

DOI: 10.36885/nzdpm.2020.36.115-128

УДК 502.7:581.5:631.95:632.51

Кияк В. Г.¹, Малиновський А. К.²

АСПЕКТИ МЕТОДОЛОГІЇ ДОСЛІДЖЕНЬ ПОПУЛЯЦІЙ РОСЛИН (НА ПРИКЛАДІ РІДКІСНИХ ВИДІВ)

Розглядаються базові поняття та проблемні питання сучасної популяційної екології рослин. У науковій літературі можна спостерігати достатньо різні погляди стосовно численних аспектів термінології та методології досліджень. Такі базові терміни, як: «життєвість», «вікова структура», «онтогенетична структура», «самовідновлення» «стратегія», «регенераційна ніша», «буферність», встановлення обсягів популяцій тощо мають достатньо різні трактування, що спричиняє істотні розбіжності у методології досліджень, а відтак відображається на інтерпретації результатів. Популяція розглядається як неподільна і неповторна сукупність особин одного виду, якій притаманне самовідтворення зі збереженням своїх головних властивостей. Обґрунтовується положення про популяцію як одиницю обліку біорізноманіття.

Дослідження стратегії, внутрішньопопуляційної різноманітності, життєздатності та механізмів самовідновлення показало, що існування популяцій протягом тривалого часу забезпечується певною структурою. Структура популяції – це сукупність кількісних і якісних складових її організації на індивідуальному і груповому рівні, які характеризують будову і забезпечують функціонування популяції як цілісної системи. Водночас, встановлення того, які структурні елементи відіграють провідне значення у змінених умовах довкілля продовжує залишатися актуальним завданням для видів різних життєвих форм у різноманітті умов їхніх оселищ.

На прикладі ізольованих популяцій рідкісних видів показано найтипівіші етапи зміни структури унаслідок песимізації умов існування: спрощення просторової структури, старіння або псевдоомолодження, зменшення життєвості особин і популяційних локусів, зменшення ефективності самопідтримання і розмноження, спрощення і скорочення онтогенезу особин, переважання смертності над народжуваністю, зменшення площі, чисельності й щільності, припинення формування генеративних особин, припинення поповнення підросту, редукція вегетативного розмноження, втрачання життєздатності популяції.

Інтегральною характеристикою, яка відображає сучасний стан популяції на основі найважливіших індивідуальних і групових параметрів структури, росту, розвитку та репродукції є життєвість (віталітет) популяції. У збереженні життєздатності популяції та забезпеченні перспектив їхнього існування за несприятливих змін середовища найбільше значення мають внутрішньопопуляційні структурні складові – популяційні локуси відтворення. Серед популяційних структур найвищу динамічну стійкість і стабільність функціонування протягом тривалого часу за різних умов природного і антропогенно зміненого середовища виявлено у метапопуляції.

Для теорії популяційної екології і для природоохоронної практики важливим є розуміння процесів, котрі відбуваються на межі існування популяції – під час її зародження, а особливо у період втрачання нею життєздатності та відмирання. Однак це мало наукових досліджень, спрямованих на розкриття закономірностей поведінки популяцій під час цих найуразливіших періодів їх великого життєвого циклу.

Ключові слова: популяційна екологія рослин, малі популяції, життєвість, онтогенетична структура, стратегія, регенераційна ніша, самовідновлення.

Незважаючи на стрімкий розвиток популяційної екології, у науковій літературі дотепер можна спостерігати достатньо різні погляди стосовно численних аспектів термінології та методології цього напрямку біологічної науки. Уявлення про популяцію, саме її поняття та обсяги трактуються по-різному. Такі базові терміни, як «життєвість», «вікова структура», «онтогенетична структура», «самовідновлення» тощо мають різні бачення навіть фахівців-популяціоністів.

Водночас, ще існує чимало нез'ясованого щодо складних механізмів функціонування і структури популяцій видів різноманітних життєвих форм, зокрема на стадіях їхнього формування на початку великих життєвих циклів, а відтак під час періодів деградації і втрачання життєздатності. Метою цієї статті є огляд структурних особливостей, аспектів низки базових понять і проблемних питань, опрацьованих на основі досліджень рідкісних видів Карпат.

Різноманіття живого до недавнього часу розглядали як різноманіття видів. Під час обґрунтування заходів охорони головним об'єктом дотепер фігурує вид. Відомості про стан популяцій подаються часто як доповнююча інформація, яка переважно обмежена. Водночас, кожна ізольована популяція є унікальною і відрізняється від усіх інших популяцій певного виду [29]. Внаслідок ендемічних генетичних змін, передусім мутацій, та процесу природного добору, ізоляція спричиняє своєрідність популяцій. Тому, априорі, кожна ізольована популяція є неповторною і виступає осередком біотичного різноманіття і неподільною одиницею мікроеволюції. Саме тому флористичне різноманіття розглядається нами як різноманіття популяцій. На часі обґрунтування нових природоохоронних підходів, в основу яких, як головний об'єкт охорони, повинна бути закладена популяція.

Сьогодні популяційні дослідження є основою встановлення ступеня загроженості видів і базою для створення червоних книг, міжнародних червоних списків та різноманітних програм наукових досліджень і експертних оцінок. В останній редакції Червоної книги України уже є відомості про структуру, чисельність, режим збереження популяцій тощо [26]. К. А. Малиновським обґрунтовано підхід до популяції як одиниці експлуатації, охорони і еволюції, виділено просторові типи популяцій, сформульовано поняття популяції як природно-історичної (генетичної) одиниці, елементарної еволюційної та екологічної одиниці [16]. В основі цих узагальнень лежали праці провідних вчених у галузі популяційної екології [29, 34] і дослідження ценотичних популяцій рослин Українських Карпат у фітоценозах лісового, субальпійського і альпійського поясів [4, 20].

Отже, популяцію розглядаємо як природно-історичну одиницю, якій властивий особливий генофонд, як структурну частину біологічного виду, відмежовану від інших аналогічних структур географічними чи біотичними бар'єрами; як елементарну еволюційну одиницю, у якій еволюційний процес зумовлений генетичною ізоляцією; як екологічну одиницю з особливими груповими властивостями, зумовленими спільними реакціями на зміну умов середовища [16]. Важливо відзначити, що популяція – це неподільна і неповторна сукупність особин одного виду, якій притаманне самовідтворення зі збереженням своїх головних властивостей. Популяція повинна розглядатись як одиниця обліку біорізноманіття.

Межі популяцій визначаються передусім відстанями поширення пилку і діаспор. Встановлено, що відстані поширення пилку і насіння порівняно невеликі й обмежуються переважно десятками або сотнями метрів [7, 8]. На основі цього обґрунтовано «крок популяції» та, враховуючи механічні, ритмологічні й просторові бар'єри для потоку генів, розроблено методику визначення наявності ізоляції між

популяціями. Питання встановлення обсягів популяцій для різних видів рослин буває проблематичним, що пов'язане передусім зі значним поширенням нестатевих форм розмноження. Крім того, у багатьох видів тривалість життя особин і їхніх нащадків внаслідок нестатевого розмноження може обраховуватися сотнями років – *Pinus mugo* Turra, *Rhododendron myrtifolium* Schott et Kotschy, трави з вегетативним розмноженням і клональним ростом, апоміктичні види родів *Hieracium*, *Alchemilla*, *Taraxacum*, *Rosa* тощо. У багатьох цих видів проблематичним є також виокремлення генет і рамет. Часом облік спрощується і зводиться до фітоценотичної облікової одиниці, яка часто є лише частиною морфологічної особини.

Необхідною умовою життєздатності популяції є повноцінність її структури за багатьма ознаками. Чисельність особин, які беруть участь у статевому розмноженні (ефективна чисельність), повинна становити певну величину, необхідну для збереження генетичної структури, уникнення інбридингу та дрейфу генів. Виявлено, що нижня межа чисельності популяцій високої життєвості, стабільних у багаторічній динаміці, становить принаймні сотні дорослих і хоча б десятки генеративних особин. За менших абсолютних показників життєвості і стабільності таких популяцій низькі [14]. Вивчення стратегії, внутрішньопопуляційної різноманітності, життєздатності та механізмів самовідновлення показало, що існування популяцій протягом тривалого часу забезпечується за певної їх структури [2, 9, 10, 12, 18, 21, 22]. Водночас, встановлення того, які структурні елементи відіграють провідне значення у змінених умовах навколишнього середовища продовжує залишатися актуальним завданням для видів різних життєвих форм у різноманітті умов їхніх оселищ. Вивчення структури популяцій та встановлення ролі їхніх складових під час природних і антропогенних змін дозволяє провести оцінку сучасного стану видів рослин в умовах трансформації середовища їхнього існування, дає змогу вказати на можливі шляхи збереження популяційного різноманіття.

Структура популяції – це сукупність кількісних і якісних складових її організації на індивідуальному і груповому рівні, які характеризують будову і забезпечують функціонування популяції як цілісної системи [14]. Це, зокрема, розподіл особин за онтогенезом і життєвістю, чисельність, щільність, віковий і статевий склад, просторове розташування, способи розмноження тощо. Структура популяції формується під впливом умов існування й у взаємодії з ними. Перебудова структури ґрунтується на механізмах зворотних зв'язків, завдяки чому досягається стабільність і стійкість популяції, її відповідність зовнішньому середовищу [3, 28]. Часові зміни структури популяції зумовлюються також ендегенними процесами, які детермінуються її генофондом, балансом народжуваності та смертності, характером і тривалістю життєвих циклів особин, внутрішньопопуляційною конкуренцією тощо.

На основі обсягів і форми популяційних ареалів виділяють їх просторові типи: популяції континуальні й ізольовані, які своєю чергою ділять на лінійні або стрічкові й локальні [17]. Континуальні популяції розташовані переважно на території багатьох фітоценозів, що зумовлює істотні відмінності їхніх ценотичних складових. Ценопопуляції є частинами континуальної популяції, для них притаманна певна автономність структури і функціонування. Ізольовані популяції притаманні для більшості рідкісних видів. Малі ізольовані популяції розташовані переважно у межах одного фітоценозу. Окремим структурним утворенням є метапопуляція – система часткових популяцій, які об'єднані між собою незначним обміном генетичним матеріалом [24].

Континуальні популяції з масштабними ареалами, що охоплюють цілі ландшафтні екосистеми, потребують виокремлення дрібніших своїх структур. Достатньо автономними їхніми складовими і, разом з тим зручними для вивчення, є ценотичні популяції, тобто популяції у межах окремих ценозів. Ценопопуляційному аналізу високогірних угруповань присвячені численні праці [22]. Водночас, бракує досліджень, які б розглядали безперервний континуум ценопопуляцій як структур одної популяції, які формують послідовність на висотному профілі або на одному гіпсометричному рівні. Відмінності, які проявляються при переході від одного фітоценозу до іншого, часто навіть на невеликих відстанях є дуже істотними, виявляючи тим самим головні діючі або й лімітуючі чинники для існування виду. Таким чином найкраще індикується еколого-фітоценотичний оптимум існування виду, його песимум і критичні умови, розподіл цих умов у популяційному ареалі. Під час сукцесій встановлення змін у ценопопуляційному континуумі дозволяє виявити головні вектори зміщення оптимуму і песимуму, встановити перспективу розвитку популяції. За умови встановлення характерних взаємозв'язків з іншими компонентами фітоценозів, такі ценопопуляції можуть слугувати цінними індикаторними об'єктами синекологічних оцінок [6].

Для означення різного рангу просторово виокремленої групи особин у межах популяції у залежності від мети досліджень використовують термін субпопуляція [30]. Ценопопуляції у межах єдиної континуальної популяції, відстань між якими значні і між якими існує істотне обмеження в обміні генетичним матеріалом, що відбувається естафетно [17], також доцільно розглядати як субпопуляції.

Ізольовані популяції характерні меншими обсягами популяційних ареалів і чисельністю особин, ніж континуальні. Більшість рідкісних видів рослин існують у вигляді ізольованих популяцій. Часто такі популяції стенотопних рідкісних видів є цілком малими і перебувають на межі життєздатності. Їхні зміни необхідно розглядати уже на рівні дрібніших – внутрішньопопуляційних структур.

Більшість ізольованих є **локальними популяціями**, які приурочені до специфічних екотопів у межах віддалених між собою фітоценозів, тобто формують окремі ізольовані ценопопуляції. Кожна мала ізольована локальна популяція здебільшого не виходить за межі фітоценозу й зрідка трапляється в екотоні між різними угрупованнями.

Головними складовими ізольованих популяцій (ценопопуляцій) є популяційні локуси. **Популяційні локуси** як просторові внутрішньопопуляційні структурні складові виділяються за різними ознаками: просторовим розташуванням у межах популяційного ареалу; за щільністю і проективним покриттям; віковою або статеву структурою; за феноритмами; за репродуктивними параметрами; за життєвістю особин тощо. До найважливіших належать популяційні локуси, у яких забезпечується відтворення – локуси підросту і генеративних особин.

Метапопуляції притаманні для видів різних життєвих форм. Серед рідкісних видів їх формують *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv., *Doronicum clusii* (All.) Tausch, *Senecio carpaticus* Herbich, *Rhododendron myrtifolium* Schott et Kotschy, *Gentiana acaulis* L. і *G. punctata* L., *Pulsatilla alba* Reichenb. та ін. Завдяки специфіці вимог до оселищ з певними умовами субстрату, ціла низка звичайних, рідкісних і ендемічних видів формує метапопуляції, які приурочені до берегів гірських потоків (*Ranunculus carpaticus* Herbich, *Cardamine opizii* Presl., *Chrysosplenium alpinum* Schur, *Angelica archangelica* L., *Saxifraga stellaris* L.); скельних відслонень (*Ranunculus thora* L., *Veronica baumgartenii* Roem. & Schult., *Cerastium alpinum* L., *Silene dubia* Herbich, *Saxifraga paniculata* Mill., *Festuca amethystina* L.); сніжних лотків (*Poa deyllii* Chrtek et

Jirásek, *Cerastium cerastoides* (L.) Britton, *Salix herbacea* L., *Saxifraga carpatica* Sternb.). У приструмкових видів метапопуляційні ядра або материкові часткові популяції мають переважно лінійну або стрічкову форму. У високогір'ї вони зосереджені біля центральних потоків у льодовикових котлах. Острівні часткові популяції розташовані на схилах котлів – біля джерел, дрібних потічків, на болітцях у пониженнях мезорельєфу. Відстань між частковими популяціями збільшується у міру віддалення від днища котлів до хребтових ділянок.

Для петрофітних видів, які приурочені до скельних відслонень і осипищ, також досить типовою є метапопуляційна структура. Найчіткіше вона виражена у тривіальних або порівняно рідкісних видів, котрі заселяють більшість різномасштабних скельних відслонень, наприклад, *Veronica baumgartenii*, *Cerastium alpinum*, *Silene dubia*, *Saxifraga paniculata*, *Festuca amethystina* та ін. Серед популяційних структур найвищу динамічну стійкість і стабільність функціонування протягом тривалого часу за різних умов природного і антропогенно зміненого середовища виявлено саме у метапопуляції. Метапопуляційна форма існування притаманна багатьом рідкісним видам рослин, передусім петрофітам і гігрофітам. Структура метапопуляції найбільшої життєвості характерна наявністю великої материкової часткової популяції, яка зазвичай приурочена до сприятливіших еколого-ценотичних умов, і менших лабільніших, динамічніших периферійних острівних часткових популяцій.

Для збереження життєздатності популяцій та перспектив їх існування за несприятливих змін зовнішнього середовища найбільше значення мають популяційні локуси відтворення. Вони розташовані в найсприятливіших умовах і вирізняються найбільшою щільністю генеративних особин високої життєвості. Такі локуси становлять популяційні ядра, які просторово розміщені не на периферії, а переважно в центральній зоні популяційних ареалів. Під дією несприятливих природних абіотичних і біотичних чинників популяції численних рідкісних видів втрачають свої позиції, перш за все, починаючи від периферійних зон, де умови існування не оптимальні, й, відповідно, життєвість і щільність особин менша. Такі песимальні периферійні зони найшвидше захоплюються більш конкурентними видами. Популяційні локуси найвищої життєвості змінюються повільніше і тому найдовше залишаються осередками збереження і відновлення життєздатності популяцій. Відтак, заходи, спрямовані на збереження популяцій рідкісних видів, повинні бути зосереджені передусім на охороні таких популяційних ядер, які виявляються за найбільшою щільністю генеративних особин високої життєвості.

Подібні доцентрові зміни структури популяцій притаманні й у випадку несприятливих антропогенних впливів. Особливо наочно це відображається на популяціях петрофітних декоративних і лікарських видів, зокрема, білотки альпійської і родіоли рожевої, периферійні більш доступні ділянки яких знищуються, а менш доступні зберігаються.

Можна виділити такі найтиповіші етапи зміни структури ізольованих популяцій рідкісних видів унаслідок песимізації умов існування:

- спрощення просторової структури,
- старіння або псевдоомолодження,
- зменшення життєвості особин і популяційних локусів,
- зменшення ефективності самопідтримання і розмноження,
- спрощення і скорочення онтогенезу особин,
- переважання смертності над народжуваністю,

- зменшення площі, чисельності й щільності,
- припинення формування генеративних особин,
- припинення поповнення підросту,
- редукція вегетативного розмноження,
- втрачання життєздатності популяції.

Важливим є вироблення консенсусу щодо трактування таких базових понять, як «вікова» й «онтогенетична структура популяції» й, відповідно, цілої низки похідних термінів, щодо яких останнім часом почали формуватися розбіжні тлумачення.

Онтогенетичну структуру популяції слід розглядати як інтегральну групову характеристику, яка містить інформацію про сукупність індивідуального розвитку її особин. Онтогенетична структура визначається передусім на основі багаторічних досліджень, які передбачають встановлення ознак і тривалості як календарного, так і біологічного віку особин загалом й окремих онтогенетичних етапів, зокрема, а також їхньої послідовності, прискорення або сповільнення розвитку, наявності різних аберацій: реверсій, пропусків цвітіння, тимчасового спокою, квазісенільності тощо.

Натомість **вікова структура** популяції може бути визначена на основі однорічних і навіть одноразових досліджень, адже вона базується на зовнішніх ознаках, притаманних для кожного вікового стану, які для більшості типів біоморф рослин відомі й можуть екстраполюватися. Вікова структура популяції – це співвідношення особин різних вікових станів у ній. Встановлення вікової структури передбачає аналіз ознак за біологічним віком особин. Перспектива досліджень вікової структури популяцій полягає у встановленні її довготривалих змін, визначенні особливостей перебудов на різних етапах великого життєвого циклу, зокрема на стадіях зародження і формування популяцій або під час їх деградації й втрачання життєздатності.

Багатьом видам притаманна вікова структура нормальної повночленної популяції навіть за малої чисельності особин [14]. Тому вікову структуру як показник життєздатності можна використовувати не завжди. Відхилення від стану нормальної повночленної популяції з піком чисельності на віргінільних або генеративних особинах переважно є індикатором несприятливої дії екзогенних чинників здебільшого антропогенного походження. Це не стосується, очевидно, популяцій в інвазійній фазі.

Вікова структура є важливою складовою аналізу життєвості (віталітету) популяції, тобто показником її стану, а онтогенетична структура є, водночас, складовою аналізу й життєздатності популяції – ознаки прогнозу, яка визначається на основі багаторічних даних. Онтогенетична і вікова структури – це основоположні взаємопов'язані й взаємодоповнюючі популяційні характеристики, але водночас вони не взаємозамінні й не тотожні. Звуження поняття онтогенетичної структури до структури вікової є тенденцією, яка гальмує подальший розвиток популяційно-онтогенетичного методу досліджень.

З метою подальшої уніфікації підходів до термінології та методології досліджень важливим є пошук консенсусу, зокрема, щодо поняття «життєвості» або «віталітету» популяції. Назріла потреба вироблення консолідованого підходу до оцінки стану популяції на основі комплексу її характеристик – індивідуальних і групових. Базуючись на теперішніх поглядах, можна вважати, що **життєвість (віталітет) популяції** – це інтегральна характеристика, яка відображає сучасний стан популяції на основі найважливіших індивідуальних і групових параметрів структури, росту, розвитку та репродукції. Життєвість представляє фактичну позицію популяції у її реалізованій

екологічній ніші й відповідає тій частині норми реакції, яка проявляється за актуальних умов середовища існування у конкретний час. Оцінка життєвості популяції не передбачає встановлення довготривалих прогнозів або складання прогностичних моделей на її перспективний розвиток. Таким чином, на відміну від життєздатності популяції, яка означає визначення її довготривалої перспективи і ґрунтується на багаторічних даних, оцінка її життєвості може проводитися на основі короткотривалих, навіть однорічних досліджень. Життєвість, як достатньо динамічна ознака популяції, може змінюватися порівняно швидко, зокрема під час сукцесій. Життєздатність, навпаки, ознака порівняно стабільна. Вважається, що у більшості випадків для рослин різних життєвих форм аналіз життєздатності популяції доцільно проводити з прогнозом її виживання на перспективу у 100 років. А достатня достовірність такого прогнозу з ймовірністю виживання популяції у 95% повинна базуватися принаймні на 10-річних фактичних даних [11, 35]. Очевидним є, що поняття «життєвість» і «віталітет» потрібно розглядати як синоніми, передусім задля того, щоб уніфікувати вітчизняні й закордонні підходи.

Життєвість популяції належить до чутливих показників її змін енто- та екзогенного характеру і вважається, що лише в короткі проміжки часу можна говорити про тенденції щодо покращення або погіршення життєвості [5]. Можна також стверджувати, що для популяцій різних видів може бути характерною багаторічна динамічна стабільність як на високому, так і на низькому рівні життєвості. Висока життєвість притаманна популяціям, які перебувають у сприятливих умовах середовища, що тривалий час мало змінюються, й до яких популяції адаптовані. В умовах заповідання стабільно висока життєвість популяцій рослин спостерігається на завершальних стадіях демутації при наближенні до клімаксового стану. Прикладом цього можуть бути компоненти первинних альпійських фітоценозів Чорногори, які зазнали порівняно невеликого антропогенного впливу у минулому і процеси самовідновлення яких відбулися суттєво протягом 40 років заповідання. Стабільно низька життєвість притаманна популяціям, зокрема у тих випадках, коли умови їхніх оселищ віддалені від еколого-фітоценотичного оптимуму.

Необхідною умовою життєздатності популяції є усталеність її структури за низькою ознак. Насамперед, чисельність особин і, зокрема тих, що беруть участь у статевому розмноженні (ефективна чисельність), повинна становити певну величину, необхідну для збереження повноцінної генетичної структури, уникнення інбридингу та дрейфу генів. Серед рівновеликих популяцій вища життєздатність притаманна популяціям з вищою генетичною різноманітністю, з більшою чисельністю генеративних особин, з вищою ефективністю розмноження, а також популяціям з вищою внутрішньопопуляційною різноманітністю.

У малих популяцій, які сформовані за вузького діапазону еколого-фітоценотичних умов, життєвість як інтегральна ознака, що характеризує стан особин і популяції за головними параметрами, служить важливим показником для порівняння популяцій у межах виду. Відтак, дослідження динамічності диференціальних ознак життєвості лежить в основі розкриття тонких внутрішньопопуляційних механізмів життєздатності популяції. Для популяцій різного обсягу роль багатьох популяційних й індивідуальних параметрів вагомо відрізняється. Для великих популяцій найважливішими характеристиками життєвості й життєздатності є щільність, вікова структура, насіннева продуктивність, вегетативна рухливість, запас фітомаси, віталітетна структура [9, 14].

Натомість у малих популяцій найважливіші параметри це:

- генетична різноманітність, яка є основою гомеостатичних механізмів для збереження життєздатності;
- чисельність дорослих особин і, зокрема, ефективна чисельність популяції, пріоритет показників якої може істотно відрізнятись у видів різних життєвих форм і типів біоморф;
- площа оселища, параметри його конфігурації й окремих складових, співвідношення величини площі й міри гетерогенності екологічних чинників;
- динаміка чисельності особин й площі оселища, яка повинна оцінюватися з врахуванням швидкості самовідновних процесів у конкретному екоотопі;
- ефективність насінневого і вегетативного розмноження, яка забезпечує самовідтворення популяції;
- багаторічна динаміка чисельності квітучих особин;
- вікова структура, зокрема у її генеративній частині й у випадку відхилення від характеристик нормальної повночленної популяції;
- внутрішньопопуляційна різноманітність: у гетерогенних популяцій життєздатність забезпечуються за менших обсягів у порівнянні з популяціями гомогенними;
- спектр життєвості особин, які за рахунок різної пластичності зумовлюють неоднаковий стан і здатність до самовідновлення популяції;
- варіабельність і тривалість онтогенезу особин та закономірність їхніх змін у діапазоні умов від оптимальних до несприятливих і критичних;
- взаємовплив з видами-сусідами як чинник існування популяцій стенотопних видів;
- ступінь загрози існуванню популяції внаслідок екзогенних чинників.

Кількісні значення, вектори і амплітуда змін цих параметрів служать першочерговими індикаторними ознаками стану і перспектив розвитку малих популяцій за природних умові здатності до самовідновлення внаслідок порушень. Аналіз їхньої життєздатності повинен проводитися, перш за все, за цими пріоритетними ознаками [14].

До найвагоміших параметрів, що ілюструють роль генеративного розмноження у конкретній популяції, належить її ефективна чисельність. Проте для визначення стану популяції набагато інформативнішим у багатьох випадках є співвідношення ефективної чисельності популяції до чисельності дорослих особин загалом – «коефіцієнт генерування популяції» [25]. Для великих популяцій, які налічують тисячі особин, на площах, які становлять гектари, величина коефіцієнта генерування популяції не відіграє ролі індикатора їхнього стану, а лише міри віддаленості умов оселища від еколого-фітоценотичного оптимуму виду. Натомість для малих популяцій величина коефіцієнта генерування набуває інформативного характеру.

Ще мало досліджень, які розкривають внутрішньопопуляційну структурованість, просторово-часову динаміку складових популяції за мінливих умов середовища, внесок цих складових у функціонування, життєздатність, самовідтворення і самовідновлення популяції. Водночас, кожна популяція – від малої локальної до великої континуальної, а особливо метапопуляція, є складною системою із низкою елементів – часткових популяцій, субпопуляцій, ценопопуляцій і популяційних локусів, яким притаманні відмінності у їхній позиції щодо екологічної ніші та ролі із забезпечення структурної і функціональної цілісності популяції.

Особливо важлива позиція і роль тих складових, що пов'язані з самовідтворенням популяції. Під час життєвого циклу особин і популяції найістотніші зміни екологічної ніші відбуваються саме у їх репродуктивній фазі. Розмноження відбувається переважно в зоні оптимуму загального діапазону екологічної толерантності, але, водночас, розвиток потомства є найвразливішим періодом життєвого циклу. На численних прикладах рослин різноманітних життєвих форм продемонстровано, що на різних етапах онтогенезу потреби і середовищевірна роль організмів відрізняються дуже істотно [1, 19, 31].

В екології рослин застосовується поняття «регенераційної ніші» [33], під якою розуміють умови, сприятливі для розвитку насінневого підросту і його приживання у фітоценозі, а саме, умови, які виникають у прогалинах між взаємоконкуруючими рослинами внаслідок відмирання старих індивідів, у місцях порушень ґрунтового та дернового покриву тощо. Це поняття запроваджене з огляду на те, що підростові стадії особин особливо важливі для розвитку популяції, а межі толерантності на початкових етапах онтогенезу значно вужчі, ніж для дорослих індивідів [27, 32]. З огляду на те, що репродуктивні особини і молоде потомство становлять частину популяції, яка розвивається за особливих умов і якій притаманні особливі позиції та функції у популяції, угрупованні й екосистемі, очевидно, має сенс виокремлення їхньої ніші у межах екологічної ніші популяції як окремої складової – репродуктивної ніші.

Просторово та в часі ніші потомства і репродуктивних особин часто не збігаються. Окрім того, умови, сприятливі для розвитку потомства, або умови, сприятливі для репродуктивних особин, істотно відрізняються від умов існування дорослих пре-і пострепродуктивних особин. Необхідно також відзначити, що у численних популяціях більшість особин відмирає, не досягнувши репродуктивного вікового стану. Часто цей стан в онтогенезі пропускається, що притаманне рослинам. Репродуктивна ніша у фазі розвитку потомства становить невелику частку реалізованої ніші популяції. Оптимальні умови для потомства охоплюють найвужчий діапазон зони екологічної толерантності популяції. Цьому періоду життєвого циклу притаманна найвища смертність особин. Загрозу становлять різні чинники – абіотичні, біотичні й антропогенні. Середовищевірна роль молодих організмів невелика і розширення ніші завдяки покращенню ними умов середовища – незначне.

Найбільша різниця вимог до умов існування притаманна між початковими стадіями розвитку і стадією дорослих середньовікових особин високої життєвості. У молодих організмів, порівняно з дорослими, завжди менша конкурентна здатність. Для них характерна також менша толерантність до багатьох природних і антропогенних чинників. Водночас, за низкою умов існування зона екологічної толерантності може бути ширшою у потомства, порівняно з репродуктивними особинами, що особливо притаманне рослинам. Наочно це спостерігається у найбільш несприятливих – критичних умовах, за яких підріст виживає, однак генеративні особини не формуються. Прикладом може бути розвиток рослин за таких несприятливих умов середовища, за яких не досягається формування критичної фітомаси і розміру, необхідних для цвітіння та плодоношення [11].

Отже, у межах екологічної ніші популяції доцільно виділяти її репродуктивну нішу. Під **репродуктивною нішею популяції** розуміємо умови існування, за яких реалізується відтворення, позицію репродуктивних особин і молодого потомства у популяції та біоценозі, їхню середовищевірну і функціональну роль в екосистемі.

Репродуктивна ніша популяції диференціюється на дві складові – нішу потомства і нішу репродуктивних особин. У будь-якій популяції рослин і тварин параметри цих ніш істотно відрізняються, що важливо враховувати під час вивчення екології популяцій, їхньої вікової та статеві структур, самовідтворення і самовідновлення, опрацювання і впровадження заходів зі збереження й відновлення життєздатності.

Для практики реінтродукції та репатріації важливо враховувати просторові й часові різниці розподілу сприятливих і несприятливих умов у межах складових репродуктивної ніші. Такі заходи повинні бути диференційовані: якщо проводиться вселення молодих особин (підсівання насіння), то мають підбиратися або створюватися умови, сприятливі для потомства, а не для репродуктивних особин. Якщо ж вселяються дорослі прегенеративні або генеративні особини, – відповідно, мають підбиратися або створюватися умови, сприятливі власне для репродуктивних особин, а не для потомства. Відсутність такої диференціації на практиці може бути причиною неефективності названих заходів.

Одною з центральних проблем сучасної екології є стабільність і стійкість природних систем і, зокрема, популяцій [3]. Важливою ознакою у цьому контексті є їхня буферність. **Буферність популяції** – це її здатність до компенсації втрат, зумовлених несприятливими змінами навколишнього середовища. Термін, запропонований Р. Уїттекером [23], за змістом близький до поняття «стійкість популяції». На відміну від стійкості, визначальною ознакою якої є збереження сталості структури і функцій популяції під час змін зовнішнього середовища, буферність передбачає послідовність та єдність двох процесів: втрат у структурі і (або) у функціях популяції внаслідок дії несприятливих зовнішніх чинників та їх компенсації завдяки внутрішньопопуляційним гомеостатичним механізмам. Популяція здатна до самовідновлення, поки інтенсивність несприятливих чинників не перевищує певних порогових величин, за межею яких втрати стають незворотними. Чим вищі межі, за яких ще зберігається здатність популяції до повернення у вихідний стан, тим вища її буферність [13]. Буферність популяції можна оцінювати також за її пластичністю, тобто швидкістю повернення до вихідного стану [36].

Характерними ознаками просторового розподілу особин у межах популяцій з високою буферністю є порівняно висока щільність. Дисперсне розташування особин трапляється зрідка і є ознакою популяцій низької життєздатності й буферності, що зумовлене переважно їхньою антропогенною деградацією (*Oreochloa disticha* (Wulfen) Link, *Ranunculus thora* L., на г. Туркул). Тому величина площі, яку займає популяція, не завжди служить показовою ознакою її стану. Більші популяції з низькою щільністю, порівняно з меншими популяціями високої щільності, часто виявляють меншу здатність до компенсації втрат від несприятливих чинників. Контакт між особинами (перехресне запилення, позитивний взаємовплив, фітогенне поле) і їх репродуктивна активність (поширення діаспор) відбуваються переважно на малих відстанях, які обмежені метрами або десятками метрів.

Головні механізми забезпечення буферності малих популяцій полягають у таких ознаках і реакціях-відповідях на дію негативних чинників:

- неоднакова вразливість особин різної життєвості. Пластичність життєвості забезпечує їх виживання і (або) відновлення життєвості за покращання умов;
- виражена вихідна варіабельність шляхів онтогенезу особин у популяції. Збільшення варіабельності онтогенезу під час дії несприятливих чинників. Найвища

варіабельність онтогенезу особин притаманна в умовах, проміжних між оптимумом і песимумом;

- збільшення тривалості життя у підростовому або віргінільному стані під час помірного погіршення умов. У популяції тривалий час зберігається здатність до швидкого відновлення чисельності генеративних особин;
- наявність вегетативного і генеративного розмноження. Активація одного або обох способів розмноження у разі негативних порушень. Сприяють буферності ефект взаємної компенсації способів розмноження і ефект різкої активації генерування як реакції на порушення;
- виражена внутрішньопопуляційна різноманітність. Менше порушені ділянки забезпечують самовідновлення популяції.

Підсумок

Основою для концепції охорони рідкісних видів рослин повинні служити знання про структуру їхніх популяцій. Тому значну актуальність становить аналіз популяцій якнайширшого спектру видів.

Ще недостатньо вивчена внутрішньо- і міжпопуляційна різноманітність видів за комплексом ознак індивідуального і групового рівнів, інформація про яку необхідна для з'ясування механізмів, що забезпечують життєздатність популяцій, зокрема їхні адаптації до мінливих умов природного та антропогенно зміненого середовища. Зокрема, ще мало наукових досліджень, котрі враховують внутрішньопопуляційну структурованість популяцій і охоплюють ті їхні складові, що перебувають у віддалених від оптимуму умовах. Часто популяція розглядається апріорі як достатньо гомогенна і досліджується усереднено. Часом увага дослідників зосереджується на популяційному ядрі, тобто на тій частині популяції, котра розташована у сприятливих умовах. Такими підходами здебільшого применшуються або нівелюються чинники загрози чи перебільшується життєвість і життєздатність популяції.

Для теорії популяційної біології і для природоохоронної практики важливим є розуміння процесів, котрі відбуваються під час зародження популяції, а особливо у період втрачання нею життєздатності. Відомо, що елімінація популяцій відбувається не раптово, а через стадію низької чисельності. Для більшості видів рослин умовою збереження їхньої життєздатності є наявність не поодиноких особин, а десятків чи сотень, а часто й тисяч особин. Встановлення критичної чисельності особин у популяціях, виявлення механізмів їхнього виживання в мінливих умовах середовища є одним із головних завдань проблеми «мінімальної життєздатної популяції» (МЖП). На сьогодні не існує універсальних узагальнень щодо функціонування МЖП. Дослідження слід спрямовувати на вивчення малих популяцій якнайширшого спектру видів.

Досягнення у популяційній біології природних видів дає можливість розуміння та контролю процесів інвазій. Водночас дослідження інвазійних видів створюють умови для більш глибокого розуміння еволюційних процесів у природних видів: інвазійні види швидко розвивають адаптації до нових абіотичних та біотичних умов, що може бути корисним для оцінки потенціалу виду, динаміки розширення ареалу, часові відставання та обсяги адаптаційних реакцій до нових середовищ. Окрім того, процеси інвазій загалом є зручним матеріалом для розробки різноманітних моделей та прогнозів [15].

1. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяції, сообщества. – В 2 т. – Москва : Мир, 1989. – Т. 1. – 668 с.; Т. 2. – 477 с.
2. Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат / [Царик Й., Жилиєв Г., Кобів Ю., Кияк В., Данилик І., Дмитрах Р., Сичак Н., Білонога В., Нестерук Ю.] / За ред. М. Голубця, К. Малиновського – Львів : Поллі, 2004. – 198 с.
3. Голубець М. А., Царик Й. В. Стійкість і стабільність – важливі ознаки живих систем // Ойкумена. – 1992, № 1. – С. 21-26.
4. Дигрессия биогеоценологического покрова на контакте лесного и субальпийского поясов в Черногоре / Под общ. ред. К. А. Малиновского. – Киев : Наук. думка, 1984. – 208 с.
5. Динамика ценопопуляций растений. – Москва : Наука, 1985. – 207 с.
6. Дідух Я. П. Стратегія розвитку геоботаніки в Україні // Укр. ботан. журн. – 2014. – 71, – № 4. – С. 399-411.
7. Дмитрах Р. И. Экология опыления компонентов сообщества овсяницы красной в Карпатах : автореф. дисс. на соискание науч. степени канд. биол. наук : спец. 03.00.16 «Экология» / Р. И. Дмитрах. – Днепропетровск, 1991. – 16 с.
8. Жилиєв Г. Г. Вплив поширення пилку на формування границь популяцій рослин / Г. Г. Жилиєв // Структура високогірних фітоценозів Українських Карпат / За ред. К. А. Малиновського. — Київ : Наук. думка, 1993. – С. 132-140.
9. Жилиєв Г. Г. Жизнеспособность популяций растений. – Львов : ДПМ НАНУ, 2005. – 304 с.
10. Життєздатність популяцій рослин високогір'я Українських Карпат / [Царик Й., Жилиєв Г., Кияк В., Кобів Ю., Сичак Н., Данилик І., Білонога В., Решетило О., Микітчак Т., Нестерук Ю., Кобів В., Гинда Л.] / За ред. Й. Царика. – Львів : Меркатор, 2009. – 172 с.
11. Злобин Ю. А., Скляр В. Г., Клименко А. А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. – Сумы : Университетская книга, 2013. – 49 с.
12. Зміни структури популяцій рідкісних видів високогір'я Українських Карпат і проблеми їх збереження [Кияк В., Кобів Ю., Жилиєв Г., Білонога В., Дмитрах Р., Микітчак Т., Решетило О., Кобів В., Нестерук Ю., Штупун В., Гинда Л.] / За ред. В. Кияка. – Львів : Видавництво ННБК «АТБ», 2018. – 280 с.
13. Кияк В. Г. Буферність популяції / В. Г. Кияк // Екологічна енциклопедія: У 3 т. / Редколегія: А. В. Толстоухов та ін. – Київ : ТОВ «Центр екологічної освіти та інформації», 2006. – Т. 1. – С. 108.
14. Кияк В. Г. Малі популяції рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат. – Львів : Ліга-Прес, 2013. – 248 с.
15. Малиновський А. К. Основні напрями та результати досліджень фітоінвазій // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Вип. 34. – 2018. – С. 97-112.
16. Малиновський К. А. Популяційна біологія рослин: її цілі, завдання і методи / К. А. Малиновський // Укр. ботан. журн. – 1986. – Т. 43, № 4. – С. 5-12.
17. Малиновський К. А., Царик Й. В. Роль популяційної екології в ботанічному ресурсознавстві // Укр. ботан. журн. – 1993. – Т. 50, № 5. – С. 5-12.
18. Механізми самовідновлення популяцій / [Білонога В., Гинда Л., Данилик І., Дмитрах Р., Жилиєв Г., Кияк В., Кобів В., Кобів Ю., Микітчак Т., Нестерук Ю.,

- Решетило О., Середницька С., Сичак Н., Сосновська С., Царик Й., Штупун В.] / За ред. Й. Царика. – Львів : Сполом, 2014. – 216 с.
19. Одум Ю.П. Экология. – Москва : Мир, 1986. – Т. 1. – 328 с.; т. 2. – 376 с.
 20. Популяції травянистих растений / К. А. Малиновский, И. В. Царик, Г. Г. Жилиев [и др.] // Дигрессия биогеоценологического покрова на контакте лесного и субальпийского поясов в Черногоре. – Киев : Наук. думка, 1984. – С. 92-135.
 21. Стратегія популяцій рослин у природних і антропогеннозмінених екосистемах Карпат / [Царик Й., Малиновський К., Жилиєв Г., Кияк В., Кобів Ю., Данилик І., Дмитрах Р., Рудишин М., Сичак Н., Гинда Л., Гісовський В., Речевська Н., Чорнобай А., Нестерук Ю.] / За ред. М. Голубця, Й. Царика. – Львів: Євросвіт, 2001. – 160 с.
 22. Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат / [Малиновський К. А., Царик Й. В., Жилиєв Г. Г. та ін.] / За ред. К. А. Малиновського. – К. : Наук. думка, 1998. – 176 с.
 23. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер; пер. с англ. Б. М. Миркина, Г. С. Розенберга. – М. : Прогресс, 1980. – 327 с.
 24. Царик Й. В., Кияк В. Г. Метапопуляційна структура видів рослин високогір'я Карпат // Екологія та ноосферологія. – 2005. – 16, № 1–2. – С. 5-12.
 25. Царик Й., Кияк В., Дмитрах Р., Білонога В. Генеративне розмноження популяцій рослин високогір'я Карпат як ознака їхньої життєздатності / Вісник Львів. ун-ту. Серія біол. – 2004. – Вип. 36. – С.50-56.
 26. Червона книга України. Рослинний світ / За ред. Я. П. Дідуха. – Київ : Глобалконсалтинг, 2009. – 900 с.
 27. Шанда В. І. Аспекти теорії екологічної ніші // Екологія та ноосферологія. – 2009. – 20, № 1–2. – С. 115-120.
 28. Шеляг-Сосонко Ю. Р., Емельянов И. Г. Экологические аспекты концепции биоразнообразия // Екологія та ноосферологія. – 1997. – 3, № 1-2. – С. 131-140.
 29. Яблоков А. В. Популяционная биология / А. В. Яблоков. - Москва : Высш. школа, 1987. – 303 с.
 30. Barnhouse L.W., Munns W.R., Sorensen M.T. Population-level ecological risk assessment. – CRC Press, 2007. – 376 p.
 31. Falińska K. Przewodnik do badań biologii i populacji roślin. – Warszawa: PWN, 2002. – 588 s.
 32. Ewald J. Ein pflanzensoziologisches Modell der Schattentoleranz von Baumarten in den Bayerischen Alpen // Forum Geobot. – 2007. – 3. – P. 11-19.
 33. Grubb, P.J. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche // Biol. Reviews. – 1977. – 52. – P. 107-145.
 34. Harper J. L. Population Biology of Plants / J. L. Harper. — N. Y. : Acad. Press, 1977. – 892 p.
 35. McCarthy M.A., Possingham H.P., Day J.R., Tyre A.J. Testing the accuracy of population viability analysis // Conserv. Biol. – 2001. – 15, N 4. – P. 1030-1038.
 36. Kelly D. Demography of short-lived plants in chalk grassland. Life cycle variation in annuals and strictbiennials / D. Kelly // Journal of Ecology. – 1989. – 77. – P. 747-769.

¹ Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів, e-mail: vlodkokujak@ukr.net

² Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
e-mail: armeria2@ukr.net

Kyyak V., Malynovskyi A.

Aspects of the methodology of plant populations research (by means of the example of rare species)

In this work basic concepts and problematic issues of modern population ecology of plants are considered. Quite different views on many aspects of terminology and research methodology one can observed in the scientific literature. Basic terms such as: «vitality», «age structure», «ontogenetic structure», «self-renewal», «strategy», «regeneration niche», «buffering», population size establishment, etc can be interpreted differently, which causes significant discrepancies in research methodology, and thus are reflected in the interpretation of results. The population is considered as an indivisible and unique set of individuals of one species, which is characterized by self-reproduction while maintaining its main properties. The statement concerning the population as a unit of biodiversity accountability is justified.

The study of strategy, intra-population diversity, viability and mechanisms of self-recovery has shown that the existence of populations for a long time is ensured by a certain structure. The structure of the population is a set of quantitative and qualitative components of its organization at the individual and group level, which characterize the structure and ensure the functioning of the population as a whole system. At the same time, establishing which structural elements play a leading role in the changed environmental conditions continues to be an urgent task for species of different life forms in the variety of conditions of their habitats. The example of isolated populations of rare species shows the most typical stages of structure change due to pessimization of living conditions: simplification of spatial structure, aging or pseudo-rejuvenation, reduction of vitality of individuals and population loci, reduction of self-sufficiency and reproduction, simplification and reduction of ontogenesis of individuals, predominance of death rate over birth rate, reduction of area, number and density, cessation of formation of generative individuals, cessation of undergrowth replenishment, reduction of vegetative reproduction, loss of population viability.

An integral characteristic that reflects the current state of the population based on the most important individual and group parameters of structure, growth, development and reproduction is the vitality of the population. Intrapopulation structural components - population loci of reproduction - are of the greatest importance in preserving the viability of populations and ensuring the prospects of their existence in the event of adverse changes in the environment. Among population structures, the highest dynamic endurance and stability of functioning for a long time under different conditions of natural and anthropogenically altered environment were found in metapopulations.

Understanding of the processes taking place on the verge of existence of the population during its emergence, and especially during the period of its loss of viability and extinction, is extremely important. However, there are still not so many researches aimed at revealing the patterns of behavior of populations during these most vulnerable periods of their long life cycle.

Key words: *population ecology of plants, small populations, vitality, ontogenetic structure, strategy, regenerative niche, self-renewal.*