



УДК: 502.7:581.5:631.95:632.51

## ПРОСТОРОВО-ФУНКЦІОНАЛЬНА СТРУКТУРА ПЛОЩІ ПОПУЛЯЦІЇ У РОСЛИН – ПОТРЕБА ДИФЕРЕНЦІАЦІЇ

Володимир Кияк , Володимир Білонога , Наталія Кияк 

*Інститут екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, Львів 79026, Україна*

Kyyak, V., Bilonoha, V., & Kyyak, N. (2023). Spatial and functional structure of the population area in plants – the need for differentiation. *Studia Biologica*, 17(4), 173–186. doi:[10.30970/sbi.1704.740](https://doi.org/10.30970/sbi.1704.740)

Популяцію часто розглядають як досить гомогенну та досліджують усереднено на всю її площу. Таким підходом може нівелюватися принцип системного методу. Щоби з'ясувати роль різних внутрішньопопуляційних складових у функціонуванні популяції, необхідно вдосконалювати методики. Ця стаття присвячена деталізації структури площі популяції.

Площу популяції можна диференціювати на складові, що істотно відрізняються як за умовами середовища, так і за популяційними характеристиками. Відповідно до їхньої локалізації запропоновано структурування площі популяції. Виділено потенційну, загальну, реалізовану, ефективну та регенераційну площі популяції.

Потенційна – це площа території зі сприятливими еколого-фітоценотичними умовами для існування популяції. Вона охоплює як уже заселений простір, так і навколишню територію, котра є потенційно придатною для колонізації. Загальна – це площа популяції, у контурах якої поширені її особини різних вікових станів. Реалізована – це сумарна площа території популяційних локусів і особин популяції. Вона не містить незаселених істотних проміжків між ними. Ефективна – це площа території, на якій існують генеративні особини. Регенераційна – це площа території існування та розвитку до стану дорослих особин підрослих насінневого походження.

Для цілей збереження рідкісних видів багаторічників особливе значення мають ефективна та регенераційна площі. Вони істотно відрізняються за своїми умовами й обсягами від загальної та реалізованої площі, здебільшого не розподілені по всій площі популяції, а сконцентровані локально.



Диференціація структури площі популяції на окремі складові є, на наш погляд, перспективним методичним підходом екологічних досліджень. Облік різних структурних складових площі популяцій важливо застосовувати під час популяційного моніторингу.

**Ключові слова:** популяції рослин, просторова структура, методика досліджень

## ВСТУП

Популяцію часто розглядають як достатньо гомогенний об'єкт, а результати досліджень подають узагальнено для всієї її площі. Такий підхід може нівелювати принципи системного методу досліджень, применшувати чинники загрози чи призвести до недостовірної оцінки життєвості й життєздатності популяції. Тому для з'ясування ролі різних внутрішньопопуляційних складових у функціонуванні популяції як системи є потреба вдосконалювати методику досліджень.

Різні властивості популяцій рослин залежать від ресурсів і екологічних умов у їхньому середовищі існування (Diduh, 1998; Pulliam 2000). Аналізові якості середовища тепер надають набагато більшого значення, ніж це було раніше, зокрема, для рідкісних видів з огляду на опрацювання способів природоохоронного менеджменту. Відомо, що у популяції на більших площах і за кращих умов формується вища їхня життєвість і життєздатність. Однак ще мало досліджень, які стосуються структурованості площі популяції і, відтак, методичних підходів до розкриття механізмів функціонування популяцій та опрацювання заходів для їхнього збереження (Holubets & Malynovskyu, 2004; Miller *et al.*, 2012). Розуміння специфіки просторової структури дає змогу уникати помилок під час збору матеріалу, його інтерпретації та моделювання (Legendre *et al.*, 2002; Borgelt *et al.*, 2022).

Особливе значення має оцінка і моніторинг обсягів популяції для рідкісних видів. Здебільшого вони представлені популяціями з малою чисельністю особин, розташованих на невеликій площі. Тому для встановлення особливостей їхньої структури і механізмів функціонування необхідними є спеціальні деталізовані методичні підходи. Однак диференціацію популяції на складові – субпопуляції, популяційні локуси – досліджують зрідка (Holubets & Malynovskyu, 2004; Kyyak *et al.*, 2018; Korshykov & Petrushkevych, 2020).

Мета цієї статті – деталізувати структуру площі популяції у рослин і виділити її функціональні складові на основі головних параметрів екологічної ніші, вікової та просторової структур, розмноження тощо за підсумками аналізу результатів багаторічних популяційних досліджень, проведених у Карпатах і на прилеглих територіях.

## РОЗМІРИ ПОТЕНЦІЙНО ПРИДАТНИХ ПЛОЩ ПОПУЛЯЦІЙ

Від розмірів площі територій залежить їхнє біотичне різноманіття. Згідно з фітоценотичними принципами Жаккара, видове багатство пропорційне різноманіттю екологічних умов і зростає зі збільшенням площі. Для островів коефіцієнт зміни видового багатства залежно від площі становить 0,25–0,35, а для континентальних територій – 0,15 (Halley *et al.*, 2013; He *et al.* Hubbell, 2013). Унаслідок порівняльних досліджень фітоценозів різного розміру у високогір'ї Карпат встановлено, що для малих угруповань флористичне багатство може бути непропорційно набагато меншим (Куяк, 2013). Це зумовлене дією крайового ефекту і витісненням малоконкурентних і стенотопних рідкісних видів конкурентнішими видами-вселенцями зі сусідніх фітоценозів. На периферії формуються екотони з іншими умовами, порівняно з центральними ділянками угруповання. Тому малі за площею ценози можуть у значній своїй частині або навіть повністю бути зайняті екотонами

і, завдяки цьому, за фітоценотичними умовами бути несприятливими для колонізації. Відтак, площі, які за візуальними оцінками й екологічним аналізом є потенційно придатними для існування популяцій тих чи інших видів, виявляються незаселеними ними.

Якщо популяція зазнає фрагментації або складається з дрібних за площею локусів, то це зумовлює збільшення її зовнішніх контурів і призводить до збільшення площ із крайовим ефектом, де умови для цієї популяції не є оптимальними. Це стосується насамперед генеративних особин. Відтак репродуктивна площа популяції розташована здебільшого всередині контуру популяції та не прилягає до її периметра. Тому в популяції, які складаються з малих за площею локусів, життєвість і життєздатність завжди нижча, ніж у популяції із менш розчленованою просторовою структурою (за однакової сумарної площі популяції). Прикметно, що ця закономірність справджується лише для порівняно малих популяцій. У великих популяції, у яких зона з крайовим ефектом становить незначну частку їхньої загальної площі – навпаки, життєздатнішими виявляються ті, котрі мають складнішу і різноманітнішу просторову субпопуляційну структуру (Holubets & Malynovskyy, 2004; Кууак, 2013). Отже, чим меншою є популяція або її фрагменти, тим інтенсивнішим буде крайовий ефект і більший відсоток площі популяції зазнаватиме його впливу.

Успішна колонізація більшості рідкісних видів високогір'я Карпат здійснюється на достатньо великих площах, обриси яких є суцільними, або на площах, які складаються з близько розташованих частин (на відстані десятків, а не сотень метрів) і не поділені на віддалені малі фрагменти, контакт між котрими щодо поширення діаспор чи пилку був би нерегулярним (Кууак, 2013).

Для малих ценозів не справджується також твердження, ніби більша кількість менших ценозів у сумі містить більше видів рослин, порівняно з меншою кількістю більших ценозів за однакової їхньої сумарної площі (Кууак, 2013). Ця закономірність діє для порівняно великих площ.

Розмір площі популяції у рослин, її просторова структура та щільність впливають на частоти відвідування різними групами запилювачів (Nielsen *et al.*, 2012). Фрагментація популяції порушує взаємодію між рослинами та запилювачами. Розмір фрагментованих популяцій може бути важливим у цьому контексті, оскільки може викликати ефект Оллі та змінити поведінку запилювачів. Зазвичай це спричинено обмеженням кількості пилку в невеликих популяціях (Oostermeijer *et al.*, 2000). Унаслідок фрагментації послаблюється обмін генетичним матеріалом усередині популяції.

Характерною ознакою просторового розподілу особин у межах популяцій із високою буферністю, тобто здатністю до компенсації втрат від несприятливих змін навколишнього середовища, є порівняно висока щільність генеративних особин. Контакт між особинами (перехресне запилення, взаємовплив) і їхня репродуктивна активність (поширення діаспор) відбуваються переважно на малих відстанях, обмежених метрами або небагатьма десятками метрів (Holubets & Malynovskyy, 2004). Перехресне запилення на відстанях, які обчислюються сотнями метрів, не є характерним ні для анемофільних, ні для ентомофільних видів (Holubets & Malynovskyy, 2004; Tsaryk *et al.*, 2004). Лише в окремих видів, які поширені у високогір'ї Карпат, можна спостерігати дисперсне розташування особин на великих площах, коли відстань між ними обчислюється багатьма десятками або сотнями метрів (*Gentiana punctata*, *G. acaulis*, *Arnica montana*, *Veratrum album*) (Кууак, 2013). Однак у спри-

ятливих умовах ці види також формують популяції високої щільності, а їхня дисперсність у більшості випадків зумовлена антропогенними чинниками.

Залежність видового багатства від розміру території використовують, зокрема, для оцінки наслідків зменшення площ оселищ під впливом різноманітних несприятливих чинників: антропогенної фрагментації, кліматичних змін тощо (Borgelt *et al.*, 2022; He *et al.*, 2013; Kyyak *et al.*, 2022, 2022a, 2022b, 2022c). Негативні зміни стосуються, відповідно, і характеристик популяцій унаслідок редукції їхніх площ. Однак дотепер ще мало робіт присвячено вивченню структури і динаміки площі популяцій (популяційних ареалів, популяційних полів) (Charlesworth, 2009; Woolfit, 2009; Kyyak, 2013; Zlobin *et al.*, 2022).

## ПОПУЛЯЦІЯ ЯК СИСТЕМА ЕЛЕМЕНТІВ

Кожна природно-історична популяція – від малої локальної до великої континуальної, а особливо метапопуляція, є складною системою з низкою елементів – часткових популяцій, субпопуляцій, ценопопуляцій і популяційних локусів, яким притаманні певні відмінності стосовно їхньої власної екологічної ніші й ролі у забезпеченні структурної та функціональної цілісності популяції (Hanski, 1999; Kyyak *et al.*, 2018).

Головними складовими малих популяцій є популяційні локуси. Як внутрішньопопуляційні структурні складові популяційні локуси виділяють за різними ознаками: просторовим розташуванням у межах популяційного ареалу, щільністю і проєктивним покриттям; віталітетною, віковою або статевою структурою; репродуктивними параметрами; життєвістю особин тощо. До ключових у популяції належать локуси, у яких забезпечується відтворення – локуси підросту і локуси генеративних особин.

Найбільше значення для збереження життєздатності популяції і перспектив їхнього існування за несприятливих змін зовнішнього середовища мають локуси генеративних особин. Вони розташовані в найсприятливіших умовах і вирізняються найбільшою щільністю репродуктивних особин. Такі локуси становлять популяційні ядра, які просторово розміщені переважно в центральній зоні популяцій. Популяційні локуси популяційного ядра здебільшого мають найвищу життєвість і, відтак, найдовше залишаються осередками збереження та відновлення життєздатності популяцій. Якщо під дією несприятливих чинників популяція втрачає свої позиції, то перш за все це відбувається у периферійній зоні. Тут умови існування вже початково не були оптимальними, й, відповідно, життєвість і щільність особин є нижчою.

Подібні зміни просторової структури популяцій часто відбуваються у популяціях петрофітних видів під впливом антропогенних чинників. Зокрема, у популяціях декоративних і лікарських рослин (білотка альпійська, родіола рожева) генеративні особини на більш доступних периферійних ділянках елімінуються, а на менш доступних – зберігаються (Kyyak *et al.*, 2018).

До найвагоміших параметрів, що ілюструють роль генеративного розмноження у конкретній популяції, належить її ефективна чисельність. Проте для визначення стану популяції інформативнішим буває співвідношення ефективної чисельності популяції до чисельності дорослих особин загалом – “коефіцієнт генерування популяції” (Tsaryk *et al.*, 2004). За аналогією доцільно аналізувати співвідношення площі, зайнятої генеративними особинами, тобто ефективної площі, та загальної площі популяції.

В екології рослин застосовують поняття “регенераційної ніші” (Grubb, 1977), під якою розуміють умови, сприятливі для розвитку насінневого підросту і його приживання у фітоценозі. Це поняття запроваджене з огляду на те, що підростові стадії особин важливі для розвитку популяції, а межі толерантності на початкових етапах онтогенезу значно вужчі, ніж для дорослих індивідів (Ewald, 2007; Shanda, 2009).

Репродуктивні особини і підріст становлять частину популяції, яка розвивається за особливих умов. Тому для багаторічних видів у межах екологічної ніші популяції виділяють окремі ніші потомства і репродуктивних особин (Кууак *et al.*, 2018). Для кожної популяції параметри цих ніш є специфічними й істотно відрізняються. Тому підріст і генеративні особини займають здебільшого різні площі, які не перекриваються.

Окрім того, умови, сприятливі для розвитку потомства чи репродуктивних особин, істотно відрізняються від умов існування дорослих пре- і пострепродуктивних особин.

Найбільші відмінності щодо умов існування проявляються між початковими стадіями розвитку підросту і стадією дорослих середньовікових особин. У молодих організмів, порівняно з дорослими, завжди менша конкурентна здатність. Водночас, за низкою екологічних параметрів, зона екологічної толерантності може бути ширшою у підросту. Наочно це спостерігається в умовах, за яких підріст виживає, однак дорослі особини не набувають репродуктивного стану, оскільки не досягають необхідної для цвітіння і плодоношення фітомаси та розміру (Zlobin *et al.*, 2022).

Регенераційна площа здебільшого найдинамічніша та представлена т. зв. “динамічними локусами проростання” (Brink, 2007). Такі локуси переважно невеликі за розмірами і виникають у місцях відмирання старих особин або на ділянках мікропорушень природного чи антропогенного характеру та порівняно швидко змінюються внаслідок “мікросукцесій”.

Прикладом цього може слугувати просторова структура популяцій низки видів високогір'я Українських Карпат, у яких вегетативне розмноження домінує порівняно з насінневим (*Rhododendron myrtifolium*, *Senecio carpaticus*, види родів *Salix*, *Vaccinium* та ін.). У таких видів частка регенераційної площі у загальній площі популяції здебільшого невелика. Тому виявлення осередків і встановлення умов, де успішно приживається і розвивається підріст насінневого походження, є важливим завданням, зокрема, для цілей реінтродукції. У *Rhododendron myrtifolium*, наприклад, ділянки, де виживає насінневий підріст, приурочені до локусів із порушеним ґрунтово-дерновим покривом, із послабленою конкуренцією, низьким травостоем, із порівняно неглибоким сніговим покривом узимку. Натомість на багатосніжних стрімких схилах із глибиною снігу понад 3 м, на суцільно задернованих площах із високою конкуренцією і затіненням підріст не виживає та не реалізується у дорослі особини.

### ЕКОЛОГО-ФІТОЦЕНОТИЧНА ЗУМОВЛЕНІСТЬ ПРОСТОРОВОЇ ДИФЕРЕНЦІАЦІЇ ПОПУЛЯЦІЇ

На перший погляд, встановлення площі популяції – методично просте завдання. Однак, як показує досвід, у різних дослідників підходи можуть істотно відрізнитися (Falińska, 2002). Це пов'язано, передусім, із різною конфігурацією та достатньо нерівномірним внутрішньопопуляційним просторовим розподілом особин. Тому варто розглянути найпоширеніші варіанти просторової структури популяцій і їхню еколого-фітоценотичну зумовленість.

- Досить рівномірний розподіл особин різного вікового стану по всій площі популяції. Такі популяції найбільш притаманні поширеним евритопним видам асектаторів або видам-едифікаторам і субедифікаторам, які досягають високої рясності чи домінують у фітоценозах. В угрупованнях високогір'я Карпат – це популяції *Festuca airoides*, *Vaccinium myrtillus*, *Rhodococcum vitis-idaea*, *Hieracium alpinum*, *Homogyne alpina* тощо. Серед рідкісних видів такий тип розподілу трапляється зрідка.
- Нерівномірний розподіл особин різного вікового стану, груп особин і популяційних локусів по площі популяції. Такі популяції притаманні у природі видам різних життєвих форм, стратегії та способів розмноження, поширеним і рідкісним видам рослин.
- Нерівномірний розподіл по площі популяції генеративних особин і популяційних локусів за участі генеративних особин. Такий розподіл часто трапляється у видів рослин різної екологічної приуроченості й зумовлений нерівномірним розподілом по площі популяцій умов, сприятливих і несприятливих для реалізації повного життєвого циклу особин.
- Нерівномірний розподіл по площі популяції особин підросту і популяційних локусів із концентрацією в них підросту. Такий розподіл часто трапляється у видів рослин різної екологічної приуроченості й зумовлений локальним розподілом по площі популяцій специфічних умов, необхідних для успішного розвитку насінневого підросту.

Можна виділити головні еколого-фітоценотичні чинники, які у Карпатах зумовлюють нерівномірність розподілу особин, їхніх груп і популяційних локусів по площі популяції. Це, передусім: гетерогенний мікро- і мезорельєф, глибина і структура ґрунту, його тип і зволоження; температурний і вітровий режим; глибина снігу; розподіл позитивних і негативних видів-сусідів; абіотичні й біотичні стохастичні зміни середовища (зсуви, селі, лавини; вплив фітофагів, землерийних тварин); природні демутаційні й кліматогенні, а також антропогенні сукцесії; різні етапи великого життєвого циклу популяцій; різноманітні антропогенні впливи. Визначальними щодо просторової структурованості малих популяцій і популяційних локусів великих популяцій є мікроумови.

### СТРУКТУРИЗАЦІЯ ПЛОЩІ ПОПУЛЯЦІЇ

Популяціям рослин здебільшого притаманна доволі складна внутрішньопопуляційна демографічна та просторова різноманітність. З цього огляду виникає необхідність детального аналізу функціональної структурованості площі популяції. Відповідно до розподілу в межах популяційного ареалу (площі популяції) основних функціональних груп особин пропонуємо таку структуризацію площі популяцій.

**Потенційна площа популяції** – це територія зі сприятливими для існування популяції еколого-фітоценотичними умовами. Вона охоплює як вже заселений простір, так і прилеглу територію, котра є потенційно придатною для колонізації (Кууак, 2013).

**Загальна площа популяції** – це територія, у контурах якої розташовані всі її особини різних вікових станів.

**Реалізована площа популяції** – це сумарна площа території, зайнятої популяційними локусами і/або окремими особинами популяції. Вона не містить не заселених цим видом істотних проміжків.

**Ефективна площа популяції** – це територія, на якій поширені генеративні особини. Цей термін пропонують згідно з наявними поняттями “ефективної чисельності популяції”, котра становить кількість особин, що беруть участь у генеративному розмноженні (Charlesworth, 2009; Woolfit, 2009).

**Регенераційна площа популяції** – це територія існування і розвитку підросту насінневого походження. Цей термін узгоджується з поняттям “регенераційної ніші популяції”.

Якщо визначити коефіцієнт колонізації потенційно придатної площі як співвідношення загальної площі популяції та потенційно придатної площі для колонізації, то для рідкісних видів він набагато менший від одиниці, однак варіює у широких межах. На г. Шпиці, наприклад, цей коефіцієнт становить від 0,004 у *Leontopodium alpinum* до 0,28 у *Ranunculus thora* (див. таблицю). Якщо ж визначити коефіцієнт колонізації потенційно придатної площі як співвідношення реалізованої площі популяції та потенційно придатної площі для колонізації, то його значення буде ще меншим.

Ефективна та регенераційна площі у популяціях усіх досліджених видів різних життєвих форм становлять лише частину від реалізованої площі популяції (див. таблицю). Здебільшого це зумовлене домінуванням вегетативного способу самопідтримання і розмноження. У вегетативно активних багаторічників насіннєве розмноження нерідко реалізується лише на невеликих площах і нерегулярно.

#### Структура площі популяцій рідкісних видів на г. Шпиці (Чорногора, Українські Карпати)

#### The structure of the population area of rare species on Mt. Shpytsi (the Chornohora Massif, the Ukrainian Carpathians)

Популяція	Площі популяції, м <sup>2</sup>				
	загальна	потенційна	реалізована	ефективна	регенераційна
<i>Leontopodium alpinum</i>	100±10	25000±3000	9±1	3±0,4	2±0,3
<i>Saussurea alpina</i>	300±40	5000±600	240±30	90±10	70±8
<i>Ranunculus thora</i>	7000±1000	25000±3000	400±50	150±20	250±30
<i>Heracleum carpathicum</i>	500±60	18000±2500	450±60	200±20	300±35

Не завжди однозначними є результати розрахунку щільності популяції, яка визначається як чисельність особин на одиницю площі популяції. Якщо розрахунок проводити на загальну площу популяції, то у багатьох випадках щільність буде набагато меншою, порівняно з її розрахунком на реалізовану площу. Наприклад, щільність популяції *Gentiana acaulis* на г. Пожижевська (Чорногора), виходячи із загальної площі, становитиме близько 0,1 особини на 100 м<sup>2</sup>. Якщо ж оцінювати за реалізованою площею, то цей показник сягатиме близько 10 особин на 100 м<sup>2</sup>, тобто буде у 100 разів вищим. Це зумовлено наявністю у межах популяції не лише локусів із досить високою щільністю особин цього виду, але й значними проміжками між локусами, де особин немає. Тому необхідно зазначити, як саме проводили розрахунки, або наводити обидва варіанти.

Для малих популяцій важливими є дані як щодо їхньої загальної площі, так і деталізовані дані щодо складових, передусім, регенераційної й ефективної площ.

Адже загальна площа популяцій, навіть за несприятливих впливів, може залишатися практично без змін, тоді як площі розвитку підросту і/або генеративних особин можуть змінюватись істотно. Це притаманне багатьом популяціям рідкісних видів за впливу антропогенних і кліматогенних чинників. Наприклад, у петрофітних видів *Leontopodium alpinum* і *Rhodiola rosea*, які є об'єктом активного збору з боку місцевого населення, загальна площа популяції, на якій трапляються пре- і постгенеративні особини, є досить стабільною, а площа існування генеративних особин обмежується найбільш недоступними ділянками (рис. 1).

Для природоохоронного менеджменту важливо визначити потенційно сприятливу площу популяції. За межами існуючої популяції безпосередньо біля її периметра або на певній відстані є площі, здебільшого на даний момент не заселені особинами цього виду, однак вони сприятливі для колонізації, тобто є потенційними площами популяції.

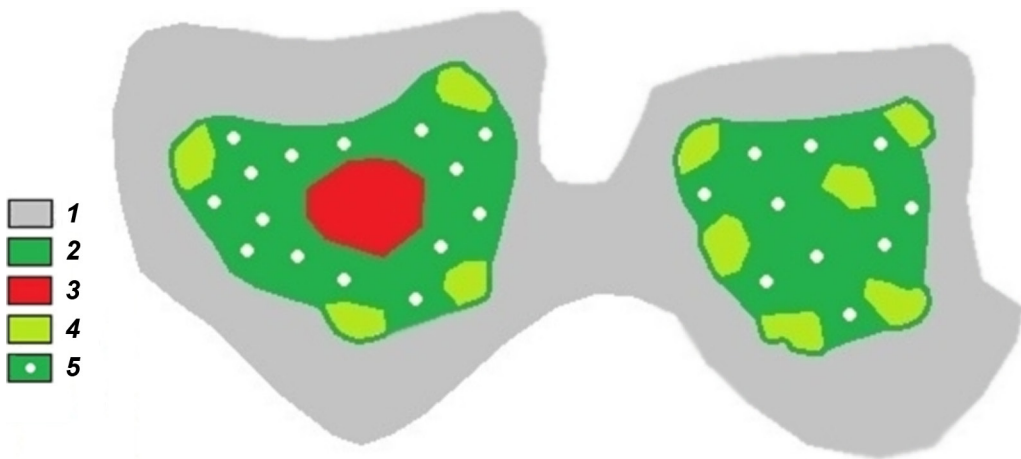


Рис. 1. Структура площі популяції *Leontopodium alpinum* (г. Драгобрат, хребет Свидовець), сформованої внаслідок збирання квітучих особин: 1 – потенційна, 2 – загальна і реалізована, 3 – ефективна, 4 – регенераційна площа, 5 – віргінільні та постгенеративні особини

Fig. 1. The structure of the population area of *Leontopodium alpinum* (Mt. Dragobrat, the Svydovets Ridge) formed as a result of picking flowering plants: 1 – potential area, 2 – general and realized areas, 3 – effective area, 4 – regeneration area, 5 – virginal and post generative individuals

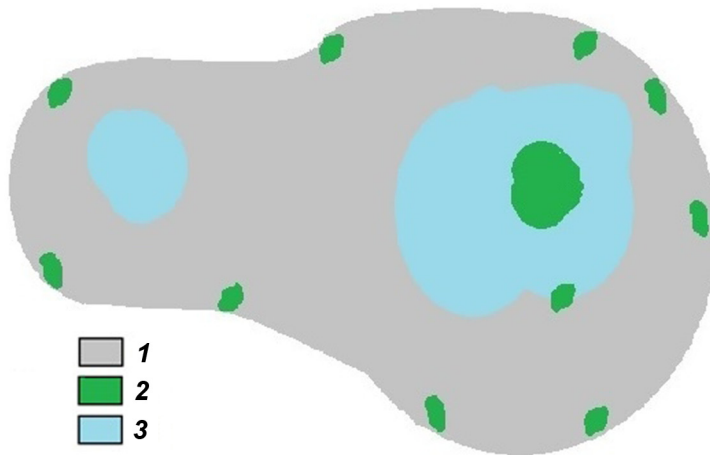
У багатьох випадках розподіл сприятливих умов по площі популяції має відцентровий характер, а саме: всередині популяції умови найбільш сприятливі, а до периферії погіршуються. Ілюстративним прикладом є популяції гігрофітів, які приурочені до понижень рельєфу серед загалом мезофільних територій (*Pedicularis hacquetii*) (рис. 2). Регенераційні й ефективні площі частково накладаються.

Відмінності в щільності популяцій у перерахунку на загальну та на реалізовану площу притаманні петрофітним видам, наприклад, *Leontopodium alpinum*, *Saussurea alpina*, *Ranunculus thora*, які заселяють невеликі фрагменти у тріщинах скель і на скельних полицях із наявністю ґрунту (рис. 3, таблиця).

Структурні складові площі популяції мають фігурувати як елементи її моніторингу. Передусім це стосується реалізованої, ефективної та регенераційної площі (рис. 4). Здебільшого про позитивне спрямування динаміки популяції буде свідчити збільшення розмірів цих площ. Пріоритетним індикатором змін життє-

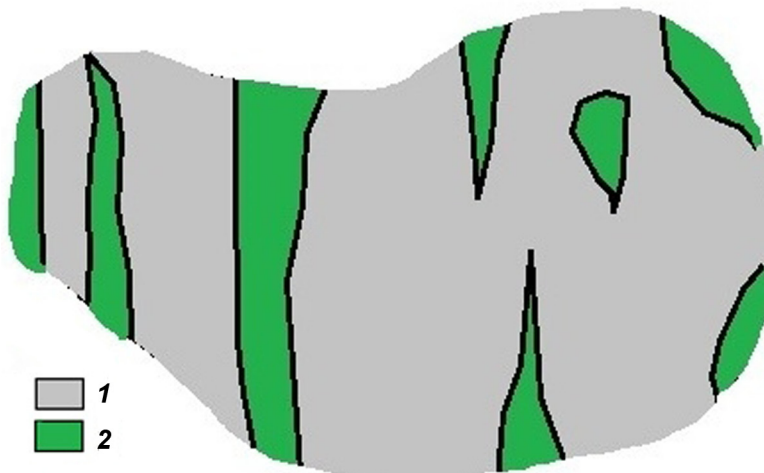


вості, тобто стану популяції, буде, здебільшого, зміна розміру ефективної площі популяції. А для оцінки її життєздатності, тобто перспективи, не менш важливою є динаміка регенераційної площі. Як показали результати багаторічних досліджень популяції *Carex curvula* на г. Драбини (Чорногора), її зовнішні контури практично не змінилися протягом 20 років спостережень, тоді як ефективна площа популяції зменшилася багатократно, що є наслідком несприятливих кліматичних змін середовища існування для цього альпійського виду на нижній висотній межі його поширення (Кууак *et al.*, 2022с).



**Рис. 2.** Структура площі популяції *Pedicularis hacquetii* (г. Пожижевська, хребет Чорногора): 1 – загальна, 2 – регенераційна, 3 – ефективна площа

**Fig. 2.** The structure of the population area of *Pedicularis hacquetii* (Mt. Pozhyzhevsk, the Chornohora Ridge): 1 – total area, 2 – regeneration area, 3 – effective area



**Рис. 3.** Структура площі популяції *Ranunculus thora* (г. Данцер, хребет Чорногора): 1 – загальна, 2 – реалізована площа

**Fig. 3.** The structure of the population area of *Ranunculus thora* (Mt. Dantzer, the Chornohora Ridge): 1 – total area, 2 – realized area

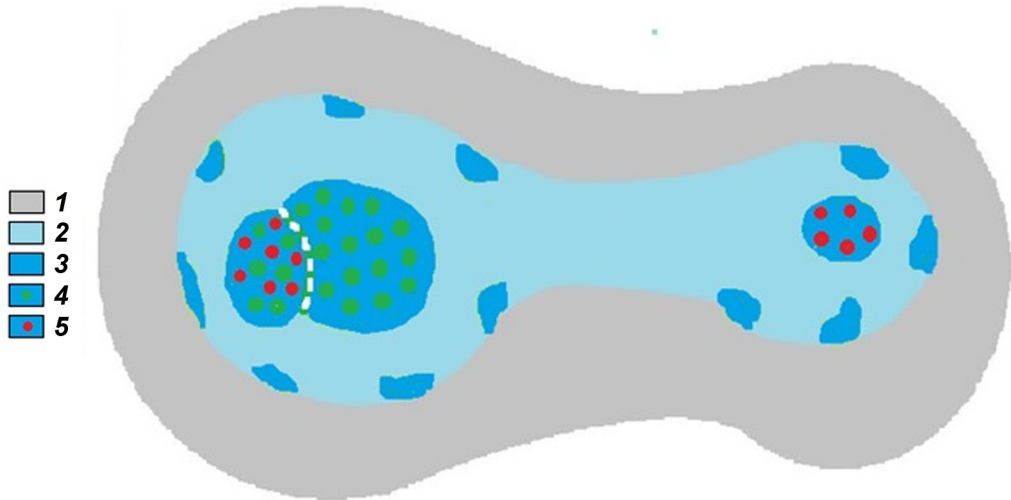


Рис. 4. Схема площі гіпотетичної популяції: 1 – потенційна, 2 – загальна, 3 – реалізована, 4 – регенераційна, 5 – ефективна площа

Fig. 4. Diagram of a hypothetical population area: 1 – potential area, 2 – total area, 3 – realized area, 4 – regeneration area, 5 – effective area

Особливо швидко редукується ефективна площа популяцій унаслідок антропогенних впливів, за яких відбувається ушкодження або видалення генеративних особин. Це найбільш характерне для лікарських і декоративних рідкісних видів рослин. Водночас регенераційна площа популяцій зменшується менш істотно, ніж ефективна площа. Якщо несприятливі зміни охоплюють усю територію оселищ, то спостерігають негативну динаміку як ефективної, так і регенераційної площі популяцій. Як приклад можна навести динаміку популяції *Oreochloa disticha* на г. Туркул під впливом витоштування.

## ВИСНОВКИ

Популяцію в межах площі, яку вона займає чи з високою ймовірністю може зайняти, доцільно диференціювати на складові, що відрізняються як за еколого-фітоценотичними умовами оселища, так і за онтогенетичними та демографічними параметрами. Кожна така складова частина популяції відіграє свою специфічну роль у забезпеченні життєздатності популяції. Виділено потенційну, загальну, реалізовану, ефективну та регенераційну площі популяції.

Для збереження рідкісних видів багаторічників особливе значення мають ефективна та регенераційна площі. Вони істотно відрізняються за своїми умовами і за обсягами від загальної та реалізованої площ, здебільшого не розподілені по всій площі популяції, а сконцентровані локально.

З огляду на важливість поглибленого пізнання механізмів функціонування популяцій, диференціація структури їхньої площі на окремі складові є, на наш погляд, перспективним методичним підходом екологічних досліджень. Диференціація параметрів популяції та характеристик її оселища в різних просторових складових дає змогу більш детально оцінити її стан і перспективи. Облік різних структурних складових площі популяцій важливо застосовувати під час популяційного моніторингу.

## COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS

**Conflict of Interest:** The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

**Animal Rights:** This article does not contain any studies with animal subjects performed by the any of the authors.

## AUTHOR CONTRIBUTIONS

Conceptualization, [V.K.; V.B.; N.K.]; methodology, [V.K.; V.B.]; validation, [V.K.; V.B.]; formal analysis, [V.K.; V.B.; N.K.]; investigation, [V.K.; V.B.]; resources, [V.K.; V.B.; N.K.]; writing – original draft preparation, [V.K.]; writing – review and editing, [V.K.; V.B.; N.K.]; visualization, [V.K., V.B.; N.K.]; supervision, [V.K.]; project administration, [V.K.; V.B.]; funding acquisition, [V.K.].

All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

## REFERENCES

- Borgelt, J., Sicacha-Parada, J., Skarpaas, O., & Verones, F. (2022). Native range estimates for red-listed vascular plants. *Scientific Data*, 9(1), 117. doi:10.1038/s41597-022-01233-5  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Diduh, Ya. P. (1998). *Populiatsiina ekolohiia [Population ecology]*. Kyiv: Phytosociocenter. (In Ukrainian)  
[Google Scholar](#)
- Charlesworth, B. (2009). Effective population size and patterns of molecular evolution and variation. *Nature Reviews Genetics*, 10(3), 195–205. doi:10.1038/nrg2526  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Ewald, J. (2007). Ein pflanzensoziologisches Modell der Schattentoleranz von Baumarten in den Bayerischen Alpen. *Forum Geobotanicum*, 3, 11–19. doi:10.3264/FG.2007.0803  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Falińska, K. (2002). *Przewodnik do badań biologii i populacji roślin*. Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN.  
[Google Scholar](#)
- Grubb, P. J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52, 107–145. doi:10.1111/j.1469-185X.1977.tb01347.x  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Halley, J. M., Sgardeli, V., & Monokrousos, N. (2013). Species–area relationships and extinction forecasts. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1286, 50–61. doi:10.1111/nyas.12073  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Hanski, J. (1999) *Metapopulation ecology*. Oxford: Univer. Press.  
[Google Scholar](#)
- He, F., & Hubbell, S. (2013). Estimating extinction from species–area relationships: why the numbers do not add up. *Ecology*, 94, 1905–1912. doi:10.1890/12-1795.1  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [Google Scholar](#)
- Holubets, M., & Malynovsky, K. (Eds.). (2004). *Vnutrishnopoluliatsiina riznomanitnist ridkisnykh, endemichnykh i reliktovykh vydiv roslyn Ukrainy Karpats [Intrapopulation diversity of rare, endemic and relict plant species of the Ukrainian Carpathians]*. Lviv: Polly. (In Ukrainian)  
[Google Scholar](#)

- Korshykov, I. I., & Petrushkevych, Yu. M. (2020). Population structure of *Betula pendula* (Betulaceae) on iron ore mine dumps (tailings) of the Kryvyi Rih area. *Ukrainian Botanical Journal*, 77(2), 90–103. doi:10.15407/ukrbotj77.02.090 (In Ukrainian)  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Kyyak, V. H. (2013). *Mali populiatсии ridkisykh vydiv roslyn vysokohiria Ukrainskykh Karpat* [Small populations of rare plant species in highlands of the Ukrainian Carpathians]. Lviv: Liga-Press. (In Ukrainian)  
[Google Scholar](#)
- Kyyak, V. (Ed.), Kobiv, Y., Zhilyaev, G., Bilonoha, V., Dmytrakh, R., Mykitchak, T., Reshetylo, O., Kobiv, V., Nesteruk, Y., Shtupun, V., & Gynda, L. (2018). *Zminy struktury populiatсии ridkisykh vydiv vysokohiria Ukrainskykh Karpat i problemy yikh zberezhennia* [Changes in population structure of rare species in the high-mountain zone of the Carpathians and problems of their conservation]. Lviv: ATB. (In Ukrainian)  
[Google Scholar](#)
- Kyyak, V., Danylyk, I., Shpakivska, I., Kagalo, O., & Lobachevska, O. (Eds.). (2022). *Zberezhennia bioriznomanittia i raryetnykh typiv oselyshch v umovakh klimatychnykh zmin* [Conservation of biodiversity and rare habitat types under climate change conditions]. Lviv: Prostir-M. Retrieved from <https://ecoinst.org.ua/pdf/zberezhennia-bioriznomanittia-recomendacii-2022.pdf> (In Ukrainian)
- Kyyak, V., Danylyk, I., Shpakivska, I., Kagalo, O., Lobachevska, O. (Eds.). (2022a). *Zberezhennia bioriznomanittia u hirsykh i rivnynykh rehionakh Ukrainy v umovakh klimatychnykh zmin* [Conservation of biodiversity in mountainous and plain regions of Ukraine under climate change conditions]. Lviv: Prostir-M. Retrieved from <https://ecoinst.org.ua/pdf/zberezhennia-bioriznomanittia-monographia-2022.pdf> (In Ukrainian)  
[Google Scholar](#)
- Kyyak, V. (Ed.), Kobiv, Y., Zhilyaev, G., Bilonoha, V., Dmytrakh, R., Reshetylo, O., Mykitchak, T., Kobiv, V., & Shtupun, V. (2022b). *Populiatсии osnovy zapobihannia vtrati bioriznomanittia u vysokohirni zoni Ukrainskykh Karpat* [Population bases of avoiding biodiversity loss in the high-mountain zone of the Ukrainian Carpathians]. Lviv: Prostir-M. Retrieved from <https://ecoinst.org.ua/pdf/monohrafiia-kyiak-2023.pdf> (In Ukrainian)
- Kyyak, V., Kyyak, N., Bilonoha, V., & Shtupun, V. (2022c). The effect of population pseudo-rejuvenation in adverse changes in living conditions: a case of study on the highland plant species in the Ukrainian Carpathians. *Ekológia*, 41(2), 155–160. doi:10.2478/eko-2022-0016  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Legendre, P., Dale, M. R. T., Fortin, M.-J., Gurevitch, J., Hohn, M., & Myers, D. (2002). The consequences of spatial structure for the design and analysis of ecological field surveys. *Ecography*, 25, 601–615. doi:10.1034/j.1600-0587.2002.250508.x  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Miller, M. T., Antos, J. A., & Allen, G. A. (2012). Demography of a dormancy-prone geophyte: influence of spatial scale on interpretation of dynamics. *Plant Ecology*, 213(4), 569–579. doi:10.1007/s11258-012-0022-8  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Nielsen, A., Dauber, J., Kunin, W. E., Lamborn, E., Jauker, B., Moora, M., Potts, S. G., Reitan, T., Roberts, S., Söber, V., Settele, J., Steffan-Dewenter, I., Stout, J. C., Tscheulin, T., Vaitis, M., Vivarelli, D., Biesmeijer, J. C., & Petanidou, T. (2012). Pollinator community responses to the spatial population structure of wild plants: a pan-European approach. *Basic and Applied Ecology*, 13(6), 489–499. doi:10.1016/j.baee.2012.08.008  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)

- Oostermeijer, J. G. B., Luijten, S. H., Petanidou, T., Kos, M., Eellis-Adam, A. C., & DenNijs J. C. M. (2000). Pollination in rare plants: is population size important? *The Scandinavian Association for Pollination Ecology honours Knut Faegri. I Matematisk Naturvidenskapelige Klasse, Skifter. Det Norske Videnskaps-Akademi*, 39, 201–213.  
[Google Scholar](#)
- Pulliam, H. R. (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3(4), 349–361. doi:10.1046/j.1461-0248.2000.00143.x  
[Crossref](#) • [Google Scholar](#)
- Shanda, V. I. (2009). Aspects of the theory of ecological niche. *Ecology and Noosperology*, 20(1-2), 115–120. (In Ukrainian)  
[Google Scholar](#)
- Tsaryk, J., Kyyak, V., Dmytrakh, R., & Bilonoha, V. (2004). Generative reproduction of plant populations of the Carpathian highlands as a sign of their viability. *Visnyk of Lviv University. Biological Series*, 36, 50–56. (In Ukrainian)  
[Google Scholar](#)
- Woolfit, M. (2009). Effective population size and the rate and pattern of nucleotide substitutions. *Biology Letters*, 5(3), 417–420. doi:10.1098/rsbl.2009.0155  
[Crossref](#) • [PubMed](#) • [PMC](#) • [Google Scholar](#)
- Zlobin, Yu. A. (Ed.), Sklyar, V. G., Klymenko, G. O. (2022). *Bioloɦiia ta ekoloɦiia fitopopuliacii [Biology and ecology of phytoperulations]*. Sumy: Universytetska knyha. (In Ukrainian)

---

## SPATIAL AND FUNCTIONAL STRUCTURE OF THE POPULATION AREA IN PLANTS – THE NEED FOR DIFFERENTIATION

**Volodymyr Kyyak, Volodymyr Bilonoha, Natalia Kyyak**

*Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine  
4 Kozelnytska St., Lviv 79026, Ukraine*

Considering the population as a homogeneous phenomenon in the process of studying its demography devalues the principle of systemic analysis. Therefore, there is a need to improve methods for identifying intra-population components and clarifying their role in the functioning of the population. This article is devoted to detailing the spatial (and demographic) structure of the population.

Within the area occupied by the population, it is necessary to differentiate components that differ significantly in terms of both environmental conditions and population characteristics. Structuring of the population area is proposed in accordance with localization of different functional groups. Namely, it is proposed to distinguish the potential, total, realized, effective and regeneration areas of the population.

The **potential** area refers to the part of the territory with favorable ecological and phytocenotic conditions for the existence of the population. It includes the surrounding territory, which is potentially suitable for colonization. The **total** area of the population spans the territory within the boundaries of which its individuals of different age states are distributed. The **realized** area is the total area occupied by population loci and population individuals. It does not include significant unoccupied spaces between loci and individuals. The **effective** area is part of the territory where reproductive plants are located. The **regenerative** area refers to the part of the territory where seed sprouts exist and develop to the state of adult reproductive plants.

Effective and regenerative areas are of particular importance for preserving rare perennial plant species in nature. They differ significantly in their conditions and volumes from the total and realized areas. Besides, they are mostly concentrated locally, not distributed over the entire population area.

Differentiation of the structure of the population area into individual components is, in our opinion, a promising methodical approach to ecological research. It is important to differentiate the accounting of various structural components of the population area during population monitoring.

**Keywords:** plant populations, spatial structure, research methods

Received / Одержано  
15 June, 2023

Revision / Доопрацьовано  
13 October, 2023

Accepted / Прийнято  
15 December, 2023

Published / Опубліковано  
19 December, 2023