іншим чином – пластичністю розмірів та форм. Це забезпечує сам принцип організації їх тіла з модулів, тобто пагонів.

Для забезпечення генеративного розмноження рослин потрібні посередники, які забезпечують транспорт як гамет до місць запилення, так і насіння до місць їхнього майбутнього проростання. У тварин розмноження є процесом індивідуальним, і на цей період материнські особини, максимально ізолюються, скорочують свою екологічну нішу. Діє широкий набір форм турботи про потомство.

Особина в царстві тварин (за винятком лише небагатьох форм, наприклад, коралів) — це завжди гамет, тобто безпосередній продукт злиття гамет. У рослин це не завжди так.

Характеристика особливостей рослин та тварин, зумовлених їхніми відмінностями на популяційному рівні

Рослини	Тварини
Межі особин не завжди чітко визначені, як структурні елементи популяцій	Межі особин чітко визначені.
Мають, як правило, необмежений ріст за рахунок меристем, що зберігаються протягом усього життя і призводять до перестання фітосом даної популяції	У більшості випадків (ссавці, комахи) завершують ріст у фазі репродуктивної зрілості або раніше, що забезпечує стабільність біомаси у популяції
Мають модульну структуру, при якій елементами тіла виступають пагони	Модульна структура відсутня
У певному віці особини можуть відлізтися одна від одної за розмірами	Однакові особини мають практично однакові розміри
Щільність популяції зберігається протягом періоду існування особин, що входять до її складу, змінюючись лише	Щільність популяції сильно змінюється в часі внаслідок міграції особин.
Зовнішні фактори неоднаково впливають на різні особини популяцій через відмінність у розмірах та екологічні ніші	Зовнішні фактори по-різному впливають на особини однієї вікової групи лише за умов їхньої фенотипічної або генетичної
У зв'язку з прикріпленим способом життя рослин для них важливими є онтогенетичні адаптації до екологічних та біотипів, не вдаючись до морфогенетичних	Здатність до міграцій дозволяє тваринам уникати небажаних (несприятливих) біотипів, не вдаючись до морфогенетичних
Заселення популяційного поля в ряді випадків здійснюється за рахунок «насінневих банків», що зберігаються в	Резервні групи такого типу відсутні.
Відсутня активна турбота пре потомство.	Є численні форми турботи пре потомство.

Питання для контролю:

1. Опишіть завдання, об'єкт, предмет вивчення популяційної екології (демекології).
2. Розкрийте поняття популяційний аналіз та методи дослідження популяцій
3. Опишіть історичний аспект розвитку популяційної екології

4. Охарактеризуйте поняття популяції

5. Доведіть особливості популяцій рослин та тварин

Література:

1. Григора І.М., Соломаха В.А. Основи фітоценології. К. : Фітосоціоцентр, 2000. 240 с.

ЛЕКЦІЯ 2

Внутрішньо популяційна диференціація особин та їх зв'язки на між популяційному рівні

План

2.1. Організація популяцій і способи їх формування.

2.2. Екологічна ніша.

2.3. Взаємовідносини між популяціями.

2.4. Стратегія рослин та тварин.

2.1 Організація популяцій і способи їх формування

У межах популяцій виділяють такі складові: біотики, морфоекологічні групи, екоелементи та елементарні популяції.

Біотики — це найменш значуща група генетично ідентичних організмів, які самостійно не відновлюються, бо не мають спадкових ознак. Такими групами є гомозиготи домінантні або рецесивні та гетерозиготи. Вони виділяються на основі аналізу хромосом, але, оскільки внаслідок розмноження відбувається їх вільне схрещування і зміна комбінацій, вони не можуть постійно існувати тривалий час в популяції, а змінюються в результаті обміну хромосомами.

Морфо-біологічні групи — це групи індивідумів, які морфологічно не відрізняються від інших, але мають специфічні риси розвитку, екологічні відмінності. Залежно від причин і форм таких груп виділяють:

- феногрупи, що відрізняються за ритмом розвитку, часом проходження певних стадій; скоростиглі, довго стиглі, проліска у нас і за поляр*ї.
- ценогрупи — відіграють різну роль в складі ценозів (домінуючу чи підпорядковану); проліска сибірська у наших лісах і грабових
- едафогрупи — комплекси, що зростають на різних грантах. Проліска на пісках і чорноземах.

Класи віталітетів, по суті є морфо-біологічними групами.

Екоелементи (екотипи) — найбільша складова популяції. Це групи індивідумів, що відрізняються за морфологічними і фізіологічними (ритм росту та розвитку) ознаками, відношенням до екологічних факторів, що є **спадково закріпленими**. Наявність екоелементів допомагає простежити формування пристосувань у популяціях до використання різних екологічних ніш.

- кліматичні (географічні екотипи) – відмінність морфоструктур і феноритмів у особин одного виду (різні популяції) із різних географічних чи кліматичних регіонів (едельвейс із високогір та передгір'їв, сосна із Кольського п-ва, Криму і рівнини).
- едафічні екотипи. Деякі злакові трави (грястиці, тимофіївки) у природних умовах на дерново-лучних грантах та культурі – на мінеральних і болотних ґрунтах мають відмінні анатомо-морфологічні особливості, врожайність, темпи росту.
- ценотичні екотипи – зміни обумовлені впливом ценотичних факторів. Прикладами можуть бути прямостояча, розпростерта і проміжна форми конюшини гібридної. Ценотичний екотип агроценозів – рижій посівний, часто дичавіє і засмічує поля. Має ряд екотипів: у посівах льону створює льоновий екотип – формується насіння подібне до насіння льону за розмірами, формою, забарвленням, схожістю.

Модифікації, екади – відхилення від типового розвитку фенотипу, спричиненого порушенням нормального комплексу умов існування. Зміни виникають у всіх особин популяції. Проте ознаки не закріплені генетично. Особини у популяціях певних видів характеризуються тільки йому притаманною модифікаційною мінливістю, мають власні межі реакції на зміну умов навколишнього середовища. Болотна форма сосни, зміна крони дерев у навіюваних частинах. Виділяють едафічні і кліматичні екади.

Елементарна популяція — це сукупність особин виду, що займають невелику однорідну ділянку, в межах якої можливе вільне схрещування.

На відміну від попередніх категорій **ценопопуляція**, має такі атрибути, як ареал, екологічна специфіка, тобто виступає не тільки функціональною чи морфологічною, а й територіальною екологічною складовою популяції. Це виявилось настільки зручним, що в геоботаніці фактично працюють саме з даною категорією, а більшість дослідників розглядають ценопопуляцію як власне популяцію, оскільки такі сукупності організмів суттєво відрізняються у різних екосистемах, як і їх роль.

Приклад різних ценопопуляцій. В ялинових лісах Карпат популяція чорниці формує невисокі зарості – до 20 см, має незначне плононошення в затінених умовах. На освітлених вирубках чорниця досягає висоти до 70 см, рясно плононосить, має вищу щільність – по суті, виступає едифікатором по відношенню до інших видів. За межами ценозів легше фіксуються межі, розміри, щільність популяцій окремих видів.

Популяція формується завдяки **розмноженню** організмів **різними способами**. Якщо розмноження відбувається статевим способом, то популяція формується за рахунок унітарних організмів (гаметів), наприклад, у горицвіта весняного. При цьому схрещування між організмами може бути вільним (панміктична популяція) або відбуватися шляхом самозапилення чи самозапліднення (автогамна). При вегетативному розмноженні популяцію формують модулярні організми (рамети), як у плавуну. Таке розмноження відбувається за рахунок розростання кореневищ, стolonів або партикуляції, в результаті чого розвиваються парцели, в яких організми поєднані між собою. Подальший розвиток призводить до їх відособлення, утворення клонів, система яких формує **клональну** популяцію.

2.2. Екологічна ніша.

Кожна популяція може бути охарактеризована екологічною нішею, яка є функціональним поняттям. Вона є тим діапазоном умов, за яких живе та відтворює себе популяція. При цьому екологічна ніша сприймається не як обсяг

фізичного простору, а як характеристика популяції стосовно всієї системи абіотичних та біотичних факторів, за яких вона може існувати.

Термін "екологічна ніша" запропонував Ж. Гріннел (1917) для оцінки екологічної амплітуди кількох факторів, за якими конкурували каліфорнійські пересмішники. У 1934 р. Г. Гаузе сформулював принцип виключення, згідно з яким види, що займають одну і ту ж нішу вступають в конкурентні відношення. Чим подібнішими є екологічні ніші, тим сильніші конкуренція і витіснення одного виду іншим, тому види з однаковою екологічною нішею співіснують в одному екотопі не можуть.

Прикладом, можуть бути дослідження Т. Шенера ящірок роду *Apoelis* що жили на маленькому (8 км²) острові (Багамські о-ви) з рівним рельєфом і бідною рослинністю. Т. Шенер дав кількісну оцінку популяції за шістьма параметрами:

- 1) тип рослинності, у якому зустрічається кожен вид;
- 2) діаметр гілок, де вони сидять, і висота їх розташування над землею;
- 3) забарвлення кори гілок;
- 4) період знаходження серед листя;
- 5) розмір жертв, якими живиться ящірка;
- 6) види жертв.

Хоча між всіма дослідженими видами і спостерігались певні перекриття за вказаними шістьма ознаками, але кожен вид відрізнявся від іншого новими потребами. Наприклад, *A. sagrei* – частково наземний вид, його особини часто відпочивають на маленьких гілках поблизу поверхні, *A. distichus* надає перевагу стовбурам і великим гілкам дерев, *A. angusticeps* – невеликим гілкам, розташованим високо над землею, *A. carolinensis* – листкам і гілкам, які є поруч. Ящірки живляться різними комахами, павуками, плодами, а розмір їжі залежить від розміру голови – чим більші ящірки, тим більші об'єкти вони споживають і діапазон їжі у них ширший. *distichus* (середня довжина голови становить 12,6 мм) живиться комахами, *A. sagrei* (14,4) – плодами, *A. angusticeps*

(15,7) та *A. carolinensis* (18 мм) потребує різноманітної їжі. Якщо одні види роду переважають в одному типі угруповань, то другі в іншому. *A. Angusticeps* і *A. carolinensis*, що потребують однакової дієти живуть в різних місцях. Тобто, якщо вини споживають один ресурс, то мають бути розділеними в просторі і часі, таким чином кожен із видів займає різні екологічні ніші.

Встановлено, що процес диференціації ніш має підпорядковуватися трьом принципам Гаузе:

- 1) якщо дві популяції у біоценозі займають одну і ту ж нішу, то одна із них має елімінувати;
- 2) процес диференціації ніш знижує конкуренцію;
- 3) у біоценозі складається система відношень, диференційованих за нішами видових популяцій, причому процес посилення позитивних взаємодій відбувається швидше, ніж посилення конкуренції за умови середовища.

Виділяють фундаментальну екологічну нішу, яка відповідає потенційним можливостям виду, та реалізовану екологічну нішу, що охоплює ту амплітуду умов, яка доступна виду за присутності його конкурентів. Реалізована ніша, як правило, тією чи іншою мірою менша за фундаментальну.

Співвідношення між екологічними нішами різних популяцій можуть бути дуже різноманітними – від майже повного збігу екологічних ніш до повного розмежування. Двом різним популяціям з однією й тією ж нішею разом уживатися важко.

Диференціювання за екологічними нішами є дуже важливим механізмом утворення угруповань рослин і тварин. Воно забезпечує співіснування видів в одному і тому ж біоценозі. Видове різноманіття завжди вище тоді, коли процес диференціації ефективний, що спостерігається в мозаїчних багатих біоценозах. У тварин механізм диференціації за екологічними нішами часто буває досить сильним. Рослини, навпаки, часто мають подібні екологічні ніші. Але й тут завжди є диференціація: з метою пом'якшення конкурентної боротьби за обпилювачів види можуть займати різні яруси або цвісти у різний час.

При конструюванні штучних біоценозів урахування процесу диференціювання за екологічними нішами забезпечує створення стійких угруповань та отримання більшої кількості біопродукції. Для забезпечення високих та стабільних врожаїв зеленої маси практикують посіви суміші трав та бобових (наприклад, конюшина та тимофіївка), де рослини суттєво диференційовані за різними екологічними нішами: бобові споживають в основному фосфор, злаки – азот, немає конкуренції за опилувачів.

Слід розрізняти поняття екотоп, біотоп та екологічна ніша. Сукупність дії всіх факторів в одній точці (місцевості) характеризує **екотоп**, або місцезростання. (Вид займає різні екотопи, а популяція відносно однорідний. Відносність проявляється, наприклад у буковому лісі (популяції), де з одного боку можуть визначатись заплавою річки, з іншого – сільськогосподарськими угіддями, полями, з третього – сосновими лісами, а з четвертого – штучними насадженнями інтродукованих порід тощо.)

Біотоп, – це є конкретне місцезростання виду.

2.3. Взаємовідносини особин у популяціях одного виду та між особинами інших популяцій.

Взаємовідносини між видами рослин і тварин складають широкий спектр взаємодій – від несприятливих до взаємодопомоги.

У співіснуванні популяцій перш за все виділяють – **конкуренцію** – боротьбу за певні ресурси. Кожна окрема популяція зазнає з боку всіх інших популяцій біоценозу сумарний конкурентний тиск. Цей ефект називають дифузною конкуренцією.

На формування такого погляду великий вплив мали класичні досліді Г.Ф. Гаузе (1934), який сформував принцип конкурентного виключення. (у прісних водоймах один вид ряски *Lemna gibba* витісняє інший вид ряски *L. polyrrhiza*).

Існують механізми забезпечення співіснування популяцій різних видів. Види використовують різні ресурси, та якщо характер необхідних їм ресурсів однаковий,

то вони використовують їх у різний час. Зокрема відбувається розподіл хижих тварин на нічних та денних.

Оскільки найбільша потреба в ресурсах у всіх рослин припадає на період цвітіння, у популяції різних видів рослин, що ростуть разом, саме цвітіння розмежовується в часі. Такий же механізм робить менш гострою конкуренцію за запилювачів. Пом'якшує конкурентні взаємовідносини територіальність у тварин та ярусність у рослин: простір поділяється так, ще співіснуючі конкуренти використовують різні його ділянки.

Важливим елементом у співіснуванні популяцій є принцип послуга за винагороду – **симбіоз**: мутуалізм, протокооперація, коменсалізм). Між багатьма популяціями складається екологічний баланс, вони виявляються потрібними одне одному (квіткові рослини і комахи-запилювачі, тля-мурахи).

Алелопатія. Паразитизм. Хижацтво. Аменсалізм.

2.4. Стратегія рослин та тварин.

Визначається на основі типів поведінки популяції щодо зміни екологічних чинників. Виділяють три типи стратегій (узагальнив Б.М. Міркін). Ценотипи Л.Г. Раменського.

- 1) **Віоленти**, або силовики «леви» – види, які своїм впливом визначають поведінку інших видів. Здебільшого їх пригнічують, завдяки своїй високій енергії життєдіяльності й повноті використання середовища (рослини – едифікатори, домінанти, тварини – хижаки).
- 2) **Патієнти**, або пристосуванці – «верблюди», що відрізняються своєю витривалістю і живуть у граничних екстремальних умовах, таким чином уникаючи конкуренції (напр.у тріщинах скель аспленій, білотка альпійська, на солончакових ґрунтах, солонець європейський, на пісках – осока колхідська; у тварин це верблюд, степова черепаха).
- 3) **Експлеренти**, або наповнювачі – «шакали», котрі швидко розмножуючись заповнюють вільні еконіші, але так само швидко

зникають при посиленні конкуренції. (Бур'яни – лобода, щиреця, осот польовий, миша домова, заєць-русак, ховрахи.

Інші дослідники, Макартур, Мур, Піанка розділили стратегії за величиною затрат ресурсів на дві групи

Конкурентів (К-стратегів) і **рудералів (R-стратегів)**. Види конкуренти живуть у порівняно стабільних умовах середовища, а види-рудерали – в мінливих, нестабільних. Поділ живих організмів за двома типами стратегії не завжди відповідає дійсності. Багато видів з різних місцезростань мають ознаки, за якими їх неможливо зарахувати до якогось одного з двох типів стратегії.

Найповніше уявлення щодо типів стратегії міститься у працях Дж. Грайма, який також висунув концепцію трьох типів стратегії (в основі вплив **стресу і порушення**) і виділив:

Конкурентний (К-тип), стрес-толерантний (S) і рудеральний (R). Він назвав ці типи стратегії первинними.

Види першого типу стратегії здебільшого здатні протистояти конкуренції й досягають оптимальної продуктивності в оптимальних умовах (**слабкий стрес і слабе порушення**). Тобто характеризуються максимальною інтенсивністю процесів життєдіяльності й здатністю впродовж тривалого часу утримувати територію.

Види другого типу стратегії характеризуються низькою швидкістю росту й низькою продуктивністю, вони здатні тривалий час існувати в несприятливих для життя місцезростаннях, в яких діє **сильний стрес** і слабкі порушення.

Види третього типу стратегії, завдяки інтенсивному росту й значній продукції, максимально швидко освоюють сильно порушені, але сприятливі для життя місцезростання, термін утримання території мінімальний. Вони існують в умовах **слабкого стресу й сильних порушень**.

Але у природі реально існують види, яким властиві ознаки різних типів стратегій, що не дає змогу зарахувати їх до якогось одного з трьох виділених

первинних типів. Тоді Дж. Грайм запропонував виділяти поруч із первинними також вторинні типи. K-R, S-R.

Ценотипи Л.Г. Раменського збігаються з типами первинних стратегій Дж. Грайма. Відмінності – типи стратегій Грайма можна застосовувати в широкому спектрі еколого-ценотичних ситуацій, а класифікація ценотипів спрямована на виявлення у фітоценозах видів, які відрізняються за домінуванням.

О.В. Смирнова систему ознак за якими можна виділити типи стратегії. Основними з них є (на індивідуальному рівні)

- 1) Час проходження онтогенезу і тип відновлення.
- 2) Здатність переходити в стан вторинного спокою.(Вимушений спокій.

Характеризується сформованими зачатками вегетативної і генеративної систем, готовністю особин до розвитку надземної частини).

- 3) Типи вегетативного розмноження й розростання, швидкість захоплення території.

4) Репродуктивна здатність

5) Біомаса, її середньорічний приріст

6) Площа листової поверхні

На популяційному рівні

- 1) структура і розвиток клонів
- 2) запас діаспор у ґрунті
- 3) тип само підтримання
- 4) тип вікової і просторової структур
- 5) максимальна екологічна щільність

Для кожного з типів стратегій властива своя плеяда диференційних ознак.

Конкурентному типу: максимальний середньорічний приріст біомаси, велика біомаса, тривалий час процесів росту й утворення нових структур за вегетаційний сезон, висока потенційна і фактична продуктивність насіння й вегетативних зачатків, тривалий час існування на зайнятій території, створення

суцільного фітогенного поля за рахунок дифузної або компактно-дифузної структури.

Стрес-толерантний тип – невеликий середньорічний приріст біомаси, низька інтенсивність і нетривалий час процесів росту та утворення нових структур, низька потенційна та фактична продуктивність насіння, здатність переходити і тривалий час існувати у стані вторинного спокою, тривалий або максимальний час існування елементів популяції на зайнятій території й тривалий час повного онтогенезу, утворення компактних або слабо дифузних клонів, мала вегетативна рухливість або її повна відсутність(вуса суниць).

Рудеральний тип – максимальна репродуктивна здатність і ранній початок насіннєвого або вегетативного розмноження, максимальна потенційна продуктивність насіння або вегетативних зачатків, максимально довгий час процесів росту й новоутворень у надземній і підземній сферах упродовж вегетаційного періоду, максимальні темпи росту і розвитку у молодому віці, мінімальний час існування елементів на зайнятій території в активному стані, або мінімальний час повного онтогенезу, лабільний віковий склад популяцій.

У тварин стратегії життя пов'язані з життєвою формою. Життєві форми тварин відбивають умови їх життя і способи живлення. За Д.М. Кашкаровим (1945) основні групи життєвих форм у тварин такі:

I. Плаваючі

1. Водні:

- а) нектон;
- б) планктон;
- в) бентос.

2. Напівводняні:

- а) такі, що пірнають;
- б) такі, що не пірнають;
- в) такі, що добувають їжу у воді.

II. Риючі

1. Все життя проводять під землею.

2. Виходять на поверхню для харчування.

III. Наземні

1. Такі, що не роблять нір:

а) ті, що бігають;

б) ті, що стрибають;

в) ті, що повзають.

2. Такі, що роблять нори:

а) ті, що бігають;

б) ті, що стрибають;

в) ті, що повзають.

3. Тварини скель.

IV. Такі, що лазять по деревах

1. Ті, що не сходять з дерев.

2. Ті, що залазять на дерева подеколи.

V. Повітряні форми

1. Такі, що добувають їжу в повітрі.

2. Такі, що видивляються їжу з повітря.

Тварини різних систематичних груп часто мають подібну життєву форму тоді, коли спосіб їх життя і живлення виявляється подібним. Так, подібну будову тіла мають азіатський тушканчик і австралійський кенгуру, азіатський сліпець і африканський златокріт. Великий вплив на життєву форму має спосіб пересування. Органи руху бігаючих і стрибаючих тварин зовсім рівні, в останніх сильно розвинені задні кінцівки при сильній редукції передніх. Подібною формою тіла відрізняються тварини, що живуть у воді. У комах спостерігається різка зміна життєвих форм залежно від фази індивідуального розвитку. У комах з повним перетворенням личинки та імаго ведуть рівний спосіб життя і переважно по-різному живляться.

Питання для контролю:

- 1.Опишіть організацію популяцій і способи їх формування.
- 2.Дайте визначення екологічної ніші.
3. Поясніть взаємовідносини між популяціями.
4. Розкрийте стратегію рослин та тварин.

Література:

Григора І.М., Соломаха В.А. Основи фітоценології. К. : Фітосоціоцентр, 2000.
240 с.

ЛЕКЦІЯ 3

Структура популяцій

План

3.1 Розподіл особин у популяційному полі (просторова структура).

3.2 Основні форми організації популяцій тварин.

3.1 Просторова структура популяцій.

Характеризується поняттями **розміру, чисельності, щільності та константності.**

Розмір популяції залежить від внутрішніх і зовнішніх факторів. До числа **внутрішніх** належить об'єкт досліджень, тобто **розміри індивідів**. Чим меншим він є, тим більша ймовірність розмежування груп індивідів, а значить менший розмір популяції: так, популяції мікроорганізмів (наприклад інфузорій) розділяють за характером зміни локальних мікроекотопів (калюж), тоді як популяція слимаків буде більшою, а білок — ще більшою.

Розмір популяції залежить від **характеру рухливості організмів** — мігрування нащадків, що забезпечує розмноження. Для статичних організмів, насіння яких далеко не розноситься, більшою є ймовірність мати популяцію менших розмірів, ніж у рухливих.

До числа **зовнішніх факторів**, що визначають розміри популяцій, відносять екологічну однорідність екотопу, характер і силу бар'єрів, наявність відповідних ресурсів для розвитку виду, конкуренцію.

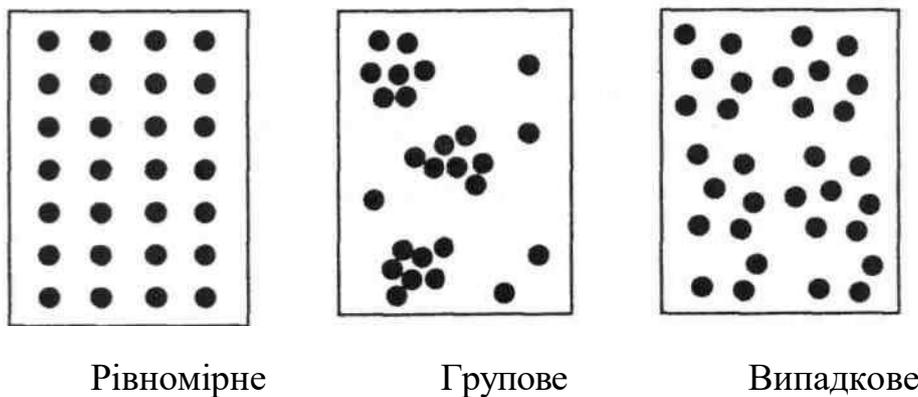
За розміром популяції можуть бути значними (супер популяції), наприклад сосни звичайної на Поліссі або ялини європейської у тайзі чи малими, що включають лише кілька десятків організмів.

Іншою характеристик просторової структури популяції є її **чисельність**, тобто кількісний склад індивідів, яка може варіювати в дуже великих межах. Проте найважливішою проблемою є мінімальна чисельність, Критичною,

найменшою чисельністю, яка здатна забезпечити виживання популяції, зокрема, тварин, є 50 особин різного віку та статі.

Чисельність популяції на одиницю площі, об'єму, чи довжини характеризує її **щільність**. Цей показник дає можливість оперувати кількісними даними популяції, порівнювати їх між собою, оскільки всю чисельність популяції реально визначити чи порівнювати неможливо. Водночас у межах популяції організми концентруються по-різному, що дає підставу виділяти рівномірний, скупчений (контагіозний) і випадковий тип розподілу.

Рівномірний розподіл спостерігається порівняно рідко, але його можна побачити в штучних біоценозах типу



Константність – певне число особин на відповідній площі, що характеризує найефективніший стан чи розвиток популяції. Це поняття найкраще проілюструвати на такому прикладі Якщо на 1 га площі живе 10 птахів, а на 1 м² — 10 тис комах, то зворотного бути не може. Причин тут кілька: 1) розміри об'єктів, 2) їх харчові та енергетичні потреби, які не здатна забезпечити така зворотна пропорційність, оскільки птахи живляться комахами, 3) потреба в гніздуванні, розмноженні тощо. Таким чином, для однакової площі характерне певне середнє число особин виду, що трактується як закон кількісної константності популяції.

Територія існування тварин підрозділяється на певні ранги. Є власне територія проживання, яка регулярно відвідується особинами. В її межах

виділяються території, де добувається корм (кормова територія), та індивідуальна ділянка, на якій тварина влаштовує гніздо або схованку та проводить багато часу (гніздова територія). Ряд видів, наприклад тетеруки, мають ще й шлюбну територію, де влаштовуються шлюбні ігри та на короткий час утворюються батьківські пари.

3.2 Основні формами організації популяції тварин:

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

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

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

4. Стадо – найбільш стійка форма існування груп особин. У стаді здійснюються

всі функції популяції: пошук корму, розмноження, охорона та вирощування молоді. Розміри стада залежать від наявності корму. Для стада особливо характерна ієрархічна структура та наявність лідера. Лідер – це тварина, яка найбільш пристосована до даних умов існування, здатна до швидкого вироблення умовних рефлексів. У стаді зубрів лідером є найбільш сильний та досвідчений самець, а в стаді північних оленів лідирує група найдосвідченіших самок.

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

6. Прайдами живуть леви. Окремий прайд включає одного самця, двох-трьох самиць та кілька особин молодняку.

Організація популяції у вигляді колонії, прайда, зграї або стада дає певні переваги: полегшується пошук корму, забезпечується захист від ворогів, у риб та птахів менше енергії витрачається на переміщення в просторі, оскільки основну роботу здолання опору води чи повітря виконують більш сильні тварини, що рухаються попереду зграї.

Три види структури групового контролю території в стаді, зграї, колонії та інших об'єднаннях:

- а) група утворена з рівноцінних тварин, такими, наприклад, бувають зграї молодняку;
- б) група з одним лідером, звичайно це самець із групою самиць та приплодом;
- в) група зі складною лінійною ієрархією підпорядкування особин.

У багатьох видів тварин наявне намагання жити на одній, освоєній колись території. Воно отримало назву – хомінг (від англ. – дім). Хомінг дуже

корисний для тварин, він дозволяє притримуватися тієї території, яка їм добре відома і де вони легко знаходять їжу й укриття.

Власна територія пильно контролюється тваринами, чужі особини свого виду на неї не допускаються і активно виганяються. Тут спрацьовує ціла система **міток** або звукових сигналів. Як мітки найчастіше використовуються **пахучі виділення**. В антилоп такий пахучий секрет виділяється із залози біля краю ока, у сарн – біля основи ріг. Кішки та собаки мітять свою територію сечею. Ведмеді та інші тварини **обдирають кору на деревах**, що ростуть на межі їхньої території. У птахів контроль території здійснюється шляхом **звукових сигналів**. (Цікаво Деякі види за допомогою таких сигналів оберігають територію не тільки від особин свого виду, але й від птахів інших видів. Щодо цього особливо цікавою є поведінка птахів-пересмішників, які можуть удавати спів птахів інших видів. Жулан, наприклад, видає звуки, що копіюють спів приблизно 10 видів птахів. Це дозволяє йому створювати враження, що дана територія заселена й синицями, й дятлами й іншими видами птахів – забиратися на неї не варто).

Ряд видів тварин активно захищає свою територію. Але сутички, що мають місце, практично ніколи не мають тяжких і тим більше смертельних наслідків. У більшості випадків вони мають ритуальний характер. Звичайно територія залишається за тією особиною, яка освоїла її першою. На своїй території тварини тримаються більш упевнено й досить агресивно, а на іншій переважає орієнтувальний рефлекс. Частіше справа не доходить до сутичок, і все обмежується демонстрацією певних поз. Території, що контролюються тваринами, частково перекриваються, і члени однієї популяції завжди підтримують зв'язки між собою. Такі зв'язки особливо необхідні в період розмноження, під час пошуку партнера.

Ряду видів тварин властиві популяції кочового типу. При стадній організації популяція не прив'язана до невеличкої ділянки території, а добуває корм на великих територіях. Індивідуальні ділянки в окремих тварин відсутні.

Просторова структура популяцій тварин є високо динамічною. Вона змінюється за сезонами року, залежить від фази продуктивного циклу та достатку кормових ресурсів.

Вивчення територіальності та популяційних полів у тварин і рослин засвідчує, що будь-якій популяції властива специфічна і складна просторова структура. Вона будується на екологічній та біологічній нерівнозначності особин у популяціях, на складній системі ієрархії особин, що включає домінуючі та підпорядковані організми. Біологічні види можуть існувати та реалізовувати свої екосистемні та біосферні функції лише за умови цілісності просторової структури популяції, її антропогенне руйнування навіть без прямого фізичного знищення живих організмів неминуче веде до їх випадання з екосистем та до загибелі. Охороняти той чи інший вид тварин – означає забезпечити збереження території, до якої прив'язаний даний вид тварин.

Питання для контролю:

1. Поясніть розподіл особин у популяційному полі (просторова структура) на прикладі: розміру популяцій, чисельності, щільності, константності.
2. Розкрийте основні форми організації популяцій тварин.

Література:

Григора І.М., Соломаха В.А. Основи фітоценології. – К. : Фітосоціоцентр, 2000. – 240 с.

ЛЕКЦІЯ 4

Внутрішньо популяційна структура

План

- 4.1 Вікова структура популяцій.
- 4.2 Насіннева продуктивність.
- 4.3 Генетична структура популяцій.
- 4.4 Статева структура.
- 4.5 Віталітетна структура.

Багатомірність форм і властивостей індивідуумів у популяціях характеризує їх структуру та організацію. Залежно від обраного критерію оцінки особин існує кілька видів внутрішньо популяційної структури.

4.1. Вікова структура популяцій.

Якщо покоління нових особин з'являється в популяції одноразово та перехід з одного вікового стану в інший відбувається синхронно, то в такій популяції вікова структура не виражена. У будь-який час усі особини в ній мають однаковий вік та однаковий віковий стан. Це має місце в популяціях культурних рослин, де завдяки одночасності посіву та сортовій ідентичності особин їх розвиток відбувається досить синхронно. Але в переважній більшості випадків популяції рослин та тварин складаються з особин різного віку та різного вікового стану.

У деревних рослин та тварин вікову структуру популяцій аналізують за абсолютним календарним віком особин. У цих випадках він досить легко визначається: у дерев – за річними кільцями на деревині, у ссавців – за будовою зубів. Коли ж календарний вік визначити важко, вікову структуру популяції оцінюють за віковим станом особин. Віковий стан особин – це певний етап онтогенетичного розвитку, який характеризується наявністю в особин

специфічних властивостей та якостей. Цей підхід широко застосовують при аналізі популяцій трав'янистих рослин. Виділяють чотири основні вікові періоди та наступні вікові стани.

I. Латентний. Насіння знаходиться в стані спокою, обмін речовин в них зведений до мінімуму.

II. Прегенеративний.

Проростки мають зародкові корінці та перші листки, живляться вони змішано – за рахунок мобілізації запасних поживних речовин насіння та фотосинтезу.

Ювенільні рослини повністю переходять до самостійного живлення, але їхні листки відрізняються особливою формою та розмірами.

Іматурні рослини мають ознаки переходу від ювенільних до дорослих.

Віргінільні мають усі риси будови, притаманні даному виду, але не здатні до розмноження.

III. Генеративний. Для генеративних особин характерна наявність органів розмноження. Виділяють молоді генеративні, зрілі генеративні, старі генеративні.

4. Пост генеративний. Сенільні рослини поступово припиняють формування генеративних структур, вегетативне відростання у них послаблене.

Частка в популяції особин різного вікового стану отримала назву вікового спектру. Якщо у віковому спектрі переважає насіння, ювенільні та віргінільні особини, то популяція називається інвазійною. За наявності в популяції представників усіх вікових станів її відносять до нормальної. Нормальні популяції можуть бути повно членними, якщо включають весь спектр вікових станів, і неодночленними, якщо особини тих чи інших вікових станів у популяції відсутні. Регресивними є ті популяції, в яких переважають сенільні та старі генеративні рослини.

Популяції, що формуються при проростанні насіння, яке знаходиться у ґрунті (наприклад, у результаті порушення ценозу при масовому розмноженні

землеріїв), і це насіння не занесене із зовні, а представляє «релікти» – види, що приймали участь у попередніх ценозах, не можна віднести до інвазійних. Це **псевдоінвазійні** популяції, які перейшли із прихованого стану до активного.

Популяції однорічників навіть у тому випадку, коли рослини закінчують свій цикл (або досягають фази цвітіння), здебільшого відносять до інвазійних, якщо участь виду у ценозі підтримується лише за рахунок періодичного або епізодичного поступання насіння ззовні.

При сталій чисельності різних вікових груп, що забезпечують баланс між новими та відмираючими організмами, вікова структура є **дефінітивною**, а при швидкій і направленій зміні спектра – **сукцесійною**.

При вивченні популяцій тварин переважно використовують не віковий стан, а календарний вік особин. На його основі встановлюється співвідношення в популяціях тварин різного віку.

Популяції деяких видів можуть існувати як одне покоління, що розвинулось з одного приплоду. Такі особини розмножуються лише один раз за життя і гинуть, залишаючи після себе потомство: європейський вугор, лососеві – кета, горбуша; агава, морква, буряки, тощо.

Вікові стадії характерні, зокрема, для метеликів: яйця – личинка (гусінь) – лялечка – доросла особина (імаго).

У спорових рослин чергування стадій гаметофіта і спорофіта теж розглядають як вікові стадії.

При вивченні популяцій що розмножуються вегетативним шляхом слід за одну особину вважати «систему парціальних кущів», пов'язаних між собою підземними пагонами і кореневою системою. (І.Г. Серебряков запропонував термін «парціальний кущ» маючи на увазі частини рослини, на які розпадається особина багатьох видів трав, напівкущів, кущів, здатних до самостійного існування при розчленуванні (природному та штучному) материнської рослини. Утворення нових особин у результаті відділення партикул називається партикуляцією, яка поділяється на:

- нормальну партикуляцію – розмноження рослин спеціалізованими не розносними органами вегетативного розмноження
- травматичну партикуляцію – утворення нових особин при від членуванні (тваринами або людиною) від материнської особини неспеціалізованих органів вегетативного розмноження
- синильну партикуляцію – розпад особин при їх старінні на декілька самостійних рослин.

Тому при віднесенні до певних вікових груп особин багатьох екобіоморф слід враховувати не тільки надземні, але й підземні органи. Це дає можливість уникненню помилок при віднесенні старих особин (псевдоімаатурних та псевдоювенільних) до імаатурних та ювенільних.

4.2 Вивчення насінневої продуктивності.

Насіннєву продуктивність (НП) вивчають за методикою Т.О. Работнова, доповненою І.В. Вайнагієм. У кожній популяції відбирають по 50 плодів у фазі молочно-воскової стиглості насіння і підраховують кількість сформованих насінин та недорозвинених насінних зачатків. Всі показники продуктивності виду визначають з розрахунку на певний проміжок часу – вегетаційний період. Визначають кількість насінних зачатків на плодолистик (потенційна НП) та кількість повноцінних насінин на плодолистик (фактична НП). Відношення ФНП до ПНП, виражене у відсотках становить коефіцієнт насінневої продуктивності ($K_{\text{НП}}$), який вказує на ефективність генеративного розмноження.

$$K_{\text{НП}} = \text{ФНП} / \text{ПНП} \times 100\%$$

Потенційна насіннєва продуктивність у покритонасінних відповідає плідності []. Похідним показником від плідності є відсоток плодоцвітіння – кількість квіток, з яких утворилися плоди, який визначається за формулою

$$П_{\text{ц}} = П_{\text{л}} / K_{\text{в}}, \text{ де}$$

$П_{\text{л}}$ – кількість сформованих плодів на одній особині,

$K_{\text{в}}$ – загальна кількість квіток на одній особині.

4.3 Генетична структура популяцій.

Наявність у популяції двох або більше генетично різних форм називається генетичним поліморфізмом. Для виявлення нетотожності особин та їх належності до тих чи інших внутрішньо популяційних генетичних груп найбільш надійними є такі методи:

- а) вивчення ізоферментного складу методом гел-електрофорезу;
- б) виявлення успадкованих відмінностей у морфологічній структурі особин;
- в) пересадження рослин у місця з різко зміненим середовищем.

У популяціях рівень внутрішнього поліморфізму досить різний. В окремих рослин і тварин популяція сформована з генетично однорідних організмів, і генетичний поліморфізм відсутній. В інших випадках генетичний поліморфізм досить високий. Дослідження методом гел-електрофорезу показує, що поліморфізм рослин у середньому можна оцінювати на рівні 25,9%. Генетична структура популяцій пристосована до того екологічного простору, в якому популяція живе. Генетичний поліморфізм сприяє більш повному заповненню цього екологічного простору та підвищує стійкість популяції до коливань екологічного режиму.

При аналізі каріотипу *Galantus nivalis* L. у різних кліматичних зонах та різним складом рослинних угруповань в Україні та Росії, із диплоїдним набором хромосом $2n=24$, у 60% популяцій зафіксовані рослини із каріотипами, що містять від 1 до 10 допоміжних хромосом і каріотипи із різними структурними перебудовами. В оптимальних умовах у популяціях представлені особини із числом хромосом $2n=24$. У несприятливих умовах кількість рослин з нормальним каріотипом зменшується а число рослин з мінливим каріотипом (з В-хромосомами, анеуплоїдією (зміна числа хромосом у клітинах організму, пов'язана з втратою або додаванням до хромосомного набору однієї або більше хромосом), структурними перебудовами) збільшується.

У популяціях *Scilla siberica* набір хромосом може мати наступні цитотипи $2n=12; 18; 12+2B; 24$, тобто представлений трьома хромосомними расами на базі анцестрального числа хромосом 6. Існує кореляція між рівнем плоїдності і способом самопідтримання популяцій. Диплоїдним, тетраплоїдним – властиве насіннєве відтворення, а три та пентаплоїдним – вегетативне. Причини стерильності три та пентаплоїдних популяцій були розкриті за допомогою ембріологічного методу. Стерильним виявився пилкок.

Видам, які мають широкий ареал, властивий більш виражений хромосомний поліморфізм. Наприклад, каріотип *Scilla bifolia* може відповідати $2n=18; 20; 26; 36; 54$.

Цікавим є порівняння хромосомних чисел популяцій погранично-ареальних видів з тими ж самими видами, які знаходяться в центрі ареалу. На межах ареалу виду плоїдність зростає. У філогенетичному відношенні поліплоїдні популяції є молодші порівняно із диплоїдними.

4.4. Статева структура популяцій.

Розподіл особин на чоловічі та жіночі (у рослин - на тичинкові та маточкові) веде до формування особливої статевої структури популяцій. Під статевою структурою мають на увазі співвідношення особин різної статі. Особливості статевої структури популяцій визначаються їх видовою належністю. Якщо особини двостатеві, як це спостерігається в багатьох квіткових рослин, то **статева структура популяції не виражена**. У популяції одностатевих рослин вона оцінюється за співвідношенням маточкових та тичинкових форм. У таких популяціях встановлено переважання жіночих особин, що пов'язано з їх кращим використанням води. Чоловічі та жіночі особини мають різний рівень мінливості. При вегетативному розмноженні під впливом екологічних умов формуються певні скупчення організмів тієї чи іншої статі, що підсилює мозаїчність популяцій. Так, у популяції клена червоного (*Acer rubrum*) зареєстровано 70% облігатно (власне) чоловічих екземплярів, 5% факультативно

(переважно) чоловічих, 15% облігатно жіночих, 8% факультативно жіночих і 2%, що змінюють стать по роках. Зміна статі залежно **від екологічних умов** зафіксована у щавля заячого (*Rumex acetosella*) – у менш сприятливих умовах збільшується частка чоловічих особин.

У рослин статеві ознаки залежать і **від розмірів особин**. Часто у великих рослин краще виражена жіноча стать, буває менше квітів, але більше зрілих плодів. Зафіксовано, що в амброзії (*Ambrosia trifida*) при екологічних стресах формуються лише жіночі квіти.

Нерідко особини різної статі мають неоднакові розміри. У тварин чоловічі та жіночі особини **можуть відрізнитися типом харчування**. У ряду видів комарів, як відомо, самиці є кровососними, а самці харчуються нектаром рослин.

Співвідношення особин різної статі в популяціях при генетичному контролі складає приблизно 50% на 50%. Але стать контролюється ще й середовищем. За таких причин можуть спостерігатися відхилення від цього співвідношення. Часто це пов'язано з більш високою смертністю самців, і тоді їхня частка в популяції (особливо в певні періоди) помітно знижена.

вплив зовнішніх факторів суттєво позначається на співвідношенні статей. Так, якщо личинка кільчастого хробака (*Boopelia viridis*) осідає на дно океану – то формується самка, а якщо вона встигає прикріпитись до іншої самки – розвивається самець.

У тварин співвідношення статей відіграє значно більшу роль і є спеціальним предметом досліджень. Співвідношення чоловічих та жіночих статей 1 : 1 називається **сім'єю**, 1 до декількох (1 : д) – **прайдом**, декількох до багатьох (д : б) – **стадом**, багатьох до багатьох (б : б) – **колонією**.

Такі пропорції є стійкою видовою ознакою, яка надзвичайно сильно впливає на взаємовідношення між організмами та їх поведінку, обумовлює структуру і величину популяції: результатом гонів, бійок самців тварин є

загибель окремих претендентів або розщеплення популяції на нові та інші серйозні наслідки.

4.5 Віталітетна структура популяцій.

Віталітетна структура популяцій розкриває співвідношення в популяціях особин різного віталітету. Залежно від переваги у популяції особин різних категорій віталітету (вищого, проміжного і нижчого) визначається віталітетний тип популяції.

Класи розмірів виділяються за різними ознаками: Загальною фітомасою рослин, висотою особини, кількістю листків...

Причиною формування різної розмірності є:

- а) різна якість насіння, тобто генетична, обумовлена спадковість;
- б) варіювання умов проростання насіння;
- в) різниця в темпах росту;
- г) розбіжність умов росту;
- д) діяльність фітофагів, хижаків, паразитів;
- є) асиметричність конкуренції. Доведено, що з часом рівень різниці розміру не вирівнюється, а зростає. Однакові сходи лісових культур під час подальшого розвитку диференціюються на класи пригнічених та панівних, причому кількість перших з часом збільшується, а останніх – зменшується.

За співвідношенням у популяції особин різних класів віталітету популяції поділяються на три основні категорії: **процвітаючі, рівноважні і депресивні**. На основі рівноважного статистичного розподілу розроблений узагальнений індекс якості (віталітету) популяції (Q) у вигляді: $Q = 1/2 (a + b + c)$, де a, b і c - відповідно частки особин вищого, проміжного і нижчого класів віталітету. Для **процвітаючих** популяцій характерне співвідношення $1/2 (a + b) > c$, для **рівноважних** – $1/2 (a + b) \sim c$, а для **депресивних** – $1/2 (a + b) < c$.

Порівняно з аналізом вікового складу популяцій аналіз їх віталітетної структури має свої особливості й переваги:

- віталітетний аналіз виявляє первинні зміни у стані особин і популяцій, які передують змінам їхнього вікового стану і тим більше генотипу.
- він найбільш чутливий при виявленні особливостей еколого-ценотичної обстановки, тому що життєвий стан при її змінах змінюється у першу чергу.
- дає оцінку особин і популяцій у момент дослідження, тоді як вікові спектри відбивають уже минулі впливи на популяцію.
- придатний для аналізу як одновікових, так і різновікових популяцій. «віталітетний підхід... реалізується простіше і часто дає не менше інформації, ніж онтогенетичний підхід. При цьому він більш прагматичний, тому що дослідник позбавлений необхідності суб'єктивних домислів про вік рослин за їхнім зовнішнім виглядом».

А) стандартний каріотип

Б) транслокація між хромосомами II і X пар

В) енеуплоїдія по VIII хромосомі та інверсія в XII хромосомі.

Г) каріотип із 10 додатковими хромосомами

Д) енеуплоїдний каріотип (енеуплоїдія по V парі хромосом)

Питання для контролю:

1. Поясніть вікову структуру популяцій.
2. Розкрийте аспекти насінневої продуктивності.
2. Охарактеризуйте генетичну структуру популяцій.
3. Охарактеризуйте статеву структуру.
4. Охарактеризуйте віталітетну структуру.

Література:

Григора І.М., Соломаха В.А. Основи фітоценології. – К. : Фітосоціоцентр, 2000. 240 с.

ЛЕКЦІЯ 5

Методика дослідження природних популяцій.

План.

- 5.1 Визначення вікової структури популяцій.
- 5.2 Дослідження просторової структури.
- 5.3 Вивчення насінневої продуктивності.
- 5.4 Дослідження віталітетної структури.
- 5.5 Визначення стратегії видів рослин.

При вивченні природних ценопопуляцій враховують опис і характеристику рослинних угруповань, експозицію, крутизну схилів, мікрорельєф.

Вікову структуру популяцій досліджують на трансектах, де виділяють три облікові ділянки розміром 1 м². Проводять розподіл особин за віковими групами із врахуванням морфофізіологічних змін, що проходять на протязі повного онтогенезу особин за схемою Т.О. Работнова.

I. Латентний

Насіння

II. Віргінапний

Проростки

Ювенільні рослини

Іматурні рослини

Віргінальні рослини

III. Генеративний

Молоді генеративні

Зрілі генеративні

Старі генеративні

IV. Сенільний

Субсенільні рослини

Сенільні рослини

Відмираючі рослини

Віковий склад популяції визначають на основі співвідношень вікових груп особин. За співвідношенням особин різних вікових станів досліджені ценопопуляції відносять до повночленних, неповночленних, нормальних, інвазійних та регресивних.

При вивченні популяції що розмножуються вегетативним шляхом слід за одну особину вважати «систему парціальних кущів», пов'язаних між собою підземними пагонами і кореневою системою. (І.Г. Серебряков запропонував термін «парціальний кущ» маючи на увазі частини рослини, на які розпадається особина багатьох видів трав, напівкущів, кущів, здатних до самостійного існування при розчленуванні (природному та штучному) материнської рослини. Проте, більш вдалим терміном виявився термін «партикула» – частина, ведений Г.М. Висоцьким (1915). У даному випадку утворення нових особин у результаті відділення партикул називається партикуляцією, яка поділяється на:

- нормальну партикуляцію – розмноження рослин спеціалізованими не розносними органами вегетативного розмноження
- травматичну партикуляцію – утворення нових особин при відчленуванні (тваринами або людиною) від материнської особини неспеціалізованих органів вегетативного розмноження
- синильну партикуляцію – розпад особин при їх старінні на декілька самостійних рослин.

Тому при віднесенні до певних вікових груп особин багатьох екобіоморф слід враховувати не тільки надземні, але й підземні органи. Це дає можливість уникненню помилок при віднесенні старих особин (псевдоімаатурних та псевдоювенільних) до імаатурних та ювенільних. Наявність старих особин з листками імаатурного і ювенільного типу встановлено для ряду видів, які утворюються у

особин, що не мають достатніх ресурсів для формування листків дорослого типу.

5.2 Дослідження просторової структури

Проводять шляхом картування особин на постійних пробних ділянках із середніми показниками рясності. Рясність визначають як ступінь участі виду в рослинному угрупованні. Використовуючи метод картування відслідковують динаміку щільності ценопопуляцій у часі та розподіл особин на площі. Щільність установлюють на основі кількості рослин на 1 м². Обліковими одиницями є морфологічні особини на різних етапах онтогенезу.

5.3 Вивчення насінневої продуктивності.

Насінневу продуктивність (НП) вивчають за методикою Т.О. Работнова, доповненою І.В. Вайнагієм. У кожній популяції відбирають по 50 плодів у фазі молочно-воскової стиглості насіння і підраховують кількість сформованих насінин та недорозвинених насінних зачатків. Всі показники продуктивності виду визначають з розрахунку на певний проміжок часу – вегетаційний період. Визначають кількість насінних зачатків на плодолистик (потенційна НП) та кількість повноцінних насінин на плодолистик (фактична НП). Відношення ФНП до ПНП, виражене у відсотках становить коефіцієнт насінневої продуктивності ($K_{нп}$), який вказує на ефективність генеративного розмноження.

$$K_{нп} = \text{ФНП} / \text{ПНП} \times 100\%$$

Потенційна насіннева продуктивність у покритонасінних відповідає плідності []. Похідним показником від плідності є відсоток плодоцвітіння – кількість квіток, з яких утворилися плоди, який визначається за формулою

$$П_{ц} = П_{л} / K_{в}, \text{ де}$$

$П_{л}$ – кількість сформованих плодів на одній особині,

$K_{в}$ – загальна кількість квіток на одній особині.

Якість насіння вивчали за методикою С.С. Лищука, яка базується на визначенні маси 100 штук насінин у десятикратній повторності.

Здатність виду до насінного поновлення – один із показників ступеня його життєздатності. Але результати генеративного розмноження виду обумовлені не лише фізіологічною готовністю організму до формування генеративних органів, але й екологічними умовами існування виду та антропогенним впливом на нього. Іноді дія природних або антропогенних чинників призводить до того, що насіннєве розмноження стає неможливим і замінюється вегетативним.

Причини, що викликають неповноцінність насіння, досить різноманітні, але всі вони можуть бути об'єднані у три групи (недостатність запилення, нестача ресурсів, пошкодження насіння фітофагами чи хворобами) і знаходяться у складній прямій та опосередкованій залежності від абіотичних (температура, вологість) і біотичних (активність запилювачів, коливання їх чисельності, тип запилення, запліднення тощо) факторів.

5.4 Дослідження віталітетної структури.

Рівень життєздатності популяцій досліджують у різних еколого-ценотичних умовах зростання, який показує ступінь реалізації усіх важливих характеристик особин. Поняття “життєвість” відповідає поняттю “віталітет” (Злобін, 1998) чи “життєвий стан” (Гатцук, Ермакова, 1987). Показники життєвості вивчають за методикою Ю.А. Злобіна на основі дослідження 30 генеративних рослин дифузно відібраних у кожній популяції за кількісними метричними ознаками: 1) загальна висота, см; 2) кількість листків, шт; 3) довжина першого листка (середня), см; 4) ширина першого листка (см); 5) довжина цибулини, см; 6) діаметр цибулини, см; 7) кількість квітконосів (для *S. siberica*), шт; 8) кількість квітів на одному суцвітті, шт; 9) глибина залягання цибулини в ґрунті, см. та алометричними – репродуктивне зусилля (RE), фотосинтетичне зусилля (LWR), які вираховуються за відповідними формулами:

$$RE = W_R / W \text{ г/г};$$

$$LWR = W_L / W \text{ г/г},$$

де W – загальна фітомаса рослини, W_R – фітомаса репродуктивних органів (у фазі квітання), W_L – фітомаса листків.

Розподілення рослин за класами віталітету проводять на основі середнього арифметичного із загальної сукупності вибірок. Особини з кожної популяції, які потрапляють в інтервал більше $x + ts_x$ складають вищий клас віталітету, в інтервал $x + ts_x$ – середній клас. До нижчого класу зараховують особини з показником менше $x - ts_x$.

На основі індексу якості Q виділяють три типи популяцій:

$$\text{процвітаючі } Q = \frac{1}{2} (a + b) > c,$$

$$\text{рівноважні } Q = \frac{1}{2} (a + b) \sim c,$$

$$\text{депресивні } Q = \frac{1}{2} (a + b) < c.$$

5.5 Визначення стратегії видів рослин.

Оцінку стратегії досліджуваних видів розраховують за параметрами, запропонованими В.В. Крічфалушій, Є.Й. Андрик: 1) відношення площі всіх листків до їх фітомаси ($\text{м}^2/\text{г}$); 2) відношення фітомаси цибулини до загальної фітомаси рослини (г); 3) відношення фітомаси квітконоса до загальної фітомаси (г); 4) відношення фітомаси листків до загальної фітомаси (г); 5) репродуктивне зусилля (%); 6) фітомаса популяції ($\text{г}/\text{м}^2$); 7) екологічна щільність популяції (шт./0,25 м^2); фітомаса елемента популяції (генеративної особини) (г); 9) фактична насіннева продуктивність (шт./особину).

Отримані кількісні дані опрацьовують варіаційно-статистичними методами з використанням Excel for Windows 2003, Windows XP.

Питання для контролю:

1. Дайте визначення вікової структури популяцій.
2. Поясніть етапи дослідження просторової структури.
3. Охарактеризуйте вивчення насінневої продуктивності.

4. Поясніть дослідження віталітетної структури.
5. Розкрийте визначення стратегії видів рослин.

Література:

Григора І.М., Соломаха В.А. Основи фітоценології. – К. : Фітосоціоцентр, 2000.
240 с.

ЛЕКЦІЯ 6:

Географія популяцій.

План

- 6.1 Характер розселення популяцій.
- 6.2 Розмежування популяцій. Ізоляційні бар'єри.
- 6.3 Розподіл популяцій у межах ареалу.
- 6.4 Динамічність меж ареалів. Типи розселення.

6.1 Характер розселення популяцій

За характером розселення виділяють **континуальні** й **ізольовані** популяції. Першим властиві великі об'єми і поступова генетично детермінована фенотипна мінливість уздовж географічних градієнтів, яка одержала назву **клинальної**. Вони формуються на великих рівнинах та інших вирівняних елементах рельєфу, де поступово змінюються умови середовища і (відповідно до них) мінливість. Такі популяції виявляються в умовах однорідного рельєфу, охоплюють кілька суміжних фітоценозів із подібними умовами середовища, особливо освітленням. Континуальним популяціям властивий внутрішній поліморфізм, який виявляється в загальному габітусі особин, морфологічній будові вегетативних органів, способі розмноження, біохімічному складі та інших ознаках

Просторова безперервність умов середовища, яка сприяє клинальній мінливості, трапляється рідше, ніж диференціація і розчленування умов по окремих ізольованих оселищах, де формуються ізольовані популяції, пристосовані до конкретних умов середовища. Вони характерні для гірських систем на схилах різних експозицій, на окремих вершинах, на льодовикових котлах, виходах геологічних порід або на окремих типах ґрунтів (едафічні популяції) та елементах рельєфу, де існують механічні бар'єри, які перешкоджають обміну генетичним матеріалом і сприяють дивергенції

популяційних систем. Часто такі популяції знаходяться на невеликій відстані одна від одної, але чітко відрізняються генетично детермінованими фенотипними ознаками: жилкуванням листків, опушенням, кольором квіток, способом розмноження та ін.

Ізольовані популяції утворюють ентомофільні, гідрофільні, рідше – анемофільні рослини. Вони відзначаються високим ступенем адаптації до умов середовища і низьким поліморфізмом. Мінливість тут не має клинального характеру, вона різка і невпорядкована. За характером ареалу їх поділяють на локальні, лінійні та диз'юнктивні.

Локальні популяції представлені колоніями рослин в окремих місцезростаннях, різко відмежованих від їм подібних просторовими, середовищними або біологічними бар'єрами. Входять до складу окремих ценозів, за розмірами дорівнюють ценопопуляціям. Переважно це популяції рідкісних видів, які зростають на ізольованих вершинах (альпійські види: дріада восьмипелюсткова – *Dryas octopetala*, едельвейс – *Leontopodium alpinum* та ін.), відслоненнях скель, болотах, а також звичайних видів, що зростають у замкнутих фітоценозах. Популяції різняться морфологічними, фізіологічними, біохімічними фенами, віковими спектрами, співвідношеннями вегетативного та генеративного розмноження, характером онтогенезу. Приклади локальних популяцій: *Allium victorialis*, *Rodiola rosea*, *Primula minima*, *Centaurea marmarossiensis*.

Лінійні (стрічкові) популяції формуються вздовж берегів потоків, рік і балок. У таких популяціях бар'єром є орографічні, гідрологічні, ценотичні умови. Проникають через один або кілька рослинних поясів, але ніколи не бувають компонентами сусідніх лучних або лісових ценозів. Мають різко окреслені межі. В деяких лінійних популяціях наявні популяційні локуси, їм притаманні гетерогенність і дивергенція. Лінійні популяції утворюють: *Chrysosplenium alpinum*, *Cardamine opiciei*, *Petasites albus*, (+кремена судейська) *Primula elatior*

Диз'юнктивні популяції близькі до локальних, але відрізняються від них більшими розривами ареалів, часто зонального масштабу. В них об'єднуються популяції рідкісних реліктових видів третинного або льодовикового періодів, які характеризуються різко окресленими межами окремих колоній, низькою чисельністю особин, слабо вираженим поліморфізмом, моноваріантністю онтогенезу, неповно членністю вікових спектрів, переважанням віргінільних особин, періодичністю генеративного поповнення і здебільшого вегетативним розмноженням, що є стратегією, спрямованою на виживання. Прикладом диз'юнктивних популяцій є *Linnea borealis*, яка має кілька ізольованих місцезростань на Україні. Карпатська популяція цього виду в Чорногорі займає площу близько 150 м², вона гомогенна за своїм генотипним складом, характеризується неповно членним віковим спектром, нерегулярним статевим розмноженням, у неї відсутнє омолодження генеративним потомством. Таку популяцію слід вважати старою та регресивною. Іншими прикладами диз'юнктивних популяцій є *Pinus cembra* (с.кедрова, європейська), місцезростання яких у Горганах і Чорногорі розділені просторовим ізоляційним бар'єром, *Saxifraga brioides* (ломикамінь моховидний).

6.2 Розмежування популяцій. Ізоляційні бар'єри.

Важливим методом, який застосовують для визначення меж окремих популяцій, є встановлення ізоляційних бар'єрів.

Ізоляційними бар'єрами або механізмами називають різноманітні перешкоди, які блокують обмін генів між популяціями. Генетична суть таких механізмів полягає у тому, що гамети організмів двох сусідніх популяцій не зустрічаються одна з одною. Ізоляційні механізми розділяють на три класи – просторові, середовищні, репродуктивні, між якими існують глибокі відмінності

Просторові механізми існують між двома будь-якими популяціями, віддаленими одна від одної на відстань, більшу за радіус активності виду. Отже,

щоб встановити межі між популяціями, досить встановити цю відстань. Просторові механізми більш властиві алопатричним популяціям, але вони є і в симпатричних системах.

Середовищні або **екологічні**, ізоляційні механізми виникають у зв'язку з екологічною вибірковістю популяцій. Останні можуть формуватися залежно від рельєфу місцевості, субстрату, хімізму ґрунту, і навіть у тому випадку, якщо вони розташовані близько і між ними немає ефективних ізоляційних бар'єрів, то гібриди, які утворюються між крайніми особинами цих популяцій, не виживають через відсутність проміжних місцезростань.

Репродуктивні ізоляційні механізми блокують обмін генами між популяціями внаслідок різниці в будові репродуктивних органів. Вони розділяються на зовнішні і внутрішні. Перші – діють до перехресного запилення і проявляються в різних ритмах цвітіння, будові квітки, несумісності між пилковою трубкою та стовпчиком маточки. Другі – зумовлені генетичною несумісністю, стерильністю гібридів, нежиттєздатністю насіння тощо.

Згідно останніх досліджень встановлені радіуси активності видів, тобто встановлена відстань, на яку переносять пилок різні агенти, його життєздатність, та розселення насіння. У межах окремих популяцій існує чіткий порядок запилення, пов'язаний з витратами запильниками енергії. Запильник протягом 10-15 хв виконує певну кількість відвідувань. У першу чергу запилюються квітки одного пагона, потім однієї особини, а далі – клонів, сусідніх особин, що веде до відхилення від панміксії, сприяє інбридингу й утворенню субпопуляцій у межах панміктичної популяції.

Дослідами не підтверджені дані літератури про те, що пилок анемофільних рослин переноситься на великі відстані. Наприклад, пил *Rumex alpinus*, *Deschampsia caespitosa*, *Festuca rubra* поширюється на відстані до 100-200 м, а насіння анемохорів, яке має пристосування для перенесення, перелітає навіть

при сильних поривах вітру на відстань 3,5-5 м. У переважній більшості балістів насіння поширюється на зовсім малу відстань.

Континуальні популяції характерні для анемофільних рослин (переважно родини злаків), рідше – для широко розповсюджених ентомофільних рослин.

6.3 Розподіл популяцій у межах ареалу

Вчення про ареал носить назву хорологія (гр. хора – площа, просування).

Ареал популяції — це частина земної поверхні (чи акваторії), в межах якої у природних умовах існує популяція. Популяційний ареал досить різний і залежить від радіуса індивідуальної активності.

Ареал виду об'єднує всі місцезнаходження його популяцій. У багатьох організмів ця територія постійна, проте є види (наприклад, перелітні птахи, риби), які змінюють її. У останніх виділяють ареал репродуктивний, де вид відтворюється, і трофічний, де вид живиться. Популяції можуть бути досить віддаленими одна від одної або перекриватися, мати чіткі або дуже розмиті межі. Це залежить як від біології виду (широти його екологічної амплітуди, щільності, частоти трапляння, способу рухливості), так і від екологічних умов території, градієнту змін екологічних чинників.

Межі і конфігурації ареалів обумовлені наступними причинами:

1. **кліматичними**. Вид займає ту територію, яка за своїми умовами відповідає його потребам, за межами цих умов вид рости уже не може.
2. **едафічними**, коли відсутність відповідного ґрунту не дає можливості розселитися виду чи популяції.
3. **механічними** – моря, океани, гори.
4. **біотичними**, коли причиною поширення видів є конкуренція між видами, рослинні ценози, що не дають можливості проникати в них іншим рослинам.
5. **антропічними**, спричиненими людиною, яка своєю господарською діяльністю заважає природному поширенню виду.

Оскільки екологічні фактори досить мінливі, то вид може траплятися не всюди, а лише у відповідних екологічних умовах і ареал виду ніколи не буває повністю заселений. Проте відрізнити **суцільний** ареал від **диз'юнктивного** не просто. Критерієм суцільного поширення є регулярне трапляння виду в тих екотопах, які йому відповідають, якщо ці екотопи не мають великого розриву (водні рослини). При великих диз'юнкціях, наприклад виходах кам'янистих порід, гірських систем (висотних альпійських поясів), ареали наскельних папоротей-аспленіїв (рід *Asplenium*) чи "альпійських" видів — дріади восьмипелюсткової (*Dryas octopetala*), верби трав'яної (*Salix herbacea*), що зростають у альпійському поясі гір розглядаються як диз'юнктивні, хоча відповідних екотопів для зростання даних видів між такими розривами немає.

Виділяють різні **форми диз'юнкцій**.

– Якщо ареал складається з кількох великих частин, то йдеться про його "**розрив**" (кисличка (*Oxalis acetocella*), болотна папороть (*Thelypteris palustris*)).

– Дрібні (відносно основного ареалу) обособлення по відношенню до розміру ареалу трактуються як **острівні місцезнаходження**, наприклад, у гравілату гірського (*Geum montanum*)).

Ареали видів мають різні розміри, можуть включати різну кількість популяцій (від однієї до багатьох)

Виділяють **ендемичні ареали** які приурочені тільки до певної території. Це або молоді (неоендемичні) види — ковила травнева, волошка несправжньооблідолускова або старі (реліктові, палеоендемичні), які вимирають, — деревій голий, таволга польська, сейшельська пальма, кистепера риба латімерія. Ареал палеоендемиків спочатку був широким, але поступово скорочувався під впливом погіршення кліматичних умов чи зростанні конкуренції.

Види з найширшими ареалами, що трапляються в усіх зонах, називаються **космополітами (космополітні ареали)**, але таких, по суті, крім людини та пов'язаних з нею тварин чи рослин, не існує. Види з обширним ареалом

(папороть орляк, що трапляється від помірної лісової зони Європи, і є звичайним у лісах Північної, Південної Америки, Південної Африки, Австралії, хоча навіть у межах Європи його популяції так варіюють за екологічними і біоморфологічними ознаками, що деякі систематики розглядають їх як окремі види) Ряска, рогіз, кімнатні мухи, гризуни.

Циркумконтинентальні ареали займають територію, обмежену широтними межами.

Вікаруючі ареали. Вікарування це заміщення таксономічної одиниці близькою одиницею в однакових ценозах.

Залежно від приуроченості особин до різних частин ареалу популяції ведуть себе досить по-різному. У центральній частині ареалу в оптимальних умовах особини характеризується найширшою екологічною амплітудою, займають відносно різноманітні екотопи, популяції мають більший розмір. Ближче до периферії ареалу екологічні можливості виду звужуються і він трапляється лише в певних умовах, у меншій кількості, популяції стають дрібнішими. Стратегія віолентів змінюється на патіентну. (Так, верес звичайний досить поширений і домінує на півночі, в поліських борах України, а в Черкаському бору (Лісостеп) відмічений у вигляді кількох дрібних популяцій.)

Проте, оптимальні умови не обов'язково формуються саме в центрі ареалу, вони можуть бути зміщеними до його краю через різний градієнт екологічних факторів.

З віддаленням від оптимуму **еко ніша виду** не тільки звужується, вона **може і мінятися**. Якщо в гумідних регіонах Західної Європи ковила волосиста зростає на крутих сухих південних схилах, то у степовій зоні в оптимальних умовах – на вирівняних плакатних ділянках або схилах різної експозиції і крутості. При просуванні на схід "поведінка" ковили ще більше змінюється і на Алтаї в різко континентальних, аридних умовах вона трапляється лише на терасах річок, де кращими є умови зволоження, дренажування, накопичується більше снігу, ґрунти родючіші. Такі випадки не поодинокі, а досить звичайні.

Якщо на Поліссі сосна домінує і формує повсюди (від болотистих до сухих піщаних ґрунтів) угруповання, то в Карпатах вона росте лише на кам'янистих осипах, а на півдні України – на піщаних борючих терасах річок. На Донецькому кряжі вона приурочена до виходів крейди і настільки змінює свій габітус (низькорослі, криві, покручені стовбури, менша довжина хвої), що нерідко розглядається як окремий підвид. У Криму ці відміни ще більші і сосна трапляється тут на вапнякових виходах верхнього лісового поясу, де формує ліси. На лусках шишок у неї з'являються невеличкі вирости (хоча їх зрідка можна знайти і у поліських популяцій сосни), тому вона була описана як окремий вид: с. крочкувата, або с. Коха.

Інколи вид має кілька екологічних оптимумів, і при цьому не відрізняється за своїм габітусом та іншими показниками.

Прикладом може бути віхалка гілляста, яка трапляється на Поліссі на піщаних відкладах, у соснових лісах, а в Лісостепу – в лучно-степових угрупованнях. Другим видом є молінія голуба – типовий елемент боліт і заболочених лісів, проте на Поділлі зростає в лучних степах на виходах карбонатів.

Щоб оцінити, охарактеризувати ареал, його слід нанести на карту, тобто провести картування. Картування ареалу, як і окремих популяцій проводиться різними методами: **крапковим, контурним або сітковим**, які можуть комбінуватися.

Крапковий метод – кожне відоме місцезнаходження виду наносять на бланкову карту у вигляді крапки або маленького кружечка. Цей метод є єдиним можливим якщо вид відомий з одного або кількох місцезнаходжень чи є мало фактичних даних про його поширення.

Контурний метод – використовують штрихування або суцільне затушування на карті площі, де зустрічається даний вид. Основним у цьому методі є визначення меж поширення виду. Коли межа встановлена точно і не викликає сумнівів, вона зображується на карті суцільною лінією. Якщо межа не зовсім

з'ясована, вона зображується пунктиром. Нерідко обидва методи картування поєднуються.

Метод сітки – застосовують при картуванні ареалів видів, що поширені на територіях флористично добре вивчених. Вся досліджувана територія поділяється на прямокутні клітини. Прив'язані до них місцезростання вимагають повного затушування клітин. Чергування затушованих і не затушованих клітин дає уявлення про поширення виду на даній території. При достатній вивченості території це найбільш ефективний метод.

6.4 Динамічність меж ареалів. Типи розселення.

Ареал протягом часу може як розширюватись, так і скорочуватись. Розширення зумовлене наявністю певних зовнішніх умов (зміною екологічних чинників, послабленням конкуренції), і потенційних можливостей виду (способів розселення діаспор, різних типів розмноження тощо).

Велика група видів має насіння з дуже малою масою, яке переноситься на значні віддалі вітром (**анемохори**), до того ж воно може мати певні пристосування (волоски, чубчики, лопаті, "крила" дуже різноманітних форм). У придатних для розвитку умовах формуються їх популяції. Анемохори завжди мають обширні ареали, тому що фактор відстані у них не лімітований (водорості, мохи та ін.).

Організми, які розселяються за допомогою водних потоків, називають **гідрохорами**. Це переважно водні рослини та тварини, а також наземні, плоди яких можуть плавати дуже тривалий час. Горіхи славетної сейшельської пальми, є найважчими в світі плодами (близько 20 кг), проте вперше вони були виявлені за 4 тис. км від Сейшел біля Мальдівських островів – тому і пальма дістала назву *Lodoicea maldivica*. Пізніше, у 1743 р., були виявлені місця зростання виду на трьох невеличких островах Сейшел. Розселення водними потоками дуже характерне і для тварин, зокрема жаброногих раків на стадії цист, яєць гідри, пеларгічних личинок морських тварин.

Деякі види розселяються на значні віддалі за допомогою птахів (**орнітохори**), причому у такий спосіб поширюються не тільки генеративні, а й вегетативні органи (частини стебел). Це, зокрема, численні водні рослини, які лише таким чином можуть мігрувати з одного басейну до іншого. Саме так, чіпляючись до ніг водоплаваючих птахів, переноситься водяна чума – елодея канадська, яка в Європі не дає насіння.

У багатьох рослин насіння чи плоди мають різноманітні вирости, часто гачкуваті, за допомогою яких вони чіпляються за тварин чи інші об'єкти і "мандрують" на далекі відстані (**екзохори**). В новітній історичний період багато видів пристосовані до перенесення діаспор людиною (антропохори). І на цьому далеко не вичерпуються способи поширення видів (автохори – за допомогою внутрішніх механізмів будови плода, барохори – під силою тяжіння, ендозоохори – споживання тваринами, мірмекохори – за допомогою комах, тощо).

Однак такі способи перенесення ще не гарантують успіху в розширенні ареалу, бо все залежить від того, наскільки нові екологічні умови відповідають біологічним можливостям виду. І можна навести чимало фактів того, що види з дрібним насінням або спорами мають невеликий обмежений ареал (орхідеї Криму), а малорухливі види, що розмножуються лише вегетативно, займають загальні території. Лепеха або аїр розмножується поділом кореневища і трапляється лише у заплавах річок, проте має досить широкий ареал. Елодея канадська потрапила з Америки в Європу в 1836 р., а тепер заповонила всі дрібні річки. Прикладом швидкого розширення вторинного ареалу є ромашка лікарська (в 1850 р. занесена у Швецію, в 1880 р. зафіксована в Петербурзі, а в 1886 р. — в Москві).

Питання для контролю:

1. Дайте визначення характеру розселення популяцій.
2. Поясніть поняття континуальні популяції
3. Охарактеризуйте ізольовані популяції
4. Поясніть поняття розмежування популяцій. Ізоляційні бар'єри.
5. Поясніть розподіл популяцій у межах ареалу.
6. Розкрийте динамічність меж ареалів. Типи розселення.

Література:

Григора І.М., Соломаха В.А. Основи фітоценології. К. : Фітосоціоцентр, 2000.
240 с.