

УДК 581.526.:581.524

АЛГОРИТМ ЖИТТЕВОГО ЦИКЛУ І ДИНАМІКА ЕКОЛОГІЧНОЇ НІШИ ПОПУЛЯЦІЇ РОСЛИН

В. Кияк

Інститут екології Карпат НАН України
вул. Козельницька, 4, Львів 79026, Україна
e-mail: vlodkokyjak@rambler.ru

Розглянуто особливості популяційної поведінки і зміни екологічної ніші на різних стадіях життєвого циклу популяції – у періоди її зародження, розвитку, деградації та втрати життєздатності. Проведене порівняння життєвих циклів малих ізольованих популяцій рідкісних і ендемічних видів високогір'я Українських Карпат із великими континуальними популяціями та метапопуляціями широко розповсюджених видів. Показано, що популяція може започаткуватися у проміжку умов від оптимальних до песимальних і що її зародження неможливе у критичних умовах. У сформованій популяції зона екологічної толерантності особин і популяції спільна та містить критичні умови, притаманні особинам. Під час втрачання життєздатності зона екологічної толерантності для популяції вужча, ніж для особин. У критичних умовах настає втрата життєздатності популяції.

Ключові слова: популяція рослин, життєвий цикл, екологічна ніша, життєздатність.

Ще мало наукових досліджень, котрі враховують внутрішньопопуляційну структурованість популяцій і охоплюють ті їхні складові, які перебувають у віддалених від оптимуму умовах [17, 24]. Часто популяція розглядається апіорі 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 прибільшується життєвість і життєздатність популяції.

Водночас для теорії популяційної біології та для природоохоронної практики важливим є розуміння процесів, які відбуваються на межі існування популяції, – під час її зародження, а особливо у період втрачання нею життєздатності.

Метою цієї статті є висвітлити особливості популяційної поведінки та зміни екологічної ніші на різних стадіях життєвого циклу популяції, зокрема у періоди її зародження і втрати життєздатності.

Об'єктом досліджень у даній роботі є природно-історична популяція [2, 7, 10, 15]. Моніторингові дослідження проведено протягом 1990–2007 рр. у високогір'ї Українських Карпат в популяціях рідкісних і ендемічних видів: *Campanula serrata* (Kit.) Hendrych, *Doronicum clusii* (All.) Tausch, *Dryas octopetala* L., *Gentiana acaulis* L., *Heracleum carpaticum* Porc., *Leontopodium alpinum* Cass., *Oreochloa disticha* (Wulf.) Link., *Primula halleri* J. F. Gmel., *Pulsatilla alba* Reichenb., *Ranunculus thora* L., *Rhododendron myrtifolium* Schott et Kotschyi., *Saussurea alpina* (L.) DC. і *Senecio carpaticus* Herbich. Проведено порівняння структури, динаміки й екологічних ніш малих ізольованих популяцій цих видів з великими континуальними популяціями і метапопуляціями широко розповсюджених у високогір'ї видів: *Calamagrostis villosa* (Chaix.) J. F. Gmel., *Juncus trifidus* L., *Sesleria coerulans* Friv., *Vaccinium myrtillus* L., *V. uliginosum* L. тощо [6–8, 16, 18]. Таким чином, було встано-

влено особливості екології популяцій видів різних життєвих форм і типів біоморф, способів розмноження й онтогенезу, різної стратегії та внутрішньопопуляційної різноманітності. Під час досліджень було використано популяційно-онтогенетичні методи [17], детальне картування [5] і метод мічених особин. Вивчено вплив на життєздатність популяцій природних чинників, а також випасу і витоптування. Головним джерелом інформації для малих популяцій рідкісних видів був пасивний експеримент.

Під час оцінки умов, потенційно сприятливих для колонізації, враховано еколого-біологічні особливості кожного виду. Наприклад, для *Ranunculus thora* у Чорногорі було дотримано наявності таких характерних для оселищ популяцій умов: 1) висотного діапазону ценозів у межах 1700–2000 м н. р. м., 2) експозицій – східної та південної; 3) стрімкості схилів – 30–60°; 4) умов едафотопу – скель і навколоскельних частково задернованих ділянок; 5) наявності видів-сусідів з позитивним взаємовпливом – *Carex sempervirens* Vill., *Veronica baumgartenii* Roem. et Schult., видів роду *Thymus* L. [9].

Вивчення онтогенезу трав'яних багаторічників і чагарничків високогір'я Карпат дає змогу зробити узагальнення, що тривалість онтогенезу і частка в ньому генеративної фази закономірно змінюються залежно від умов середовища. Типовою є схема онтогенезу особин *Ranunculus thora* у різних умовах (рис. 1):

- В оптимальних умовах – загальний онтогенез немаксимальної тривалості, послідовний; генеративна фаза настає швидко і становить максимальну частку онтогенезу;
- У проміжних умовах – загальний онтогенез максимальної тривалості, з абераціями; у генеративній фазі наявні пропуски цвітіння;
- У песимальних умовах – загальний онтогенез тривалий; генеративна фаза настає пізно і становить мінімальну частку онтогенезу;
- У критичних умовах – загальний онтогенез нетривалий, без генеративної фази.

У різних популяціях *Ranunculus thora*, залежно від міри віддаленості умов оселищ від оптимуму, відсоток особин з відповідними варіантами онтогенезу коливається в широких межах. Водночас встановлено, що чисельність особин із типом онтогенезу, притаманним для критичних умов, вагома в усіх популяціях і становить до 80–90% у популяціях низької життєвості (на г. Петрос, Бербенеска). Окрім того, навіть у популяціях високої та середньої життєвості (на г. Шпиці, Данцер, біля о. Несамовитого) значній частці особин (20–40%) притаманний тип онтогенезу, властивий для песимальних умов. Особин, які розвиваються в оптимумі, навіть у популяціях високої життєвості – невелика частка (до 15%). Подібні співвідношення характерні для популяцій більшості

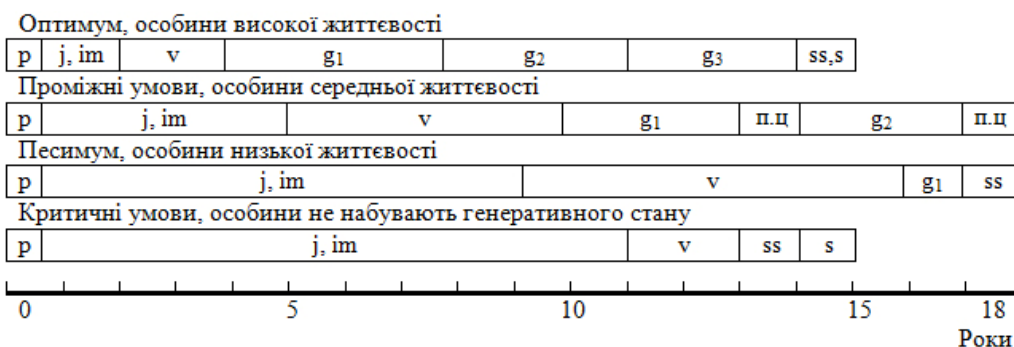


Рис. 1. Модальні варіанти онтогенезу особин *Ranunculus thora* у різних умовах середовища. Умовні позначення: p, j, im, v, g, ss, s – вікові стани особин; п.ц – пропуски цвітіння.

досліджених видів трав (*Campanula serrata*, *Doronicum clusii*, *Gentiana acaulis*, *Leontopodium alpinum*, *Oreochloa disticha*, *Primula halleri*, *Pulsatilla alba*). У популяціях видів з домінуванням вегетативного розмноження (*Saussurea alpina*, *Senecio carpathicus*) частка особин з генеративною фазою в їх онтогенезі найнижча і може становити менше 1% чисельності популяції.

У популяціях чагарничків (*Dryas octopetala*, *Rhododendron myrtifolium*) прикметною відмінністю, порівняно з трав'яними видами, є нижчий відсоток особин, яким притаманний онтогенез, властивий для критичних і песимальних умов. Це зумовлене більш вираженою послідовністю фаз онтогенезу навіть за несприятливих умов і нижчою смертністю особин в іматурному і віргінільному вікових станах. Серед популяцій *Rhododendron myrtifolium*, досліджених у Чорногорі, Свидовці, Мармароських горах, Горганах і Чивчинах, лише в одній субальпійській популяції (на г. Команова в Чивчинах) домінують особини з "песимальним" і "критичним" типом онтогенезу, що є наслідком дії високого затінення наметом *Pinus mugo* Turra. У цьому випадку затінення пригнічує настання генеративної фази і зумовлює її пропуски в онтогенезі більшості особин популяції. В інших популяціях *Rhododendron myrtifolium* негативна дія антропогенних чинників – випасу і витоштування, – котра спричиняє старіння і зниження щільності популяцій, не призводить до кардинальних перебудов у співвідношенні особин різного типу онтогенезу.

В окремих трав'яних багаторічних полікарпиків за сприятливих умов онтогенез може редукуватися до дворічного монокарпичного циклу. Серед досліджених видів це притаманне для *Heracleum carpathicum*. У природних популяціях більшість його особин розвивається як багаторічний полікарпик, а окремі особини високої життєвості в оптимальних умовах – як дворічний монокарпик.

Враховуючи виявлені особливості ходу онтогенезу залежно від умов середовища, можна сформулювати зміст трактування у даній статті понять "оптимальні", "песимальні" та "критичні умови" як для рівня індивідуумів, так і для популяцій. *Оптимальні* – це умови, за яких для особин характерний послідовний швидкий онтогенез. В оптимумі генеративна фаза становить найбільший відсоток від тривалості повного онтогенезу. Найвища варіабельність і найбільша тривалість як повного онтогенезу, так і фаз дорослого стану, виявлена в умовах, проміжних між оптимумом і песимумом. У *песимальних умовах* онтогенез сповільнений, зі збільшеною тривалістю пре- і постгенеративних фаз, короткотривалою генеративною фазою, реверсіями у молодші вікові стани, вторинним спокоєм тощо.

Термін "критичні умови" щодо рівня особин або популяцій часом вживається як синонім песимальних умов, а часом як порогові умови їх існування. Важливе за біологічним змістом навантаження отримує трактування критичної величини надземної фітомаси особин, яка означає межу їх здатності до цвітіння та плодоношення, і нижче від якої особини не переходять до генеративної репродукції [4]. В інших випадках навіть достатньо розвинуті особини можуть не набувати генеративної фази за несприятливих фітоценотичних чинників, зокрема конкуренції внаслідок затінення, високої щільності травостою тощо [17].

Для популяції базовою її ознакою є здатність до генеративного самовідновлення. Тому приймаємо, що критичні – це найнесприятливіші порогові умови існування, за яких особини у своєму онтогенезі не набувають генеративної фази, а популяції не містять генеративних особин і (або) життєздатного насіння та підросту генеративного походження і, тим самим, не здатні до генеративного самовідновлення та є нежиттєздатними.

Усі умови від оптимальних до критичних в оселищах особин і популяції можна представити як екологічну нішу. *Потенційна* (фундаментальна) *екологічна ніша* – це той обсяг гіперпростору, якому притаманні необхідні умови для існування даного виду (особини, популяції). А простір, котрий фактично займає вид (особина, популяція), що перебуває у стані конкуренції з іншими видами, – це *реалізована екологічна ніша* [2, 3, 23]. Розглянемо ознаки (величину) і зміни потенційної та реалізованої екологічної ніші у ряді: особини і групи особин непопуляційного (допопуляційного) рівня – фаза зародження популяції – її формування – максимальний розвиток – занепад – фаза втрати життєздатності та відмирання популяції – особини і групи особин непопуляційного (післяпопуляційного) рівня (рис. 2). У цьому ряді кожній позиції відповідає інша величина ніші. Для особин і груп особин допопуляційного рівня реалізована ніша становить весь діапазон від оптимальних до критичних умов і є ширшою, ніж ніша популяції у фазі її зародження. Популяція може започаткуватися у проміжку умов від оптимальних до песимальних, і її зародження неможливе у критичних умовах (рис. 2, А, Б).

Після зародження, на стадії формування популяції діапазон умов її існування розширюється і охоплює також ті критичні умови, у котрих особини існують, але зародження популяції було неможливим. Тобто критичні умови ніби трансформуються і “поліпшуються”. Безумовно, вони можуть насправді трансформуватись у процесі розвитку популяції та зміни середовища, зокрема під впливом фітогенного поля популяції. Однак очевидним є і те, що у багатьох випадках ці умови залишаються критичними на значній частині свого початкового простору, котрий у сформованій популяції уже належить до її ареалу.

Таким чином, у міру розвитку популяції до її складу долучаються ті особини, котрі ростуть у критичних умовах. У фазі максимального розвитку популяції завдяки власному фітогенному полю її реалізована ніша переважно ширша від ніш групи особин допопуляційного рівня і популяції у фазах її зародження та формування. Розширення ніші відбувається за рахунок активного впливу популяції на біотичне й абіотичне середовище і, тим самим, призводить до розширення початкового діапазону умов її існування. Це зумовлено переважно збільшенням чисельності особин і щільності популяції.

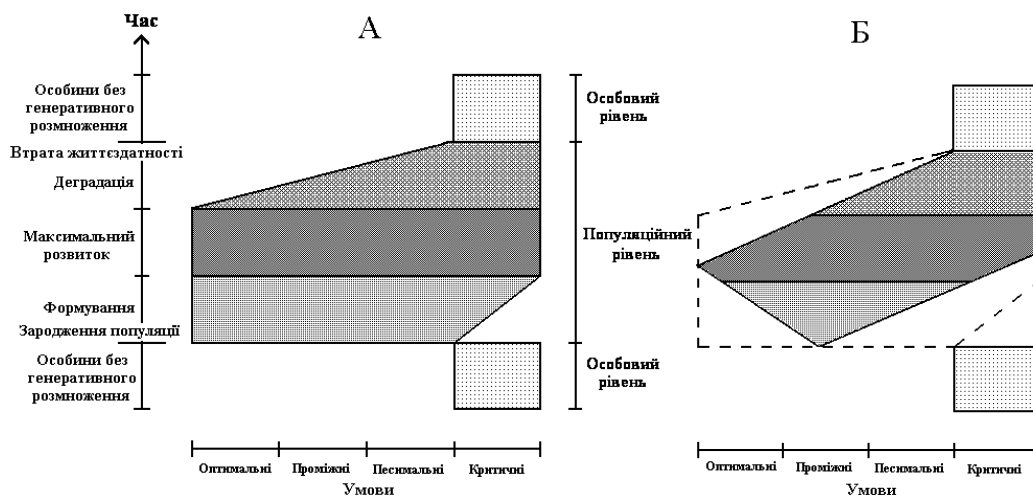


Рис. 2. Екологічна ніша під час життєвого циклу популяції: А – зони умов можливого існування особин (без генеративного розмноження) і популяції на стадіях її зародження, формування, рівноваги і відмирання; Б – схема формування і відмирання гіпотетичної популяції.

Адже будь-яка особина змінює умови біля себе [15], і тим більше змінює середовище популяція у процесі збільшення її обсягів [10]. Саме середовище незалежно від даної популяції теж зазнає постійних змін. Тому кожна фаза розвитку популяції відбувається за інших умов і її ніша зміщується, набуваючи дещо інших параметрів. Втрата життєздатності та відмирання популяції відбувається вже за інших критичних умов, котрі просторово часто приходять на зміну колишнім оптимальним.

Важливо, що діапазон умов, у котрих може заснуватися популяція, завжди є вузьким, а часто набагато вузьким від діапазону умов, у котрих можуть існувати особини і групи особин непопуляційного рівня. Критичні умови, за яких не відбувається генеративне розмноження, тобто особини не набувають генеративного стану, або за яких не приживається підріст насінневого походження, переважно займають значну частку популяційного ареалу. Це характерне у видів рослин різних життєвих форм навіть для рівноважних популяцій, у котрих сформоване власне фітогенне поле.

Відомо, що межі екологічних амплітуд популяцій можуть відрізнятися від меж екологічних амплітуд виду і що окремі особини можуть мати оптимум навіть поза межами екологічної толерантності популяції [1, 3, 21]. Проте неопрацьованим залишається співвідношення екологічних амплітуд особин і популяцій за сумарної дії екологічних факторів у процесі життєвого циклу популяції – від зародження до відмирання.

Для прикладу розглянемо, як змінюється зона екологічної толерантності гіпотетичної популяції у фазах її зародження, розвитку і втрати життєздатності. Якщо зобразити етапи життєвого циклу, враховуючи зону екологічної толерантності популяції з нижньою і верхньою критичними точками та враховуючи зону толерантності групи особин допопуляційного і післяпопуляційного рівня з критичними точками, то отримаємо схему, зображену на рис. 3. Вона ґрунтується на співставлених даних як дигресивної, так і демуаційної динаміки популяцій рідкісних видів високогір'я Карпат, враховуючи головні екологічні фактори їх існування та потенційно сприятливі умови для колонізації. Проаналізовано також окремі популяції на фазах зародження або у період втрачання життєздатності у *Doronicum clusii*, *Leontopodium alpinum*, *Oreochloa disticha*, *Pulsatilla alba*, *Ranunculus thora* і *Saussurea alpina*. Така схема великого життєвого циклу притаманна багатьом видам і є модальною для рослин високогір'я Карпат.

Якщо простежити зміни у ряді зародження популяції – її формування – максимальний розвиток – занепад – втрата життєздатності та відмирання, то ширина зони екологічної толерантності змінюється спочатку від вузької до ширшої, а потім зменшується до вузької від вихідної, але вже за інших параметрів (рис. 3). Таким чином, зона екологічної толерантності популяції на всіх стадіях її життєвого циклу різна.

Типовим є відцентровий вектор розширення зони екологічної толерантності під час прогресивного розвитку популяції і доцентровий – під час регресивного. Діапазон умов у ході розвитку популяції розширюється і виходить за межі первинно критичних умов. Від моменту зародження популяції до фази максимального розвитку діапазон умов її існування розширюється за рахунок як критичної, так і сприятливих зон. У сформованій популяції зона екологічної толерантності рівня особин і популяції спільна і містить у собі повний діапазон критичних умов особин. Критичні умови у просторово-часовій динаміці охоплюють найширші діапазони. Зона екологічної толерантності популяції переважно ширша від зони толерантності групи особин до- і післяпопуляційного рівня.

Критична зона може становити домінуючу частку загальної зони умов існування (реалізованої екологічної ніші) навіть дефінітивної популяції. Адже більшість особин

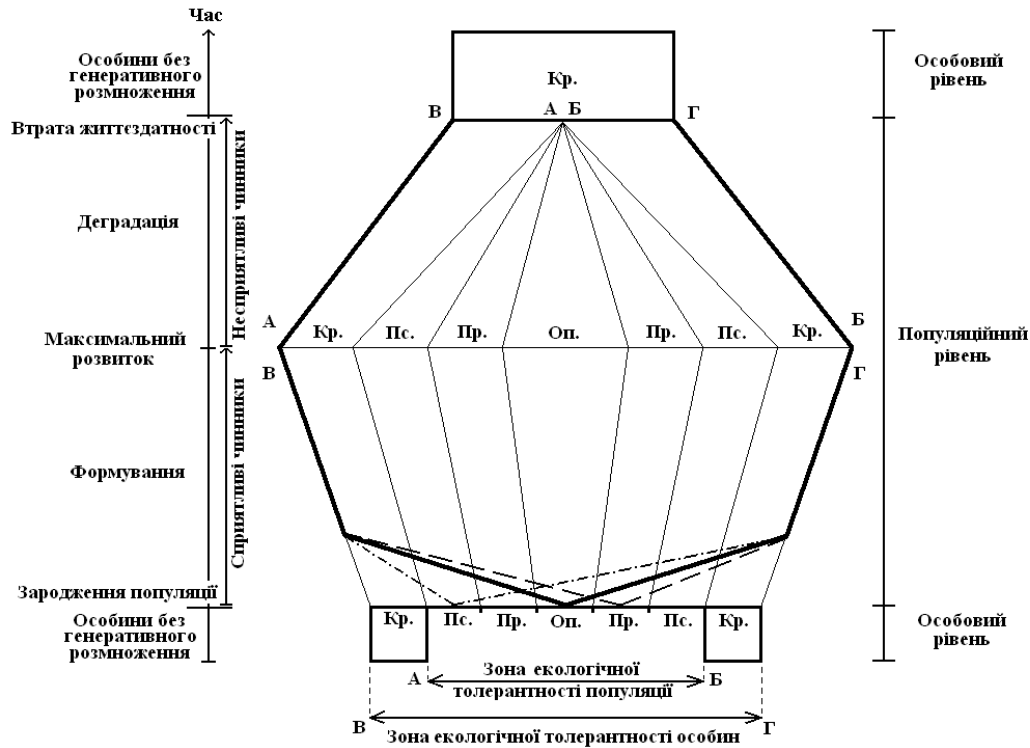


Рис. 3. Схема зміни зони екологічної толерантності гіпотетичної популяції під час життєвого циклу: А, Б – верхня і нижня критичні точки зони екологічної толерантності популяції; В, Г – верхня і нижня критичні точки зони екологічної толерантності особин; Кр. – критичні умови, Пс. – песимальні, Пр. – проміжні, Оп. – оптимальні умови; — — — — —, — — — — — – варіанти зародження і формування популяцій у проміжних і песимальних умовах.

насінневого походження в природних фітоценозах відмирає, не досягаючи генеративного стану [15]. У популяціях середньої і низької життєвості, а також у регресивних популяціях критична зона переважно ширша, порівняно зі зонами оптимальних, проміжних і песимальних умов. Зниження життєздатності популяції корелює зі звуженням зони екологічної толерантності загалом.

У критичних умовах популяції можуть перебувати порівняно короткий проміжок часу (тривалість життя одного покоління) і є нежиттєздатними. Зона екологічної толерантності для популяції на стадіях зародження і втрати життєздатності вужча, ніж для групи особин до- і післяпопуляційного рівня.

У вегетативно активних видів зародженню популяції може передувати фаза освоєння площі під майбутню популяцію вегетативними діаспорами. Для багатьох багаторічників властива здатність до вегетативного розмноження без набування генеративної фази. У критичних умовах клони (або навіть один клон), протягом певного числа вегетативних поколінь завдяки високій щільності особин можуть змінювати середовище і формувати сприятливі умови для реалізації генеративного розмноження. Таким чином може відбутися “поліпшення” критичних умов. У цьому випадку нові умови найімовірніше перейдуть у ранг песимальних, коли генерування або виживання насінневого під-

росту стане локально можливим і зможе реалізовуватися поодинокими особинами. Клональна фаза може бути тривалою і становити десятки чи сотні років. Окремими дослідниками навіть вживається поняття “клональна популяція” [22].

Прикладом зародження популяції з клональною передпопуляційною фазою на межі песимальних і критичних умов може бути *Saussurea alpina* на г. Бербенеска в Чорногорі. Внаслідок спостережень протягом 1996–2007 рр. тут не виявлено квітучих особин. Безумовно, генерування може відбуватися і з меншою періодичністю. Однак дане місцезнаходження не було зафіксоване у попередніх флористичних дослідженнях регіону. Тому можна припустити, що це молода популяція або клональна передпопуляційна фаза.

У видів, котрі розмножуються лише насінням, і у вегетативно малоактивних рослин зародження популяції є найімовірнішим в оптимальних або близьких до оптимальних умовах, тобто в межах умов майбутнього ядра реалізованої популяції. Під час розвитку популяції за таким сценарієм її ареал формується відцентрово і досягає максимального обсягу у дефінітивному стані. Занепад і відмирання такої популяції має переважно навпаки – доцентровий вектор, – від периферії з критичними умовами до ядра з найсприятливішими умовами. У випадку, якщо погіршення умов охоплює все оселище, тоді просторово всі категорії умов (від оптимальних до критичних) поступово звужуються або знижують свій ранг. Найбільший проміжок часу триватиме, відповідно, зміна оптимальних умов, поки внаслідок дії несприятливих чинників вони трансформуються у критичні.

Формування і занепад популяції вегетативно малоактивного виду можна розглянути на прикладі *Ranunculus thora*. Після дослідження багаторічної динаміки (у 1990–2007 рр.) дев'яти популяцій *R. thora* в Чорногорі було виокремлено різні фази їх розвитку, а саме: зародження, формування, рівноважного стану, занепаду, а також відновлення. Підставою для таких висновків, окрім моніторингових досліджень, є результати порівняння сучасного поширення популяцій з даними щодо місцезнаходжень виду, починаючи від кінця ХІХ ст. [25] і завершуючи сучасними працями українських ботаніків [12, 13, 19]. Про існування трьох популяцій цього виду не було попередніх відомостей. Встановлено, що принаймні дві з них (на г. Пожижевській і Данцері) є молодими. Популяція на г. Данцер на даний час за чисельності 400 дорослих особин майже сформована і перебуває у стані, близькому до рівноважного. На г. Пожижевській спостерігається фаза ймовірного зародження популяції. Найстарша генеративна особина має вік близько 15 років. Дорослі особини насінневого походження розташовані у ділянці ценозу, найсприятливішій за еколого-ценотичними і мікрофітокліматичними умовами для *Ranunculus thora*. Ця ділянка, за умови успішного заснування і розвитку популяції, повинна стати її просторовим ядром. Ще у двох популяціях *R. thora* (на г. Туркул і Петрос) простежено процеси як занепаду внаслідок негативного впливу випасання, так і відновлення, яке триває і є демутаційною реакцією на послаблення пасторального навантаження (на г. Петрос) або його припинення і встановлення заповідного режиму (на г. Туркул). В обох випадках головним фактором песимізації умов у оселищах популяцій було безпосереднє стравлювання надземної маси особин.

Найчастіше відбуваються складні варіанти мозаїчного формування, розвитку і відмирання популяції, котрі поєднують у собі флюктуації прямих і зворотних змін, зумовлених неоднорідністю середовища у часі та просторі в межах популяційного ареалу. Окрім того, у більшості популяцій розподіл умов від сприятливих до критичних територіально дуже мозаїчний і нерівномірний, а не концентричний.

За сценарієм мозаїчного формування і занепаду розвиваються популяції *Festuca carpatica* F. Dietr., *Gentiana punctata* L., *G. acaulis*, *Heracleum carpaticum* тощо. Численні особини цих видів народжуються і відмирають у критичних умовах, не започатковуючи популяцій. Такий процес відбувається на великих площах, однак він малопомітний, адже особини у більшості випадків не набувають генеративного стану. Популяції зароджуються лише у сприятливих умовах, котрі для стенотопних видів існують у малій частці простору і розподілені по площі дуже локально. У процесі розвитку і занепаду популяції мозаїчність сприятливих і несприятливих умов постійно більше чи менше змінюється.

Фаза деградації і відмирання популяції може відбуватися також за різними сценаріями, серед яких можна виділити 4 головні:

1. Доцентровий вектор відмирання популяції внаслідок звуження діапазону умов (від критичних до оптимальних) з поступовим зниженням їх рангу – у багатьох видів під впливом природних чинників;
2. Мозаїчне відмирання у різних за умовами частинах популяції – у багатьох видів під впливом природних і антропогенних чинників;
3. Відцентровий вектор відмирання популяції (від оптимальних до критичних умов) – у окремих випадках внаслідок вибіркового антропогенного впливу;
4. Відмирання на всій площі популяційного ареалу, – зрідка внаслідок антропогенних чинників або природних змін катастрофічного характеру (всі умови погіршуються і стають критичними швидко – протягом життя одного покоління).

Розуміння трансформаційних процесів, котрі відбуваються на індивідуальному і популяційному рівнях під час наближення умов існування до критичних, важливе також під час дослідження метапопуляцій. У метапопуляційній будові видів їх складові – часткові популяції, яким властиве перебування на межі життєздатності або досить динамічне чергування відмирання і народження, у багатьох випадках балансують на межі критичних і песимальних умов. У гірських умовах наочним прикладом є такий просторовий тип метапопуляцій, коли на одному гіпсометричному рівні, екологічні умови якого є сприятливіші, розташовані великі “материкові популяції”, а на сусідніх рівнях, де умови більш віддалені від оптимуму, – малі “острівні” часткові популяції. На крайніх верхніх і нижніх висотних межах будуть відповідно критичні умови, які означають межу існування часткових популяцій. Поза цими межами вид представлений лише окремими особинами і їх групами непопуляційного рівня. Прикладами таких просторових типів метапопуляцій є *Campanula serrata*, *Pinus mugo*, *Sesleria coerulans*, *Rhododendron myrtifolium* тощо [18].

Для структури і функціонування великих континуальних популяцій частка критичних умов у їхньому ареалі переважно не має вагомого значення. Однак для малих за обсягом популяцій, зокрема для їхньої життєздатності, ця ознака набуває особливої ваги. Під час візуальної оцінки, у ході маршрутних одноразових досліджень оцінити стан і перспективи популяції навіть за головними груповими ознаками є проблематичним. Виявити ж ту частку популяції, котра перебуває у критичних умовах, особливо складно. Для такої оцінки необхідні детальні, часом багаторічні екологічні дослідження. У багатьох випадках критичні умови можуть займати значну частку екологічної ніші популяції. У такому разі є небезпека вагомого применшення загрози для існування популяції під час оцінки її життєздатності. У міру наближення обсягів малої популяції до мінімальної життєздатної популяції, а далі – до втрати життєздатності, частка критичних умов зростає і наближається до 100%. Тому для оцінки стану і перспектив малої популяції, окрім загального популяційного аналізу, важливо дослідити просторовий розподіл генеративних особин і насінневого

підросту, їх щільність, установити чинники, котрі можуть спричиняти зменшення або інсуляризацію площі з генеративним самовідтворенням.

У динаміці екологічної ніші й алгоритмі життєвого циклу популяції, починаючи від її зародження і завершуючи втратою життєздатності, вагомою є позиція критичних умов. Популяція може започаткуватися у проміжку умов від оптимальних до песимальних, і її зародження неможливе у критичних умовах. Тому діапазон умов, у яких можливе зародження популяції, завжди вужчий від діапазону умов існування особин і груп особин непопуляційного рівня.

У сформованій популяції зона екологічної толерантності для особин і популяції спільна і містить критичні умови, властиві особинам. Під час втрачання життєздатності зона екологічної толерантності для популяцій вужча, ніж для особин. У критичних умовах настає втрата життєздатності популяції.

Фаза зниження і втрачання життєздатності супроводжується збільшенням частки критичних умов у популяційному ареалі та, відповідно, частки особин з “критичним” онтогенезом у складі популяції. Методично цей процес важко своєчасно виявити і простежити. Тому важливим є подальше вдосконалення методів оцінки стану популяцій, зокрема способів діагностування стадії зниження життєздатності з метою його запобігання, що особливо актуальне для подальшого розвитку концепції життєздатності популяцій і для практики охорони рідкісних та загрожених видів рослин.

1. *Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2-х т. Т. 2. М.: Мир, 1989. 477 с.
2. *Джиллер П.* Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
3. *Дідух Я. П.* Популяційна екологія. К.: Фітосоціоцентр, 1998. 192 с.
4. *Злобін Ю. А., Кирильчук К. С., Тихонова О. М.* та ін. Взємозумовленість формування вегетативної та генеративної сфер рослин: метод канонічних кореляцій // Укр. ботан. журн. 2007. Т. 64. № 2. С. 206–217.
5. *Кияк В. Г.* К методике картирования особей ценопопуляций растений в биогеоценологических исследованиях // Биогеоценологические исследования на Украине: Тез. докл. III республик. совещ. Львов, 1984. С. 125–126.
6. *Кияк В. Г.* Структура ценопопуляций растений в альпийских сообществах Карпат: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Днепропетровск, 1989. 16 с.
7. *Кияк В.* Стратегія виживання малочисельних популяцій рідкісних та ендемічних видів високогір'я Карпат // Праці НТШ. Екологіч. збірник. Т. 3. Львів: НТШ, 1999. С. 172–179.
8. *Кияк В.* Популяційне розмаїття рослин високогір'я Карпат // Праці НТШ. Екологічні проблеми Карпатського регіону: Екологічний збірник. Т. 12. Львів: НТШ, 2003. С. 192–202.
9. *Кияк В. Г.* Особливості сусідства, асоційованості і взаємовпливу між популяціями рідкісних видів рослин у високогір'ї Карпат // Наук. записки держ. природозн. музею. Львів, 2007. Т. 23. С. 31–42.
10. *Малиновський А. К., Кияк В. Г., Білонога В. М.* Екологічна ніша в природних та антропогенно змінених фітоценозах // Наук. записки держ. природозн. музею. Львів, 2004. Т. 19. С. 83–96.
11. *Малиновський К. А.* Популяційна біологія рослин: її цілі, завдання і методи // Укр. ботан. журн. 1986. Т. 43. N 4. С. 5–12.
12. *Малиновський К. А., Крічфалушій В. В.* Рослинні угруповання високогір'я Українських Карпат. Ужгород, 2002. 244 с.

13. *Малиновський К. А., Царик Й. В., Жилиєв Г. Г.* та ін. Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат. К.: Наук. думка, 1998. 176 с.
14. *Малиновський К. А., Царик Й. В.* Проблема вивчення і охорони популяцій рідкісних видів флори Українських Карпат // Укр. ботан. журн. 1991. Т. 48. № 3. С. 13–21.
15. *Работнов Т. А.* Взаимоотношения между растениями в фитоценозах // Бюл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 2. С. 104–110.
16. Стратегія популяцій рослин у природних і антропогеннозмінених екосистемах Карпат / За ред. М. Голубця, Й. Царика. Львів: Євросвіт, 2001. 160 с.
17. *Царик Й., Жилиєв Г., Кияк В.* та ін. Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат. Львів: Поллі, 2004. 198 с.
18. *Царик Й. В., Кияк В. Г.* Метапопуляційна структура видів високогір'я Карпат // Екологія та ноосферологія. 2005. Т. 16. № 1–2. С. 5–12.
19. *Чотик В. І.* Високогірна флора Українських Карпат. К.: Наук. думка, 1976. 272 с.
20. *Яблоков А. В.* Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 303 с.
21. *Begon M.* Populationsoekologie. Heidelberg, Berlin, Oxford: Spektrum, Akad. Verl., 1997. 367 s.
22. *Falińska K.* Ekologia roślin. Warszawa, 1997.: Wydawnictwo Naukowe PWN. 453 s.
23. *Huthinson G. E.* An introduction to population ecology. New-Haven: Vale Univ. Press, 1978. 260 p.
24. *Куяк В.* Dispersal of Plants in Remote Arctic-Alpine Habitats. Modes and Time-Scales for Colonization // In: S.Skreslet (ed.), Jan Mayen Island in Scientific Focus. Kluwer Academic Publishers. Printed in the Netherlands, 2004. P. 195–206.
25. *Zapałowicz H.* Roślinna szata gór Pokucko-Marmaroskich. Kraków, Druk. Univ. Jagellońskiego, 1880. 389 s.

PLANT POPULATION LIFE CYCLE ALGORITHM AND ECOLOGICAL NICHE DYNAMICS

V. Kyiak

*Institute of Ecology of the Carpathians of NAS of Ukraine
4, Kozelnytska St., Lviv 79026, Ukraine
e-mail: vlodkokyjak@rambler.ru*

Peculiarities of the population's reaction and their ecological niche changes on different stages of the life cycle – including origin, development, degradation and population viability loss, are revealed. The life cycles of the small isolated rare and endemic plant populations as well as wide continual populations and metapopulations in Ukrainian Carpathians have been analyzed. There was shown that population can be evolved only on the interval of condition between optimum and pesimum, but not critical condition. Ecological tolerance zone of real population and individuals is mutual and contains critical condition for individuals. In period of viability loss the ecological tolerance zone for population get narrower that for individuals. In critical circumstances population disposed to lose of viability.

Key words: plant population, life cycle, ecological niche, viability.

Стаття надійшла до редколегії 28.12.07

Прийнята до друку 23.01.08