

Тема 1

ЕКОЛОГІЯ ПОПУЛЯЦІЙ

План.

1. Поняття про ареал виду та про популяцію
2. Ієрархія популяцій.
3. Параметри та структура популяції
4. Типи взаємовідносин між популяціями.
5. Особливості популяцій рослин та тварин.
6. Віковий спектр ценопопуляцій.

Розділ загальної екології, що вивчає структурні та функціональні характеристики, динаміку чисельності популяцій, внутрішньопопуляційні угруповання та їхні взаємовідносини, а також умови, за яких формуються популяції, називають демекологією, або популяційною екологією. Таким чином, предметом вивчення демекології є популяції та процеси, які відбуваються в них.

1. Поняття про ареал виду та про популяцію

Популяція (від лат. *populus* – народ, населення) – реально існуюча в природі група організмів одного біологічного виду, які здатні до вільного схрещування, населяють певний простір протягом життя багатьох поколінь і відокремлені від інших подібних угруповань. Це саморегульовані біосистеми з певними межами саморегуляції та стійкості.

Слово популяція походить від латинського, що означає народ, населення. Для більш повного сприйняття терміна "популяція" необхідно насамперед з'ясувати поняття "ареалу" - того простору, в межах якого в природі існує певний вид. Кожний вид організму має своє поширення в просторі і часі. Організми, що належать до одного виду, займають певну територію, або ареал. **Ареал - це ділянка поширення на земній поверхні систематичної групи живих організмів або угруповань.** Ареали можуть мати різний вигляд (форму) та змінюватися в часі під впливом як природних факторів, так і в результаті господарської діяльності людини. Для більшості видів живих організмів (прикріплені організми - гриби, рослини, деякі тварини; мікроорганізми тощо), що постійно населяють одну і ту саму територію, визначення видового ареалу досить чітке та однозначне.

Дещо складніше з тлумаченням ареалу для тих організмів, які переміщуються в просторі протягом різних сезонів. Білі лелеки, наприклад, які гніздяться в Україні, зустрічаються тут тільки протягом декількох місяців на рік. Решту часу вони проводять, перелітаючи на зимівлю та на місцях зимівлі в Центральній та Південній Африці. Але якщо бути точним, то в поняття ареалу, треба включати й перелітні шляхи мігруючих птахів.

Класичний приклад розмноження звичайного вугра дає уявлення, яким великим може бути ареал у тварин. Дорослі вугри з прісних водойм Європи йдуть на нерест у Саргасове море. Після розмноження вони відмирають, а до Європи повертаються їхні личинки, які дрейфують теплою течією Гольфстрім трохи більше двох років. Біля берегів Європи личинки перетворюються в

молодих особин, які розселяються у прісних водоймах континенту і перебувають там до досягнення статевозрілого віку (на 7-8-му році життя). Таким чином, весь простір від Саргасового моря до Європи і прісноводні континентальні водойми входять до ареалу вугра.

Отже, *ареалом* можна назвати частину земної поверхні (території або акваторії), в межах якої поширений і проходить повний цикл свого розвитку та чи інша систематична категорія організмів (вид, рід, родина і т. д.) або їх угруповань.

Ареали за своєю формою можуть бути *суцільними* та *переривистим* (*диз'юнктивним*), *мозаїчними* та *мереживними*, або *стрічковими*.

Суцільний ареал - це такий, що не переривається ніякими особливими фізико-географічними, біологічними чи іншими перешкодами. Такий тип ареалу характерний для видів-убіквістів, які пристосовуються до будь-яких умов. Наприклад, ареал хатньої мухи, таргана, сірого пацюка, кульбаби, подорожника та деяких інших видів простягаються майже по всьому світу.

Диз'юнктивний ареал характеризується тим, що простір, який займає вид, розпадається на декілька відокремлених територій, настільки віддалених, що обмін насінням, спорами та рухомими організмами повністю неможливий. Наприклад, такий ареал відомий у зайця-біляка, який населяє Європу, острови Ісландії, Ірландію та північну частину Великобританії й інші території. Класичним прикладом переривистого ареалу є блакитна сорока, яка мешкає на Далекому Сході та на Піренейському півострові.

Мозаїчний ареал складається з невеличких територій, що за своїми умовами сприятливі для життя організмів. *Мереживний* ареал, навпаки, включає в себе території, що не заселені організмами через несприятливі умови.

У деяких видів у межах їхнього ареалу можна виділити території, де спостерігається концентрація організмів, групи яких до певної міри відокремлені одна від одної. При достатній ізоляції цих груп та деяких інших характеристиках саме вони можуть бути названі популяціями.

Популяцією називають сукупність особин одного виду, які здатні до вільного схрещування, протягом тривалого часу (великої кількості поколінь) населяють певний простір (територію), а також вона відділена від сусідніх подібних сукупностей особин тими чи іншими формами ізоляції.

Популяція характеризується багатьма ознаками. Вона має "*біологічні особливості*", що властиві кожному організму, який входить до її складу, та "*групові особливості*", які є унікальними характеристиками, що виникають тільки за умов утворення сукупності організмів. Для популяцій як еколого-біологічного явища характерні певні ознаки (показники): чисельність, щільність, народжуваність, смертність, виживання та ряд структур (просторова, вікова, статева, генетична та ін.).

Кожна популяція має притаманний лише їй склад особин: до неї входять групи генетично різнорідних (рідко однорідних) особин, а також їх об'єднань біотипів одного виду. Вона займає певну територію і деякою мірою ізольована від сусідніх популяцій. Характерною рисою популяцій є зв'язок і

взаємозумовленість між ними самими, а також між ними і навколишнім середовищем. Таким чином, популяція являє собою своєрідну структурно визначену і функціонально активну біологічну систему. *Розглянемо детальніше, як формується популяція, яка її структура і яку роль вона відіграє в природі та практичній діяльності людини.*

Популяція становить самостійний рівень організації у природних системах і є складовою систем вищого рангу (у даному випадку – екосистем). Будучи самостійною сукупністю, популяція не є, однак, абсолютно ізольованою, вона взаємозв'язана з іншими популяціями і утворює з ними динамічну систему існування виду зокрема і фітоценозу взагалі. Популяція є елементарною еволюційною одиницею складової системи виду і як така відображає генетико-еволюційний і еколого-фітоценотичний шляхи його розвитку. Популяція служить сховищем генофонду і здатна забезпечити розвиток виду в мінливих екологічних умовах середовища. Становлення і генезис популяції обумовлюється такими властивостями, як здатність до адаптації в нових умовах місцезростання; взаємодія особин у системі виду; функціональна активність та здатність забезпечити кругообіг між різними видами. **Вчені розглядають популяцію в різних аспектах:**

1. Як генетичну систему чи набір різнозважених генотипів, зв'язаних в єдине ціле;
2. Як групу особин одного виду, що населяють територію з однорідними умовами і характеризуються однаковими фенологічними ритмами та іншими функціональними особливостями;
3. Як групу особин, котра являє собою єдине ціле і відповідно реагує на вплив зовнішнього середовища;
4. Як групу особин, що існують у межах фітоценозу;
5. Як групу особин, що є цілісною системою, в якій зв'язок між особинами досягається за рахунок просторової взаємодії фітогенних полів і передавання спадкових ознак від покоління до покоління.

Кожна популяція має свій ареал. Відповідно до типу останнього континуального або ізольованого популяції називаються континуальними або ізольованими.

Континуальні популяції займають обширні зони, вони відзначаються високою фенотипічною мінливістю і приурочені до рівних ділянок рельєфу, де спостерігається поступова зміна умов місцезростання. Такі популяції складаються з анемофільних (*вітрозапильних*) та анемохорних (*розселення з допомогою повітряних течій*) видів з числа голонасінних, тонконогових і айстрових. Площі цих популяцій великі, охоплюють кілька фітоценозів, окремі внутрішньопопуляційні групи, мають високу трансгресію (*буквально означає «вихід за межі»*) цвітіння, мінливість морфологічних ознак, високу прогресивну гетерогенність.

Ізольовані популяції займають невеликі площі, вони характеризуються високим ступенем ізоляції, загальмованим обміном генетичною інформацією (а то й відсутністю його), генетичною гомозиготністю, зростанням ролі інбридингу (*схрещування близькоспоріднених організмів*) й адаптацією до умов

середовища. Такі популяції утворені ентомофільними (*комахозапильними*), рідше анемофільними (*вітрозапильними*) видами. Властиві вони обмеженим водним або надмірно зволженим середовищам і властивим для них гідротопам (*місцевість, яка характеризується певною вологістю ґрунту*). Локальні популяції приурочені до крейдяних або кристалічних субстратів, скель, торфовищ: едельвейс (*Leontopodium*), росичка (*Drosera*), жирянка (*Pinguicula*) з малими розривами, хоча трапляються й диз'юнктивні – з розривами географічного масштабу: дріада восьмипелюсткова (*Dryas octopetala*), айстра альпійська (*Aster alpinus*).

Оскільки фізичне середовище мешкання популяцій надто різноманітне, то і самі популяції поділяються наступним чином.

Популяції алопатричні - популяції якого-небудь виду, що мешкають в різних місцях його ареалу і поділені між собою фізичними або фізіологічними бар'єрами. Зустрічаються у видів що мають великі ареали.

Популяції сімпатричні – популяції різних видів, що зустрічаються на спільній території, навіть в одному місці проживання без взаємного знищення і підсилення конкуренції між ними.

Популяції алохроні – популяції, якого-небудь виду кожна з яких розмножується в різний час, що визначається широтою місцевості. Зустрічаються, як правило, у видів з великими ареалами.

Популяції антропогенні – популяції, що виникають у результаті вселення людиною деякої кількості особин і наступним їх розмноженням і розселенням. Це можуть бути і популяції, що з'явилися у створеному людиною ландшафті.

Популяції «в'язкі» - популяції, з таким типом пересування організмів, при якому особини зазвичай далеко не заходять. Потік генів у таких популяціях невеликий, у результаті чого спостерігається значна генетична мінливість при переході від одного місця мешкання до іншого.

Популяції «текучі» - популяції, особини яких зазвичай переміщуються на величезні відстані. Потік генів в таких популяціях великий, тому їх генетична мінливість незначна.

Популяції замкнуті – популяції, що позбавлені притоку генів з зовні.

Популяції залежні – популяції, в яких народжуваність не компенсує смертність, тому без імміграції така популяція вимирає.

Популяції напівзалежні – популяції, що можуть самовідтворюватися, але імміграція особин з сусідніх популяцій помітно підвищує їх чисельність.

Популяції незалежні - популяції, що цілком відтворюють себе і в окремих випадках здатні поповнювати залежні популяції.

Популяції рівноважні – популяції, що знаходяться у стані близькому до рівноваги зі своїми ресурсами, при цьому чисельність організмів, що їх населяють достатньо постійна.

Популяції опортуністичні – популяції, що дають у процесі зростання регулярні чи випадкові сплески чисельності. Наприклад, однолітні рослини або комахи, що зазвичай розмножуються навесні, а з наступом холодів знижують чисельність.

Популяції перехідні – популяції, зі слабкою міжвидовою конкуренцією, що існують за рахунок надзвичайно розвиненої спроможності до заселення нещодавно порушених місць мешкання.

Розмір популяції.

Розмір популяції характеризується загальною кількістю організмів у популяції та запасом видоспецифічної біомаси. За своїми розмірами популяції живих організмів надзвичайно різноманітні. До того ж розмір популяції не постійна величина. Він дуже змінюється за сезонами та роками. Особливо характерні такі зміни для суцесійних угруповань. У клімаксових угрупованнях, навпаки, розмір популяції більш стабільний.

Розмір популяції залежить від ємності біотипу популяції даного виду та ряду внутрішньопопуляційних властивостей. Серед останніх особливо важлива тактика репродукції. Тут можливі два варіанти. **Перший** полягає в продукції більшої кількості потомків за кожним актом розмноження, **а другий** – у продукції малої кількості потомків, але більшої життєздатності. За обмеженості матеріальних ресурсів ці варіанти репродуктивної тактики альтернативні. У попелиці потомство від однієї самиці налічує сотні особин, а лосі приводять 1-2-х потомків на рік. При цьому вся популяція попелиці може розміщуватися на одній зараженій рослині (наприклад, сосні), а популяція лося займає територію в десятки квадратних кілометрів. В еволюції кожного виду виробляється свій специфічний варіант розмноження.

У цілому розмір кожної популяції є результатом динамічної рівноваги між її здатністю до розмноження і тим опором, який чинить даній популяції навколишнє середовище.

Чисельність особин у популяціях рослин та тварин у різні роки значно коливається. У рослин в окремі роки популяція може бути взагалі представлена лише насінням у ґрунті. Досить велика амплітуда коливань чисельності тварин у різні роки. Розмір популяції травневих хрущів може змінюватися в один млн. разів, у кролів – у сотні разів, у копитних – у десятки разів. Наявність хвиль чисельності популяцій є загальним біологічним законом існування популяції.

Але даних про розмір популяцій рослин та тварин ще дуже мало. Це суттєво гальмує вирішення питання про допустимі величини вилучення особин та біомаси популяцій при їх господарському використанні.

Нерівноцінність популяцій.

Кожна популяція виконує певну функцію в біоценозі, водночас взаємодіючи з популяціями того ж виду, які перебувають за межами даного біоценозу. Російський вчений В.М. Беклемішев (1960) звернув увагу, що на стан і самодіяльність популяції значною мірою впливають не лише ті явища, які відбуваються всередині даної популяції, але і в сусідніх популяціях. На цій підставі він виділив ряд популяцій:

1. **Незалежна популяція** — розпоряджається достатнім потенціалом народжуваності, який дає змогу поповнювати їй втрати чисельності і довго існувати без міграції особин ззовні.

2. **Напівзалежна популяція** — може існувати лише завдяки розмноженню власних особин в умовах низької чисельності. Іміграція особин ззовні відчутно впливає на наслідки заселення.

3. **Залежною** стає популяція тоді, коли народжуваність не покриває втрат чисельності. Така популяція не може існувати без іміграції особин ззовні.

4. **Псевдопопуляція** — це група особин якоїсь популяції, яка не має змоги розмножуватись у даному місці. Такі популяції утворюються завдяки міграції особин із сусідніх угруповань і можуть існувати досить довго, беручи участь у біоценотичних процесах, однак без можливості поширення. Такими є популяції стеногалітів — організмів, які надзвичайно чутливі до концентрації солей у водному середовищі.

5. **Періодична** — популяція з'являється в незаселених біотопах або поза межами радіуса даного виду впродовж кількох місяців або навіть кількох років. Її існування пов'язане з періодичним виникненням сприятливих умов середовища.

6. **Геміпопуляція**, тобто напівпопуляція, в якій виразно виступає відмінність життєвих вимог у різних фазах життєвого циклу, а окремі постаті посідають різне місце в природі. Наприклад, личинки комара живуть у водоймищах, тоді як дорослі особини — в лузі. Аналогічно різно-просторова схема життєдіяльності травневого хруща, личинка якого розмножується і живе в ґрунті, а сам хрущ — у кронах дерев, де виступає в ролі фітофага.

Запропонована В.М. Беклемішевим класифікація категорій популяцій розкриває функціональні особливості популяційних комплексів, їх розвиток у просторі й часі. Міграція виду на території, не зайняті популяцією, є прикладом вищої організації живої природи, яким є біологічний вид.

Е. Піанка (1981), спостерігаючи в природі нерівноцінність популяцій, виділяє **опортуністичні та рівновагові популяції**. Перша категорія спричинюється періодичними порушеннями середовища, такими, як пожежі, повені, урагани, посухи, які раптово скорочують щільність популяції до рівня, значно нижчого, ніж максимальний, характерний для конкретного місцезростання. Такими є, наприклад, популяції однорічних рослин і тварин, які швидко ростуть навесні і влітку, а з настанням холодної погоди скорочують свою чисельність.

Друга категорія популяцій (характерна для багатьох хребетних) вирізняється станом, близьким до рівноваги, зі своїми ресурсами, причому їх щільність є значно стійкішою. Отже, коли оточуюче середовище стабільніше і значною мірою прогнозоване, щільність популяцій коливається менше, а смертність має, як правило, спрямований характер, сприяючи збереженню тих особин, які краще виживають в умовах високої щільності та конкуренції.

2. Ієрархія популяцій.

Досліджуючи популяцію бука лісового, ареал якого простягається від Великобританії до західних областей України, помічаємо особливості її розвитку, пов'язані із географічним розміщенням регіону (рівнина, передгір'я, гори, морське узбережжя), а також з безпосередніми умовами місцезростання (тип лісу, експозиція, рівень зволоження і родючості). Таким чином, кожний

вид займає якийсь конкретний ареал, в різних частинах якого спостерігаються різні умови. Російський вчений М.П.Наумов (1963) запропонував концепцію ієрархії популяцій залежно від розмірів території, яку вони займають:

1. **Елементарна** (локальна) популяція — сукупність особин виду, які населяють невелику ділянку однорідної площі. Кількість таких популяцій пропорційна різноманіттю умов біогеоценозу.

2. **Екологічна** популяція — сукупність елементарних популяцій, тобто видів угруповання, приурочені до конкретних біогеоценозів (грабових бучин, дубово-грабових субучин).

3. **Географічна** популяція — сукупність груп особин попереднього рангу, які заселяють значну територію з географічно однорідними умовами середовища. У межах останнього спостерігається єдиний ритм життєвих явищ та інші функціональні особливості, що створюють морфо-фізіологічний тип, який відрізняє дану популяцію від сусідніх, котрі перебувають у інших географічних умовах (генотип бука: рахівський, розточанський, кам'янець-подільський та ін.).

Визначаючи конкретні розміри місцезростань популяцій у природі, В.Д. Федоров і Т.Г. Пльманов (1980) висунули гіпотезу про збіг ареалів популяцій з просторовими межами екосистем. Передусім це стосується популяцій рослин, які, будучи нерухомими, найтісніше пов'язані з умовами місцезростання. Популяції тварин, які, в свою чергу, нерозривно пов'язані з рослинами трофічними, хорологічними (просторовими) та іншими стосунками, приурочені до певних екосистем (в дібровах, де основною популяцією є дубова, живуть одні тварини, в борах, де домінує соснова популяція, — інші).

Це дає підставу розглядати кожен популяцію як самостійний елемент екосистеми, її підсистему, вплив якої проявляється у всіх частинах її біотопу. Тому популяція цікавить еколога як підсистема, яка відіграє ту чи іншу роль у функціонуванні усієї екосистеми. Скорочення чисельності популяції рака в поліських річкових екосистемах є сигналом до функціональних змін швидше всього антропогенного характеру: осушення та хімізація перезволожених земель призвели до погіршення якості кормових ресурсів виду.

Отже, **популяція може самостійно існувати лише при взаємодії з іншими популяціями як компонент екосистеми.** Популяція, образно кажучи, вибирає собі екосистему, де б їй найкраще жилося. Водночас цей процес взаємний: екосистема може й не прийняти її в своє угруповання, якщо вона їй "не підходить".

Розрізняють такі варіанти розподілу популяцій за екосистемами: в декількох сусідніх екосистемах живе одна популяція виду (популяція бука лісового в різних типах лісу — від бучин до субучин); в одній екосистемі проживає лише одна популяція виду (чорновільшаник з вільхою чорною); в одній екосистемі співіснують декілька популяцій видів (в бучині живуть популяції граба, клена, явора, липи, горобини тощо). Для популяцій тварин характерним є те, що від першого до третього варіанта розподілу звичайно зменшуються розміри тіла виду, а отже, і розміри площ, які займає популяція. Наприклад, популяція благородного оленя може заселяти декілька лісових

екосистем, а один вид ґрунтових амеб або інфузорій представлений в екосистемі багатьма популяціями. Всі особини одного типу, представлені в екосистемі, утворюють один *екотип*, який може складатися із частини популяції, з однієї популяції або з декількох популяцій. Кожна популяція займає один *популяційний* простір.

3. Параметри та структура популяції

Параметри популяції

Чисельність – загальна кількість особин однієї популяції на даній території або в даному об'ємі. Скорочення чисельності популяції спричинюють повінь, пожежа, град, раптові морози, посуха, бурелом, надмірне застосування хімічних препаратів, реконструкція ландшафту, вселення нових видів хижаків, паразитів, епідемії (тобто біотичні, абіотичні, антропогенні фактори).

Загибель або різке скорочення чисельності популяції викликає ланцюгову реакцію в біоценозі і спричинює коливання чисельності інших видів, зникнення одного виду рослин викликає загибель від 3–4 до 20–30 видів тварин. При зниженні чисельності популяції зменшуються можливості обміну генетичною інформацією, що призводить до зниження життєздатності.

Чисельність популяції – величина динамічна, залежить від народжуваності і смертності потомків. Для стабілізації чисельності популяції достатньо, щоб до розмноження доживало стільки потомків, скільки було батьків.

Мінімальна чисельність популяції – мінімальна кількість особин в популяції, менше якої популяція перестає існувати.

Народжуваність – кількість нових особин, які з'явилися за одиницю часу в процесі розмноження

Смертність – кількість особин, які загинули за певний проміжок часу.

Ріст популяції – співвідношення народжуваності та смертності.

Запас біомаси популяції – загальна маса особин популяції.

Щільність – кількість особин даного виду на одиницю території (площі або об'єму простору).

Біотичний потенціал – кількість нащадків, яку здатна дати одна материнська особина (риби, що не турбуються про нащадків БП – 3 млрд. у місяць, акули, для яких характерне яйцеживонародження БП – десятків).

Структура популяції

1. **Генетична структура** властива популяціям, які мають дві або більше генетичних форм, що обумовлює генетичний поліморфізм популяції і збільшує її стійкість.

2. **Статева структура популяції** – співвідношення особин різної статі. При генетичному контролі це співвідношення дорівнює 50 на 50. При впливі природного середовища воно змінюється в бік більшої смертності самців.

3. **Вікова структура** - закономірне співвідношення різних вікових груп популяції. Властива природнім угрупованням тварин та рослин, якщо вони не однолітні. В популяціях культурних рослин, в яких завдяки одночасному посіву вік особин однаковий, вікова структура не має значення.

4. Просторова – визначає характер розміщення особин даної популяції на території ареалу (в певний період часу існування популяції). В рослинних угрупованнях особини даного виду можуть розміщуватись поодиноці, парами, групами, скупченнями, їх розміщення залежить від біологічних особливостей виду, стадії розвитку популяції, умов місцезростання. У тварин важливим фактором є пора року (лялечка живе в лісовій підстилці, гусінь живе в кроні дерев.)

В популяції, яка займає певну територію, розміщення особин буває

- рівномірним,
- випадковим
- груповим.

Рівномірний розподіл особин має місце за оптимальних умов водно-мінерального живлення на всій площі, зайнятій популяцією. **Випадкове** розміщення особин на чималій відстані між ними обумовлене розпорошеністю на площі, зайнятій популяцією, однорідних умов місцезростання. За неоднорідних умов місцезростання особини певного виду **грукуються**, що сприяє їхньому виживанню, а отже, й збереженню виду. В природних умовах часто поєднуються рівномірний і груповий типи розміщення особин.

Рівномірний — с/г культури.

Може зустрічатись там, де між особинами дуже сильна конкуренція або існує антагонізм, який сприяє рівномірному розподілу в просторі.

Груповий — птахи на деревах.

Якщо особини в популяції намагаються утворити групи певного розміру (деколи нагадує випадковий розподіл).

Випадковий (дифузний) – хрущаки в борошні.

В природі зустрічається дуже рідко: в тих випадках, коли середовище однорідне, а організми не намагаються об'єднатися в групи.

Скупчення виникають:

- як наслідок змін умов середовища (передміграційні, міграційні скупчення);

- як реакція на добові та сезонні зміни погоди;

- у зв'язку з процесом розмноження.

Біологічне значення: у особин, які об'єднуються у певну групу, у порівнянні з одиницями особинами спостерігається зниження смертності завдяки здатності групи протидіяти несприятливим умовам середовища.

5. Ієрархічна структура – проявляється у ступені домінантності особини та функціональних обов'язках, які виконує дана особина.

В залежності від способу життя особин розрізняють форми організації популяцій:

1. Поодинокий спосіб життя (особини живуть окремо, утворюючи пари тільки на репродуктивний період – тетеруки).

2. Зграйний спосіб життя (об'єднання тварин в угруповання – птахи).

3. Сімейний спосіб життя (особини утворюють пари на тривалий період – лебеді).

4. Стадо (найбільш стійка форма угруповання організмів – копитні).

5. Колонії (бджоли, терміти).

6. Прайди (окремий прайд включає одного самця, 2-3 самок та декілька особин молодняка – леви).

Особини у складі популяції виконують різні функції. Між ними постійно відбувається обмін інформацією. Інформаційні процеси представляють собою специфічний механізм формування та підтримання цілісності популяції у просторі і в часі.

Знання про структуру популяції є основою для раціонального природокористування. Контроль за віковими, статевими, ієрархічними показниками популяцій в природі дозволяє експлуатувати природний ресурс без істотних змін чисельності особин.

4. Типи взаємовідносин між популяціями.

Міжвидові відносини — це взаємодія між різними видами.

Тип взаємовідносин	Види		Характер взаємодії
	1	2	
Нейтралізм	0	0	Популяції не впливають одна на одну
Конкуренція	-	-	Взаємне пригнічення
Аменсалізм	-	0	Популяція виду 2 пригнічує популяцію виду 1
Паразитизм	+	-	Відносини паразит-хазяїн
Хижацтво	+	-	Відносини хижак-жертва
Коменсалізм	+	0	Популяція виду 1 одержує користь від об'єднання, для популяції виду 2 - байдужого
Мутуалізм	+	+	Взаємодія сприятлива для обох видів

Нейтралізм — це така форма біотичних відносин, коли співжиття двох видів на одній території не викликає для них ані позитивних, ані негативних наслідків. За нейтралізму види не пов'язані один з одним безпосередньо. Наприклад, білки й лосі, які живуть в одному лісі, практично не контактують один з одним.

Конкуренція — виникає між особинами двох або більше видів, коли вони використовують спільні ресурси. Питання конкуренції є центральним у сучасній екології. Досліджувати конкуренцію в польових умовах дуже важко, тому ця тема залишається маловивченою.

Під час конкуренції спостерігається зниження чисельності або плодючості видів. Конкуренція близьких за родом видів може приводити до виключення одного виду іншим. Тенденція до екологічного розподілу, яка спостерігається між близькими за родом видами, відома як принцип конкурентного виключення Гаузе. Російський вчений-біолог Г.Ф.Гаузе у 30 роках ХХ сторіччя вивчав співіснування двох видів інфузорій (*Paramecium caudata*, *P.aurelia*). Кожний з видів, уміщених окремо в пробірки з сінним настоєм, успішно розмножувався, досягаючи певного рівня чисельності. Якщо обидва види зі схожим характером живлення вміщували разом, то спочатку

спостерігалось зростання чисельності кожного з них, а потім кількість *P. caudata* поступово скорочувалась, і вони зникали з настоєю, тоді як кількість *P. aurelia* лишалась постійною.

Аменсалізм — це такий тип взаємодії, коли один із видів, що взаємодіють, пригнічується іншим, тоді як другий вид від такого спільного життя не отримує ні шкоди, ні користі. Така форма взаємодії частіше зустрічається в рослин. Наприклад, світлолюбиві трав'янисті види, які ростуть під ялиною, відчувають пригнічення внаслідок сильного затінення їх кроною, тоді як для самого дерева їх сусідство може бути байдужим. Або гриб-пеніцил негативно впливає на бактерії в чашці Петрі, тоді як бактерії на гриб не впливають. Аменсалізм широко розповсюджений у водному середовищі. Так, синьо-зелені водорості, розмножуючись, призводять до отруєння водної фауни.

Симбіоз — це співжиття живих істот, що належать до різних систематичних груп. Розрізняють такі різновиди симбіозу: паразитизм (+ -), мутуалізм (+ +), коменсалізм (+ 0).

Паразитизм — це така форма трофічних зв'язків, коли паразитичний вид використовує хазяїна як їжу й місце свого існування. Він цілком залежить від хазяїна й може викликати його загибель. З екологічної точки зору паразитизм має багато спільних рис з **хижацтвом**, проте є й суттєва різниця, а саме:

- паразити менші за свого хазяїна;
- будова, обмін речовин, життєві цикли паразита більш спеціалізовані; це пов'язано з особливостями середовища існування й проблемами розповсюдження від хазяїна до хазяїна;
- паразит знижує життєдіяльність хазяїна, але найчастіше не вбиває його, оскільки зі смертю хазяїна загине й сам;
- немає організмів, які б не були уражені паразитами (двома-трьома й більше видами);
- половина видів на планеті, а може, й більше — паразити (Бігон, Харпер, Таунсенд, 1989).

У ході еволюції спочатку гострі стосунки паразита й хазяїна можуть перейти в нейтральні, а іноді навіть у взаємокорисний постійний зв'язок двох видів. Прикладом такої пом'якшеної дії паразита на хазяїна можуть бути трипаносоми в крові африканських антилоп, які не завдають відчутної шкоди цим тваринам. Проте в людей після передачі їм трипаносом переносником — мухою цеце — розвивається смертельна «сонна хвороба». Або доведено, що помірне об'їдання листя комахами стимулює ростові процеси, внаслідок чого рослини повніше розвивають фотосинтетичний апарат.

Форми паразитизму надзвичайно різноманітні. Щодо пристосованості, то розрізняють морфологічні (спрощена форма тіла, утворення, що полегшують фіксацію паразита в шерсті, травному тракті) та фізіологічні пристосування в паразитів (спеціалізовані залози, які виділяють антикоагулянти, спрощена травна, нервова системи, складні цикли розвитку). Паразитів можна поділити на фіто- та зоопаразитів. Інколи їх поділяють на мікропаразитів (ті, що безпосередньо розмножуються й живуть у клітині хазяїна) і макропаразитів (мешкають у міжклітинному просторі або в порожнині тіла).

Найбільш сильну пошкоджуючу дію **мають паразити й хижаки**, які є новими в екосистемі. Якщо скласти список паразитів, які викликають хвороби в сільському або лісовому господарствах, то найбільшої шкоди завдають ті паразити, які недавно занесені в нові райони. Стосовно людини, найбільш небезпечні нові збудники хвороб, тобто ті, що завезені вперше. Існує принцип «раптового підсилення патогенності», з якого випливає:

- не можна допускати інтродукцію нових потенціальних шкідників;
- потрібно уникати в міру можливості стресу в екосистемах, виникненню якого сприяють отрутохімікати, які знищують і корисні, і шкідливі організми.

Коменсалізм — це така форма взаємовідносин між двома видами, коли діяльність одного з них дає корм або надає притулку іншому (коменсалу). В системі знаків це 0+. В екології коменсалізм ще інакше називають нахлібництвом. Приклади таких взаємовідносин:

- леви й гієни, які підбирають залишки здобичі, що залишилась;
- великі акули й риби-прилипалі, що супроводжують їх;
- молодь риб, що ховається під парасольками захищених жалкими нитками медуз;
- поселення рослин-епіфітів на корі дерев.

Відносини типу коменсалізму дуже важливі в природі. Вони сприяють повнішому освоєнню середовища й використанню ресурсів. Іноколи коменсалізм переходить в інші типи відносин, наприклад у паразитизм.

Слід відзначити, що типи міжвидових взаємовідносин за певних умов можуть переходити один в другий. Наприклад, мутуалізм у паразитизм, або коменсалізм у конкуренцію (рис. 19).

Мутуалізм — це такі взаємовідносини, коли види приносять один одному певну користь тільки в присутності один одного. Приклади:

- бобові рослини й азотофіксуючі бактерії;
- дерева й гриби;- лишайники (водорості + гриби);
- терміти й найпростіші у їх шлунку;
- орхідеї й комахоїдні птахи;
- запилення квіток комахами, птахами, кажанами;
- хижі мурашки й мірмекохорні рослини (мімози, акації);
- людина й культурні рослини;
- кишкові симбіонти, які беруть участь у переробці грубих рослинних кормів, що виявлені в багатьох тварин (жуйні, гризуни, жуки-точильники).

Відносини типу хижак-жертва дуже поширені в природі. Один з партнерів цієї системи має негативні, а другий — позитивні наслідки. До цього типу екологічних відносин можна віднести всі варіанти харчових зв'язків. Здебільшого хижаками називають тварин, які живляться іншими тваринами, тобто вони ловлять і умертвляють інших.

Теорія хижацтва в багатьох випадках відстала від теорії конкуренції. Модель цієї системи асиметрична, можливо, тому цей процес важко моделювати.

5. Особливості популяцій рослин та тварин.

Популяційна екологія рослин та тварин розвивалася практично паралельно, що в цілому сприяло прогресу в цій галузі знання, але затінило більшість важливих особливостей цих двох царств живих організмів.

Між рослинами та тваринами існує чимало глибоких відмінностей (*табл.*). Проявляються вони на рівні окремих особин і на популяційному рівні. Найбільш важливі в галузі екології особливості рослин, що виходять з їх нерухомого способу життя та відсутності в багатьох видів рослин 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.

Таблиця 6.1. Характеристика особливостей рослин та тварин, зумовлених їхніми відмінностями на популяційному рівні

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

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. Тут, особливо на найвищих ланках еволюції, діє широкий набір форм турботи про потомство.

Зовсім по-іншому складається у тварин та рослин внутрішньо-популяційна ієрархія. Асиметрія стосунків (коли дві сусідні особини впливають одна на одну по-різному), зумовлена різною різноманітністю особин рослинного царства. Навіть саме поняття особин у рослин і тварин не збігається. Особина в царстві тварин (за винятком лише небагатьох форм, наприклад, коралів) – це завжди генет, тобто безпосередній продукт злиття гамет. У рослин це не завжди так. У тварин генет завдяки дезінтеграції та автономізації дає самостійні організми – рамети.

6. Віковий спектр ценопопуляцій.

Кожна популяція представлена особинами, які в процесі онтогенезу в якийсь момент досягають певної фази (стадії) розвитку. Якщо в складі популяції є особини різного віку, для позначення їх правильніше буде скористатися терміном спектр вікових станів популяції, а не віковий склад. Виділяють такі вікові стани в життєвому циклі розвитку рослин:

- латентний,
- ювенільний,
- віргінільний,
- генеративний,
- сенільний.

Цю періодизацію з доповненням кожного періоду певними віковими станами можна представити у вигляді узагальненої таблиці.

Таблиця 1

Періодизація онтогенезу квіткових рослин (за Жуковой, 1987)

Період	Віковий стан	Умовні позначення
I. Латентний	1. Насіння	L
II. Віргінільний	2. Проростки	P
	3. Ювенільні	J
	4. Іматурні	Im
	5. Віргінільні	V
III. Генеративний	6. Молоді генеративні	G ₁
	7. Середні генеративні	G ₂
	8. Старі генеративні	G ₃
IV. Сенільний	9. Субсенільні	SS
	10. Сенільні	S
	11. Відмираючі	SC

Якщо особини належать до одного абсолютного віку або одного вікового стану, їх називають віковою групою або когортою в англійській літературі.

Якщо є точна інформація про календарний вік особин (наприклад, відомі строки посіву зернових або закладання розсадника чи посадки лісу), то доцільно вжити термін "віковий склад", а не "віковий спектр популяції", оскільки в даному випадку всі особини мають однаковий вік і вся популяція є однаковою за віком.

Латентний період.

Цей період охоплює період первинного стану спокою, коли особини представлені плодами, насінням, іншими рослинними зачатками (діаспорами). Тривалість цього періоду різна, так насіння одних видів: наприклад, осики (*Populus*), бука (*Fagus*), ялини (*Picea*) втрачає схожість за кілька днів, інших: наприклад, осок (*Carex*), ситників (*Juncus*), костриць (*Festuca*) тощо зберігає її протягом тривалого часу.

Частина насіння (плодів, діаспор) дуже швидко втрачає схожість через несприятливі умови, частина гине або поїдається гризунами. Отже, не всі рослинні зачатки є життєздатними. Доведено, що основна маса їх зберігається в поверхневих шарах ґрунту та підстилці, а в нижніх – дуже мало.

Запас діаспор у ґрунті різниться за роками і за якісним складом, і за кількістю, цього запасу завжди вистачить для самовідтворення популяції та екосистем.

Насіннева продуктивність фітоценозів та їхніх популяцій визначається багатьма факторами, такими, як: історія фітоценозу, флористичний склад і кількісне співвідношення компонентів, умови місцезростання, можливості обмінення, вплив тваринних організмів, занесення діаспор із суміжних територій, довговічність насіння, насіннева продуктивність, господарська діяльність людини.

Окрему групу складають популяції однорічних рослин (польових, лучних, степових), насіння яких проростає лише за сприятливих умов. Так, насіння однорічних бобових, наприклад горошка чотиринасінного (*Vicia tetrasperma*), г. волосистого (*V. hirsuta*), г. мохнатого (*V. villosa*) рясно проростає, якщо ґрунт має підвищену вологість.

У таких ценопопуляціях активний стан змінюється станом спокою: перший характеризується розвитком повноцінних зрілих особин, а другий – збереженням життєздатного насіння в ґрунті. Здатність насіння тривалий час зберігати схожість забезпечує високу стійкість видів у фітоценозах. Інакше кажучи, життєздатність насіння є чи не найголовнішою умовою (ознакою) стійкості ценопопуляції. Популяції, в яких усі види представлені лише насінням, тобто в період спокою перебувають у латентному стані, називають **латентними**. В деяких видів чергування латентного й активного стану відбувається не щороку, а через певний період.

Віргінійський період.

Віргінійський період досить довгий в онтогенезі деревних порід і багаторічних трав'янистих рослин. Він триває до першої стадії генеративного періоду і представлений ценопопуляціями, які знаходяться в стадії проростків, ювенільному та іматурному стані. Розглянемо окремо кожний віковий стан.

Стан проростків настає після завершення латентного періоду, коли особини популяції перебували в стані насінини. За сприятливих умов (відповідного температурного режиму, вологості та аерації ґрунту) насіння проростає, і починається якісно нова вікова стадія – стадія проростків. До сходів також відносять особини, котрі виникли в цьому вегетаційному сезоні з насіння або зачатків (бульбочок), що замінюють їх на початковому етапі життя. Такі особини морфологічно відрізняються від наступної вікової групи

наявністю сім'ядолей, колеоптиле. Оскільки проростки мають низьку адаптивну здатність до екстремальних умов навколишнього середовища, досить великий відсоток особин популяції гине на цій стадії.

Ювенільна стадія настає в один і той же вегетаційний період, після завершення стадії сходів, тобто з віком особини переходять зі стадії сходів у якісно нову стадію – ювенільну. Ця стадія рослин є перехідною від сходів до сформованих віргінільних особин. В ювенільному стані рослини спочатку ще не мають повністю розвинених ні надземних органів – (листоків, пагонів), ні підземних (коренів, кореневих систем), не створюють сформованих ценозів. Згодом вони вступають у фазу активного морфогенезу вегетативних органів, формуються адаптивні морфологічні і анатомічні ознаки, що забезпечують оптимальне їх функціонування. Ювенільна стадія – стан розвитку вегетативних органів особин, коли вони починають взаємодіяти між собою і в такий спосіб забезпечують формування окремих фаз фітоценозу на відкритих місцях або підрусті в лісових та багаторічних лучних місцях.

Іматурна стадія характеризує подальший розвиток організму від ювенільного до зрілого стану розвитку вегетативних органів. Такі рослини ще не мають сталої форми і розмірів листків та пагонів, в них ще збільшується фотосинтетична поверхня, наростає крона в деревних порід, зростає кількість пагонів у кущі і дернині, тобто вони знаходяться у вегетативному стані. Чисельність іматурних особин у популяції досить висока, але сформована ними фітомаса часто не перевищує 5-10% загальної фітомаси фітоценозу в зрілому стані.

Зріла стадія, або зрілий стан, віргінільного періоду є заключаю стадією розвитку вегетативних органів. Цей стан є вирішальним у наростанні органічної маси, яка залежить від тривалості перебування ценопопуляції в стані зрілих віргінільних особин.

Тривалість віргінільного періоду популяції може бути максимальною, мінімальною або середньотривалою, вона визначається як абіотичними, так і ценотичними умовами місцезростання, а також біологічними особливостями видів, які входять до складу популяції (в разі їх неоднорідності).

Генеративний період.

Тривалість генеративного періоду неоднакова в різних видів: (10-40 років) у трав'янистих полікарпічних рослин і від 100 років до кількох тисяч у деревних рослин.

Особини, що перебувають на генеративній стадії розвитку, відіграють важливу роль у ценопопуляціях, оскільки вони:

- по-перше, здатні до статевої репродукції, хоча інколи й з перервами (у деревних плодовогоягідних культур має місце періодичність плодоношення, а в багаторічних трав'янистих рослин – періодичність цвітіння);
- по-друге, саме в цей період найбільш повно виявляється здатність рослин до вегетативного розмноження;
- по-третє, рослини, що досягли генеративного стану, відзначаються високою продуктивністю.

Цей період є кульмінаційним в еволюції організму, він характеризується високою ценотичною активністю.

Молодий генеративний підперіод включає квітучі особини, що плодоносять або плодоносили під час наростання їхньої генеративної і вегетативної потужності. У цей період розвитку популяції елементи набувають здатності до цвітіння, плодоношення, закладання бруньок відновлення, накопичення загальної фітомаси. У популяції є певна кількість особин, які слабо розвинені. В таких рослин ще не достатньо сформована крона, сповільнено йде утворення суцвіть, квіток, плодів, насіння.

Середній генеративний підперіод відзначається найвищим ступенем життєздатності популяції, що зумовлено могутнім розвитком у плодоягідних і лісових культур стовбурної деревини, повним розвитком крони, сформованою потужною кореневою системою (яка забезпечує рослини водою та зольними елементами), а також рясним цвітінням і плодоношенням.

Старий генеративний підперіод включає особини, котрі плодоносили і плодоносять в період зниженої вегетативної і генеративної потужності (старіючі плодоносні особини або такі, що плодоносили). Популяції одно- і дворічних рослин, що перебувають на цій стадії, майже вичерпали свій життєвий ресурс. Натомість у багаторічних полікарпічних видів життєздатність особин ще зберігається, хоча фізіологічна активність популяції вже знижується. У природі такі особини створюють неповноцінні розріджені популяції, життєва сила генеративних і вегетативних органів цих рослин послаблюється. В результаті на луках чи болотах такі популяції випадають, а травостій зріджується.

Сенільний, або постгенеративний період.

Цей період також ділять на три підперіоди: субсенільний, сенільний, підперіод відмирання. Кожний з них характеризується певними морфогенетичними ознаками та фізіологічною активністю особин.

Субсенільний підперіод настає після завершення генеративного періоду. В деяких рослин, особливо деревних, у цей час послаблюються ростові процеси, ще більшою мірою знижується здатність до запилення, запліднення, насінневого і вегетативного розмноження, втрачається здатність до плодоношення тощо.

Сенільний підперіод є природним продовженням попередньої стадії. Він характеризується подальшим зниженням життєдіяльності особин популяції, в них уповільнюються темпи приросту фітомаси підземних і надземних біогеогоризонтів, скорочується фотосинтетична поверхня, відсутнє насіннєве розмноження, втрачається імунітет рослин до патогенів, відмирають окремі особини тощо.

Підперіод відмирання є останньою стадією сенільного періоду. Вегетативне розмноження обмежене, воно виявляється в сенільній партикуляції, тобто розпаді старої особини на окремі частини в результаті руйнування органа, котрий з'єднував їх у єдине ціле. Особини, що виникли в такий спосіб, мають низьку життєздатність, поступово вони відмирають.