
THEORETICAL ISSUES OF ECOLOGY AND BIOGEOCENOLOGY



Y. V. Tsaryk

Dr. Sci. (Biol.), Professor

UDK 581.9 (477.8)

*Institute of Ecology of the Carpathians of NAS
of Ukraine, Lviv, Ukraine,
e-mail: zoomus@franko.lviv.ua*

POPULATION APPROACH TO THE SOLVING OF ACTUAL PROBLEMS OF ECOSYSTEM FUNCTIONING AND BIODIVERSITY CONSERVATION

Abstract. This work is dedicated to the adoption of population approach during the research of functions of biogeocoenotic systems under the changeable environmental conditions. It is proposed also to use consortive analysis in addition to the population approach with the purpose of selection of markers which can indicate the condition of ecosystems. The attention is given to the importance of conservation of population diversity and habitats as the basic necessity for species existence.

Population approach should be divided into two separate parts: the first one is a population approach during the problem solving of ecosystem functioning (consortions, biogeocoenoses), and the second one is a population approach during the biodiversity conservation on the population level.

We haven't emphasized what kind of population (coenopopulation or natural-historical) we take into account during the analysis of ecosystem functioning. The use of population approach to the investigation of phytocoenoses let us got data about the role of their separate components in the forming of community structure, their spatio-temporal organization, age and local changes, reactions on the influence of endogenous and exogenous factors, persistency, stability, forecast their future, and find out some mechanisms of forming of phytocoenoses during the primary successions, as well as degressive and demutation changes (Tsaryk, 1993).

Four groups of populations within phytocoenosis were picked out on the basis of analysis of its population structure and strategy of populations. They are as follows: leading, stabilizing, supplemental, and casual (Zhilyayev, Tsaryk, 1993). No less important ecological problem is the search of biomarkers of ecosystems status of different hierarchy. We may suggest that both elements of ecosystem (individuals, populations, biocoenoses, ecotopes) and processes in it might be biomarkers of ecosystems. Under the term of "ecosystem status" we understand its modern structure organization, functioning and the future perspectives (Tsaryk, Tsaryk, 2008). It would be well to point out that the problem of searching of biomarkers is exceptionally difficult, because on the basis of analysis of elements and processes we must draw a conclusion about the system status of higher hierarchy. In essence, the picked out groups of populations of phytocoenosis, on our mind, might serve as biomarkers of biogeocoenoses status.

The second aspect of population approach is used during the elaboration of effective ways of population diversity conservation as a part of biotic diversity. Conservation of population diversity as the basis for species and ecosystem existing is important to understand that none of the populations can exist

© Y. V. Tsaryk, 2013

out of the habitat. Population can inhabit different habitats. This case is peculiar to metapopulation (population of populations or population of particular populations) (Tsaryk, Kyyak, 2005, 2009).

It's important to draw attention on "ecotone habitats" in the nature conservation practice. Since their structure and functioning need a special discussion, so the conservation of their species diversity needs special approaches. The loss of habitats is the main factor of population elimination. We can mention several variants of habitat loss: loss of habitat quality, quantity loss (area shrinking), loss of connection between the habitats, and territorial integrity loss (habitat fragmentation).

Use of population approach during the analysis of autotrophic blocks of ecosystems (biogeocoenoses) might be useful for discovering of delicate mechanisms of their functioning under the modern conditions of anthropogenic pressure, and can be used as markers of modern status of ecological systems. Bringing consortive analysis into the population approach let us find out the structural and functional organization of ecosystems, discover mechanisms of persistency, stability, succession changes of biogeocoenotic systems. Conservation of population diversity as a basis of species existence cannot function properly without the discovering of organization peculiarities of their habitats, degradation reasons, and role in the guarantee of heredity information transfer between the structural elements of metapopulations and functioning of metacommunities.

Key words: *coenopopulation, natural-historical population, metapopulation, habitat, consortive analysis, ecosystem condition, markers, biodiversity.*

УДК 581.9 (477.8)

И. В. Царик

д-р биол. наук, проф.

Институт экологии Карпат НАН Украины,

г. Львов, Украина,

e-mail: zoomus@franko.lviv.ua

ПОПУЛЯЦИОННЫЙ ПОДХОД ПРИ РЕШЕНИИ АКТУАЛЬНЫХ ВОПРОСОВ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ЭКОСИСТЕМ И СОХРАНЕНИЯ БИОТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

Работа посвящена применению популяционного подхода к изучению функционирования биогеоценологических систем в изменчивых условиях среды, дополнению популяционного подхода консортивным анализом во время выбора маркеров состояния экосистем, сохранению популяционного разнообразия и их местообитаний как основы существования видов.

Ключевые слова: *ценопопуляция, природно-историческая популяция, метапопуляция, местообитание, консортивный анализ, состояние экосистемы, маркеры, биотическое разнообразие.*

УДК 581.9 (477.8)

Й. В. Царик

д-р біол. наук, проф.

Інститут екології Карпат НАН України,

м. Львів, Україна,

e-mail: zoomus@franko.lviv.ua

ПОПУЛЯЦІЙНИЙ ПІДХІД ДО РОЗВ'ЯЗАННЯ АКТУАЛЬНИХ ПИТАНЬ ФУНКЦІОНУВАННЯ ЕКОСИСТЕМ І ЗБЕРЕЖЕННЯ БІОТИЧНОГО РІЗНОМАНІТТЯ

Робота присвячена застосуванню популяційного підходу під час вивчення функціонування біогеоценологічних систем у мінливих умовах середовища, доповненню популяційного підходу консортивним аналізом з метою вибору маркерів стану екосистем, збереженню популяційного різноманіття та їх оселищ як основи існування видів.

Ключові слова: *ценопопуляція, природно-історична популяція, метапопуляція, оселище, консортивний аналіз, стан екосистеми, маркери, біотичне різноманіття.*

ВСТУП

Дослідження популяцій рослин й тварин у світі набули широкого розмаху (Аялла, 1984; Гиларов, 1990; Грант, 1980; Дідух, 1988; Жизнеспособность ..., 1989; Царик, 2011). Така

зацікавленість популяціями зумовлена тим, що вона (популяція) є одним із рівнів організації живого як цілісного явища, елементарною одиницею еволюції та компонентом екосистеми, (біогеоценозів, консорцій) через який проходить потік енергії, хімічних елементів та відбувається їхня трансформація.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Вивчення популяцій належить до сфери зацікавленості популяційної біології та популяційної екології (демекології). Власне популяційна біологія відіграла першорядну роль у створенні синтетичної теорії еволюції (Майр, 1979). Однією із найважливіших проблем популяційної біології є проблема виду (Малиновський, 1989). Найбільш поширеними концепціями виду є типологічна й біологічна. Згідно з біологічною концепцією вид уявляється репродуктивним угрупованням особин із багатьма механізмами сприяння розмноженню, екологічною одиницею, особини якої взаємодіють між собою та особинами інших видів і генетичною системою з великим і взаємопов'язаним генофондом (Яблоков, 1989). Ми притримуємося біологічної концепції виду, згідно з якою вид – система популяцій.

У літературі існує багато тлумачень терміну «популяція», що пояснюється як особливостями популяційної організації видів різних систематичних груп, так і метою досліджень. Зараз можна виділити принаймні три головні напрямки досліджень популяцій, які різняться за цілями, об'єктами й методами: 1) еколого-генетичний, який охоплює екологічну й генетичну структури популяцій, об'єкт досліджень – популяція (природно-історична популяція) як структурна частина біологічного виду; 2) фітоценологічний, який вивчає роль популяції в структурі фітоценозів, об'єкт досліджень – ценопопуляція; 3) географічний, за допомогою якого вивчаються поширення географічних рас ототожнюваних з популяціями (географічні популяції) (Малиновський, 1990, 1993). Нашим об'єктом досліджень є природно-історичні популяції й ценопопуляції. Слід вказати, що за обсягами природно-історична й ценологічна популяції можуть співпадати або ні, але основна відмінність між ними в тому, що природно-історична популяція – це завжди елементарна еволюційна одиниця, а ценопопуляція – іноді, лише тоді, коли вона володіє ознаками природно-історичної популяції (має специфічну генетичну структуру; неоднорідна генетично; здатна до еволюції внаслідок перебудови генетичної структури; здатна до самостійного існування і підтримання чисельності особин протягом більш-менш тривалого періоду завдяки чергуванню поколінь, які змінюють одне одного й має зв'язки ймовірно – статистичного типу) (Царик, 2005).

Ці дві категорії популяцій зараз широко вивчаються. Поряд з тим доцільно взяти до уваги те, що природно-історична популяція як продукт довгого історичного розвитку є одиницею охорони та експлуатації видів та індикатором екосистем (Малиновський, 1990). Збереження біотичного різноманіття на популяційному рівні – це збереження природно-історичних популяцій, а відтак і видів. Ще один аспект, на який необхідно звернути увагу – це те, що ценопопуляція може бути сформована із особин однієї вікової групи, наприклад, віргінільних (молодих), або всім набором вікових станів особин. Характеризуючи популяційний підхід до розв'язання актуальних питань функціонування екосистем і збереження біотичного різноманіття у всіх його проявах необхідно чітко вказувати, з якими групами особин виду ми маємо справу – з ценопопуляціями, чи природно-історичними популяціями.

Під час викладу матеріалу ми його поділимо на дві складові: *популяційний підхід під час розв'язання проблем функціонування екосистем (консорцій, біогеоценозів) і популяційний підхід під час збереження біотичного різноманіття на рівні популяцій*.

Під час аналізу особливостей функціонування екосистем на прикладі консорцій й біогеоценозу ми не будемо особливо акцентувати увагу на тому, що ми розуміємо під групою особин – ценопопуляцію чи природно-історичну популяцію.

Як відомо, одним із основних структурних компонентів біогеоценозу є фітоценоз, вивчення якого ще далеке від завершення. Завдяки фітоценозу відбувається трансформація сонячної енергії, потік елементів, формування субстрату тощо. Вивчення фітоценозів є надзвичайно актуальним завданням не лише фітоценології, але й екології угруповань (синекології), зокрема це стосується більш глибокого пізнання структурно-функціональної організації фітоценозів. У цьому контексті ефективним є уявлення про фітоценоз «як систему популяцій» (Жиляєв, 1993; Кагало, 2007; Царик, 1993, 2007).

Власне застосування популяційного підходу до вивчення фітоценозів дозволило нам отримати дані щодо ролі окремих їх компонентів у формуванні структури угруповань, її просторово-часової організації, вікових та локальних змін, реакцій на дію ендо- й екзогенних

чинників, стійкості, стабільності, дало змогу прогнозувати майбутнє, розкрити деякі механізми формування ценозів під час первинних сукцесій та дегресивних й демутаційних змін (Царик, 1993).

В межах фітоценозу на основі аналізу його популяційної організації, стратегії популяцій було виділено чотири групи популяцій: *провідна, стабілізуюча, доповнююча й випадкова* (Жиляєв, 1993).

Провідна група популяцій є обов'язковою для первинних й вторинних ценозів. Їх утворюють популяції 6–8 % від усіх видів рослин ценозу. Популяції провідної групи мають ознаки рівноважних, добре збалансованих за структурою варіантів підтримання і за кількістю особин близькі до верхньої межі насичення, володіють ознаками К – стратегів. Між ними характерна нейтральна або позитивна спряженість.

Ця група популяцій визначає головні ознаки фітоценозу, забезпечує його стійкість. Зміна структури популяцій провідної групи призводить до порушення структури ценозів.

Стабілізуюча група об'єднує популяції, які щодо провідної групи відіграють стабілізуючу роль. Популяції цієї групи є стійкими до дії чинників. Для них притаманна флуктуаційна динаміка чисельності особин. За стратегією це К-, зрідка S-стратегі, які мають стабільне генеративне та вегетативне поновлення. Стабілізуючу групу формують 20–25 % популяцій видів рослин ценозу. Для них характерна негативна або позитивна спряженість. Під час трансформації ценозів можуть переходити до провідної групи.

Доповнююча група популяцій – найчисельніша (65–70 % популяцій ценозу). Це надзвичайно динамічна група популяцій, які швидко реагують на будь-яку збурювальну дію чинників. Для популяцій цієї групи властива низька щільність особин.

Випадкова група – не обов'язкова у первинних ценозах, кількість популяцій цієї групи під впливом антропогенних чинників у первинних ценозах може зростати до 1–2 % складу флори. Це переважно R-стратегі. Під час антропогенної трансформації ценозів їх кількість може сягати 50–60 % їхнього видового складу (Жиляєв, 1987, 1993). Власне характеристика груп популяцій, їх динаміка може стати корисною для розкриття механізмів формування, функціонування стійкості й стабільності автотрофних блоків біогеоценозів у мінливих умовах середовища (Голубець, 1992), а також під час розроблення теорії створення культурбіогеоценозів.

Не менш важливою екологічною проблемою є пошук біомаркерів стану екосистем різних ієрархічних рівнів. Можна зробити припущення, що біомаркерами екосистем можуть бути як її елементи (особини, популяції, біоценози, екотопи), так і процеси. Під терміном «**стан екосистеми**», ми розуміємо сучасну їхню структурну організацію, функціонування та перспективи на майбутнє (Царик, 2008). Слід вказати, що проблема пошуку біомаркерів надзвичайно складна, оскільки на основі аналізу елементів, процесів необхідно зробити висновок про стан системи вищої за ієрархічним рівнем.

Власне виділені групи популяцій фітоценозу, на нашу думку, можуть слугувати біомаркерами стану біогеоценозів.

Дослідженнями встановлено, що в первинних біогеоценозах, які знаходяться в заповідному режимі співвідношення популяцій різних груп є подібним. Домінує *стабілізуюча група* популяцій, *провідна* малочисельна, а *випадкова* – відсутня. Під час дегресивних змін біогеоценозів суттєво зростає чисельність популяцій *випадкової групи*, зменшується чисельність популяцій *стабілізуючої* і *доповнюючої груп*, а провідна – випадає повністю (Царик, 1988; Жиляєв, 1993).

Таким чином, на основі аналізу популяцій фітоценозу різних стратегій можна зробити висновок про стан біогеоценозу. Ми також переконані, що біомаркерами стану біогеоценозу може бути структура його деструкційного блоку.

Але найбільш інформативним, на нашу думку, є консортивний аналіз популяцій провідних видів, які виступають детермінантами популяційних консорцій, власне популяційних, а не індивідуальних. Консорція є тією елементарною екологічною системою, в якій відбувається кругообіг речовин й потік енергії (Голубець, 2000). Порушення, які виникають під впливом ендегенних чи екзогенних чинників у популяціях провідних видів так чи інакше відображається на структурі консорцій, а відтак – біотичному кругообігу і потоку енергії.

Зникнення популяції провідного виду призводить до смерті облігатних її консорцій. Ефективність популяційно-консортивного аналізу біоценозів як маркерів їх стану було досліджено нами (Царик, 2008) в біогеоценозах *Pinus mugo Turra* і *Rumex alpinus L.* (рудеральний біогеоценоз).

Отримані результати щодо структури популяцій та консорцій повністю відобразили процеси, які мають місце в різних за походженням, структурою, часом виникнення біогеоценозах.

Другий аспект популяційного підходу – це його застосування під час розроблення ефективних способів збереження популяційного різноманіття як складової частини біотичного різноманіття. Перед тим, як ми перейдемо до викладу матеріалу, звернемо увагу на тлумачення поняття «біорізноманіття». Зараз будь-яка природоохоронна стаття обов'язково у своєму тексті містить термін біорізноманіття. Його зберігають, вивчають, збагачують тощо. У текстах наукових статей трапляються дивні конструкції слів, наприклад видове біорізноманіття, фітоценотичне біорізноманіття, популяційне біорізноманіття, таксономічне біорізноманіття.

Незрозуміло, що такі конструкції слів означають: вони вказують на те, що видове, фітоценотичне, популяційне, таксономічне різноманіття є складовою частиною біорізноманіття? Чи це окремі категорії біорізноманіття. Переважна більшість авторів вважають, що це окремі категорії біорізноманіття. Незрозуміло також, що означає біорізноманіття окремих територій і за якими критеріями його оцінюють. Переважно його оцінюють за видовим різноманіттям (Уиттекер, 1980).

Біорізноманіття – це різноманіття живого у всіх його проявах на організмовому, популяційному й екосистемному рівнях (Голубець, 2000). Збереження біотичного різноманіття – це збереження екосистем різних рівнів інтеграції від консорцій до біосфери. Тому не доцільно використовувати такі терміни як видове біорізноманіття, популяційне біорізноманіття тощо. Це просто видове різноманіття, популяційне різноманіття, фітоценотичне і т.д. Про біотичне різноманіття доцільно говорити лише тоді, коли буде вивчене живе у всіх його проявах, а це – завдання майбутнього.

Зупинимось на збереженні популяційного різноманіття як основи існування видів й екосистем. Власне під час розгляду збереження видового різноманіття основною його структурною одиницею є природно-історична популяція, а не ценопопуляція.

Будь-яка популяція не може існувати поза оселищем (*habitat*, *местообитание*). Під терміном «оселище» Ілка Ханські (Ханські, 2010) розуміє «природну територію, яка забезпечує умови для розвитку рослин і тварин» (с. 16). Іншими словами, як пише Ілка Ханські: «оселище – рідне середовище для популяцій живих організмів» (с. 16). Часто поряд з терміном оселище вживають термін «біотоп».

Біотоп, згідно Ілка Ханські (Ханські, 2010), – це оселище для сукупності популяцій видів – угруповань.

Популяція може заселяти різні оселища. Цей випадок притаманний метапопуляції – популяції популяцій або популяції часткових популяцій (Царик, 2005, 2009). В екологічній літературі зараз почали виділяти таку категорію угруповань, як метаугруповання – угруповання, яке сформоване із метапопуляцій взаємодіючих між собою видів (Miller, 2004, Ханські, 2010, Leibold.). Прикладом такого метаугруповання може бути взаємодія метапопуляцій *Asrancia major* L. (Царик, 2009) з метапопуляціями облігатних для неї опилювачів із роду *Bombus* L. в урочищі Брескул – Пожижевська (Чорногора, Українські Карпати). Контур такого метаугруповання буде об'єднувати контури метапопуляції *Asrancia major* L. і метапопуляції представників роду *Bombus* L. Поняття метаугруповання, а відтак метаоселище, є важливим у природоохоронній практиці під час розроблення способів збереження популяцій рідкісних ентомофільних видів. Без врахування облігатних консортів – опилювачів та їхніх оселищ такі способи будуть неефективними. Розвиток природоохоронної біології (Simberloff, 1998; Hanski, Simberloff, 2003) заставив дослідників звернути увагу на екологічні аспекти простору (екологія простору), власне на оселища, адже було доведено, що однією із основних загроз вимирання популяцій є руйнування їхніх оселищ. Слід звернути увагу, що проблема оселищ, їхньої класифікації є надзвичайно актуальною тепер (Bailey, 1989).

Повернемося до оселища, як головної складової існування популяцій видів. Оселище популяції, межі якої обмежені її ареалом може бути вмістилищем **мікрооселищ** популяцій інших видів, наприклад, в оселищі кислиці (*Oxalis acetosella* L.), яка є компонентом смеречини кислицевої (*Piceetum oxalidosum*) існують оселища жуків-ксилофагів – опалі стовбури дерев (власні дані). В лучних оселищах існують мікрооселища капрофагів, які локалізуються в екскрементах корів і т.д. (власні дані).

Якщо повернутися до розгляду структури оселища метапопуляції конкретного виду, то в ньому можна виділити систему оселищ: заселених особинами виду; потенційно можливих до заселення і «вже» не заселених (тобто тих, які раніше були заселені, але із якихось причин там особини популяції вимерли або іммігрували. У заселених особинами оселищах можуть

існувати часткові популяції – донори особин (sources) і популяції реципієнти (sinks). В часткових популяціях – донорах еміграція перевищує імміграцію, це пов'язане із умовами середовища оселища, які сприятливі для відтворення потомства. У популяціях реципієнтах, навпаки, імміграція, переважає над еміграцією особин. Власне наявність популяцій донорів є запорукою існування іншої часткової популяції, в якій умови є несприятливими для відтворення особин. Збереження такої популяції досягається за рахунок поступлення особин ззовні (імміграція).

На особливу увагу в природоохоронній практиці заслуговують «оселища екотони», структура й функціонування яких потребує спеціального обговорення.

Як ми вже згадували, втрата оселищ – основний фактор вимирання популяцій. Можна виділити декілька варіантів втрати оселищ: *втрати якості оселища*; *кількісна втрата* (зменшення площі); *втрата зв'язку між оселищами*, *втрата цілісності оселища* (фрагментація оселища).

Життя популяції детермінують чотири процеси її динаміки: народження, смертність, еміграція й імміграція особин. Зміна оселища може впливати на будь-який один процес динаміки, декілька або й на всі чотири.

Коли ми говоримо про втрату оселищ, а відтак популяцій, то в першу чергу маємо на увазі великі за обсягом оселища.

В той же час майже не звертається увага на втрату мікрооселищ. Відомо, що будь-яка трансформація природних екосистем внаслідок антропогенного впливу призводить до їхнього спрощення, що проявляється у зникненні мікрооселищ, наприклад у лісі, що експлуатують – дерев, що гниють, на газоні – лучних ділянок.

Ілка Ханські (Хански, 2010) пише: «боюсь, що більшість людей не задумуються про втрату мікрооселищ і часто вважають за доцільне обходитись без них, оскільки структурно спрощені ландшафти виглядають більш акуратними» (с. 116).

ВИСНОВКИ

Виходячи із наведених у цій роботі фактів можна зробити декілька висновків. Аналіз літератури та власні дослідження показують, що застосування популяційного підходу під час аналізу автотрофних блоків екосистем (біогеоценозів) може корисним для розкриття тонких механізмів їхнього функціонування в сучасних умовах антропопресії, а також бути маркерами сучасного стану екологічних систем. Залучення до популяційного підходу консортивного аналізу дозволяє пізнати структурно-функціональну організацію екосистем, розкрити механізми стійкості, стабільності, суцесійних змін біогеоценотичних систем. Збереження популяційного різноманіття як основи існування видів аж ніяк не може обійтись без пізнання особливостей організації їх оселищ, причин деградації та ролі в забезпеченні передачі спадкової інформації між структурними елементами метапопуляцій та функціонуванні метагрупувань.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ / REFERENCES

- Аялла Ф.** Введение в популяционную и эволюционную генетику / Ф. Аялла. – М. : Мир, 1984. – 230 с.
Ayala, F., 1984, "Introduction to population and evolutionary genetics", Moscow, Mir, 230 p.
- Гиляров А. М.** Популяционная экология / А. М. Гиляров. – М. : МГУ, 1990. – 190 с.
Gilyarov, A. M., 1990, "Population ecology", Moscow, Publishing house MSU, 190 p.
- Голубець М. А.** Стійкість і стабільність – важливі ознаки живих систем / М. А. Голубець, Й. В. Царик // Ойкумена. – 1992. – № 1. – С. 21-26.
Holubets, M. A., Tsaryk, Y. V., 1992, "Persistence and stability as important features of living systems", Oikumena, 1, pp. 21-26.
- Голубець М. А.** Екосистемологія / М. А. Голубець. – Львів : Поллі, 2000. – 345 с.
Holubets, M. A., 2000, "Ecosystemology", Lviv, Polly, 345 p.
- Грант В.** Видообразование / В. Грант. – М. : Мир, 1984. – 528 с.
Grant, V., 1984, "Speciation", Moscow, Mir, 528 p.
- Жизнеспособность популяции.** Природоохранные аспекты / под редакцией М. Сулея. – М. : Мир, 1989. – 223 с.
"Viability of populations. Nature protective aspects", 1989, Souley M. (Ed.), Moscow, Mir, 223 p.
- Жиляев Г. Г.** Структурно-функциональная организация фитоценозов Карпат / Г. Г. Жиляев, Й. В. Царик // Структура высокогорных фитоценозов Украинских Карпат. – К. : Наук. думка, 1993. – С. 39-49.

- Zhilyayev, G. G., Tsaryk, Y. V., 1993, "Structural and functional organization of phytocoenoses in the Carpathians", Kyiv, Publishing house Naukova dumka, pp. 39–49.
- Жиляев Г. Г.** Динамика популяций автотрофного блока Piceetum myrtillosum в Карпатах / Г. Г. Жиляев, И. В. Царик // Ботан. журн. – 1987. – Т. 72, № 10. – С. 1382–1387.
- Zhilyayev, G. G., Tsaryk, Y. V., 1987, "Population dynamics of autotrophic block of Piceetum myrtillosum in the Carpathians", Journal of botany, 72, 10, pp. 1382–1387.
- Кагало О. О.** Структурно-функціональні параметри популяцій і біомаркери стану екосистем у сучасних умовах трансформації середовища – постановка проблеми / О. О. Кагало, Й. В. Царик, К. В. Дорошенко // Промислова ботаніка: стан, перспективи: Матеріали V Міжнарод. конф. – Донецьк : Вид-во Донецьк. бот. саду НАН України, 2007. – С. 181–189.
- Kagalo, O. O., Tsaryk, Y. V., Doroshenko, K. V., 2007, "Structural and functional parameters of populations and biomarkers of ecosystems status under the modern conditions of environment transformation – target setting", Proceedings of V International conference "Industrial botany: status and perspectives", Donetsk, Publishing house of Donetsk botanical garden of NASU, pp. 181–189.
- Майр Э.** Популяции, виды и эволюция / Э. Майр. – М. : Мир, 1979. – 450 с.
- Mayr, E., 1979, "Populations, species and evolution", Moscow, Mir, 450 p.
- Малиновський К. А.** Популяційна біологія рослин: її цілі, завдання, методи / К. А. Малиновський // Укр. бот. журн. – 1989. – Т. 43, № 4. – С. 5–12.
- Malynovskyy, K. A., 1989, "Population biology of plants: its aim, tasks, methods", Ukrainian botanical journal, 43, no. 4, pp. 5–12.
- Малиновський К. А.** Проблеми вивчення і охорони популяцій рідкісних видів флори Українських Карпат / К. А. Малиновський, Й. В. Царик // Укр. бот. журн. – 1990. – Т. 48, № 3. – С. 13–21.
- Malynovskyy, K. A., Tsaryk, Y. V., 1990, "Problems of investigation and protection of populations of rare species in flora of the Ukrainian Carpathians", Ukrainian botanical journal, 48, no. 3, pp. 13–21.
- Малиновський К. А.** Роль популяційної біології в ботанічному ресурсознавстві / К. А. Малиновський, Й. В. Царик // Укр. бот. журн. – 1993. – Т. 50, № 5. – С. 5–12.
- Malynovskyy, K. A., Tsaryk, Y. V., 1993, "Role of population biology in the botanical resourcology", Ukrainian botanical journal, 50, no. 5, pp. 5–12.
- Малиновский К. А.** О границах природных популяций растений / К. А. Малиновский, И. В. Царик, Г. Г. Жиляев // Журн. общ. биологии. – 1998. – Т. 49. – С. 46–57.
- Malynovskyy, K. A., Tsaryk, Y. V., Zhilyayev, G. G., 1998, "About the boundaries of natural plant populations", Journal of general biology, 49, pp. 46–57.
- Уиттекер Р.** Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. – М. : Прогресс, 1980. – 328 с.
- Whittaker, R., 1980, "Communities and ecosystems", Moscow, Progress, 328 p.
- Хански И.** Ускользающий мир: Экологические последствия утраты местообитаний / И. Хански. – М. : Т. в. научных изданий КМК, 2010. – 340 с.
- Hanski, I., 2010, "The Shrinking World: Ecological Consequences of Habitat Loss", Moscow, Publishing house KMK, 340 p.
- Царик Й.** Популяційна екологія – здобутки, перспективи / Й. В. Царик // Біологічні студії. – 2011. – Т. 5, № 3. – С. 177–180.
- Tsaryk, Y., 2011, "The achievements and perspectives of population ecology", Studia biologica, 5, no. 3, pp. 177–180.
- Царик Й. В.** Популяційна екологія. Керування популяціями / Й. В. Царик. – Львів : Вид. центр ЛНУ імені Івана Франка, 2005. – 100 с.
- Tsaryk, Y. V., 2005, "Population ecology. Management of populations", Lviv, Publishing house of LNU, 100 p.
- Царик Й.** Перспективи та принципи популяційних досліджень фітоценозів / Й. В. Царик // Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна. – 2007. – Вип. 43. – С. 27–32.
- Tsaryk, Y., 2007, "Achievement and principles of population research of phytocoenoses", Visnyk of Lviv Univ. Biology series, 43, pp. 27–32.
- Царик Й.** Вікова структура автотрофних компонентів біогеоценозів та їх організація / Й. Царик // Структура високогірних фітоценозів Українських Карпат. – К. : Наук. думка, 1993. – С. 29–38.
- Tsaryk, Y., 1993, "Age structure of autotrophic components of biogeocoenoses and their organization", Structure of high-mountain phytocoenoses in the Ukrainian Carpathians, Kyiv, Publishing house Naukova dumka, pp. 29–38.
- Царик Й.** Пошук біомаркерів стану екосистем / Й. Царик, І. Царик // Вісник Львів. ун-ту. – 2008. – Вип. 46. – С. 78–82.
- Tsaryk, Y., Tsaryk, I., 2008, "Search of ecosystem state biomarkers", Visnyk of Lviv Univ. Biology series, 46, pp. 78–82.
- Царик И. В.** Популяционные исследования фитоценозов / И. В. Царик // Перс-

пективы теории фитоценологии: Тез. симпозиума. – Тарту : Изд-во Минпросв ЭССР, 1988. – С. 19-23.

Tsaryk, Y. V., 1988, "Population investigations of phytocoenoses", Proceedings of symposium "The perspectives of phytocoenology theory", Tartu, Publishing house of Ministry of education of ESSR, pp. 19–23.

Царик Й. В. Метапопуляційна структура видів рослин високогір'я Карпат та їхня життєздатність / Й. В. Царик, В. Г. Кияк // Екологія та ноосферологія. – 2005. – Т. 16, № 3. – С. 5-12.

Tsaryk, Y. V., Kyiak, V. H., 2005, "Metapopulation structure of plant species in the Carpathian high-mountains and their viability", Ecology and noospherology, 16, no. 3, pp. 5–12.

Царик Й. В. Метапопуляційна організація видів та їхня життєздатність / Й. В. Царик, В. Г. Кияк // Життєздатність популяцій рослин високогір'я Українських Карпат, за ред. Й. В. Царика. – Львів : Меркатор, 2009. – С. 17-23.

Tsaryk, Y. V. (Ed.), Kyiak, V. H., 2009, "Metapopulation organization of species and

their viability", Viability of plant populations of the Carpathian high-mountains, Lviv, Merkator, pp. 17–23.

Яблоков А. В. Эволюционное учение / А. В. Яблоков, А. Г. Юсуфов. – М. : Высш. школа, 1989. – 335 с.

Yablokov, A. V., Yusufov, A. G., 1989, "Study of evolution", Moscow, Publishing house High School, 335 p.

Beiley R. G., 1989, "Ecoregions of the continents", R.C.Department of Agriculture, Forest Service, 220 p.

Hanski, I., Simberloff, D., 1997, "The metapopulation approach its history, conceptual domain and application to concervation", *Metapopulation Biology, Ecology, Genetics and Evolution*, San Diego, Academic Press, pp. 5–26.

Leibold, M. A., Miller, T. E., 2004, "From metapopulations to metacommunities", *Ecology, Genetics and Evolution of metapopulations*, Amsterdam, Elsevier Academic Press, pp. 133–150.

Simberloff, D. S., 1988, "The contribution of population and community biology to conservation science", *Ann. Rev. Ecol. syst.*, 19, pp. 473–512.

Стаття надійшла в редакцію: 05.06.2013

Рекомендує до друку: чл.-к. НАНУ, д-р біол. наук, проф. І. Г. Ємельянов