

## ВІКОВА Й ОНТОГЕНЕТИЧНА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЇ У РОСЛИН – НЕОБХІДНІСТЬ ДИФЕРЕНЦІАЦІЇ

**В. Кияк**

*Львівський національний університет імені Івана Франка  
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна  
e-mail: vlodkokujak@ukr.net*

З'ясовано зміст і різницю понять «вікова» й «онтогенетична структура популяції» та низки похідних термінів, щодо яких останнім часом почали формуватися розбіжні тлумачення. Вікова й онтогенетична структури – це основоположні взаємопов'язані та взаємодоповнюючі популяційні характеристики, але вони не є взаємозамінними й тотожними. Вікова структура популяції – це співвідношення особин різних вікових станів у ній. Встановлення вікової структури передбачає аналіз ознак особин за біологічним віком. 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. Звуження поняття онтогенетичної структури до структури вікової є тенденцією, яка не сприяє подальшому розвитку популяційно-онтогенетичного методу досліджень. Онтогенетичному аналізу в популяційних дослідженнях рослин загалом необхідно приділяти більше уваги.

*Ключові слова:* вікова й онтогенетична структура, популяції рослин.

Популяційна екологія є порівняно молодим напрямом біологічної науки. Тому її термінологічна й методологічна бази зазнають постійних змін і доповнень. Під час цих процесів важливим є вироблення консенсусу щодо трактування тих чи інших понять і методичних підходів, які вводяться у науковий вжиток. З цього огляду вбачається доцільним з'ясувати зміст і різницю між такими важливими поняттями як «вікова» й «онтогенетична структура популяції» й, відповідно, цілої низки похідних термінів, щодо яких останнім часом почали формуватися розбіжні тлумачення.

Поняття «вікова» й «онтогенетична структура» деякі автори почали вживати спочатку як синоніми [10]. Проте останніми роками вікову структуру в традиційному розумінні, яку визначали за біологічним віком особин, замінюють на структуру онтогенетичну. Відповідно, замінюється ціла низка похідних термінів, зокрема, «вікові стани» – на «онтогенетичні стани», «вікові спектри» – на «онтогенетичні спектри» тощо [1, 11, 12, 16–18]. Натомість поняття «вікова структура» почало фігурувати лише як структура, визначена виключно за календарним віком особин [11, 26]. Така ситуація щодо різного трактування цих основоположних термінів популяційної екології уже призвела до того, що у численних публікаціях названі терміни вживаються також і одночасно, проте без змістової їх диференціації [4, 6, 9, 19, 34].

Поняття «вікова структури популяції» та її складових, таких як: «віковий стан», «вікова група», «віковий період», «віковий спектр» ввійшли у лексикон популяційної екології рослин із працями радянських вчених – Т.О. Работнова, О.О. Уранова та їхніх послідовників – О.В. Смирнкової, Л.О. Жукової, Л.Б. Заугольнкової й інших дослідників у

70–80-ті роки під час формування положень ценопопуляційного напрямку вивчення рослин [8, 24, 25, 28, 30]. Було запропоновано підхід, у якому віковий і онтогенетичний аналіз тісно взаємопов'язані. Дослідження вікової структури на популяційному рівні проводять за методиками, які ґрунтуються на визначенні морфобіологічної неоднорідності особин в онтогенезі [24].

Онтогенез, або життєвий цикл рослин, – це розвиток особини від зиготи до відмирання самої особини та її вегетативного потомства [20]. Повний онтогенез вивчають шляхом спостереження за розвитком особин від насінини до старіння й відмирання, а скорочений – від виникнення нової вегетативної особини на різних етапах повного онтогенезу до відмирання на одному з них [29]. Тривалість окремих вікових станів визначають переважно прямими спостереженнями за фіксованими особинами та вивченням морфологічної структури надземних і підземних органів особин [28]. Для частини видів тривалість вікових станів і періодичність цвітіння визначають за слідами пагонів або потовщеннями на кореневищах [20]. Послідовно підсумовуючи показники тривалості вікових станів, одержують дані щодо тривалості онтогенезу особин загалом. Основний фактичний матеріал отримують під час спостережень на постійних пробних ділянках із застосуванням картування та мічення особин, що дає можливість ідентифікації досліджуваних особин протягом багатьох років. Для встановлення особливостей онтогенезу спостереження й експерименти спрямовують на охоплення якомога ширшого діапазону умов росту й розвитку особин.

Основні періоди онтогенезу – латентний, віргінільний, генеративний і постгенеративний, – складають 10 вікових станів: насінина (se), проросток (p), ювенільний (j), іматурний (im), віргінільний (v), генеративний молодий ( $g_1$ ), генеративний середньовіковий ( $g_2$ ), генеративний старий ( $g_3$ ), субсенільний (ss) і сенільний (s). Вікові стани рослин визначають за сукупністю морфологічних і кількісних ознак [27].

Встановлення вікової структури традиційно передбачає аналіз ознак за біологічним, а не за календарним віком особин. Адже встановлення календарного віку для більшості видів рослин різних життєвих форм є проблематичним, а для трав'янистих вегетативно активних багаторічників без попередніх багаторічних досліджень – неможливим. Окрім цього, як структурне, так і функціональне значення для популяції має ситуативний стан особини, який визначається її біологічним віком. Наприклад, більшість особин у популяціях видів багаторічних рослин, які розвиваються за песимальних умов, за будь-якого календарного віку не досягають репродуктивного стану і більшу частину життя перебувають у ювенільному, іматурному або віргінільному стані. І навпаки, за сприятливих умов особини швидко переходять до репродукції. Тобто за одного і того ж календарного віку особини можуть перебувати у цілком різних станах за своїм розвитком, що, зокрема, притаманне для рослин.

Однак на основі показників вікової структури, яка базується лише на ознаках біологічного віку, неможливо вести мову про структуру популяції щодо онтогенезу її особин.

Вікову структуру популяції визначають на основі співвідношень особин різних вікових станів. Відсотковий розподіл особин за віковими станами називають віковим спектром популяції. Такий методичний підхід є усталеним і застосовується більшістю вчених [5, 21, 22, 31–34]. Обліковими одиницями є морфологічна і так звана фітоценотична особина (фітоценотична облікова одиниця). Перша з них є морфологічно і фізіологічно цілісним утворенням, друга – переважно частиною морфологічної особини (парціаль, парціальний пагін, парціальний кущ), однак достатньо автономним центром впливу на середовище й елементарним джерелом фітогенного поля [28, 30].

У тому випадку, якщо вікова структура досліджується у вегетативно рухливих багаторічників на основі фітоценотичних облікових одиниць, а не морфологічно цілісних особин, то у більшості видів віковий спектр має виражений пік на віргінільних особинах, невелику кількість генеративних особин (можлива їхня відсутність) і другий незначний пік на субсенільних особинах. Такі вікові спектри притаманні для 78% досліджених альпійських ценопопуляцій Українських Карпат – із 98 дефінітивних ценопопуляцій 35 видів у дев'яти фітоценозах [13] і більшості популяцій рідкісних видів рослин високогір'я за відсутності антропогенного впливу [14]. Ця особливість вікової структури значною мірою зумовлена специфікою онтогенезу рослин. Незважаючи на значну варіабельність його шляхів, для більшості популяцій видів поліцентричного типу біоморф притаманна подібна спрямованість онтогенезу особин, а саме: внаслідок вегетативного розростання і розмноження утворюється численна група прегенеративних особин вегетативного походження, істотна частина яких швидко відмирає або переходить у субсенільну групу, оминувши генеративну. Генерує незначна частина особин.

У видів моноцентричного типу біоморф, тобто за відсутності вегетативного розмноження або за незначної вегетативної рухливості, коли обліковими одиницями є морфологічні особини, віковий спектр популяцій часто має виражений пік на генеративній групі.

Одноразове (однорічне) визначення вікової структури популяції – малоінформативне. Щоб її з'ясувати, часто потрібні багаторічні дослідження. Для популяцій багатьох видів характерна «плинність» вікової структури або непостійність співвідношення чисельності вікових груп. Особливо це стосується генеративної частини вікового спектра. Генеративним особинам властиві перерви у цвітінні, окрім цього, під дією сприятливих або стресових екзогенних чинників значна частина особин віргінільної вікової групи набуває здатності пришвидшеного переходу до генерування, а постгенеративних особини – до повернення у генеративний стан. Таким чином, віковий стан особин і вікова структура популяції є значною мірою ознаками ситуативними й характеризують стан популяції лише на час досліджень [15], а визначення вікових станів особин часто виявляються досить умовними. Часом лише протягом 4–5 років можна визначити справжній віковий стан особини. Наприклад, у рододендрона миртолистого (*Rhododendron myrtifolium* Schott et Kotschy) у перший рік спостережень особина цвіла і була залучена до генеративної групи, на другий рік вона не цвіла, мала вигляд вегетативної і була залучена до генеративної тимчасово нецвітучої; на третій рік відповідно до свого габітусу – до субсенільних (квазісубсенільних); на четвертий рік генерувала; на п'ятий рік набула вигляду субсенільної (квазісубсенільність можна визначити лише у наступні роки). Цей приклад ілюструє, що для визначення вікової структури популяції можуть бути необхідними спостереження за фіксованими особинами протягом кількох років, що є складним і не завжди можливим. Враховуючи, що віковий стан лише умовно відповідає віку особини і переважно відображає лише етап індивідуального розвитку, який особина проходить у момент спостережень, особинам присвоюється віковий стан відповідно до їхніх кількісних ознак у кожен конкретний рік досліджень. Унаслідок такого підходу, а відтак, враховуючи попередні й наступні вікові стани, в онтогенезі багатьох рослин виділено «зворотні» переходи вікових станів, або реверсії. Поширена також квазісубсенільність, тобто тимчасове набування віргінільними і генеративними особинами субсенільних ознак і габітусу.

Однак у багатьох випадках дослідники роблять на основі нетривалих або однорічних досліджень вікової структури занадто категоричні висновки про стан або навіть про перспективи популяції. Часом такі висновки можуть бути хибними. Це стосується, зокрема, перелічених нижче випадків:

- якщо рік досліджень припадає на перерву в цвітінні генеративних особин: у віковому спектрі буде занижено відсоток генеративних особин або їх взагалі не буде;
- якщо значна частина популяції зазнала екзогенних збурень, унаслідок чого перебуває у стані спалаху цвітіння: буде отримано нетипово високу чисельність особин генеративної вікової групи, причому буде завищено частку середньовікових генеративних особин, які насправді є молодими або старими; окрім цього, до генерування долучається частина квазісубсенільних особин і прискорюється перехід до генерування частини віргінільних або й іматурних особин;
- якщо істотна частина особин перебуває у квазісенільному стані, стані спокою або реверсій: справжню вікову структуру таких популяцій можна встановити лише протягом багаторічних досліджень;
- якщо популяція перебуває у тій стадії деградації, коли відбулося відмирання старих генеративних і постгенеративних особин: така популяція буде оцінена як молода інвазійного типу, хоч насправді вона стара регресивна;
- якщо популяція є компонентом фітоценозів зі швидкими сукцесійними змінами: вікова структура за таких умов є динамічною, а однорічна її характеристика може бути лише ситуативною;
- якщо популяція зазнала короткотривалого інтенсивного екзогенного впливу, можливі два типові випадки: або за зовнішніми ознаками вікових станів особини оцінюються як старші, ніж вони є насправді (наприклад, віргінільні як субсенільні, молоді генеративні як старі), або навпаки, відбувається омолодження чи псевдоомолодження популяції з активацією розвитку підросту;
- якщо для популяції (виду) притаманний циклічний розвиток: тоді на різних фазах циклів будуть домінувати особини різних вікових груп. Для рослин така ситуація характерна, якщо у популяції для латентного періоду характерний тривалий і розтягнутий у часі період проростання насіння або популяція є компонентом фітоценозів, які зазнають циклічної сукцесії;
- якщо рік досліджень є несприятливим для розвитку підросту: буде занижена участь у структурі популяції таких вікових груп, як проростки, ювенільні, іматурні й, відповідно, буде зроблено хибний висновок про здатність популяції до самопідтримання;
- якщо популяція розвивається у песимальних умовах: тоді розвиток особин сповільнений, тому може бути зроблений висновок про її рівноважний стан;
- якщо популяція перебуває у критичних умовах, за яких особини не набувають генеративної фази: може бути зроблений висновок, що популяція інвазійна.

Загалом, у багатьох видів 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.

Онтогенетичну структуру популяції слід розглядати як інтегральну групову характеристику, яка містить інформацію про сукупність індивідуального розвитку її особин. Для багаторічників вона передбачає аналіз багаторічних даних і не може бути встановлена протягом короткочасних (однорічних) досліджень. Онтогенетична структура

популяції має базуватися на фактичних даних про реалізований хід онтогенезу особин, що в підсумку є важливою характеристикою конкретного етапу життєвого циклу популяції, а також відображає специфіку її розвитку й адаптації до умов оселища.

Натомість вікова структура популяції може бути визначена на основі однорічних і навіть одноразових досліджень, адже вона базується на зовнішніх ознаках, притаманних кожному віковому стану, які для більшості типів біоморф рослин відомі й можуть екстраполюватися.

Вікова структура є важливою складовою аналізу життєвості (віталітету) популяції, тобто показником її стану, а онтогенетична структура є водночас складовою аналізу й життєздатності популяції – ознаки прогнозної, яка визначається на основі багаторічних даних.

Визначення динаміки вікової структури популяції передбачає її прив'язку до одної й тої ж площі, але не мусить проводитися на основі спостережень за фіксованими особинами. Натомість встановлення онтогенетичної структури популяції – це аналіз репрезентативної вибірки індивідуального розвитку конкретних індивідумів і має моніторинговий характер. Онтогенетична структура визначається передусім на основі досліджень, які передбачають встановлення ознак і тривалості як календарного, так і біологічного віку особин загалом та окремих онтогенетичних етапів, зокрема; їхньої послідовності або наявності різних аберацій: реверсій, пропусків цвітіння, тимчасового спокою, квазісенільності тощо; прискорення або сповільнення розвитку та ін.

Загалом, фактичний матеріал з вікової структури популяцій видів рослин різних життєвих форм, який опубліковано у фаховій науковій літературі, є дуже обширним, зокрема і в Україні. Детально описано вікові спектри та їхню динаміку, однак переважно на основі короткотривалих досліджень. Як статистичні узагальнення вікової структури багатьох популяцій одного і того ж виду рослин у різних фітоценозах часом наводять базові вікові спектри [28]. Набагато менше фактичних даних щодо динаміки вікової структури популяцій на основі тривалих досліджень [2, 21, 23, 31–33]. Перспектива виявлення нових залежностей у зміні вікової структури популяцій полягає у довготривалих спостереженнях і експериментах. Особливо цінну інформацію можна очікувати від тих досліджень, які проводяться на стадіях зародження і формування популяцій або під час їх деградації й втрачання життєздатності. Саме під час цих найбільш динамічних періодів великого життєвого циклу в популяціях відбуваються найістотніші перебудови їхньої вікової структури [14].

Публікації щодо онтогенетичної структури стосуються переважно висвітлення лише найбільш загального ходу онтогенезу особин, який притаманний за якихось усереднених умов середовища і який можна охарактеризувати як типовий. Тому важливо акцентувати увагу дослідників на різносторонньому внутрішньо- і міжпопуляційному онтогенетичному аналізі, який охоплював би якомога ширший спектр умов росту й розвитку. Детальний онтогенетичний аналіз належить до чутливих способів виявлення тонких адаптаційних і гомеостатичних механізмів, які поєднують два рівні організації живого – організмовий і популяційний.

Окремою важливою проблемою є з'ясування змін онтогенезу рослин на різних етапах великого життєвого циклу популяцій, встановлення цих змін залежно від життєвих форм і стратегій.

Встановлення специфіки онтогенезу особин популяцій у фазах їхнього зародження і втрачання життєздатності має важливе прикладне значення, зокрема для цілей інтродукції та реінтродукції, відновлення і збереження рідкісних видів.

У популяції здебільшого можна виділити кілька модальних варіантів онтогенезу особин. Чим одноманітніші умови існування популяції в межах її ареалу, тим менше варіантів онтогенезу її особин і навпаки. За природних умов навіть у малих популяціях, які налічують лише сотні або й десятки особин, переважно реалізується принаймні кілька варіантів послідовності онтогенетичних етапів. Окрім цього, виділяють так звану поліваріантність онтогенезу, яка розглядається не лише як варіабельність послідовності онтогенетичних етапів або вікових стадій, але й як варіабельність розмірна, морфологічна, ритмологічна й динамічна, розмноження й відновлення, які притаманні під час реалізації індивідуального розвитку особин у популяції [7].

Онтогенетичні спектри можуть будуватись як сукупність багаторічних ритмів розвитку особин від насінини до їхнього відмирання за різних умов – оптимальних, песимальних, критичних тощо [3, 14].

**А (варіабельність онтогенезу залежно від еколого-фітоценотичних умов)**

Оптимум, особини високої життєвості

p,j	im	v	g <sub>1</sub>	п.ц	g <sub>2</sub>	п.ц	g <sub>3</sub>	п.ц	к.с	p.g	ss	s
-----	----	---	----------------	-----	----------------	-----	----------------	-----	-----	-----	----	---

Проміжні умови, особини середньої життєвості

p	j	im	v	g <sub>1</sub>	п.ц	g <sub>1</sub>	к.с	g <sub>2</sub>	п.ц	g <sub>2</sub>	g <sub>3</sub>
---	---	----	---	----------------	-----	----------------	-----	----------------	-----	----------------	----------------

Песимум, особини низької життєвості

p	j	im	v	в.с	v	g <sub>1</sub>	ss	s
---	---	----	---	-----	---	----------------	----	---

Критичні умови, особини не набувають генеративного стану

p	j	im	v	ss	s
---	---	----	---	----	---

**Б (варіабельність онтогенезу залежно від едафотопу)**

Сухий кам'янистий ґрунт

p,j	im	v	g <sub>1</sub>	п.ц	g <sub>1</sub>	п.ц	g <sub>2</sub>	п.ц	g <sub>2</sub>	g <sub>3</sub>	ss	s
-----	----	---	----------------	-----	----------------	-----	----------------	-----	----------------	----------------	----	---

Вологий некам'янистий ґрунт

p	j	im	v	g <sub>1</sub>	g <sub>3</sub>	ss	s
---	---	----	---	----------------	----------------	----	---

**В (варіабельність онтогенезу залежно від освітленості)**

Висока освітленість (100%)

p,j	im	v	g <sub>1</sub>	п.ц	g <sub>1</sub>	п.ц	g <sub>2</sub>	п.ц	g <sub>2</sub>	g <sub>3</sub>	ss	s
-----	----	---	----------------	-----	----------------	-----	----------------	-----	----------------	----------------	----	---

Низька освітленість (10%)

p	j	im	v	ss	s
---	---	----	---	----	---



Рис. 1. Модальні шляхи онтогенезу особин трав'яного багаторічника (*Primula halleri*, популяція на г. Говерляна, 1600 м, сх., 70–80°) залежно від умов росту і розвитку (А, Б, В): п.ц – пропуски цвітіння, в.с – вторинний спокій, к.с – квазісенільний стан, рв – реверсія, р.g – реверсія до генерування.

Існує закономірність змін тривалості онтогенезу особин, зокрема генеративної фази, залежно від умов середовища. В оптимальних умовах – онтогенез помірно швидкий,

послідовний; генеративна фаза настає швидко і становить максимальну частину онтогенезу. У проміжних умовах – онтогенез максимальної тривалості, з аберациями; у генеративній фазі притаманні пропуски цвітіння. У песимальних умовах – онтогенез тривалий (сповільнений), генеративна фаза настає пізно і становить мінімальну частину онтогенезу. У критичних умовах – онтогенез нетривалий (повільний) і неповний – без генеративної фази.

Підсумовуючи, слід відзначити, що звуження поняття онтогенетичної структури до структури вікової й ототожнення або заміна цих понять є хибною тенденцією, яка лише гальмує подальший розвиток популяційно-онтогенетичного методу досліджень. Існуючим підходом применшується значення онтогенетичного напрямку досліджень в аут- і демекології, який з об'єктивних причин розвивається надто повільно, адже потребує багаторічних скрупульозних спостережень і експериментів.

Недоліком більшості робіт з вікової, а останнім часом і з «онтогенетичної» структури, є відсутність даних власне про онтогенез. І навіть публікації, присвячені справді онтогенезу, переважно надто поверхові й зводяться до аналізу лише послідовності вікових станів, визначених за якихось усереднених віртуальних умов. Бракує аналізу варіабельності онтогенезу за різних реальних умов існування особин у межах популяційного ареалу, тобто у різних ділянках діапазону екологічної толерантності. Малодослідженими залишається ціла низка питань онтогенетичного змісту. До найважливіших належать передусім такі:

- зміни тривалості онтогенезу особин загалом і його окремих етапів залежно від різних природних і антропогенних чинників в оселищах популяцій;
- варіанти онтогенезу, притаманні для оптимальних, проміжних, песимальних і критичних умов існування;
- відмінності онтогенезу особин різної життєвості;
- особливості онтогенезу особин за різного способу розмноження (статевого, нестатевого, вегетативного) і особин різного рівня омолодження, утворених з насіння або вегетативно (від прегенеративних, генеративних і постгенеративних особин);
- чинники, які стимулюють або пригнічують онтогенез у репродуктивній фазі й фазах підросту;
- природні енто- й екзогенні аберації онтогенезу (циклічні фази пропусків цвітіння, фази спокою; зміни життєвих форм під час онтогенезу; зміни карпічності (моно- і полікарпічності); зміни життєвого циклу (дво- і багаторічного циклу); квазісенільність, реверсії, спалахи цвітіння тощо. Антропогенні аберації онтогенезу;
- можливості регульованого впливу на онтогенез видів різних життєвих форм.

Вагоме практичне значення для збереження рідкісних видів і для управління популяціями мають дослідження, які стосуються можливостей впливу на онтогенез: стимулювання або пригнічення генерування чи вегетативної рухливості, пришвидшення або сповільнення онтогенезу на різних стадіях, стимулювання розвитку підросту тощо. Встановлено, що таку реакцію у видів різних життєвих форм спричиняють перепони для вегетативної рухливості особин, затінення або освітлення, ущільнення або порушення ґрунту, збільшення або зменшення ресурсів живлення та інші природні й антропогенні чинники [14].

Онтогенетична і вікова структури – це основоположні взаємопов'язані й взаємодоповнюючі популяційні характеристики, але водночас вони не є взаємозамінними й тотожними. Звуження поняття онтогенетичної структури до структури вікової є тенденцією, яка гальмує подальший розвиток популяційно-онтогенетичного методу досліджень.

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 та втрачання життєздатності.

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. Актуальним залишається подальше опрацювання варіабельності онтогенезу особин у популяціях видів різних життєвих форм. Онтогенетичному аналізу у популяційних дослідженнях рослин загалом необхідно приділяти більше уваги.

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Белан С. С. Онтогенетична структура популяцій рідкісного виду *Gladiolus tenuis* на градієнті фенісіциальної дигресії заплавної лук (Сумський геоботанічний округ) // Вісн. Сумськ. аграрного ун-ту: наук. журнал. Сер. агрономія і біологія. 2014. 3 (27). С. 20–25.
2. Білонога В. М., Гинда Л. В., Данилик І. М. та ін. Механізми самовідновлення популяцій / за ред. Й.В. Царика. Львів: Сполом, 2014. 216 с.
3. Волощук М., Проконів А. Особливості формування життєвої форми *Rhododendron myrtifolium* Schott et Kotschy в Українських Карпатах // Біологічні Студії. 2011. Т. 5. № 1. С. 149–158.
4. Голевич О. В. Онтогенетична структура ценопопуляцій *Salvia nutans* L. // Промышленная ботаника. 2012. № 12. С. 111–115.
5. Дідух Я. П. Популяційна екологія. К.: Фітосоціоцентр, 1998. 192 с.
6. Дмитраш І. І., Шумська Н. В. Динаміка демографічних показників популяцій деяких видів родини *Orchidaceae* у Галицькому національному природному парку // Вісн. Харків. ун-ту. 2014. Т. 20. № 1100. С. 265–271.
7. Жукова Л. А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений // Экология. 2001. № 3. С. 169–176.
8. Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С. и др. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.
9. Зибенко О. В. Онтогенетична та віталітетна структури ценопопуляцій *Pseudolysimachion viscosulum* (Klokov) Tzvelev (Veronicaceae) у природних фітоценозах на Південному Сході України // Укр. ботан. журнал. 2013. Т. 70. № 1. С. 22–26.
10. Злобин Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы: Университетская книга, 2009. 263 с.
11. Злобин Ю. А., Скляр В. Г., Клименко А. А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Университетская книга, 2013. 439 с.
12. Кирильчук К. С. Популяційна структура *Medicago falcata* L. на заплавної луках Лісо-степової зони в умовах пасовищних та сінокісних навантажень // Вісн. Харків. ун-ту. 2014. Т. 20. № 1100. С. 305–314.



13. Кияк В. Г. Структура ценопопуляцій рослин в альпійських сообществах Карпат. автореф. дис. ... канд. биол. наук: 030016. Днепропетровск, 1989. 16 с.
14. Кияк В. Г. Малі популяції рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат. Львів: Ліга-Прес, 2013. 248 с.
15. Кияк В. Г., Кобив Ю. И., Сварник Н. И. Особенности возрастной структуры ценопопуляций и онтогенеза горных растений Карпат // Экология популяций: Науч. совет по пробл. экологии и антропоген. динамике биол. систем. М.: Изд-во АН СССР, 1991. С. 150–165.
16. Клименко Г. О. Онтогенетична структура ценопопуляцій рідкісних видів рослин на території національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» // Укр. ботан. журнал. 2011. Т. 68. № 5. С. 663–671.
17. Клименко Г. О., Панченко С. М. Особливості структури лісових та узлісних популяцій *Lilium martagon* L. у Новгород-Сіверському Поліссі // Заповідна справа в Україні. 2010. Т. 16 (2). С. 14–19.
18. Коровякова Т. О. Онтогенетична та віталітетна структури популяцій лучного різнотрав'я на заплавах луках р. Псел в умовах пасовищної дигресії // Укр. ботан. журнал. 2011. Т. 68. № 5. С. 651–662.
19. Майорова О. Ю., Грицак Л. Р., Пасічник Г. І. та ін. Стан деяких часткових популяцій *Gentiana punctata* L. в Українських Карпатах // Екологія та ноосферологія. 2013. Т. 24. № 1–2. С. 18–27.
20. Малиновський К. А., Царик Й. В., Жилиєв Г. Г. та ін. Структура популяцій. Онтогенез // Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат / за ред. К.А. Малиновського. К.: Наук. думка, 1998. С. 67–92.
21. Малиновський К. А., Царик Й. В., Жилиєв Г. Г. та ін. Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат / за ред. К.А. Малиновського. К.: Наук. думка, 1998. 176 с.
22. Малиновський К., Царик Й., Кияк В., Нестерук Ю. Рідкісні, ендемічні, реліктові та погранично-ареальні види рослин Українських Карпат. Львів: Ліга-Прес, 2002. 76 с.
23. Остапко В. М. Эйдологические, популяционные и ценоотические основы фитосоциологии на юго-востоке Украины. Донецк: ООО «Лебедь», 2005. 408 с.
24. Работнов Т. А. Определение возрастного состава популяций видов в сообществе // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964. Т. 3. С. 132–145.
25. Работнов Т. А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1992. 352 с.
26. Скляр В. Г. Природне відновлення як механізм забезпечення функціонування лісових фітоценозів Лівобережного Полісся України (популяційні та еколого-ценотичні аспекти): автореф. дис. ... д-ра біол. наук. К., 2015. 44 с.
27. Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Ермакова И. М. и др. Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф // Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976. С. 72–80.
28. Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Ермакова И. М. и др. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 217 с.
29. Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 208 с.
30. Уранов А. А., Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В. и др. Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. М.: Наука, 1977. 134 с.
31. Царик Й., Малиновський К., Жилиєв Г. та ін. Стратегія популяцій рослин у природних і антропогеннозмінених екосистемах Карпат / за ред. М. Голубця, Й. Царика. Львів: Свєрсліт, 2001. 160 с.

32. Царик Й., Жиляєв Г., Кияк В. та ін. Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат / за ред. М. Голубця і К. Малиновського. Львів: Поллі, 2004. 198 с.
33. Царик Й., Жиляєв Г., Кияк В. та ін. Життєздатність популяцій рослин високогір'я Українських Карпат / за ред. Й. Царика. Львів: Меркатор, 2009. 172 с.
34. Червона книга України. Рослинний світ / за ред. Я.П. Дідуха. К.: Глобалконсалтинг, 2009. 900 с.

Стаття: надійшла до редакції 23.04.15

доопрацьована 23.09.15

прийнята до друку 29.09.15

## AGE AND ONTOGENETIC STRUCTURE OF PLANT POPULATION – NECESSITY TO DISTINGUISH BETWEEN THEM

V. Kyiak

*Ivan Franko National University of Lviv  
4, Hrushevskiy St., Lviv, 79005, Ukraine  
e-mail: vlodkokyjak@ukr.net*

The contents and the difference between the concepts of “age structure” and “ontogenetic population structure” are clarified, as well as a number of derivative terms, which have been discrepantly treated lately. Age and ontogenetic population structures are basic interconnected and complementary population characteristics. However, they are neither interchangeable, nor identical. The age population structure is the ratio of individuals of different age states. Determination of the age structure implies the analysis of the characters according to biological age of individuals. Ontogenetic structure of population should be considered as an integral group characteristic that includes information about the integrity of the development of its individuals. Ontogenetic structure is determined primarily on the basis of multi-year studies that imply defining the characteristics and duration of biological age of individuals in total and separate ontogenetic stages in particular. Narrowing of the concept of ontogenetic structure to age structure does not promote further development of population-ontogenetic research method. It is crucial to pay more attention to ontogenetic analysis in plant population studies in general.

*Keywords:* age and ontogenetic structure, plant populations.

## ВОЗРАСТНАЯ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ У РАСТЕНИЙ – НЕОБХОДИМОСТЬ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ

В. Кияк

*Львовский национальный университет имени Ивана Франко  
Украина, Львов, 79000, ул. Университетская, 1  
e-mail: vlodkokyjak@ukr.net*

Определено содержание и различие понятий «возрастная» и «онтогенетическая структура популяции» и ряда производных терминов, по которым в последнее время начали формироваться разночтения. Возрастная и онтогенетическая структуры –

это основоположные взаимосвязанные и взаимодополняющие популяционные характеристики, но они не взаимозаменяемые и не тождественные. Возрастная структура популяции – это соотношение особей разных возрастных состояний в ней. Определение возрастной структуры предусматривает анализ признаков по биологическому возрасту особей. Онтогенетическую структуру популяции следует рассматривать как интегральную групповую характеристику, которая содержит информацию о совокупности индивидуального развития ее особей. Онтогенетическая структура определяется прежде всего на основе многолетних исследований, которые предусматривают определение признаков и длительности как календарного, так и биологического возраста особей в целом и отдельных онтогенетических этапов в частности. Сужение понятия онтогенетической структуры к структуре возрастной является тенденцией, которая не благоприятствует дальнейшему развитию популяционно-онтогенетического метода исследований. Онтогенетическому анализу в популяционных исследованиях растений в общем необходимо уделять больше внимания.

*Ключевые слова:* возрастная и онтогенетическая структура, популяции растений.