

## Змістовий модуль 2. Біосферологія та біоценологія

### Тема 2. Біоценологія

- Біоценологія – наука про біоценози.
- Популяція – просторова та еволюційна одиниця виду.
- Біоценоз, біогеоценоз, екосистема.
- Ознаки біоценозу.
- Сукцесії та флуктуації.
- Класифікація біоценозів.
- Види зв'язків в екосистемі.
- Екологічна ніша.
- Життєві форми та екотипи.

**Основні поняття:** біоценологія, біоценоз, біогеоценоз, екосистема, сукцесія, флуктуація, екологічна ніша, життєва форма, екотип, вид, популяція, чисельність та щільність популяції, народжуваність, смертність, тривалість життя, імміграція та еміграція, темпи зростання, приріст популяцій, статева структура популяцій, вікова структура популяцій, просторова структура популяцій, етологічна структура популяцій, біоценотичні зв'язки.

Праці О. Гумбольдта, Ч. Дарвіна, В. Докучаєва та інших дали поштовх для розвитку нових напрямів природничої науки, зокрема і дослідженням угруповань живих організмів та середовища їх мешкання. Дослідженням угруповань різних систематичних груп (**біоценозів**) в межах більш-менш однорідних природних умов займається **біоценологія**. А дослідженням взаємовідносин між біоценозами й абіотичними компонентами середовища (**біогеоценозом**) – **біогеоценологія**.

**Біогеоценоз** – ділянка земної поверхні, що характеризується певними фізико-географічними умовами (характером мікроклімату, рельєфу, геологічної будови, ґрунту та водного режиму), яка пов'язана з біоценозом обміном речовин та енергії. Біогеоценоз є структурною частиною ландшафту. Основна функція біогеоценозу полягає у підтримці кругообігу в конкретних географічних умовах.

Організми, які входять до складу біогеоценозів можна розподілити на такі *функціональні трофічні* групи: автотрофи і гетеротрофи.

**Автотрофи** представлені переважно фототрофами, які здатні використовуючи енергію сонячних променів створювати органічні речовини, і хемотрофами (мікроорганізмами), які використовують енергію хімічних сполук.

**Гетеротрофи** (тварини, бактерії, актиноміцети, гриби, паразитні та сапрофітні рослини) отримують від автотрофів і енергетичний матеріал, і необхідні для життя речовини. Гетеротрофи – сапротрофи – здійснюють мінералізацію відмерлих органів рослин, деякі з них і фіксацію атмосферного азоту. Гетеротрофи значною мірою забезпечують автотрофів необхідними для них елементами мінерального живлення та вуглекислим газом, а також беруть участь у трансформації енергії та біологічному кругообігу речовин.

Часто поряд із терміном «біогеоценоз» використовують термін «екосистема».

**Екосистема** – це сукупність організмів та умов їх існування на певній території, які взаємодіють між собою і створюють систему взаємообумовлених та взаємопов'язаних біотичних та абіотичних явищ і процесів.

Екосистема та біогеоценоз по суті – близькі поняття. Проте екосистема сприймається як безрозмірне утворення. Як екосистему, наприклад, розглядають гниючий пень у лісі, окремі дерева з організмами, що мешкають на ньому, лісовий фітоценоз, в якому ці дерева і пень розташовані, лісовий масив, лісову зону тощо. Екосистемою може бути не тільки природні угруповання, а і штучно створені біокосні системи, зернохосвище, акваріум тощо.

Біогеоценоз завжди розуміють як *хорологічну просторову одиницю*<sup>1</sup>, що має , окреслені фітоценози, що входять до його складу.

<sup>1</sup> простір, який заповнено предметами та явищами, локальні зв'язки між якими носять причинно-наслідковий характер.

Структурними елементами біогеоценозу є **біотоп** і **біоценоз** (або біологічне угруповання, або сукупність організмів).

**Біотоп** – ділянка земної поверхні (суходолу або дна водойми) з однотипними умовами рельєфу, кліматичними особливостями та іншими абіотичними чинниками, яку займає певний біоценоз. Між біоценозом та біотопом існує тісна взаємодія, заснована на постійному обміні речовиною, енергією та інформацією. У загальному розумінні біотоп – це неорганічний компонент біогеоценозу (екосистеми) зі специфічним комплексом умов, що визначає видовий склад організмів, а також особливості їхнього існування. Разом з тим, біотичний компонент впливає на біотоп, внаслідок чого останній зазнає змін у часі.

**Біоценоз** – сукупність рослин, тварин і мікроорганізмів, що населяють певну ділянку суші або водоймища та характеризуються певними відносинами як між собою, так і з абіотичними факторами середовища. Він характеризується певним видовим складом і стабільністю, яка забезпечує популяціям безперервність у часі. Біоценоз – це динамічна, здатна до саморегуляції система, компоненти якої (продуценти, редуценти, консументи) взаємозалежать один від одного. У біоценозі виділяють: зооценоз, фітоценоз, мікоценоз, мікроценоз. У польових умовах межі біоценозу і пов'язаного з ним біотопу найчастіше визначаються за змінами рослинного покриву, які можна добре спостерігати візуально.

Біотопи територіально об'єднані у більші підрозділи – **біохори** – великі підрозділ біосфери, які охоплюють групу просторово об'єднаних біотопів, розташованих у однотипних кліматичних умовах та характеризуються специфічним складом живих організмів. Частіше біохору ототожнюють з природною (ландшафтною) зоною.

Біохори об'єднують у **біоцикли**. Виділяють такі біоцикли:

- суша,
- море,
- естуарії та лимани,
- внутрішні водойми.

Види, що утворюють біоценоз, відіграють у ньому неоднакову роль. Тому виділяють такі категорії:

- домінанти,
- субдомінанти,
- другорядні,
- третьорядні.

Домінанти – це види, що переважають у біоценозі кількісно. Їх виділяють окремо серед дерев, чагарників, трав, мохів, лишайників, великих і малих ссавців, птахів тощо.

Серед домінуючих видів виділяють *види-едифікатори* – види, що впливають на умови існування інших видів біоценозу (наприклад, на умови росту інших видів рослин, тварини-норники своєю діяльністю змінюють хімізм ґрунтів, копитні можуть змінювати видовий склад рослинного покриву пасовищ тощо).

Також серед організмів біоценозу є види **асектатори**, які не впливають або майже не впливають на інші членів угруповання, тому їх відносять до друго- і третьорядних видів.

Структура біоценозу передбачає поділ на вертикальні й горизонтальні геопросторові частини. **Ярусність біоценозів** – це головна ознака *вертикального поділу*. До горизонтальних ярусів приурочені види, життєдіяльність яких пов'язана з повітряним середовищем, водою, ґрунтом.

Розрізняють наземні і підземні яруси. *Наземні яруси* – наслідок відбору видів, здатних проростати спільно, використовуючи простір з різним ступенем освітленості у різний період вегетаційного розвитку. Кількість ярусів у різних біоценозах може бути різною (у широколистяних лісах 4-и яруси, у вологих тропічних лісах – 6-8-м ярусів). Для деяких фітоценозів характерні позаярусні види – ліани і епіфіти. Ліани використовують інші види як опору, епіфіти – як субстрат.

Коренева система рослин формує *підземні яруси*, які профільно віддзеркалюють наземну структуру фітоценозу. Тож чим більше ярусів виділяється у надземній частині біоценозу, тим складнішою є підземна ярусність, і навпаки.

Наступним проявом пристосованості фітоценозу в геопросторі й часі є його зовнішній вигляд у певний період вегетації рослин – **аспект**. Аспект фітоценозу змінюється впродовж року відповідно сезонним фазам розвитку рослин і залежить від багатьох факторів (видового складу, частоти трапляння видів, їхньої феностадії (фенофази) ярусності угруповання тощо). Тривалість певного аспекту залежить від тривалості фенологічної фази аспективного (визначаючого аспект) виду та екологічних умов. Фенологічні фази рослин, тварин та сезонні явища неживої природи вивчає наука *фенологія*.

Горизонтальна структура біоценозу відображається в **синузіях** – екологічно і просторово відокремлена частина фітоценозу.

Складається синузія з рослин однієї або кількох екологічно близьких життєвих форм. У лісах помірної зони виділяють ярусні синузії (дерев, чагарників, чагарничків, мохів). Синузією називають також сезонні угруповання, що зумовлюють той чи інший аспект фітоценозу (синузія ефемерів і ефемероїдів).

Отже, синузія – це горизонтальна частина біоценозу, утворена організмами, подібними в екологічному відношенні. Вона може збігатись з частиною або ярусом загалом. Синузії можуть бути епіфітні (мохи, лишайники і водорості на деревах), ґрунтові (мікроорганізми); постійні й тимчасові (залежно від ритмів розвитку), а також об'єднувати різну кількість особин (рясно і рідко), стосуватися екологічно рівноцінних видів (синузія сосни і ялини у шпильковому лісі) або нерівноцінних життєвих форм (деревного і трав'яного покриву в мішаному лісі).

**Взаємозв'язки** між організмами у біоценозах є надзвичайно різноманітними. Це різноманіття можна звести до чотирьох типів зв'язків:

- **топічні** – коли один вид є місцем поселення для іншого (гніздо птаха на дереві);
- **форичні** – коли організми одного виду сприяють переміщенню організмів іншого виду;
- **фабричні** – коли один вид застосовує інший вид для будівництва гнізд, житла, схованок;
- **трофічні** – коли організми пов'язані між собою кормовими зв'язками.

Взаємозв'язки між організмами в біоценозі можуть бути *постійними (сесильними)* і *тимчасовими (вагільними)*. Постійність характеризує насамперед рослин. Тварини в біоценозі переважно перебувають тимчасово, протягом доби, сезону або в короткий період міграції.

Будь-який біоценоз характеризується мінливістю в часі і просторі, тобто для нього характерні динамічні процеси.

Проте на різних етапах формування простежується різна інтенсивність змін біоценозу. Так на початкових стадіях формування біоценозу його видовий склад і структура змінюються досить швидко, а на завершальній стадії зміни сповільнюються і біоценоз переходить у стабільний стан розвитку.

За часовими термінами зміни біоценозів характеризуються добовою, сезонною (річною) та багаторічною динамікою.

*Добова динаміка* (зміна темної та світлої частини доби) у рослин є різна інтенсивність фотосинтезу, дихання, розкривання і закривання квіток, у тварин – різна активність упродовж дня.

*Сезонна динаміка* біоценозу залежить від фенофази біоценозу, видового складу і кількості видів, з яких він складається. Переважно аспект з року в рік повторюється. Така послідовність сезонної ритміки зумовлена сезонними змінами освітлення, температури й зволоження.

Тваринам біоценозу також властива сезонна динаміка, яка виражається через розмноження, життєву активність, міграції тощо.



*Багаторічна мінливість* біоценозів зумовлена змінами, що повторюються протягом декількох років. Такі зміни називають флуктуаціями, тобто незначними відхиленнями від середньостатистичного розвитку. Флуктуації можуть спричинятися різними чинниками абіотичного і біотичного характеру.

Наслідками флуктуацій є зміна кількості домінантів та едіфікаторів біоценозу, масове розмноження певних видів тварин, зміна домінантних видів тощо.

**Сукцесії** – це зміни одного біоценозу іншим. Направлена й безперервна поява і зникнення популяцій різних видів, зміна видового складу біоценозу і є сукцесією, а окремі біоценози, що відповідають різним періодам розвитку, називають стадіями або серіями сукцесій.

Розрізняють первинні і вторинні сукцесії.

*Первинні* – це такі, які розвиваються на субстратах, позбавлених життя (місця, звільнені від льодовикового покриву, побережжя озер і морів, на яких понизився рівень води тощо). Заселення таких біотопів починається з випадкового занесення вітром, водою чи іншим живим організмом насіння з натуралізованої території. Вільна ділянка для занесеного насіння може бути сприятливою або несприятливою для розмноження. Тому піонерами заселення таких ділянок є невибагливі організми - мохи, лишайники, водорості, найпростіші, комахи. Згодом, коли нагромаджується рихлий шар породи, який слугує ґрунтоутворювальною, материнською породою, поселяються інші судинні рослини. Цю первину стадію формування біоценозу називають *піонерною*.

Піонерна стадія змінюється стадією ненасиченого угруповання, коли деякі рослини відновлюються, а деякі гинуть, тварини розмножуються і формується ґрунтовий покрив. У ненасиченій стадії вільними є ще чимало екологічних ніш. Видовий склад на цій стадії нестійкий, нові види майже без конкуренції проникають у біоценоз. Але згодом конкурентна боротьба зростає і починає відігравати суттєву роль. Таку стадію формування біоценозу називають *стадією групування*.

Наступний розвиток супроводжується диференціацією рослинного покриву на яруси та синузії, постійним стає видовий склад, формуються трофічні ланки. Наприкінці заповнюються всі екологічні ніші й проникнення нових видів організмів стає неможливим (або за умови витіснення чи знищення тих, які заселилися раніше). Ця стадія формування біоценозу одержала назву *насиченої*.

Вторинні сукцесії формуються на місці зруйнованих угруповань, де зберігся ґрунтовий покрив, насіння, спори й деякі живі організми. Руйнацію біоценозів спричинюють урагани, паводки, зсуви, тривалі засухи тощо. Вторинні сукцесії характерні для деградованих пасовищ, вигорілого і вирубаного лісу, орних земель, які тривалий час не обробляють, та інших угідь.

За умови поступового природного розвитку як первинні, так і вторинні сукцесії підводять біоценоз до відносно стійкого стану, в якому підтримується рівновага між організмами та між організмами і життєвим середовищем. Такий стан називається **клімаксовим**.

Сукцесії, що наближають біоценоз до цієї стадії, називають *прогресивними*, а ті, що віддаляють його від цієї стадії, - *регресивними*.

Досягнення біоценозом клімаксового стану не означає припинення розвитку. Розвиток продовжується, але темпи його дещо сповільнюються. Клімакс є завершальною стадією сукцесії, яка формує зріле угруповання.

Зруйновані біоценози можуть у своєму розвитку через певний час повертатися до попереднього стану. Такі біоценози називаються *корінними*. Біоценози, які не можуть повернутися до попереднього стану, називаються *похідними (антропогенно-трансформованими)*.

В основу класифікації біоценозів покладено класифікацію фітоценозів, яка ґрунтується на виділенні домінантів і едифікаторів рослинного покриву. До уваги беруть як розміри (площу), так і складність організації угруповань, а також характер меж (континуальність, дискретність).

Таксономічна система біоценозів побудована за домінантними і едифікаторними ознаками, складається з таких таксонів: асоціація біоценозів (група асоціацій біоценозів) → формація біоценозів (група формацій біоценозів) → клас формацій біоценозів → тип формацій біоценозів (тип рослинності, тип біому) → біоценотичний покрив.

Елементарною таксономічною категорією рослинного угруповання є **асоціація**, а біоценотичного - **асоціація біоценозів**. Назва асоціації для багаторусних угруповань складається з родових назв домінантних видів панівного ярусу (кондомінанти) та едифікаторів тих ярусів, які утворюють здебільшого суцільний покрив. *Групу асоціацій біоценозів* утворюють асоціації, що відрізняються складом одного з ярусів.

**Біоценотична формація** складається з груп асоціацій. Формацію виділяють за домінантою, за якою її і називають.

*Група формацій біоценозів* - це всі формації, домінанти якої належать до однієї і тієї ж життєвої форми.

**Клас формацій біоценозів** об'єднує всі групи формацій, домінанти яких мають екологічно близькі життєві форми, наприклад, шпилькові, листяні ліси тощо.

**Тип формацій біоценозів** (тип рослинності) називають **типом біому**, або **біоценотичний тип**, розуміючи під ним біоценоз рангу, який територіально збігається з природно-кліматичною зоною (біом вологих екваторіальних і тропічних лісів, трав'янистих степів, прерій тощо).

**Біоценотичний покрив** є найвищою таксономічною одиницею, яка об'єднує всі типи біомів суходолу. Для водного середовища, у якому роль рослинності обмежена, виділення таксономічних категорій біоценозів ґрунтується на тваринному населенні.

**Екологічна ніша** – це географічний простір з властивими йому природними умовами, що визначають існування будь-якого організму в природі, функціональну роль виду в біоценозі та його пристосованість до екологічних чинників.

Екологічна ніша характеризує ступінь біологічної спеціалізації виду. Еконіша водночас є і геопростором з безліччю координат, і загальною сумою адаптації організму до певних умов існування.

Зараз виділяють *фундаментальну (потенційну)* і *реалізовану (реальну)*.

*Потенційна* еконіша є сукупністю необхідних для виду умов місцезростання без будь-якого тиску з боку іншого виду і відповідає максимально можливій експансії першого виду. Вона зумовлена генетично.

*Реальна* еконіша – це частина потенціальної ніші, яку фактично займає певний вид. Вона зумовлена генетично і екологічно.

Міжвидова конкуренція за еконіші та екочинники має такі наслідки:

- еволюція видів і біоценозів;
- географічне поширення організмів;
- вертикальна й горизонтальна диференціація біотопів;
- морфологічні, функціональні та енергетичні особливості видів;
- життєві форми рослин і тварин.

Екологічні ніші інколи можуть бути незайняті живими організмами – вільними (вакантними). У таких випадках дуже важливою умовою для організмів є здатність до адаптації у безконкурентному природному середовищі.

З екологічними нішами має тісний зв'язок географічний *паралелізм*, або *вікаризм*, коли вид в одній країні (континенті) має екологічно близького родича в іншій. Зокрема, в країнах з подібними кліматичними умовами формуються флора і фауна, представники якої відрізняються систематичним (філогенетичним) положенням, але займають подібні екологічні ніші. Наприклад, фауна Австралії, де екологічну нішу вовка займає сумчастий вовк, нішу куниці – сумчаста куниця, польових мишей (*Apodemus*) – сумчасті миші (*Phascoqalinae*). Водночас тут деякі екологічні ніші залишились не зайнятими. Зокрема, нішу копитних, яких немає на цьому континенті, деякою мірою зайняли в ему та казуари. До вікарних видів належить європейський зубр і північноамериканський бізон, гімалайський ведмідь і північноамериканський чорний ведмідь тощо.

Види, що займають в різних географічних областях однакові ніші, називають ще *екологічними еквівалентами*, а незайняті екологічні ніші – *дефектністю біоти*, яка найчастіше притаманна біоті островів.

В основу виділення **життєвих форм** покладено схожість адаптивних ознак, серед яких розрізняють анатомічні, фізіологічні, що в тій чи іншій мірі проявляються у зовнішньому вигляді видів.

Життєву форму можна визначити як морфологічний тип адаптації тварин або рослин до певних умов середовища та певного способу життя. Оскільки кількість можливих адаптації до певних умов обмежена, види, що виростають у подібних умовах, утворюють конвергентні типи, групи життєвих форм.

Найбільш популярною є класифікація датського вченого К. Раункієра, яка ґрунтується на розміщенні бруньок відновлення над поверхнею ґрунту в несприятливий період й особливостях їх покриття. Згідно з цією класифікацією вирізняють такі життєві форми рослин:

- **фанерофіту** – деревні рослини, бруньки відновлення яких розташовані високо над поверхнею ґрунту та повністю знаходяться під впливом коливань режимів тепла та вологи (дерева та чагарники заввишки не нижче 25 см); вони поділяються на підтипи на підставі різних морфобіологічних ознак, зокрема, захищеності бруньок, наявності/відсутності листя у несприятливий сезон;
- **хамефіту** – рослини, бруньки відновлення яких знаходяться вище поверхні ґрунту, але нижче 25 см (чагарники та напівчагарники, розеточні чагарники, низькорослі сукуленти; іноді сюди ж включають мохи та лишайники);
- **гемікрптофіту** – рослини, бруньки відновлення знаходяться на поверхні ґрунту або в його поверхневому шарі. Сніг, опад, підстилка захищають тканини рослин від несприятливих впливів. До цього типу належать багаторічні трави;

- *криптофіти* – рослини, бруньки поновлення приховані у ґрунті (геофіти) або під водою (гелофіти). Це багаторічні трав'янисті рослини, цибулини, бульбоцибулини, бульби та кореневища яких повністю приховані від несприятливих впливів середовища у ґрунті чи воді;
- *терофіти* – однорічні або ефемерні трави, що переживають несприятливий період року (а іноді й кілька років) лише у вигляді насіння.

Серед тварин виділяють життєві форми за особливостями розмноження, способами руху та здобування їжі, пристосованістю до екологічних умов довкілля. Отже виділяють такі життєві форми тварин:

- *водні* (плаваючі) нектон, планктон, бентос;
- *напівводяні* пірнаючі, непірнаючі; тварини, що добувають корм лише з води;
- *наземні* – тварини, що не будують нір (бігаючі, стрибаючі, плазуючі); тварини скель;
- *риючі* – абсолютні землерії та напівземлерийні;
- *деревні* – тварини, що іноді злізають з дерев; тварини, що не злізають з дерев;
- *повітряні* – тварини, що добувають їжу в повітрі; тварини, що вишукують їжу з повітря.



**Вид** – сукупність близькоспоріднених організмів, що характеризуються певними, тільки їм властивими морфофізіологічними, екологогеографічним та етологічними особливостями, каріотипом, що мають загальне походження, заселяють певну територію (ареал), у природних умовах схрещуються виключно між собою і дають плодюче потомство.

Вид – категорія історична. Види виникли в результаті еволюції від видів, що існували в минулі геологічні епохи. Одночасно вид є якісним етапом еволюції і реально існує на певному етапі, доки не зміняться умови існування, що може призвести або до утворення нових видів та надвидових таксонів, або до його вимирання. Як результат еволюції вид – дискретний, репродуктивно ізольований від інших видів, стабільний, цілісний, пристосований до певних умов середовища. Як етап еволюції – вид динамічний, лабільний, має розпливчасті межі, здатний змінюватися, пристосовуватися до мінливих умов середовища, еволюціонувати.

**Популяція** – сукупність організмів одного виду, що займають обмежений ареал, мають спільне походження більш-менш ізольована у просторі й часі від інших популяцій даного виду, можуть вільно схрещуватися і дають плодюче потомство.

Також популяцію можна визначити як здатну до самовідтворення сукупність організмів одного виду, що входить до складу екосистеми певного рівня та реалізує тут видоспецифічну функцію, тобто займає власну екологічну нішу.

Популяція поєднує біологічні властивості організмів, що її складають (ріст, диференціювання, підтримання себе тощо) та групові властивості, притаманні тільки популяції у цілому (народжуваність, смертність, статевовікова структура тощо).

Популяція, як угруповання, має ряд специфічних властивостей. Основними характеристиками популяції є:

- чисельність;
- щільність популяції;
- народжуваність;
- смертність;
- тривалість життя;
- імміграції та еміграції;
- приріст популяції;
- темп зростання (швидкість росту);
- структура популяції (просторова; статева; вікова; етологічна).

**Чисельність** – загальна кількість особин на певній території, кожен вид має поріг мінімальної чисельності, нижче якої їх популяції не відновлюються і поступово зникають. Чисельність популяції тварин обмежується ємністю середовища. Чисельність це величина рухлива, непостійна, яка залежить від: продуктивності популяцій, смертності тварин та міграції особин.

Продуктивність популяції характеризується чітко вираженою сезонністю, а фактор смертності діє нерівномірно, але постійно.

У динаміці чисельності можна виділити кілька фаз: підвищення, піку, спаду чисельності та фази стабілізації популяції. Це характерно здебільшого для тварин.

**Щільність популяції** – це кількість особин на одиницю площі / об'єму простору, який займає популяція.

Будь-яка популяція теоретично здатна до необмеженого росту чисельності, якщо її не лімітують фактори зовнішнього середовища. У такому гіпотетичному випадку швидкість росту популяції буде залежати тільки від величини **біотичного потенціалу**, тобто характерною для даного виду швидкості розмноження. Цей показник відображає теоретичний максимум нащадків від однієї пари за одиницю часу (за рік; за життєвий цикл).

У природі біотичний потенціал популяції ніколи не реалізується повністю. Його величина зазвичай визначається як різниця між народжуваністю та смертністю у популяціях.

Загальні зміни чисельності популяції складаються за рахунок чотирьох явищ: народжуваності, смертності, імміграції та еміграції.

**Народжуваність** – число нових особин, що з'явилися за одиницю часу в результаті розмноження.

Розрізняють загальну (абсолютну) та питому народжуваність, максимальну та реальну (екологічну) народжуваність. Одиниця часу, яку обирають для оцінки народжуваності, змінюється у залежності від інтенсивності розмноження організмів (для бактерій – година, для планктонних водоростей – доба, для комах – тижні або місяці, для ссавців – роки).

Величина народжуваності залежить від багатьох причин. Велике значення має частка особин, здатних у даний період розмножуватися, що визначається статевовіковою структурою популяції. Для величини народжуваності має значення також співвідношення періоду розмноження і загальної тривалості життя. Плодючість сильно залежить від ступеня розвитку турботи про потомство.

**Смертність** – показник, що відображає кількість загиблих у популяції особин за певний відрізок часу.

Враховуються всі загиблі особини, не залежно від причин смерті (старість, елімінація хижаками, хвороби тощо). Вона залежить від тривалості життя особин, їх генетичної та фізіологічної повноцінності, впливу несприятливих умов середовища тощо. На різних стадіях життєвого циклу і особин кожного покоління, і популяції в цілому, ці фактори діють з різною силою.

Різниця між народжуваністю та смертністю це *приріст популяції*, який може бути і позитивним, і негативним. Середній приріст за одиницю часу – це *темп зростання (швидкість росту)* популяції.

Тривалість життя у різних видів різна. Для її оцінки будуються **криві виживання**. На осі абсцис відкладається час життя, на осі ординат – число тих, що вижили.

*Крива туну I* характерна для популяцій, у яких смертність продовж усього життя залишається низькою і значно зростає наприкінці життя. Середня тривалість життя особин у цьому випадку висока і наближається до максимальної. Цей тип характерний для багатьох видів великих тварин, у тому числі і для людини.

Інший крайній варіант (*крива туну III – крива устриці*) характерна для популяцій, у яких смертність значна на ранніх стадіях. Гідробіонти (наприклад, молюски) та деякі види, яким не властива турбота про нащадків, виживають за рахунок формування величезної кількості ікринок, личинок. У цьому випадку середня тривалість життя особини набагато менша за максимальну.

*Крива туну II* відповідає постійній смертності та характеризується більш рівномірною загибеллю особин впродовж життєвого циклу, без різко виражених критичних періодів підвищеної смертності. Такі криві зустрічаються у риб, плазунів і птахів.

Міграції – це закономірні явища, засновані на певних біологічних рисах виду:

- розмноження;
- розселення;
- перерозподіл тварин по території мешкання.

Ролик: 1 – нерест нерки (Sockeye salmon) з лососевих; 2 – міграція сардини південна частина Атлантичного океану узбережжя південної Африки (Південно Африканська республіка); 3 – міграції Mobula Rays (Мобула или Рогач); 4 – міграція кефалі у Чорному морі; 5 – весняна міграція гусей (Волгоградська область); 6 – білий журавель; 7 – сірий журавель; 8 – антилопа Гну Кенія; 9 – північний олень Таймир та Якутія; 10 – козуля сибірська (Амурська обл.); 11 –переміщення бізону (північна Канада); 12 – переміщення вовка (північна Канада).

Розселення та перерозподіл тварин по території мешкання пов'язані з імміграцією та еміграцією особин.

Будь-якій популяції властива певна організація. Розподіл особин по території, генетичні, морфологічні, фізіологічні, етологічні особливості, статевікове співвідношення відображають структуру популяції. Отже, вона формується за рахунок біологічних властивостей виду під впливом факторів середовища та має адаптаційний характер.

**Просторова структура.** Якщо члени виду постійно переміщуються на великих просторах (сезонні переміщення становлять сотні, а то й тисячі кілометрів), такий вид характеризується незначною кількістю великих популяцій. Межі між такими популяціями проходять зазвичай по великим географічним об'єктам (широкі річки, гірські хребти тощо).

При недалеких переміщеннях у складі виду формується безліч дрібних популяцій, що відображають мозаїчність ландшафту.

Ступінь відособленості популяцій виду дуже різний. Так локалізовані у просторі популяції виникають коли вони різко розділені територією, непридатною для мешкання виду.

У випадку суцільного заселення видом великих територій (заєць-русак, лисиця інші види) непридатні для існування території легко долаються (а у деякі роки навіть заселяються) під час розселення молодняку. Тут вичленувати межі популяцій можна лише умовно, між областями з різною щільністю.

Рівномірний, упорядкований розподіл особин по території у природному середовищі майже не зустрічається. Частіше члени популяцій диких тварин розподіляються у просторі нерівномірно, що зумовлено неоднорідністю територій та деякими біологічними особливостями видів.

Нерівномірне просторове розміщення особин популяції може проявлятися в двох крайніх варіантах зі всілякими переходами між ними:

- *агрегованого типу*, різко виражена мозаїчність: заселені території перемежаються з незайнятими (колонії птахів); **слайд 11**
- розподіл випадкового, *дифузного типу*: члени популяції відносно незалежні один від одного і мешкають в однорідному для них середовищі. **слайд 12**

У кожному конкретному випадку тип розподілу є пристосувальним. Способи, якими досягається раціональний характер розміщення, визначаються системою взаємовідносин між членами популяції.

У вищих тварин внутрішньо популяційний розподіл регулюється системою інстинктів, тобто їм властива особлива територіальна поведінка. За типом використання простору тварин можна розподілити на осілих і кочових.



**Осілі** тварини впродовж усієї або більшої частини життя використовують досить обмежену ділянку, відрізняються значною прив'язаністю до неї, а у разі вимушеного переселення – прагненням повернутися на знайому територію.

Осілий спосіб життя має значні біологічні переваги. На знайомій території тварина вільно орієнтується, витрачає менше часу на пошуки корму, найкоротшим шляхом рятується від небезпеки, хижаків тощо. До того ж багато осілих видів створюють запаси, прокладають стежки, будують додаткові сховища, що допомагає їм вижити. Тривале використання певної території сприяє більш повному її освоєнню.

Але осілий спосіб життя, за умови великої щільності популяції, може призвести до виснаження ресурсів території. Тому існує розмежування місць мешкання між окремими особинами, родинами, іншими внутрішньопопуляційними угрупованнями. Тобто площа, яку займає популяція розподіляється на окремі індивідуальні або групові ділянки, чим досягається упорядковане використання кормових ресурсів, природних сховищ, гніздопридатних місць тощо.

В осілих видів всі варіанти просторової структури популяції можна звести до таких типів:

- при *дифузному типі* тварини у просторі розподілені дисперсно, не утворюють відокремлених поселень, що можливо лише за умови відносно рівномірного розміщення територією кормів, сховищ та гніздопридатних місць;
- *мозаїчний тип* виникає, якщо придатні для мешкання біотопи розподілені у просторі різко нерівномірно;
- *пульсуючий тип* характерний для популяцій із різкими коливаннями чисельності; у роки депресії популяція складається з відокремлених поселень, а у роки підвищення чисельності займає всю придатну територію, змінюючи мозаїчний тип розподілу на дифузний;
- *циклічний тип* характеризується закономірним поперемінним використанням територій впродовж року; при цьому зберігається баланс між споживанням та відновленням кормових ресурсів.

Переваги **кочового** способу життя полягають у тому, що тварини не залежать від ресурсів певної території. Переміщення одиночних особин збільшує ймовірність загибелі від хижаків, тому кочовий спосіб життя властивий групам тварин: зграям, стадам.

Просторова структура популяції дуже динамічна, схильна до сезонних та інших адаптивних перебудов. Однак масштаби можливих змін та загальний тип використання території все ж таки визначаються біологічними особливостями виду, зокрема внутрішньовидовими зв'язками.

**Біологічна структура** популяції не стабільна. Ріст і розвиток організмів, народження нових, загибель особин, зміна навколишніх умов, збільшення або зменшення чисельності ворогів – все це призводить до зміни співвідношень різних груп усередині популяції.

**Вікова структура** популяцій формується на основі біологічних властивостей виду. Залежно від особливостей розмноження члени популяції можуть належати до однієї генерації або до різних. У першому випадку всі особини близькі за віком і приблизно одночасно проходять чергові етапи життєвого циклу.

Для більшості видів характерно одночасне існування у популяції різних генерацій. Вікові групи у таких популяціях розподіляються чіткими інтервалами, а їх співвідношення залежить від того, наскільки сприятливими виявилися умови певного періоду.

Складніша вікова структура популяцій у видів із «повторним» розмноженням (заєць-русак, ондатра, білка). Чисельність популяцій таких видів нестійка та може різко змінюватися і за рокам, і за сезонами.

Систему взаємовідносин між членами однієї популяції називають етологічною структурою популяції. **Етологічна структура** відображає різноманітну поведінку особин у популяціях.

**Поодинокий спосіб життя** – дорослі особини існують незалежно одна від одної, і лише на короткий період формують репродуктивні пари.

**Групова організація популяції** у вигляді сімейних груп, зграї, стада, колонії надає певні переваги: полегшується пошук корму, забезпечується захист від ворогів, у риб та птахів зменшує енергетичні витрати на переміщення у просторі, оскільки основну роботу здолання опору води чи повітря виконують більш сильні тварини, що рухаються попереду.

**Сімейний спосіб життя** властивий тваринам, пари утворюються на тривалий час, а партнери не лише беруть участь у спарюванні, а й у виведенні, вигодовуванні та вихованні молоді. При сімейному способі життя тварини намагаються контролювати територію свого мешкання.

**Зграйний спосіб життя** полягає в об'єднанні тварин у групи чисельністю в кілька десятків або сотень особин. Зграї, як правило, існують цілорічно – на період розмноження можуть розбиватися на сімейні пари. У перелітних птахів зграї формуються на період міграцій. Структура зграй може бути різною: іноді в них всі тварини рівноправні (риби), але частіше в зграї є лідер та складна ієрархія підпорядкування особин.

**Стадний спосіб життя**. У стаді здійснюються всі функції популяції: пошук корму, розмноження, охорона та вирощування молоді. Для стада характерною є ієрархічна структура.

**Колонії** (постійні або виникаючі на період розмноження) - це групові поселення тварин різного віку та статі.

## Питання для самоконтролю

1. Надайте визначення цих понять біоценоз, біогеоценоз, екосистема.
2. Назвіть і розкрийте головні ознаки біоценозу.
3. Поясніть відмінності між видами домінантами, едифікаторами і асектаторами.
4. Розкрийте поняття вертикальної структури біоценозів.
5. Розкрийте поняття горизонтальної структури біоценозів.
6. Надайте характеристику типів динаміки біоценозів.
7. Розкрийте сутність понять сукцесія та флуктуація.
8. Надайте характеристику стадії сукцесії біоценозу.
9. Перелічте таксономічні категорії класифікації біоценозів.
10. Надайте визначення поняттю «популяція».
11. Надайте стисло характеристику основним показникам популяції.
12. Які особливості виду визначають просторову структуру його популяцій?
13. Які типи розподілу особин у просторі виділяють? У чому полягають їх особливості?
14. Надайте характеристику статевовікової структури популяції.
15. Надайте характеристику етологічної структури популяції.