



УДК 574.3

## ПОПУЛЯЦІЙНА ЕКОЛОГІЯ – ЗДОБУТКИ Й ПЕРСПЕКТИВИ\*

**Й. В. Царик**

*Львівський національний університет імені Івана Франка  
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна  
e-mail: zoomus@franco.lviv.ua*

У статті наведено історію становлення популяційних досліджень в Україні, визначено три головні напрями вивчення популяцій: еколого-генетичний, цено-тичний і географічний, подано визначення термінів стратегія, життєздатність, самовідновлення, виділено три типи внутрішньопопуляційного різноманіття і вказано на їхній зв'язок із адаптаційним потенціалом популяції. Звернуто увагу на недостатнє вивчення популяцій гетеротрофних організмів і встановлено пріоритети подальших досліджень.

**Ключові слова:** ценопопуляції, природно-історична популяція, стратегія популяцій, життєздатність, самовідновлення, адаптивний потенціал, внутрішньопопуляційне різноманіття.

### ВСТУП

Дослідження популяцій рослин і тварин набули широкого розмаху в різних країнах світу, про що свідчать численні публікації журнальних статей та монографій [1, 4–7, 17, 57, 58].

Зацікавленість дослідників популяціями різних груп організмів зумовлена тим, що вона (популяція) є одним із рівнів організації живого як цілісного явища, елементарною одиницею еволюції та компонентом екосистем, через який проходить потік хімічних елементів і енергії та відбувається їхня трансформація.

Вивчення популяцій належить до сфери зацікавленості популяційної біології – комплексної науки, методи дослідження якої спрямовані на розкриття структури виду, видоутворення та еволюції. У межах популяційної біології виділяють популяційну генетику, завдання якої – встановити характер і способи передачі спадкової інформації з покоління в покоління та її зміну під впливом ендегенних і екзогенних чинників. Крім цього, завдяки досягненням популяційної генетики можна краще пізнати механізми адаптації та спеціалізації, вона є складовою частиною синтетичної теорії еволюції.

\* В основу статті покладено матеріали, виголошені на пленарному засіданні XIII з'їзду Українського ботанічного товариства (Львів, 19–23 вересня 2011 року).

Популяційна екологія – розділ популяційної біології, який виділився в самостійний науковий напрям завдяки популяційному підходу до вивчення екосистем. Популяційна екологія вивчає динаміку популяційних процесів у взаємозв'язку із дією всієї сукупності абіотичних і біотичних факторів середовища [8].

Власне популяційна біологія відіграла першорядну роль у створенні синтетичної теорії еволюції, показавши значення в еволюційних процесах багатьох факторів [26].

Серед важливих проблем популяційної біології однією із найголовніших є проблема виду. В систематиці організмів користуються типологічною концепцією, згідно з якою критерієм виду є морфологічна подібність організмів, і біологічною, яка визнає реальність і генетичну інтегрованість видів, що мають єдину генетичну програму, вироблену в процесі еволюції. Згідно з біологічною концепцією, вид уявляється репродуктивним угрупованням особин із багатьма механізмами сприяння розмноженню, екологічною одиницею, особини якої взаємодіють між собою та з особинами інших видів і генетичною системою з великим і взаємопов'язаним генофондом.

У своїй роботі ми дотримуємося біологічної концепції виду, згідно з якою вид – система популяцій. У літературі існує багато тлумачень терміна „популяція”, що пояснюється як особливостями популяційної організації видів різних систематичних груп, так і цілями досліджень. Зараз можна виділити принаймні три головні напрями дослідження популяції, які різняться за цілями, об'єктами й методами: 1) **еколого-генетичний**, який охоплює екологічну та генетичну структури популяцій, об'єкт досліджень – природно-історична популяція як одиниця біологічного виду, методи – екологічні й генетичні; 2) **фітоценологічний**, який вивчає роль популяцій у структурі фітоценозів, об'єкт досліджень – ценопопуляція як компонент угруповання, методи досліджень – фітоценологічні й морфологічні; 3) **географічний**, за допомогою якого досліджується поширення географічних рас, ототожнюваних із популяціями, та їхні ритмологічні реакції залежно від умов рельєфу, методи – географічні [28, 29].

На нашу думку, найбільш вдала дефініція популяції еколого-генетичного напрямку дана О. В. Яблоковим та А. Г. Юсуфовим [57]: „*Популяція – це мінімальна самовідновна група особин одного виду, яка протягом еволюційно тривалого часу населяє певний простір, утворює самостійну генетичну систему і формує власний гіперпростір*”. Таке розуміння популяції виникло відносно недавно, в ньому поєднано екологічний і генетичний підходи до її вивчення. Природно-історична популяція уявляється як біологічна система, яка як цілісність реагує на дію зовнішніх факторів, завдяки ізоляції (не абсолютній) незалежна від інших популяцій виду й поліморфна за віком особин, статевою структурою, морфологічними, фізіологічними особливостями та іншими популяційними параметрами [27, 36]. Багатогранністю природно-історичних популяцій пояснюється різноманітність підходів до їх вивчення.

Вибір природно-історичної популяції як об'єкта досліджень жодною мірою не заперечує доцільності виділяти інші категорії популяцій для різних наук: фітоценології, флористики, ботанічної та зоологічної географії тощо.

Поряд із тим, доцільно взяти до уваги, що природно-історична популяція як продукт довгого історичного розвитку є одиницею охорони, експлуатації та моніторингу стану видів і екосистем.

Вибір природно-історичної популяції як об'єкта досліджень пов'язаний із певними труднощами, котрі зумовлені встановленням ізоляційних бар'єрів, віддалі перенесення життєздатного пилку, насіння, репродуктивних зачатків тощо. Це дещо легше зробити для рослин, важче для тварин, які мають здатність переміщуватися на великі віддалі, мати великі репродуктивні ареали. Встановленню меж природно-історичних популяцій для тварин можуть допомогти морфологічний і генетичні аналізи. Зараз переважна більшість зоологів користуються поняттям „популяції” як групи особин на певній території [32, 39].

Метою даної роботи є узагальнити дані, які стосуються вивчення популяцій рослин і тварин, звернути увагу на теоретичні підходи щодо розв'язання таких важливих питань організації та функціонування групи особин, як структура, стратегія, внутрішньо- і міжпопуляційне різноманіття; життєздатність, і вказати на перспективи вивчення популяцій.

## 1. ПОПУЛЯЦІЙНІ ДОСЛІДЖЕННЯ В УКРАЇНІ

Інтенсивні популяційні дослідження різних видів рослин та деяких груп тварин беруть свій початок із 70-х років минулого століття, коли завдяки ініціативі професора К. А. Малиновського у Львівському відділенні Інституту ботаніки імені М. Г. Холодного НАН України (нині Інститут екології Карпат НАН України) у відділі експериментальної екології (нині популяційної екології) розпочали вивчати в районі Українських Карпат структуру ценопопуляцій низки видів рослин [14, 21–23] та популяцій гризунів [39]. Об'єктом досліджень була обрана ценопопуляція – група особин одного виду в межах фітоценозу. Цей напрям досліджень інтенсивно розвивали і розвивають російські вчені школи Работнова-Уранова [41, 55].

### 1.1. Ценопопуляційні дослідження

Завданням вивчення ценопопуляції було встановити їх роль у структурі й продуктивності фітоценозів, а також структуру й динамічні процеси в самих популяціях. Вивчали як окремі ценопопуляції різних видів рослин (*Lurula sylvatica*, *Saldonella hungarica*, *Rumex alpinus*, *Vaccinium myrtillus*, *Rhododendron kotschyi*, *Pinus mugo* та інші), так і ценопопуляційний склад лісових, чагарникових, чагарничкових, трав'яних фітоценозів у висотному діапазоні 1340–2061 м н.р.м. Останній підхід до вивчення фітоценозів показав, що на його основі можна отримати дані щодо ролі окремих ценопопуляцій в угрупованні, у формуванні їхньої структури, просторово-часової організації, вікових і локальних змін, реакцій на дію ендегенних й екзогенних чинників, стійкості, стабільності, прогнозувати майбутнє, розкрити механізми формування ценозів під час первинних сукцесій, дегресивних і демуаційних змін [45] та оцінити їх середовищеві роль [54].

Було з'ясовано, що на основі уявлень про стратегію видів, їхній взаємний вплив можна в межах фітоценозу виділити чотири функціональні групи ценопопуляцій: провідну; стабілізуючу; доповнюючу і випадкову [15]. У кожній із цих груп об'єднані ценопопуляції видів, які мають подібні стратегії, вплив на середовище і взаємовідношення із іншими видами (спряженість). Найменша за чисельністю ценопопуляцій провідна група (3–5%) від кількості ценопопуляцій фітоценозу, стабілізуюча становить 20–25%, доповнююча численна (65–75%), а випадкова – навпаки, нечисленна (1–5%). Незважаючи на перспективність цього підходу щодо

вивчення фітоценозів, він зараз не розвивається. Можливо, причина криється в тому, що такі дослідження є довготривалими й стаціонарними, а це потребує значних фінансових затрат. У межах цього напряму також було обґрунтоване уявлення про консортивну структуру автотрофного блоку (фітоценозу) біогеоценозів як функціональну сукупність консорцій ценопопуляцій едифікаторних, субедифікаторних і асектаторних видів [52]. У межах цього етапу досліджень також були встановлені нові хромосомні числа багатьох високогірних видів рослин [35]. Зараз ценопопуляційні дослідження видів рослин проводять вчені школи Ю. А. Злобіна [17], В. І. Парпана [34], Я. П. Дідуха [8, 9] та багатьох інших. Цей напрям досліджень продовжується в Росії [19], Польщі [58] та інших країнах.

## 1.2. Вивчення природно-історичних популяцій

На початку 80-х років співробітниками відділу популяційної екології як об'єкт досліджень була вибрана природно-історична популяція [28–30] рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин.

На першому етапі досліджень основну увагу було зосереджено на вивченні структури природно-історичних популяцій, меж амфімітичних популяцій, територіального поширення, зміни їхньої структури та стратегії під впливом антропогенних чинників [44]. Межі популяцій встановлювали на основі вивчення фенологічних особливостей генерування рослин, радіусів репродуктивної активності, які виявляли за віддаллю перенесення діаспор, пилку, наявністю географічних бар'єрів, які перешкоджають обміну генетичним матеріалом [12, 27, 30, 49].

На основі проведених досліджень була виявлена суттєва різниця між обсягами ценотичних і амфімітичних популяцій, підтверджені зроблені раніше висновки про невеликі відстані перенесення життєздатного пилку ентомо- і анемофільних видів рослин, незначні віддалі рознесення насіння. На основі характеру ареалу популяцій були виділені два їхні типи: континуальні й ізольовані. Останні поділяються на лінійні (поширені за градієнтом умов, наприклад, по берегах рік, потоків, доріг тощо), локальні й диз'юнктивні. Локальні популяції розділені середовищними та просторовими бар'єрами, є компонентами окремих фітоценозів і за обсягом можуть дорівнювати ценопопуляції. Переважно це популяції рідкісних видів, які ростуть на вершинах гір, виходах скель, болотах, а також є компонентами „замкнутих ценозів” (*Primula minima*, *Rodiola rosea* тощо).

Диз'юнктивні популяції близькі за обсягами, але розділені між собою віддальми географічного масштабу (*Linnaea borealis*, *Dryas octopetala* та інші). Як розвиток уявлень про просторові типи популяцій В. Г. Кияк [20] розробляє уявлення про малі за чисельністю особин і обсягом популяції рослин. Вони можуть належати до локальних або диз'юнктивних. Вивчена структура та функціонування малих популяцій 49 видів судинних рослин, які належать до 34 родів, 15 родин, більшість із них є елементами монтанної й альпійської флори Карпат. Розв'язання проблеми існування в мінливих умовах малих популяцій має загальнобіологічне значення, адже „зародження” популяції та її „смерть” відбувається у фазі малої популяції.

Розроблено уявлення про стратегію популяції як складової стратегії життя виду (R, K, S; r-k). Стратегія виду – це стратегії його популяцій. Згідно з нашим визначенням, стратегія популяцій – це сукупність пристосувань, рис і властивостей,

які проявляються у процесі реалізації генотипів особин у мінливих умовах біотичного й антропогенного середовища та забезпечують її тривале існування, можливість захоплювати вільні екологічні ніші, переносити стрес і відновлювати свою структуру й функції [43, 48]. Як для видів, так і для популяцій виділяють три типи первинних стратегій: S – стрес толерантний; K – конкурентний і R – рудеральний. Кожному із типів відповідає свій набір індивідуальних і групових ознак. Крім первинних типів стратегій, для популяції характерні також вторинні, які представлені комбінацією ознак різних первинних типів (K–S–R; K–S; S–R тощо). Диференційні ознаки стратегії популяцій на рівні особин і груп детально представила О. В. Смирнова [42]. На рівні особин такими ознаками є:

1. Тип і час повних і скорочених онтогенезів і типів відновлення.
2. Темпи розвитку.
3. Здатність переходити у стан вторинного спокою та квазісенільний стан.
4. Типи вегетативного розмноження й розростання, швидкість захоплення території.
5. Час утримання території.
6. Репродуктивна здатність.
7. Біомаса, об'ємна біомаса, середньорічний приріст біомаси.
8. Площа листової поверхні, її ККД.
9. Інтенсивність фізіологічних процесів: асиміляція, транспірація, поглинальна здатність коріння.
10. Час та інтенсивність росту нових утворень у підземній і надземній частинах.
11. Лабільність життєвої форми.

На рівні популяції:

- а) структура й розвиток клонів;
- б) запас діаспор у ґрунті;
- в) тип самопідтримання;
- г) тип вікової та просторової структур;
- д) максимальна екологічна щільність.

Власне диференційні ознаки популяцій є індикаторами їх стану. Здатність популяцій набувати ознак вторинних типів стратегій забезпечує їхній адаптаційний потенціал до мінливих умов середовища.

На основі досліджень популяцій, їхніх стратегій було виділено 408 видів квіткових рослин Українських Карпат, які з тих чи інших причин потребують ефективною охорони [31]. У цій роботі вперше для видів було подано дані щодо типів популяцій за ареалом (ізолювані, континуальні), віковою структурою (неповночленні, повночленні) і стратегією та вказано шляхи їх охорони.

У подальшому значна увага була зосереджена на дослідженнях внутрішнього і міжпопуляційного різноманіття видів. Виділено три типи внутрішньопопуляційного різноманіття: індивідуальне, групове й динамічне. Індивідуальне різноманіття – різноманіття особин за віком, метричними параметрами, життєвістю тощо, групове – за вертикальною, горизонтальною, віковою, статевою структурою: динамічне – за динамікою чисельності, смертністю особин, структури популяцій. Встановлено, що для популяцій рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин властивий високий ступінь індивідуального, групового й динамічного різноманіття. Доведено, що вплив антропогенних чинників призводить у більшості

випадків до втрати внутрішньопопуляційного різноманіття, а зміна окремих природних факторів середовища може призвести до збільшення гетерогенності популяції. Встановлено, що гетерогенність популяції як за структурним, так і за динамічним різноманіттям тісно пов'язана з її адаптаційним потенціалом [37, 46].

Популяції видів, які ростуть в умовах високогір'я, перебувають у більш-менш постійних умовах, і їхня гетерогенність забезпечує їм здатність до адаптації, а відтак – динамічну рівновагу в часі. В умовах антропогенного впливу (випасу тварин, нерегульованої рекреації тощо) адаптаційний потенціал ізольованих популяцій (локальних, диз'юнктивних, малих) не забезпечує їхнього існування в часі (Кияк, 2009). Що стосується адаптаційного потенціалу континуальних популяцій, то він забезпечується адаптаційним потенціалом їхніх субпопуляцій (Царик, 2004).

Розроблено уявлення про життєздатну популяцію як подальший розвиток концепції про мінімальну життєздатну популяцію (МЖП) [11].

У нашому розумінні життєздатність популяції – це інтегральний ефект основних популяційних функцій – оновлення (циклічності), утримання території й експансії (розселення) та збереження еволюційних перспектив [13, 16].

Серед найбільш інформативних індивідуальних параметрів життєздатності популяцій є онтоморфогенез, репродуктивна активність особин різної життєвості, насіннева продуктивність, анатомоморфологічні, алометричні (репродуктивне зусилля) та ритмологічні ознаки.

На рівні групи показниками життєвості популяцій є їхня демографічна, статева, фенетична, просторова та віталітетна структури, які визначають характер самопідтримання популяцій (вегетативний, генеративний, комбінований), темпи оновлення поколінь, ефективні дистанції розселення спадкової інформації, адаптаційний потенціал тощо.

Механізми, які забезпечують життєздатність популяцій, спрямовані на підтримання докритичного рівня внутрішньопопуляційного різноманіття їх системотворчих елементів. Необхідно відзначити й те, що існують приклади, коли життєздатні популяції мають відносно низькі показники чисельності особин, активності насінневого й вегетативного поновлення, біомаси особин тощо.

Слід вказати, що термін життєздатність популяції доцільно застосовувати для природно-історичних популяцій, тобто тих, які мають ознаки елементарної еволюційної одиниці. Для груп популяційного рангу, для яких невідома еволюційна перспектива, доцільно застосовувати термін життєвість, який означає стан популяції в конкретний момент часу. Цей напрям інтенсивно розвиває в Україні Ю. А. Злобін [18].

Життєздатність популяції не може бути високою або низькою, вона або є, або її немає. Якщо для популяції відсутня еволюційна перспектива, то про її життєздатність немає сенсу вести мову, але можна говорити про високу її життєвість у конкретний момент часу.

Для популяцій багатьох видів їхня життєздатність, життєвість (про це мова йтиме нижче) зумовлена взаємовідносинами із гетеротрофними організмами, які беруть участь у репродукції їхніх особин. Особини популяції взагалі є детермінантами індивідуальних і популяційних консорцій. Для багатьох рідкісних видів рослин важливим є форетичний зв'язок, завдяки якому здійснюється перенесення пилку, а відтак запліднення ентомофільних рослин, поширення насіння (зоохорія). Відсутність комах-запилювачів негативно впливає на репродукцію насіння,

а відтак на насіннєве поновлення, що врешті-решт може призвести до вимирання популяції. У зв'язку з тим, що взаємовідносини між автотрофними й гетеротрофними організмами в багатьох випадках є облігатними, то зникнення оселищ популяцій окремих видів тварин або їхнє руйнування суттєво впливає на життєздатність популяцій рослин [38, 47, 53].

Встановлено, що радіуси активності опилювачів (джмелів) у межах популяції сягають 300 м за напрямком переважаючого вітру і 150 м проти вітру від місця мічення опилювачів [49].

З'ясовано, що масштабне відновлення корінної рослинності на місці вторинних угруповань унаслідок заповідання або занепаду традиційних форм землекористування (випас тварин, косіння) по-різному впливає на життєздатність популяцій різних груп рідкісних видів рослин. Так, для представників високотрав'я ці зміни не загрожують життєздатності їхніх популяцій, а для видів лук, навпаки, умови для їхнього життя стають несприятливими [24]. Залежно від умов середовища змінюється статева структура популяції. Так, зі збільшенням висоти над рівнем моря в популяції *Valeriana simplicifolia* зростає частка чоловічих особин, порівняно з передгірськими районами; статева структура популяцій суттєво залежить від характеру оселища та його змін [10].

Розпочаті дослідження механізмів самовідновлення популяцій рідкісних, ендемічних і реліктових видів високогірних екосистем та факторів загрози в умовах антропопресії.

Під терміном самовідновлення популяції ми розуміємо її здатність у мінливих умовах середовища, без втручання людини, відновлювати свою основну функцію – зміну поколінь. Поряд із цим терміном ми користуємося поняттями: самопідтримання (здатність групи особин зберігати структурну функціональну організацію в конкретному часі) і самовідтворення (відтворення своєї структури й функції після порушень). Термін самовідновлення доцільно застосовувати лиш у тому випадку, коли досліджуємо природно-історичну популяцію.

Слід мати на увазі також те, що континуальні природно-історичні популяції сформовані із популяційних локусів, яким притаманна специфічна динаміка чисельності, вікова й статева структури, а обмін генетичним матеріалом між ними відбувається за естафетним принципом. Власне, для цілої популяції доцільно застосовувати термін **самовідновлення**, а для популяційних локусів: **самопідтримання, самовідтворення**.

Складна також просторова структура метапопуляції – популяції часткових популяцій [51]. Переважно всі метапопуляції є природно-історичними популяціями, яким властива суттєва динаміка ареалу, а також внутрішньої просторової організації (вимирання одних часткових популяцій, колонізація нових місць особинами).

Основою самовідновлення популяцій є поліваріантність онтогенезу їхніх особин, здатність до утворення життєздатного насіння, формування якого залежить від наявності опилювачів, ураження насіння патогенними мікроорганізмами тощо, проростання насіння, формування із нього в подальшому генеративних особин, які утворюють нове насіння, і т.п. Уся ця сукупність чинників реалізується на рівні групи особин, яка як ціле реагує на зміни ценотичних, едафічних, кліматичних і антропоічних чинників.

У високогір'ї Українських Карпат зараз домінуючим антропогенним чинником є нерегульована рекреація та заготівля ягід чорниці, брусниці. Надмірний випас тварин трапляється зараз досить рідко.

**Самовідновлення популяцій.** Механізми самовідновлення популяцій значною мірою обумовлені біоморфою виду. Так, самовідновлення популяцій переважно моноцентричних видів біоморф детермінується генеративним розмноженням особин, що стосується популяцій видів явно- і неявнополіцентричних біоморф, то ця здатність досягається завдяки комбінації механізмів самопідтримання (вегетативне розмноження) та самовідтворення, з подальшою появою генеративного потомства. Усе це дає підстави зробити припущення, що популяції апоміктів і видів явнополіцентричних біоморф можуть існувати на конкретній території протягом багатьох років без зміни поколінь [2, 41].

Що стосується механізмів самовідновлення популяцій тварин, то завдяки активній здатності переміщатися в просторі, у молодих особин з'являється шанс уникнути крайніх екстремальних умов для їхнього розвитку [33, 37].

Ведуться дослідження над встановленням параметрів популяції, які можуть бути індикаторами стану консортивних, парцелярних, біогеоценозних, ландшафтних, біомних та інших екосистем [50].

На відміну від видів рослин, популяційну організацію тварин в Україні досліджують фрагментарно, хоча у світі цей напрям є пріоритетним [56].

Фундаментальні дослідження екології популяцій гризунів у західному регіоні України провів М. П. Рудишин [39]. Ним були вивчені морфологічні особливості особин популяцій гризунів та їхні адаптації до гірських і рівнинних умов життя; встановлена вікова, статева, просторова структура популяцій стенотопних, евритопних і синантропних видів, досліджено динаміку чисельності особин у природних і антропогеннозмінених умовах, розроблений системний підхід щодо управління популяціями.

Усього було досліджено 32 види гризунів і встановлено їхнє функціональне значення в екосистемах та участь у консорціях.

## 2. ПЕРСПЕКТИВИ ПОПУЛЯЦІЙНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ

На подальшу увагу заслуговують дослідження популяційної організації рідкісних, реліктових, ендемічних і широкопоширених видів рослин і тварин з метою виявлення їхніх еволюційних перспектив у мінливих умовах природного й антропогеннозміненого середовища на фоні глобальних змін клімату.

Надзвичайно актуальними є дослідження структурно-функціональної організації популяцій із залученням каріологічних і генетичних методів з метою встановлення їхніх меж, перспектив розвитку еволюції та самовідновлення, адже відомо, що природно-історична популяція є одиницею еволюції, охорони й експлуатації.

Потребує подальшого розвитку вивчення функціонування популяцій в екотонах і антропогеннотрансформованому середовищі, взаємозв'язків між популяціями автотрофних і гетеротрофних організмів, наслідків фрагментації та метапопуляційної організації, ролі у функціонуванні угруповань тощо.

Не менш важливими є популяційні дослідження з метою отримання даних, які можна використати під час розроблення науковообґрунтованих природо-



ощадливих методів експлуатації, охорони, відтворення, реінтродукції та інтродукції популяцій і видів.

Пильної уваги заслуговують популяційні дослідження з метою встановлення диференційних та інтегральних параметрів популяцій, які можуть бути використані під час організації моніторингу стану екосистем, окремих видів і змін середовища (біотичного, абіотичного).

Як традиційні, так і перспективні дослідження популяцій – систем надорганізмового рівня – дають змогу отримати дані, які поглиблюють теоретичні засади системології, розкривають суть такого фундаментального явища живих систем, як стійкість і стабільність, окрім цього, є фактичним підґрунтям для математичного моделювання функціонування багатокomпонентних систем у мінливому середовищі та розроблення ефективних методів збереження, інтродукції, реінтродукції й експлуатації біотичних компонентів екосистем.

1. Аяла Ф. **Введение в популяционную и эволюционную генетику**. Москва: Мир, 1984. 230 с.
2. Білонога В.М. Типи самопідтримання популяцій вегетативно-рухливих видів рослин. **Життєздатність популяцій рослин високогір'я Українських Карпат**. Львів: Меркатор, 2009. С. 102–109.
3. **Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат** / за ред. М. А. Голубця, К. А. Малиновського. Львів: Поллі, 2004. 198 с.
4. Гиляров А.М. **Популяционная экология**. Москва: МГУ, 1990. 190 с.
5. Грант В. **Видообразование у растений**. Москва: Мир, 1984. 528 с.
6. Грант В. Проблемы генетического потока в географическом масштабе. **Журн. общ. биологии**, 1985; 46(1): 20–31.
7. Грант В. **Эволюция организмов**. Москва: Мир, 1980. 407 с.
8. Дідух Я.П. **Популяційна екологія**. Київ: Фітосоціоцентр, 1988. С. 199.
9. Дідух Я.П. Теоретичні аспекти вивчення флористичної різноманітності. **Укр. бот. журн**, 1999; 56(6) 574–580.
10. Дмитрах Р.Г. Популяції різностатевих видів. **Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат** / за ред. М. А. Голубця, К. А. Малиновського. Львів: Поллі, 2004. 198 с.
11. **Жизнеспособность популяций**. Природоохранные аспекты / под ред. М.Сулея. Москва: Мир, 1989. 223 с.
12. Жиляев Г.Г. Вплив поширення пилку на формування границь популяцій. **Структура високогірних фітоценозів Українських Карпат**. Київ: Наук. думка, 1993. С. 132–140.
13. Жиляев Г.Г. **Жизнеспособность популяций растений**. Львов: ДПМНАУ, 2005. 304 с.
14. Жиляев Г.Г. **Ценопопуляции травянистых многолетников в первичных и вторичных биогеоценозах Черногоры**: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Днепропетровск, 1981. 26 с.
15. Жиляев Г.Г., Царик Й.В. Структурно-функціональна організація фітоценозів Карпат. **Структура високогірних фітоценозів Українських Карпат**. Київ: Наук. думка, 1987. С. 39–49.
16. **Життєздатність популяцій рослин високогір'я Українських Карпат** / за ред. Й.Царика. Львів: Меркатор, 2009. 172 с.
17. Злобін Ю.А. **Основи екології**. Київ: Лібра, 1998. 248 с.
18. Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений. **Бот. журнал**, 1998; 74(6) 769–784.

19. *Ильина В.И.* Исследования ценологических популяций растений (фитопопуляций) в Самарской области. **Самарская лука: проблемы региональной и глобальной экологии**, 2010; 19(3): 99–121.
20. *Кияк В.Г.* **Малі популяції рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат: структура, стратегія і життєздатність**: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. Дніпропетровськ, 2009. 38 с.
21. *Кияк В.Г.* **Структура ценопопуляцій рослин в альпійських сообществах Карпат**: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Днепропетровск, 1989. 16 с.
22. *Климишин А.С.* **Сравнительная характеристика ценопопуляций *Lurula sylvatica* (Huds) Gaudin в биогеоценозах Карпат**: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Днепропетровск, 1987. 24 с.
23. *Кобив Ю.И.* **Структурно-функциональная организация щавельников Украинских Карпат**: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Днепропетровск, 1988. 16 с.
24. *Кобив Ю., Кобив В.* Біологічні особливості видів і життєздатність їхніх популяцій. **Життєздатність популяцій рослин високогір'я Українських Карпат** / за ред. Й. Царика. Львів: Меркатор, 2009. С. 23–52.
25. *Коржинський Я.В.* Способи і ефективність розселення плодів і насіння рослин фітоценозів Карпат. **Структура високогірних фітоценозів Українських Карпат** / за ред. К. А. Малиновського. Київ: Наук. думка, 1983. С. 124–132.
26. *Майр Э.* **Популяции, виды и эволюция**. Москва: Мир, 1979. С. 460.
27. *Малиновський К.А.* Популяційна біологія рослин: її цілі, завдання і методи. **Укр. бот. журнал**, 1989; 43(4): 5–12.
28. *Малиновський К.А., Царик Й.В.* Проблема вивчення й охорони популяцій рідкісних видів флори Українських Карпат. **Укр. бот. журнал**, 1990; 48(3): 13–21.
29. *Малиновський К.А., Царик Й.В.* Роль популяційної біології в ботанічному ресурсознавстві. **Укр. бот. журнал**, 1993; 50(5): 5–12.
30. *Малиновський К.А., Царик Й.В., Жиляев Г.Г.* О границах природных популяций растений. **Журн. общ. биологии**, 1988; 49(WI): 46–57.
31. *Малиновський К.А., Царик Й.В., Кияк В.Г., Нестерук Ю.Й.* **Список рідкісних ендемічних, реліктових і погранично-ареальних видів рослин Українських Карпат**. Львів: Простір М, 2002. 78 с.
32. *Межжерин В.А., Емельянов И.Г., Михалевич О.А.* **Комплексные подходы изучения популяций мелких млекопитающих**. Киев: Наук. думка, 1991. 204 с.
33. *Микитчак Т.Г.* **Структурна організація й збереження зоомікроценозів водних екосистем Чорногори (Українські Карпати)**: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Дніпропетровськ, 2005. 20 с.
34. *Парпан В.І.* Наукові напрямки, здобутки Українського науково-дослідного Інституту імені П. С. Пастернака. **Лісівнича академія наук. Наукові праці**, 2005; 4: 8–13.
35. *Пашук Х.Г.* Хромосомные числа видов растений Черногоры. **Ботан. журнал**, 1987; 72(8): 125–131.
36. *Пірко Я.В.* **Популяційно-генетична мінливість трьох видів роду *Pinus* L. в Українських Карпатах і Розточчі**: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ, 2000. 20 с.
37. *Решетило О.С.* **Екологічні особливості та структура популяцій кумок (*Bombina*) в регіоні Українських Карпат**: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Дніпропетровськ, 2001. 19 с.
38. *Решетило О., Микитчак Т.* Роль консортивних зв'язків у забезпеченні життєздатності популяцій. **Життєздатність популяцій рослин високогір'я Українських Карпат** / за ред. Й. Царика. Львів: Меркатор, 2009. С. 133–149.
39. *Рудишин М.П.* **Екологія популяцій гризунів західного регіону України**: автореф. дис. ... д-ра біол. наук. Дніпропетровськ, 1998. 42 с.
40. *Сичак Н.М.* Життєздатність популяцій апоміктів (на прикладі роду *Alchemilla* L.). **Життєздатність популяцій рослин високогір'я Українських Карпат** / за ред. Й. В. Царика. Львів: Меркатор, 2009. С. 52–62.

41. *Смирнова О.В.* Динамика ценопопуляції трав'янистих рослин широколистяних лісів Європейської частини СРСР. **Динамика ценопопуляцій рослин**. Москва: Наука, 1985: С. 23–36.
42. *Смирнова О.В.* **Структура трав'яного покриву широколистяних лісів**. Москва: Наука, 1987. 206 с.
43. **Стратегія популяцій рослин у природних і антропогеннозмінених екосистемах Карпат** / за ред. М. Голубця, Й. Царика. Львів: Євросвіт, 2001. 160 с.
44. **Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат** / за ред. К. Малиновського. Київ: Наук. думка. 1998. 173 с.
45. *Царик Й.В.* **Популяційна структура високогірних спільнот Карпат**: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. Дніпропетровськ, 1991. 43 с.
46. *Царик Й.В.* Взаємозв'язок між внутрішньопопуляційним різноманіттям та адаптаційним потенціалом. **Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин в Українських Карпатах** / за ред. М. А. Голубця, К. А. Малиновського. Львів: Поллі, 2004. С. 156–159.
47. *Царик Й.В.* Консорція і збереження біологічного різноманіття. **Праці НТШ**, 2001; 7: 13–18.
48. *Царик Й.В.* Уявлення про стратегію популяцій рослин. **Стратегія популяцій рослин у природних і антропогеннозмінених екосистемах Карпат** / за ред. М. Голубця, Й. Царика. Львів: Євросвіт, 2001. С. 25–41.
49. *Царик Й.В., Жиляев Г.Г., Марфенина О.Е.* Роль консортів в розмноженні рослин високогір'я. **Екологія**, 1988; 3: 19–23.
50. *Царик Й.В., Кагало О.О.* Моніторинг стану популяцій рідкісних і зникаючих видів рослин на природоохоронних територіях. **Стан біорізноманіття Шацького національного природного парку**: Матеріали конф. Шацьк, 8–11 вересня 2011 року. Львів: Сполом, 2011. С. 105–107.
51. *Царик Й.В., Кияк В.Г.* Метапопуляційна структура видів рослин високогір'я Карпат. **Екологія і ноосферологія**, 2005; 18(1–2): 5–12.
52. *Царик Й.В., Малиновський К.А.* Популяційно-консортивний аналіз біогеоценозів. **Журн. общ. биологии**, 1988; 49(4): 455–463.
53. *Царик Й.В., Царик І.Й.* Консорція як загальнобіологічне явище. **Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол.**, 2002; 28: 163–169.
54. *Цейтлер М.Й.* **Відновлення рослинного покриву і зміни ценопопуляцій трав'яних рослин на нафтозабруднених територіях Бориславського нафтового родовища**: автореф. дис. ... канд. біол. наук. Дніпропетровськ, 2001. 16 с.
55. **Ценопопуляції рослин (основні поняття і структура)**. Москва: Наука, 1976. 227 с.
56. *Яблоков А.В.* **Популяційна екологія**. Москва: МГУ, 1990. 190 с.
57. *Яблоков А.В., Юсуфов А.Г.* **Еволюційне учиння**. Москва: Вышш. шк., 1989. 335 с.
58. *Falinska K.* **Ekologia roślin**. Warszawa: Wydawnictwo Naukowe IWN, 1997. 451 s.

---

## THE ACHIEVEMENTS AND PERSPECTIVES OF POPULATION ECOLOGY

**Y. V. Tsaryk**

*Ivan Franko National University of Lviv, 4, Hrushevskiyi St., Lviv 79005, Ukraine  
e-mail: zoomus@franco.lviv.ua*

The history of development of population studies in Ukraine is presented. Three main lines of population investigations, in particular eco-genetic, coenotic and geographic are noted. Such terms as „strategy”, „viability” and „self-renovation” are defined.

Three types of intra-population diversity and their connection to adaptive potential of the population are pointed out. Insufficient studies of populations of heterotrophic organisms, as well as further research priorities are emphasized.

**Keywords:** coenopopulation, naturalistic population, population strategy, viability, self-renovation, adaptive potential, intra-population diversity.

## ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ – ДОСТИЖЕНИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ

**И. В. Царук**

*Львовский национальный университет имени Ивана Франко  
ул. Грушевского, 4, Львов 79005, Украина  
e-mail: zoomus@franco.lviv.ua*

В статье изложена история популяционных исследований в Украине, выделены три главных направления изучения популяций: эколого-генетический, ценопопуляционный и географический, приведены определения терминов стратегия, жизнеспособность, самовозобновление, указана их связь с адаптационным потенциалом популяции. Обращено внимание на недостаточную изученность популяции гетеротрофных организмов, выделены приоритеты дальнейших исследований.

**Ключевые слова:** ценопопуляция, природно-историческая популяция, жизнеспособность, самовозобновление, адаптационный потенциал, внутривидовое разнообразие.

Одержано: 6.12.2011