



УДК 574

ЖИТТЄВІСТЬ (ВІТАЛІТЕТ) ЯК ІНТЕГРАЛЬНИЙ ПОКАЗНИК СТАНУ ПОПУЛЯЦІЇ У РОСЛИН

В. Г. Кияк

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

З метою подальшої уніфікації підходів до термінології та методології досліджень у демакології важливим є пошук консенсусу з низки питань, зокрема щодо поняття “життєвості”, або “віталітету” популяції. Назріла потреба виробити консолідований підхід 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 та відповідає тій частині норми реакції, яка проявляється за актуальних умов середовища існування у конкретний час. Головними параметрами для встановлення життєвості популяції є її обсяг, вікова, віталітетна та статева структури, чисельність, щільність, інтенсивність генеративного і вегетативного розмноження, запас фітомаси та ін. Оцінка життєвості не передбачає довготривалих прогнозів, на відміну від життєздатності популяції, яка означає встановлення її перспектив. Моніторинг життєвості популяції має становити основу аналізу її життєздатності.

Ключові слова: популяція рослин, життєвість, віталітет, життєздатність.

У понятійній і методологічній базі популяційної екології є терміни, поняття, напрями та методи, які розвиваються, трактуються неоднозначно й перебувають у стадії становлення. До таких належить низка понять і методичних підходів, що стосуються оцінки стану популяції й, зокрема, термін “життєвість”, або “віталітет” (англ. *vitality*, нім. *Vitalität*), що на сьогодні трактується по-різному як у вітчизняній, так і в закордонній літературі. Можливо, саме тому в наукових публікаціях останнього десятиліття цей термін трапляється зрідка. З цього огляду досягнення порозуміння щодо самого поняття й методики його визначання є актуальним.

У науковій літературі в галузі факторіальної та популяційної екології широко використовується поняття “життєздатність” особини і популяції. Однак між поняттями “життєздатність” і “життєвість” дотепер немає чіткої диференціації, часом вони використовуються як синоніми [3, 6, 18]. А із залученням у науковий лекси-

кон терміна “фітнес” і деяких менш уживаних, таких як: “життєвий стан”, “життєва сила”, “життєва стійкість”, “вітальність” тощо, проблема ще більше ускладнюється [1, 2, 7, 22, 27]. Враховуючи, що трактування цих понять між багатьма вченими не збігаються, є потреба ширшого їх обговорення та консенсусу. Окрім цього, сьогодні існує проблема відсутності більш-менш уніфікованого підходу та відповідного загальноживаного терміна для оцінки стану популяції як інтегрального показника, який би базувався на її головних структурних, ростових і продукційних параметрах. Пропонована стаття є спробою подальшої уніфікації методичних підходів до вивчення та визначення цих основоположних понять аут- і демекології, зокрема, поняття “життєвість популяції”.

Головні проблемні питання, пов’язані з розбіжностями у трактуванні названих термінів і підходів та встановленням їх як параметрів, можна згрупувати і виокремити кілька найважливіших:

- якого рівня організації – особового чи популяційного стосуються ці терміни;
- які українські відповідники іншомовних термінів;
- які параметри – стабільні чи динамічні вони означають;
- які методи їх встановлення;
- які з них найважливіші й яких можна уникнути;
- яке визначення цих термінів?

У використанні терміна “життєвість” щодо особин і “життєздатність” щодо популяцій підходи відрізняються неістотно й достатньо уніфіковані. На сьогодні ці терміни є найбільш уживаними з наведених вище. Менше застосовується термін “життєвість” для рівня популяцій, а “життєздатність” – для особин. У закордонній англійській науковій літературі як на особовому, так і на популяційному рівні використовуються терміни-відповідники “vitality” (життєвість) і “viability” (життєздатність). Близьким до них за своїм змістом є термін “fitness”, який передбачає, однак, здебільшого генетично зумовлену життєздатність з акцентом на здатності до статеві репродукції. Поки що цей термін не набув усталеного змісту, хоча застосовується за кордоном достатньо широко.

Проблема життєздатних популяцій тісно пов’язана з іменем М. Сулея, за редакцією якого в 1989 р. вийшла книга “Життєздатність популяцій. Природоохоронні аспекти” [23]. У цій книзі вперше було узагальнено дані щодо параметрів, якими визначається життєздатність популяцій і вказано причини, які призводять до її втрати – низька чисельність особин, інбридинг, інсуляризація, зміни середовища тощо.

Найбільшим доробком вітчизняних учених з цих проблем, зокрема життєвості особин, віталітетної структури й життєздатності популяцій рослин стали праці Ю.А. Злобіна і Г.Г. Жилияєва [27, 29] та велика кількість робіт на прикладі трав’яних, чагарникових і чагарничкових видів різних типів біоморф в Українських Карпатах і на рівнині [12, 20–22].

Широкого застосування набув метод віталітетного аналізу популяції, розроблений Ю.А. Злобіним [29], згідно з яким віталітетна структура популяції встановлюється на основі індивідуальних ознак – життєвості її особин. Віталітетна структура, поряд з віковою й статевою структурою, ефективністю репродукції тощо – належить сьогодні до головних складових популяційного аналізу.

Подальші дослідження, які були проведені, зокрема, в Інституті екології Карпат НАН України, дали Г.Г. Жилияєву змогу охарактеризувати життєздатність популяції як сукупність властивостей, ознак і зв’язків, що забезпечують притаманну популяції

здатність підтримувати рівень системної організації, необхідний для збереження базових її функцій – відновлення, розселення та еволюції [27].

Аналіз робіт, проведених останнім часом в Українських Карпатах [22, 27], засвідчує вагомість доробку в дослідженні проблеми життєздатності популяцій видів рослин і виявляє потребу подальшого опрацювання аналітичних підходів, зокрема щодо порівняння життєздатності популяцій різного обсягу та різних просторових типів, уніфікацію оцінки життєздатності, виокремлення пріоритетних ознак життєздатності популяцій видів різних життєвих форм і стратегії, видів рідкісних, реліктових і ендемічних.

Теоретичні засади і методичні підходи щодо питань життєвості особин і ценопопуляції найгрунтовніше були опрацьовані у 70-ті й 80-ті роки на прикладі трав'яних рослин Л.А. Жуковою, Л.Б. Заугольною, В.Н. Єгоровою, Л. І. Воронцовою, Л. Є. Гатцук, І. М. Єрмаковою і О.В. Смирною [17, 24, 25, 26, 28]. Згідно з підходами радянських учених, було узагальнено поняття життєвості як показника стану особини і популяції, який характеризується якісними параметрами розвитку й кількісними параметрами росту [16]. Для особин такими показниками є метричні ознаки вегетативної і репродуктивної сфери (висота, діаметр), фітомаса, насіннева продуктивність тощо, які обліковуються і порівнюються для індивідумів одного вікового стану, – переважно у середньовікових генеративних особин. Для встановлення життєвості популяції оцінювали їхню вікову структуру, чисельність, щільність, запас фітомаси та ін.

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 базується на багаторічних даних, оцінка її життєвості може проводитися на основі короткотривалих, навіть однорічних досліджень. Життєвість популяції може змінюватися порівняно швидко, зокрема під час сукцесій. Це достатньо динамічна ознака. Життєздатність, навпаки, ознака порівняно стабільна, статична. Сам процес аналізу життєздатності популяції (в англомовній науковій літературі абревіатура PVA) – тривалий. Вважається, що у більшості випадків для рослин різних життєвих форм аналіз життєздатності популяції доцільно проводити з прогнозом її виживання на перспективу 100 років. А достатня достовірність такого прогнозу з імовірністю виживання популяції у 95 % має базуватися принаймні на 10-річних фактичних даних [14, 29]. 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 ендо- та екзогенного характеру, і вважається, що лише в короткі проміжки часу можна говорити про тенденції до покращення або погіршення життєвості [4]. На основі багаторічних досліджень можна також стверджувати, що для популяцій різних видів характерна

багаторічна динамічна стабільність як на високому, так і на низькому рівні життєвості. Стабільно висока життєвість притаманна популяціям, котрі перебувають у сприятливих умовах середовища, які тривалий час мало змінюються й до яких популяції адаптовані. В умовах заповідання, яке триває принаймні кілька десятиків років, за браку антропогенних чинників стабільно висока життєвість популяцій рослин спостерігається на завершальних стадіях демутації у разі сповільнення її темпів і наближенні до клімаксового стану. Прикладом таких популяцій можуть бути компоненти первинних альпійських фітоценозів Чорногори (Українські Карпати), які зазнали порівняно невеликого антропогенного впливу в минулому і процеси самовідновлення яких відбулися достатньо істотно протягом 40 років заповідання. Стабільно низька життєвість притаманна популяціям, зокрема, у тих випадках, коли умови їх оселищ віддалені від еколого-фітоценотичного оптимуму. Прикладом можуть бути ті монтанні й бореальні види, для яких найкращі умови росту і розвитку існують на середніх висотах гір і є відповідно менш сприятливими як на рівнині, так і в альпійському поясі (*Arnica montana* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Scorzonera rosea* Waldst. et Kit, *Ligusticum mutellina* (L.) Crantz, *Potentilla aurea* L. тощо).

Постає питання, чи можна життєздатність популяції означити як результуючу її життєвості та стабільності? Тобто чим вища життєвість і багаторічна стабільність популяції, – тим вища її життєздатність, і навпаки? В основному – так, однак необхідно на основі ретроспективних даних визначити спрямованість динаміки та перспективи розвитку популяції. Власне, у понятті життєздатності закладаються її перспективи.

Необхідною умовою життєздатності популяції є усталеність її структури за низкою ознак. Насамперед, чисельність особин і, зокрема, тих, які беруть участь у статевому розмноженні (ефективна чисельність), повинна становити певну величину, необхідну для збереження повноцінної генетичної структури, уникнення інбридингу та дрейфу генів. Доведено, що перспектива виживання триваліша передусім у популяцій, котрі більші за обсягом [5, 13]. Серед рівновеликих популяцій вища життєздатність притаманна популяціям із вищою генетичною різноманітністю, з більшою чисельністю генеративних особин, із вищою ефективністю розмноження, а також популяціям з вищою внутрішньопопуляційною різноманітністю.

Під час дослідження великих, зокрема континуальних популяцій, які охоплюють, наприклад, цілі рослинні пояси високогірних хребтів Українських Карпат: *Pinus mugo* Turra, *Vaccinium myrtillus*, *Festuca supina* Schur або метапопуляцій *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv., *Calamagrostis villosa* (Chaix.) J.F. Gmel. тощо, важко вести мову про порівняння їхньої життєздатності. Популяції такого порядку, які містять сотні тисяч чи навіть мільйони особин і розташовані на площах у багато квадратних кілометрів, мають безконечно тривалі перспективи. Загрозу їхній життєздатності можуть становити лише чинники катастрофічного характеру. Малі популяції, на противагу великим, потребують прогнозування їхньої здатності до виживання навіть за невеликих навантажень найпоширеніших антропогенних чинників або некатастрофічних змін природного середовища. Тому порівняння їхньої життєздатності є актуальним і вкладає вагоме значення у зміст різнобічного популяційного аналізу. Кількісна порівняльна оцінка популяцій за життєздатністю на основі конкретних індексів, коефіцієнтів тощо у більшості випадків дуже проблематична. Доцільнішим є підхід, коли під час порівняння життєздатності вживаються

ознаки “вища” і “нижча”. Проміжок часу, в якому відбувається перехід популяції із категорії життєздатної до нежиттєздатної чи навпаки, – обмежений, і переважно неспівмірно коротший від тривалості змін у проміжку “велика популяція високої життєздатності – мала популяція низької життєздатності”. Загалом, чим триваліша перспектива виживання популяції, тим вища її життєздатність, і навпаки.

У великих популяцій, котрі поширені в межах багатьох фітоценозів, ознака життєвості може втрачати первинний сенс. Прикладом є види, котрі представлені континуальними популяціями або метапопуляціями, що охоплюють високогір'я цілих гірських масивів від лісового до альпійського поясу (*Vaccinium myrtillus*, *Rhodococcum vitis-idaea* (L.) Avrор., *Homogyne alpina* (L.) Cass., *Soldanella hungarica* Simonk., *Festuca supina* тощо). Безумовно, важко вести мову про життєвість цих популяцій. Життєвість тих їх частин, що розташовані в альпійському поясі, у більшості видів значно нижча порівняно з лісовим поясом. Наприклад, у *Vaccinium myrtillus* і *Homogyne alpina* у критичних умовах вершинних ділянок гірських хребтів у альпійському поясі на великих площах не формуються генеративні особини. У інших видів, зокрема з аркто-альпійським ареалом, навпаки, життєвість ценопопуляцій у альпійських фітоценозах найвища. Багато також проміжних варіантів, коли найвища життєвість притаманна тим частинам популяцій, що розташовані у субальпійському або у нижній частині альпійського поясу (*Juniperus sibirica* Burgsd., *Rhododendron kotschy* Simonk.) тощо. Життєвість внутрішньопопуляційних складових у цих випадках переважно дуже різна, однак не може підсумовуватися й у результаті становити життєвості популяції загалом.

У малих популяцій, які сформовані за вузького діапазону еколого-фітоценотичних умов, життєвість як інтегральна ознака, що характеризує стан особин і популяції за головними параметрами, слугує важливим показником для порівняння популяцій у межах виду. Встановлення спрямованості багаторічної динаміки життєвості популяції є чутливою складовою оцінки її життєздатності. Відтак, дослідження динамічності диференціальних ознак життєвості лежить в основі розкриття тонких внутрішньопопуляційних механізмів життєздатності популяції.

Для популяцій різного обсягу роль багатьох популяційних та 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, 27]. Натомість у малих популяцій найважливішими є такі параметри:

- генетична різноманітність, яка є основою гомеостатичних механізмів для збереження життєздатності;
- чисельність дорослих особин і, зокрема, ефективна чисельність популяції, пріоритет показників якої може істотно відрізнитися 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 і площі оселища, яка повинна оцінюватися з урахуванням 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 разі відхилення від характеристик нормальної повночленної популяції;
- внутрішньопопуляційна різноманітність: у гетерогенних популяцій життєздатність забезпечується за менших обсягів порівняно 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 зазначення, вектори й амплітуда змін цих параметрів слугують першочерговими індикаторними ознаками стану і перспектив розвитку малих популяцій за природних умов і здатності до самовідновлення внаслідок порушень. Аналіз їхньої життєздатності повинен проводитися, перш за все, за цими пріоритетними ознаками [11].

До найвагоміших параметрів, які 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” [19]. Цей коефіцієнт є індикаторним показником стану, насамперед, малих популяцій.

Для великих популяцій, які налічують тисячі особин, на площах, які становлять гектари, значення коефіцієнта генерування популяції не відіграє ролі індикатора їхнього стану, а лише роль міри віддаленості умов оселища від еколого-фітоценотичного оптимуму виду. Можна навести приклади, коли у великих популяціях високої життєвості генерує лише незначна кількість особин на маргінальних ділянках або локусах порушень ґрунту, у місцях фрагментарного задерніння чи інших збурень (*Calamagrostis villosa* у субальпійських і альпійських угрупованнях). У інших видів саме на таких ділянках виживає підріст насінневого походження (*Pinus mugo*, *Rhododendron kotschyi*).

Натомість для малих популяцій значення коефіцієнта генерування набуває інформативного характеру. Наприклад, порівняння за чисельністю особин популяцій *Ranunculus tatrae* Vobr. на г. Данцер у Чорногорі (1800 м над р.м., схід) (400 дорослих особин) та г. Бербенеска (1980 м над р.м., пн.-зах.) (500 дорослих особин) не є показовим. Про кращий сучасний стан і перспективи розвитку популяції на Данцері свідчить високий коефіцієнт генерування популяції, який становить 0,5 (популяція налічує 200 генеративних особин), на противагу низькому коефіцієнту генерування популяції на Бербенесці – 0,03 (15 генеративних особин), який є індикатором порівняно гіршого стану цієї популяції у рік досліджень. Збереження такого малою значення коефіцієнта протягом років слугує одним з індикаторів низької життєздатності цієї малої популяції.

Віталітетна структура популяції, визначена на основі віталітету (життєвості) особин часом ототожнюється з віталітетом популяції. Такий помилковий підхід притаманний багатьом дослідникам [8, 15]. У цьому разі не дотримується принцип

емерджентності під час переходу з нижчого на вищий рівень організації живого, а саме – з організмового на популяційний. Зокрема, запропонований А.Р. Ішбірдіном “індекс віталітету ценопопуляції” (IVC) є насправді показником, що стосується віталітету не ценопопуляції, а лише її особин. Адже віталітет популяції не може визначатися на основі лише ознак індивідуумів без урахування ознак популяційного рівня. Так само, за аналогією, як, наприклад, вікова структура популяції не може означати її віковий стан або статеву структуру – її стать. Життєвість популяції не може становити арифметичну чи будь-яку іншу суму життєвостей її особин і мусить містити аналіз базових групових ознак.

Висновки щодо життєвості популяцій, зроблені на основі лише життєвості їхніх особин, у більшості випадків є хибними. Адже популяції переважно відрізняються між собою цілою низкою важливих параметрів. Особливо наочно це спостерігається між популяціями різного обсягу: часто малі популяції складаються з особин високої життєвості, а великі популяції, навпаки, – з особин низької життєвості. Найбільш типовим є той випадок, коли менші популяції розташовані у сприятливіших еколого-ценотичних умовах порівняно з більшими популяціями. Водночас є очевидним, що життєвість малих популяцій чисельність яких становить десятки-сотні особин, менша від життєвості великих популяцій, чисельністю в тисячі–мільйони особин, незважаючи на різницю в життєвості їхніх особин. Аналогічна ситуація виникатиме під час порівняння популяцій за багатьма іншими їхніми параметрами.

Таким чином, популяції, які згідно з віталітетною структурою є процвітаючими, можуть мати меншу життєвість (віталітет) порівняно з популяціями депресивними. І навпаки, стан депресивних популяцій часто набагато кращий, ніж стан процвітаючих.

Часто трапляється також ситуація, коли життєвість особин у різних популяціях є подібною, однак за іншими параметрами популяції відрізняються дуже істотно, і тим самим, їхня життєвість як інтегральний показник також дуже різна.

Кількісна оцінка життєвості популяцій можлива за співвідношенням показників різних пріоритетних ознак. Якщо оцінюється лише одна популяція, то наводяться середні дані найважливіших ознак, за якими можна зробити висновок про стан цієї популяції лише маючи досвід таких оцінок популяцій видів близьких життєвих форм. Якщо популяцій дві і більше, робиться порівняння між ними, а саме – визначення співвідношень показників тих параметрів, які мають найбільше значення для існування популяції. У видів різних життєвих форм і типів біоморф вони відрізняються. Окрім того, ці параметри дуже істотно відрізняються між популяціями різного обсягу, різних просторових типів, у видів різної стратегії та способів розмноження.

Для метапопуляцій важливими показниками є, передусім, їхні обсяги: загальна площа, кількість часткових популяцій, їх просторова структурованість, ступінь загрози частковим популяціям. Залежно від обсягу часткових популяцій аналіз їхньої життєвості має проводитися диференційовано – за пріоритетними параметрами великих або/і малих популяцій.

Подальшим кроком оцінки стану популяції є визначення на основі найважливіших диференційних параметрів її інтегрального показника життєвості, а саме:

$$Ж = 1/n (a + b + \dots + n),$$

де: Ж – інтегральний показник життєвості популяції; а, в, ... п – найважливіші диференційні параметри популяції (у балах).

Доцільно виділяти три рівні життєвості популяції – висока, середня і низька. У балах інтегрального показника життєвості вони становитимуть відповідно: 1,0 – 0,67; 0,66 – 0,34; 0,33 – 0.

Життєвість як показник, що містить інформацію про найважливіші популяційні параметри, доцільно використовувати не тільки для оцінки стану популяцій, але й з метою визначення спрямованості та характеру їхньої динаміки.

Розглядаючи багаторічну динаміку популяцій рослин за кількома окремо взятими показниками, часто важко визначити їх стан – рівноважний чи сукцесійний, а якщо сукцесійний, то якого спрямування. Складність визначення зумовлюється тим, що за повільних навіть сукцесійних змін головні популяційні параметри змінюються не обов'язково односпрямовано. Зниження чисельності особин, наприклад, часто супроводжується підвищенням насінневої продуктивності тощо. Тому, оцінюючи стан популяцій, слід брати до уваги як напрями змін ознак, так і величину цих змін. Головна проблема при цьому полягає в нерівнозначності ролі параметрів, що оцінюються. Крім цього, значення одного й того ж параметра неоднакове для різних популяцій. Наприклад, більш консервативною ознакою популяції вважається віковий стан, порівняно з чисельністю особин. Результати досліджень показують, що це справджується не для всіх видів. У трав'яних і чагарничкових багаторічників поліцентричного типу біоморф зі значною тривалістю життя переважно спостерігається стабільність чисельності популяцій і, в той же час, висока динамічність їх вікової структури.

До найбільш вагомих і порівнюваних ознак, які в сукупності є індикатором життєвості ценопопуляцій досліджених нами 35 видів рослин найбільш поширених угруповань альпійського поясу Карпат, належать: загальна чисельність ценопопуляції, співвідношення суми чисельності віргінільних і генеративних особин до чисельності постгенеративних особин; надземна фітомаса дорослих – переважно середньовікових генеративних особин; насіннева продуктивність ценопопуляції.

Співвідношенню величин обраних параметрів за період досліджень присвоювалася оцінка від 0 до 2 балів: 1 бал – коли співвідношення величин параметра за час досліджень дорівнювало одиниці, від 0 до 1 і від 1 до 2 балів – коли співвідношення, відповідно, менше або більше одиниці.

Сума балів за оцінкою динаміки окремих параметрів, яка названа “коефіцієнтом динаміки життєвості” [10], вказує на ступінь зміни життєвості популяцій за період досліджень. Для популяцій, які перебувають у рівноважному стані, цей показник становить близько 4 балів (під час обліку за чотирма параметрами). За різних флуктуацій спостерігалися його коливання в межах 3,3–4,9 бала. Більш значні відхилення свідчили про наявність сукцесійних змін у популяціях. Наприклад, у *Rhodoretum calamagrostidosum* в умовах заповідного режиму протягом шести років досліджень у популяції *Deshampsia caespitosa*, незважаючи на високу надземну фітомасу середньовікових генеративних особин і високу насінневу продуктивність, коефіцієнт динаміки життєвості дорівнював 3,1, що засвідчило зниження життєвості популяції, яке відбулося за рахунок старіння й зменшення чисельності особин.

Випаданню популяцій зі структури фітоценозів передують ще значніші зниження життєвості. В альпійських угрупованнях коефіцієнт динаміки життєвості таких

популяцій становив від 1,5 до 2,7 бала, наприклад, у *Helictotrichon versicolor* (Vill.) Pilg. та *Homogyne alpina* внаслідок впливу випасання та витоптування.

Слід відзначити, що оцінка в балах часто суб'єктивна, зокрема, коли оцінюються параметри з високою багаторічною мінливістю, як, наприклад, насіннева продуктивність. У таких випадках слід брати до уваги також значення конкретного параметра для життєвості популяції.

Запропонована оцінка динаміки життєвості може застосовуватися для визначення стану та ймовірних напрямів розвитку популяцій. Загалом, тривалі дослідження життєвості популяції мають лежати в основі встановлення її життєздатності – прогнозної і більш комплексної інтегральної ознаки.

ВИСНОВКИ

З метою подальшої уніфікації підходів до термінології та методології досліджень у галузі демекології важливим є пошук консенсусу з низки питань, зокрема поняття “життєвості”, або “віталітету” популяції. Назріла потреба виробити консолідований підхід до оцінки стану популяції на основі комплексу її характеристик – індивідуальних і групових.

Життєвість (віталітет) популяції – це інтегральна характеристика її стану на основі найважливіших індивідуальних і групових параметрів структури, росту, розвитку та репродукції. Головними параметрами для встановлення життєвості популяції є її обсяг, вікова, віталітетна та статева структури, чисельність, щільність, інтенсивність генеративного і вегетативного розмноження, запас фітомаси та ін.

Оцінка життєвості популяції не передбачає довготривалих прогнозів. На відміну від життєздатності популяції, яка означає встановлення її тривалої перспективи і базується на багаторічних даних, оцінка її життєвості може проводитися на основі результатів короткотривалих, навіть однорічних досліджень. Життєвість популяції може змінюватися порівняно швидко, зокрема під час сукцесій. Це достатньо динамічна ознака. Життєздатність – навпаки, ознака порівняно стабільна, статична, яка не змінюється з роками і представляє прогнозну характеристику популяції на багато поколінь. Моніторинг життєвості популяції має становити основу аналізу її життєздатності.

1. *Blinova I.V.* Viability of the orchid plant population on north edge of their distribution in Europe. **Bulletin of Tver State Univ. Series: Biology and ecology.** 2007; 3: 34–38. (In Russian).
2. *Blinova I.V.* **Biology of orchids on north-east of Fennoscandia and their survival strategy on the north edge of distribution:** Thesis abstract of doctor of biology. Moscow, 2010. 46 p. (In Russian).
3. *Bystrushkin A.G.* On the estimation of vitality of coenopopulations: a comparison of methods on example *Rubus idaeus* L. **Bulletin of Chelyabinsk State Univ. Series 12. Ecology and Natural Resources Use.** 2007; 6 (84): 108–116. (In Russian).
4. **Dynamic of plants coenopopulations.** Moscow: Science, 1985. 207 p. (In Russian).
5. *Falińska K.* **Ekologia roślin.** Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN, 1997. 456 s.
6. *Fardeeva M.B.* Vitality and long-term dynamics of populations of the *Platanthera bifolia* (L.) Rich. **Vestnik University of Udmurtia. Series 6: Biology. Earth Science,** 2013; 4: 57–65. (In Russian).
7. *Fischer M.* Über die Ursachen der Gefährdung lokaler Pflanzenpopulationen. **Bauhinia,** 1998; 12 (1–2): 9–21.

8. *Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M.* On the evaluation of vitality of the *Rhodiola iremlica* Boriss. **Over sized spectrum. Scholarly notes of NTSAIA. Nizhnyy Tagil**, 2004; 80–85. (In Russian).
9. *Kyyak V.H.* **Structure of plant coenopopulations in the alpine communities of the Carpathians**: Thesis abstract of doctor of biology. Dnepropetrovsk, 1989. 16 p. (In Russian).
10. *Kyyak V.H.* Evaluation of population state according to the coefficient of viability dynamics. In: **Significance and perspectives of stationary investigations for biodiversity conservation: proceedings of conf. 40-anniversary of highland biol. station at Pozyzevska mt.** Lviv, 1998: 80–82. (In Ukrainian).
11. *Kyyak V. H.* **Small population of rare plant species in highlands of the Ukrainian Carpathians**. Lviv: Liga-Press, 2013. 248 p. (In Ukrainian).
12. *Malinovsky K.A., Tsaryk J.V., Zhilyaev G.G.* et al. **Populations structure of rare species of Carpathian flora**. Kyiv: Naukova Dumka, 1998. 176 p. (In Ukrainian).
13. *Matthies D.* Genetic and demographic consequences of habitat fragmentation and alteration for plants. **Informatore Botanico Italiano**, 2008; 40(1): 169–172.
14. *McCarthy M.A., Possingham H.P., Day J.R., Tyre A.J.* Testing the accuracy of population viability analysis. **Conservation Biology**, 2001; 15(4): 1030–1038.
15. *Mirkin B.M., Naumova L.G., Solomeshch A.I.* **Modern Science of Vegetation**: Tutorial. Moscow: Logos, 2001. 264 p. (In Russian).
16. *Mirkin B.M., Rosenberg G.S.* Vitality. In: Mirkin B.M., Rosenberg G.S. **Glossary Dictionary of Modern Phytocoenology**. Moscow: Nauka, 1983. 30 p. (In Russian).
17. *Smirnova O.V., Zaugolnova L.B., Ermakova I.M.* (eds.) **Plant coenopopulations**. Moscow: Nauka, 1976. 217 p. (In Russian).
18. *Tikhonova O.M.* Vitality structure of populations of some weed species in crops of cereals. **Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology**, 2011; 19(1): 123–129. (In Ukrainian).
19. *Tsaryk J., Kyyak V., Dmytrakh R., Bilonoha V.* Seed reproduction of plants in the Carpathian mountains as population viability index. **Visnyk of Lviv University. Biological Series**, 2004; 36: 50–56. (In Ukrainian).
20. *Tsaryk J.V., Malinovsky K.A., Zhilyaev G.G.* et al. **Strategy of plant populations in natural and anthropogenic change ecosystems of the Carpathians**. Lviv: Eurosvit, 2001. 160 p. (In Ukrainian).
21. *Tsaryk J.V., Zhilyaev G.G., Kyyak V.G.* et al. **Intrapopulation variability of rare, endemic and relict plant species of Ukrainian Carpathians**. Lviv: Polly, 2004. 198 p. (In Ukrainian).
22. *Tsaryk J.V., Zhilyaev G.G., Kyyak V.G.* et al. **Viability of plant populations of highlands of the Ukrainian Carpathians**. Tzaryk J. (Ed.). Lviv: Mercator, 2009. 172 p. (In Ukrainian).
23. **Viability of populations. Nature protective aspects** / Souley. M. (Ed.). Moscow: Mir, 1989. 224 p. (In Russian).
24. *Vorontsova L.I., Gatzuk L.I., Yermakova I.M.* Viability of individuals in coenopopulations. In: **Coenopopulations of plants (basic concepts and structure)**. Moscow: Nauka, 1976. P. 44–60. (In Russian).
25. *Yegorova V.N., Mamayeva C.P., Firsov S.N.* Dynamics of structure, plant viability and agrocoenopopulations of awnless brome and related insects / In: **Dynamic of plants coenopopulations**. Moscow: Nauka, 1985. P. 159–173. (In Russian).
26. *Yermakova I.M.* Viability of coenopopulation and methods of its determination. In: **Coenopopulations of plants (basic concepts and structure)**. Moscow: Nauka, 1976. P. 92–105. (In Russian).
27. *Zhilyaev G.G.* **Viability of populations of plants**. Lvov, 2005. 304 p. (In Russian).
28. *Zhukova L.A.* **Population life of meadow plants**. Yoshkar-Ola: RIIK "Lanar", 1995. 224 p. (In Russian).

29. Zlobin U. A., Skliar V.G., Klimenko A.A. **Populations of rare plant species: theoretical basis and tutorial method**: monography. Sumy: University Book, 2013. 439 p. (In Russian).

VITALITY AS AN INTEGRAL INDICATOR OF PLANT POPULATION STATE

V. H. Kyyak

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

To further unification of approaches to the terminology and methodology of research in the demographic ecology, it is important to seek consensus on a number of issues, including the concept of "population vitality". There is a need to develop a consolidated approach to the assessment of a population-based set of characteristics – individual and group. Based on current views, we can assume that the vitality of population is an integral characteristic that reflects the current state of a population on the basis of major individual and group parameters of structure, growth, development and reproduction. Vitality represents the actual position of population in the realized ecological niche and corresponds to the norm of reaction that reflects actual habitat conditions at a particular time. The main parameters to establish the vitality of a population are its size, age, vital and sex structure, population density, the intensity of generative and vegetative propagation, phytomass and others. Evaluation of the vitality does not provide long-term prognosis instead of population viability, which means the establishment of perspectives. Monitoring of population vitality should form the basis for population viability assessment.

Keywords: plant population, vitality, viability.

ЖИЗНЕННОСТЬ (ВИТАЛИТЕТ) КАК ИНТЕГРАЛЬНЫЙ ПОКАЗАТЕЛЬ СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИИ У РАСТЕНИЙ

В. Г. Кияк

*Львовский национальный университет имени Ивана Франко
ул. Грушевского, 4, Львов 79005, Украина
e-mail: vlodkokyjak@ukr.net*

С целью дальнейшей унификации подходов к терминологии и методологии исследований в демэкологии важным является поиск консенсуса по ряду вопросов, в частности относительно понятия "жизненность", или "виталитет" популяции. Назрела потребность разработать консолидированный подход к оценке состояния популяции на основании комплекса ее характеристик – индивидуальных и групповых. Базируясь на современных взглядах, можно принять, что жизненность (виталитет) популяции – это интегральная характеристика, которая отображает современное состояние популяции на основе наиболее важных индивидуальных и групповых параметров структуры, роста, развития и репродукции. Жизненность представляет фактическую позицию популяции в ее реализованной экологической нише и соответствует той части нормы реакции, которая

проявляется при актуальных условиях среды существования в конкретное время. Главными параметрами для определения жизненности популяции являются ее объем, возрастная, виталитетная и половая структуры, численность, плотность, интенсивность генеративного и вегетативного размножения, запас фитомассы и др. Оценка жизненности не предусматривает долгосрочных прогнозов, в отличие от жизнеспособности популяции, которая означает определение ее перспектив. Мониторинг жизненности популяции должен составлять основу анализа ее жизнеспособности.

Ключевые слова: популяция растений, жизненность, виталитет, жизнеспособность.

Одержано: 11.06.2014