

## ДЕЯКІ АСПЕКТИ ВИВЧЕННЯ ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНОГО РІЗНОМАНІТТЯ

Й. Царик

Львівський національний університет імені Івана Франка

вул. Грушевського, 4, Львів, 79005, Україна

E-mail: biolog@franko.lviv.ua

Узагальнено літературні та власні дані щодо внутрішньопопуляційного різноманіття рослин і тварин. Зазначено, що завдяки цій властивості живих систем відбуваються їхні адаптації та мікроеволюційні зміни. Зроблено висновки про те, що дослідження внутрішньопопуляційного різноманіття рослин і тварин може бути корисним під час інвентаризації біотичного різноманіття та для розробки ефективних методів його збереження й відтворення.

*Ключові слова:* внутрішньопопуляційне різноманіття, адаптація, еволюція, біотичне різноманіття.

З огляду на актуальність збереження біотичного різноманіття, тобто різноманіття живого і середовища його існування, необхідно розглянути саму суть різноманіття, яке забезпечує такі фундаментальні властивості систем надорганізмного рівня як еволюція й адаптогенез, стійкість та стабільність.

Поняття різноманіття в науковій літературі застосовують давно. Воно означає непостійність, варіабельність, мінливість об'єктів матеріального світу [8]. Це поняття тісно пов'язане з неоднорідністю якісного і кількісного різноманіття матерії [25]. Із системним підходом, різноманіття означає сукупність відношень різниць і подібностей між елементами множини, які утворюють деяку цілісність або систему [8]. Поняття різноманіття, окрім теоретичного, має ще й практичне значення, зокрема, у галузі охорони природи.

Осмислення змісту різноманіття і його значення у функціонуванні глобальної екосистеми (біосфери) привело до появи терміна біологічне різноманіття, яке означає варіабельність живих організмів з усіх джерел, охоплюючи надземні, морські та інші водні екосистеми та екологічні комплекси, частиною яких вони є; це поняття об'єднує різноманіття всередині виду, між видами і різноманіття екосистем.

Різнноманіття живих систем більшість дослідників зводить до трьох ієрархічних рівнів: організмового, популяційного та екосистемного [2]. Виділений деякими вченими популяційно-видовий рівень, який визначають за таксономічним принципом [11], ми не будемо розглядати з двох причин: перша – нема єдиної класифікації живих організмів, друга – таксономічна підпорядкованість менш важлива з екологічної позиції, ніж функціональна. Водночас видовий рівень організації має право на існування як складова частина біотичного різноманіття. Отже, біотичне різноманіття можна розглядати на організмовому, популяційному, видовому та екосистемному рівнях.

Відомо, що зниження рівня різноманіття живих систем призводить до зниження в них таких фундаментальних властивостей, як стійкість і стабільність.

Особливе місце у системі біотичного різноманіття посідає популяція як структурний елемент виду й компонент екосистеми, вона є одиницею еволюції і трансформатором речовин та енергії в екосистемі [17, 29].

Головну увагу ми зосередимо на популяції як цілісній структурній системі. Під терміном популяція розуміємо мінімальну самовідновну групу особин одного виду, яка

протягом еволюційно тривалого часу населяє певний простір, утворює самостійну генетичну систему і формує власну екологічну нішу [30]. На нашу думку, це визначення є найбільш вдалим і задовольняє вимоги як дослідників, які працюють як над проблемами мікроеволюції, так і тих, які вивчають структуру і функціонування екосистем.

Уже зазначали, що популяція є одиницею мікроеволюції. В ній відбувається адаптогенез, вона ж має такі фундаментальні властивості як стратегія [27] і життєздатність [9]. Як стратегія, так і життєздатність забезпечені внутрішньопопуляційним різноманіттям.

У межах популяції ми виділяємо два типи різноманіття: структурний і динамічний. Структурний тип об'єднує різноманіття елементів популяції (особин) і популяцій узагалі, а динамічний — динамічні процеси, які у них відбуваються. Структурний тип різноманіття можна розділити на два підтипи: індивідуальний і груповий.

До індивідуального підтипу ми зачисляємо різноманіття особин у популяції. Першим ученим, який звернув особливу увагу на різноманіття особин з позиції процесів еволюції, був Ч. Дарвін. Учений присвятив цьому питанню другий розділ книги "Походження видів ..." [6]. Зокрема, він писав: "Численні незначні відмінності, які виявляються в потомстві, безумовно або можливо походять від спільних батьків і простежуються в особин одного і того ж виду, що проживають в одній і тій же обмеженій місцевості, можуть бути названі індивідуальними. Ці індивідуальні відмінності є для нас вкрай важливими, оскільки вони часто є спадковими; як усім відомо, вони постачають природному доборові матеріал для впливу і накопичення, подібно до того, як людина нагромаджує у своїх домашніх тварин і культурних рослин індивідуальні відмінності в будь-якому напрямі" [6, С. 42].

Індивідуальна різноманітність виявляється як на рівні організмів, так і в їхній будові. Це різноманіття може виражатися в кількісних одиницях (маса тіла, коренів, кількість листків, міжвузлів, насінин), алометричних величинах і якісних (фенетичних) показниках — забарвлення пелюсток, опушення стебел тощо. Кількісні відмінності здебільшого виражено коефіцієнтами варіації, а якісні — співвідношенням кількості особин, які мають цю ознаку, до загальної кількості особин у популяції.

Особини в межах популяції також відрізняються одна від одної за комплексною характеристикою — життєвістю. У більшості випадків виділяють три рівні життєвості особин: високий, середній і низький.

Найменш вивчено в Україні генотипне різноманіття особин у межах популяції. Цей напрям досліджень є найперспективнішим. Генотипна мінливість особин отримала назву генетичного поліморфізму. Генетичний поліморфізм у природних популяціях підтримуваний різними способами: менделівським розщепленням, високою інтенсивністю відбору морф, гетерогенністю оселищ популяцій, де відбір у різних їхніх ділянках має різний вектор [1].

Цікавий приклад генетичного поліморфізму природної популяції *Trifolium repens* виявлений на 80-річному пасовищі в Північному Уельсі. Там 50 проаналізованих особин відрізнялися між собою за низкою локусів, які мають селективне значення [1]. Подібні дані отримані також для популяції молюска *Cerpea nemoralis*, особини якого різняться між собою за кольором мушлі і наявністю рисунка у вигляді смуг [1, 31].

Особини в межах популяції можуть відрізнятися також за будовою як надземної, так і підземної частин. Наприклад, у популяції *Arnica montana* L. трапляються особини приземкуватої морфи, в якій нижні стеблові листки формують на поверхні ґрунту розетки, і типові, у яких такої розетки немає [14]. У *Potentilla erecta* L. виявлені особини, коре-

невища яких мають бульбоподібну форму, і особини з кореневищами у вигляді рогатини [27]. Ці відмінності у будові надземних і підземних сфер особин у першому випадку спричинене антропогенним фактором – косінням, а в другому – умовами середовища, зокрема, вологістю субстрату.

Різноманіття особин у межах популяції може бути зумовлене генетичними відмінностями, які детерміновані конкретним геном або їхнім комплексом. Наприклад, забарвлення мушлі молюсків передається з покоління в покоління або змінюється в межах норми реакції, що також детерміноване генотипом. Є два головні способи детермінації реакції особин на зміну середовища: перший – реакція як відповідь на зміну зовнішніх умов, другий – реакція на сигнальний фактор, що виникає під час розгортання в часі онтогенетичної програми (у рослин – від насіння до сенільних особин, у тварин – від яйцеклітини до зрілої особини).

Розгортання онтогенетичної програми у рослин приводить до вікової диференціації особин. На різних вікових етапах рослини відрізняються між собою найзагальнішими якісними ознаками: *p* – паростки – змішаним типом живлення; *j* – ювенільні особини – простотою організації; *im* – іматурні – наявністю властивостей та ознак перехідного стану від ювенільних до дорослих особин; *v* – віргінільні – переважанням рис дорослих особин; *g1* – генеративні молоді – появою генеративних органів; *g2* – генеративні зрілі – найбільшим розвитком пагонової і кореневої систем; *g3* – генеративні старі – різким зниженням частки генеративних органів, спрощенням будови; *ss* – субсенільні – подальшим спрощенням будови, відсутністю генеративних органів; *s* – сенільні – максимальним спрощенням життєвої форми, накопиченням відмерлих частин, появою ювенільних ознак (ювенільні листки) тощо.

До підтипу групового різноманіття ми зачисляємо такі ознаки, як вікова структура, просторове розміщення особин (просторова структура), статева структура.

Вікова структура належить до однієї з найважливіших ознак популяції, яка свідчить про здатність популяційної системи до самопідтримання та про її стійкість. Вікову структуру популяції можна відобразити на підставі розподілу в ній особин як за календарним, так і за біологічним віком [19, 32]. Вікову структуру популяцій здебільшого трав'яних багаторічників визначають за біологічним віком (вікового стану), який з'ясовують за онтогенезом особин. За співвідношенням особин різних вікових станів (*p*, *j*, *im*, *v*, *g1*, *g2*, *g3*, *ss*, *s*) виділяють повночленні, неповночленні, нормальні, інвазійні і регресивні популяції [28].

Просторова структура популяцій – це наслідок дії на її елементи різних популяційних, біотичних і абіотичних факторів. Завдяки просторовій структурі реалізуються головні адаптивні можливості популяцій – стійкість і продуктивність. Просторову структуру досліджують у геометричному і функційному аспектах [28]. Геометричний аспект передбачає дослідження розміщень особин у вертикальному і горизонтальному напрямках з урахуванням їхніх розмірів і (або) вікового стану. Функційний аналіз просторової структури полягає у визначенні впливу окремих особин на середовище, а через нього – на кожну з них, тобто з'ясування фітогенної ролі популяцій [24].

Вертикальна структура популяцій тісно пов'язана із розмірами та віковими станами особин. Оскільки у вертикальному напрямі змінюється освітлення, вологість і температура, то особини рослин різних вікових станів відрізняються між собою різною кількістю продихів, жилок на листках, товщиною листової пластинки і палисадної паренхіми (закон Зеленського), а це зумовлює відмінні екологічні властивості особин різних вікових станів. Така ж гетерогенність простежується і в розміщенні кореневих систем.

Горизонтальну структуру популяцій формують популяційні локуси і субпопуляції. Субпопуляції різняться між собою за щільністю особин, віковою структурою та розміщенням особин у просторі. Особини у просторі можуть бути розміщені випадково, регулярно і контагіозно (групово) [1, 5, 18].

Статева структура популяцій рослин, якщо підходити до цього визначення суто формально, – це співвідношення зародкових мішків і пилкових зерен у особин популяції рослин. За традицією, статеву структуру популяцій насінних рослин визначають за співвідношенням особин (спорофітів) з маточковими, тичинковими і двостатевими квітами [16]. Зазначимо, що статева структура популяцій є мінливою і залежить від екологічних факторів.

Динамічний тип різноманітності доцільно розділити також на два підтипи: індивідуальний і груповий. На індивідуальному рівні динамічна різноманітність виявляється у поліваріантності розвитку особин. Для рослин виділяють п'ять типів динамічної різноманітності особин [10].

Перший тип: розмірна різноманітність – це, фактично, різноманіття особин за рівнями життєвості, яке може змінюватися в часі.

Другий тип: морфологічна різноманітність, яка виявляється у змінах морфологічних структур, життєвих форм на різних етапах онтогенезу. Наприклад, для щільнодернинного злаку *Deschampsia caespitosa* у старому генеративному віці властиве утворення столоноподібних пагонів [20]; у нещільнокущових злаків з'являються особини, які формують щільні дернини тощо.

Третій тип: різноманітність способів насінневого і вегетативного розмноження. Частина особин у популяції може розмножуватися лише насіннево, а частина – насіннево і вегетативно. Різні варіанти розмноження можуть виявлятися залежно від стану онтогенезу чи умов зростання рослин.

Четвертий тип – ритмологічне різноманіття, яке виявляється у різному часі цвітіння особин популяції та розвитку їхньої листової поверхні.

П'ятий тип: різноманіття особин за темпами розвитку в часі (часове різноманіття особин). Кожний віковий стан особини має певний час прояву, який може змінюватися (прискорений або сповільнений розвиток, тимчасове припинення розвитку – вторинний спокій). В основі наведених вище прикладів динамічного різноманіття на індивідуальному рівні є генетичний поліморфізм і модифікаційна мінливість у межах норми реакції.

Динамічна різноманітність на популяційному рівні виявляється у способах самопідтримання, динаміці щільності, процесах народжуваності й смертності, а також у змінах, що відбуваються у популяційних локусах (субпопуляціях).

Способи самопідтримання і динаміка щільності популяцій може змінюватися в часі і залежить як від ендегенних, так і від екзогенних причин, зокрема, дії біотичних та абіотичних факторів. Із щільністю популяцій тісно пов'язані такі властивості особин, як інтенсивність їхнього росту та співвідношення органів. Ця залежність найяскравіше виявляється в однорічників [33]. У багаторічників під час збільшення щільності зменшується ймовірність утворення генеративних пагонів. У популяціях видів, які здатні до генеративного розмноження, щільність впливає на інтенсивність розростання органів вегетативного розмноження. Наприклад, у *Tussilago farfara* виявлено, що збільшення щільності призводить до зменшення маси кореневищ, а це відповідно, зумовлює зниження інтенсивності розростання особин.

Щільність також впливає на швидкість росту і розвитку особин. Зокрема унаслідок високої щільності в популяції багаторічників сповільнюються темпи розвитку особин, а інколи навіть випадають окремі їхні вікові стани [12].

Важливою є роль щільності у смертності особин. У літературі розрізняють залежну (density-dependent mortality) і незалежну (density independent) смертності. Залежну від щільності смертність визначають співвідношенням кількості особин, які відмирають у різних варіантах щільності. Ця закономірність виявлена не лише для однорічників, а й для багаторічників, які розмножуються комбінованим способом. Що ж стосується незалежної від щільності смертності, то вона визначена біологічними особливостями особин популяцій. Динаміка щільності популяцій взагалі, та їхніх субпопуляцій зокрема, значно зумовлена зміною умов середовища.

Як для популяції, так і для субпопуляційних структур характерні два типи динаміки: сукцесійний і флуктуаційний. Сукцесійний тип динаміки супроводжується спрямованими незворотними в конкретній екологічній ситуації змінами складу, структури групи особин, які призводять до їх зникнення або ж відновлення. Флуктуаційний тип динаміки – це різноспрямовані зворотні зміни складу і структури особин, під час яких періоди омолодження і старіння можуть змінювати один одного без чіткої послідовності.

Сукцесійний тип динаміки найяскравіше виявляється на рівні субпопуляцій (популяційних локусів). Такі сукцесійні зміни від інвазійного стану до регресивного зафіксовано для популяційних локусів деяких злакових і спорових видів рослин. [21].

У межах флуктуаційного типу, Р. Уїттекер [23] виділив такі форми флуктуацій: початкове зростання чисельності особин у групі і подальше її зменшення; початкове збільшення чисельності і подальше регулярне її коливання; різке збільшення чисельності і подальші різкі коливання.

Віковій і просторовій структурам популяцій властива динаміка на рівні як групи особин, так і окремих індивідів. Виділяють декілька типів такої динаміки: дрібномасштабний кругообіг (fine-scale species turnover), який характеризує здатність популяції постійно змінювати розміщення особин у просторі шляхом колонізації нових мікросайтів (площинок), збільшення їх завдяки повторній колонізації через деякий час; просторова стійкість (persistence) визначена як властивість популяції зберігати типові розміщення особин у межах оселища і не колонізувати нові [35]. У популяціях, яким властивий дрібномасштабний кругообіг особин, колонізація нових площин може відбуватися фалангою (phalanx species) або по-партизанськи (querrilla species) [34]. Фалангова колонізація площинок подібна до переміщення щільної шеренги клонів, а партизанська – подібна до переміщення мобільних партизанських загонів.

Для популяцій типових фалангістів характерний високий ступінь контагіозності (агрегованості) розміщення особин і висока здатність до утримання ними території.

До типових “партизанів” можна зачислити популяції, які є слабкоконтагіозними, а їхні елементи слабо утримують територію. Зміни просторової структури популяцій завдяки переміщенню в просторі їхніх популяційних локусів описані Й. Цариком [26] в угрупованні душекєвника жовтозіллезно-медункового на горі Пожижевській.

Увесь комплекс як внутрішньо-, так і міжпопуляційного різноманіття формується під впливом екологічних факторів. Екологічні фактори можна розділити за природою на абіотичні, біотичні й антропогенні, а за характером дії – на трофічні, летальні та інформаційні [26]. Трофічний тип впливу належить до матеріально-енергетичних ресурсів середовища і має пропорційний зв'язок між інтенсивністю дії факторів і змінами параметрів

особин, субпопуляцій і популяцій узагалі. У разі різкого зменшення ресурсів трофічний вплив може стати летальним, наприклад, високі або низькі температури повітря і ґрунту, зростання чисельності фітофагів тощо. Летальний тип впливу фактора відображається у щільності популяції, віковому спектрі, врожаї насіння та чисельності підросту [15]. Інформаційний вплив, наприклад, перехід рослин у стан вторинного спокою, не корелює з чинним фактором, оскільки лише деяка його інтенсивність слугує сигналом для включення генетично зумовлених механізмів адаптації.

Проблемами адаптації вчені займаються давно. Однак і досі є низка завдань, які потребують вирішення. Зокрема Я. П. Дідух [7] ставить такі запитання: адаптується в організмі комплекс ознак чи лише деякі з них; як змінюються ці ознаки у процесі зміни умов середовища; як виникають адаптації, і на якому рівні вони виявляються; чи можна кількісно оцінити адаптації? Відомо, що процесові адаптацій сприяє природний добір. Для збереження адаптаційних ознак важливо, щоб організм був пристосований до зміни умов, і ця здатність до пристосування передавалася з покоління в покоління. Це означає, що адаптації повинні закріплюватися спадково, а таке закріплення можливе лише на рівні популяції, а не окремої особини, яка не є одиницею еволюції.

Дослідження популяції посідає визначне місце в процесі вирішення проблеми адаптації як центральної еволюційної системи, в якій відбувається еволюційний процес [7]. Хоча адаптації і закріплюються генетичними змінами, однак мутації стають адаптаційними лише тоді коли будуть відображені в ознаках чи функціях, які поліпшують пристосування до умов середовища. Адаптації формуються на рівні популяції, оскільки будь-які зміни окремої особини ще не визначають адаптації цілої популяції.

Під терміном адаптація розуміють підтримання групою особин деякого нормального рівня повсякденної фертильності і плодючості, а також наявність генетичної мінливості, достатньої для того, щоб завдяки природному добору пристосуватись до мінливих умов середовища [22].

Згідно з О. В. Яблоковим та А. Г. Юсуфовим, під терміном адаптація, у широкому розумінні, вбачають гармонію організмів (у тому числі популяцій, видів) із середовищем існування. У вузькому розумінні, адаптація означає спеціальні властивості, здатні забезпечити виживання і розмноження організмів у конкретному середовищі [30].

Адаптації можуть закріплюватися лише за наявності спадкової мінливості та відбору. На рівні окремої особини адаптація тісно пов'язана з онтогенезом, а на рівні популяцій – зі статевим процесом, щільністю популяції, віковою і просторовою структурами, тобто структурним і динамічним різноманіттям як на індивідуальному, так і на груповому рівнях. Адаптація не може бути універсальною, вона існує лише щодо конкретних умов, тому завжди доцільно ставити запитання: адаптація до чого? Адаптація – це не видові зміни, а такі, що виникають постійно і в процесі еволюції вдосконалюються [7]. Її межі визначені межами зовнішніх умов. У випадку, якщо система пристосувань не відповідає конкретним умовам, популяція приречена на вимирання. Окрім того, адаптація популяції – це пристосування не до окремого біотичного, абіотичного чи антропогенного фактора, а одночасно до всіх.

Зазначимо, що зміни в морфології особин та їхній структурі залежно від умов середовища можуть бути зворотними, тобто повернення попередніх умов призводить до того, що особини або їхнє близьке потомство набувають ознак вихідного типу. Прикладом може слугувати болотна форма *Pinus sylvestris* var. *uliginosa* карликової форми росту, приріст якої різко зростає після осушення болота, і вона набуває ознак сосни, яка росте в

типовому сосновому лісі [3]. Такі зміни називають модифікаційними. Вони можуть мати адаптаційне значення або не мати його.

Явище адаптації виникає у найширших сферах функціонування живих систем, охоплює пристосування як до абіотичних факторів середовища, так і до біотичних факторів, як хижацтво, паразитизм, мутуалізм, симбіоз тощо. Ці адаптаційні біотичні зв'язки між організмами бувають настільки тісними, що відсутність їх може призвести до смерті одного з них або й обидвох: це підтверджено консортивними дослідженнями [13, 26].

Під час розгляду проблеми адаптацій ми не ставимо перед собою завдання дослідити адаптогенез, тобто еволюційні аспекти цієї проблеми, які відбуваються в популяціях. Це проблеми майбутнього. Головне наше завдання в цьому разі – дослідження властивостей особин і популяцій, що забезпечують їхнє існування і відтворення в конкретних умовах середовища протягом конкретного відрізка часу. Незалежно від того чи пристосування популяцій до умов середовища розглядати в аспекті адаптогенезу, чи в аспекті їхнього виживання в конкретних умовах середовища, це пристосування залежить від структурного, динамічного індивідуального і групового різноманіття.

Що стосується взаємозалежностей між внутрішньопопуляційним різноманіттям і еволюцією популяцій, то цей аспект добре висвітлений у праці В. Гранта [4], який аналізував популяції малі (ізолювані), великі неперервні (континуальні), колоніальні (напівізолювані) у стабільному середовищі та середовищі, яке повільно змінюється.

У малих популяціях значна частина поліморфних генів швидко закріплюється під дією природного добору і дрейфу генів. Унаслідок цього запас генетичної мінливості, який забезпечував би можливість пристосувань до тих чи інших ситуацій у майбутньому, є невеликим. У стабільному середовищі така популяція швидко досягає найліпшого пристосування, яке забезпечене найвищим різноманіттям, після чого настає еволюційний застій. У повільно- або швидкозмінному середовищі така популяція не здатна до адекватних еволюційних реакцій, оскільки цьому не сприяє запас мінливості, і вона може бути приреченою на вимирання у конкретному оселищі.

У великих континуальних популяціях відбір слабо діє на регресивні алелі, які трапляються з низькою частотою, у тому числі на чисельність нових мутацій, а поєднання сил відбору і дрейфу неефективне. Нове поєднання генів не зберігається внаслідок схрещування особин. Формуються генні системи, які створюють гомеостатичні буферні властивості. У стабільному середовищі така популяція зберігає притаманні їй адаптації, але не змінюється. У повільнозмінному середовищі вона набуває нових адаптаційних ознак і швидко розвивається. У швидкозмінному середовищі така популяція не може швидко реагувати на інтенсивний відбір і розпадається на ізолювані популяції або вмирає.

У популяцій колоніального типу, які складаються з окремих фрагментів і між якими спорадично відбувається обмін генетичним матеріалом, окремі фрагменти популяції можуть бути мономорфними або майже мономорфними. Водночас ціла популяція має децентралізований запас генетичної мінливості, що розподілений між окремими фрагментами і може поширюватися від фрагмента до фрагмента завдяки неперервному обміну генами. Кожен фрагмент може швидко реагувати на локальні особливості середовища завдяки наявній на цей момент мінливості й відбору та дрейфу генів. Нові сприятливі поєднання генів, як і окремі алелі, можуть закріплюватися в тому чи іншому фрагменті завдяки відсутності вільного схрещування між ними. У стабільному середовищі така популяція може диференціюватися на локальні раси (екотипи), а в повільнозмінному середовищі частини локальних рас можуть розширювати свої оселища, а частини – вимирати.

У швидкозмінному середовищі може відбутися зближення рас, зрости обмін генетичним матеріалом між ними, а також можуть відбутися швидші еволюційні зміни.

Отже, внутрішньопопуляційне різноманіття є тією основою, яка забезпечує здатність до адаптацій, життєздатності та еволюційних перспектив популяцій.

Можна констатувати, що дослідження внутрішньопопуляційного різноманіття дає змогу поглибити наші уявлення щодо різноманіття популяцій за складом їхніх елементів та динамічними процесами; з'ясувати його значення в забезпеченні адаптаційних гетерогенних популяцій системи, потенції існування надорганізмових систем у мінливих умовах середовища та їхніх еволюційних перетворень.

Водночас зазначимо, що конкретних даних щодо внутрішньопопуляційного і між-популяційного різноманіття окремих видів як рослин та тварин обмаль.

Ця ситуація потребує виправлення.

1. Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. Екология. Особи, популяции, сообщества. В 2 т. М.: Мир, 1989. Т. 1. 668 с.; Т. 2. 477 с.
2. Голубець М. А. Екосистемологія. Львів: Поллі, 2000. 315 с.
3. Горишина Т. К. Екология растений. М.: Высшая школа, 1979. 368 с.
4. Грант В. Эволюция организмов. М.: Мир, 1980. С. 298-295.
5. Грей-Смит П. Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 359 с.
6. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. М.: просвещение, 1987. 383 с.
7. Дідух Я. П. Популяційна екологія. К.: Фітосоціоцентр, 1998. 192 с.
8. Емельянов И. Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. К.: Соломонов университет, 1999. 167 с.
9. Жилиев Г. Г. Життєздатність популяцій трав'яних багаторічників. Автореф. ... дис. д-ра біол. наук. Дніпропетровськ, 2001. 34 с.
10. Жукова Л. А. Большой жизненный цикл луговика извилистого и структура его ценопопуляций // Ботан. журн. 1979. Т. 6. № 4. С. 108-121.
11. Завадский К. М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 404 с.
12. Заугольова Л. Б. Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений // Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976. С. 81-92.
13. Івашов А. В. Консортивні зв'язки зеленої дубової ластівки (*Tortrix viridana* L.): теоретичні і прикладні аспекти. Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. Дніпропетровськ, 2001. 36 с.
14. Кобів Ю. Й. Екологія та популяційно-онтогенетичні особливості *Arnica montana* L. (*Asteraceae*) в Українських Карпатах // Укр. бот. журн. 1992. Т. 49. № 3. С. 46-51.
15. Куркин К. А. Системные исследование динамики лугов. М.: Наука, 1976. 284 с.
16. Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений. М. Наука, 1981. 91 с.
17. Межжерин В. А., Емельянов И. Г., Михалевич О. А. Комплексные подходы к изучению популяций мелких млекопитающих. К.: Наук. думка, 1991. 204 с.
18. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
19. Работнов Т. А. Вопросы изучения состава ценопопуляций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. 1950. Вып. 1. С. 465-487.
20. Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 358 с.



21. Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 208 с.
22. Сулей М. Жизнеспособность популяций: природоохранные аспекты. М.: Мир, 1989. 224 с.
23. Уиткер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
24. Уранов А. А. Фитогенное поле // Проблемы совр. ботаники. 1965. Т. 1. С. 251-254.
25. Урсул А. Д. Освоение космоса. М.: Мысль, 1967. 240 с.
26. Царик Й. В. Ценопопуляционная структура высокогорных сообществ Карпат. Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. Днепропетровск, 1991. 45 с.
27. Царик Й. В. Деякі уявлення про стратегію популяцій рослин // Укр. ботан. журн. 1994. Т. 51. № 3. С. 5-10.
28. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 217 с.
29. Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
30. Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. М.: Высш. школа, 1989. 335 с.
31. Cain A. I., Sheppard P. M. Natural selection in *Carapa* // Genetics. 1954. Vol. 39. P. 89-116.
32. Harper J. L. Population biology of plants. N.Y.: Acad. Press, 1977. 892 p.
33. Harper J. L., Ogden J. The reproductive strategy of higher plant. 1: The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L. // Journ. Ecol. 1970. Vol. 58. N 3. P. 681-698.
34. Lovett Doust L., Lovett Doust J. The battle strategies of plants // New scientist. 1982. Vol. 95. N 1313. P. 81-84.
35. Maslov A. A. Van der Maarel E. Limitations and extensions of the caro usel model in boreal forest communities // Vegetation science in retrospect and perspective. Upsala, 2000. P. 361-364.

## TO THE STUDY OF THE INTRAPOPULATION DIVERSITY

Y. Tsaryk

*Ivan Franko National University of L'viv  
Hrushevskogo Str., 4, L'viv, 79005, Ukraine  
E-mail: biolog@franko.lviv.ua*

Literature data and personal observations about the intrapopulation diversity in plants and animals are summarised. It was noted that the adaptation and microevolutionary changes are caused by the intrapopulation diversity of living organisms. The conclusion is that the investigation of the intrapopulation diversity of plants and animals may be useful when accessing the biodiversity and during the developing of the effective methods of the conservation and renewal of the biodiversity.

*Key words:* intrapopulation biodiversity, adaptation, evolution of biodiversity.

Стаття надійшла до редколегії 08.04.2004

Прийнята до друку 08.06.2004