

Еколого-біологічні особливості малих популяцій рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат

Володимир Григорович Кияк

КYYAK V.H., 2008: **Ecological and biological traits of small populations of rare plant species in high mountain zone of the Ukrainian Carpathians.** *Chornomors'k. bot. z.*, vol. 4., №2: 251-263.

On the base of individual and common characters, general ecological and biological features of small populations of rare plant species in the high mountain zone of the Ukrainian Carpathians are stated. An indicator characters for evaluating their viability are determined. The most important among them the genetic variability, effective and general number, habitat area, number dynamic, especially for flowering individuals; efficiency of seed and vegetative reproduction; intrapopulation variability; vitality, variability and duration of individual ontogeny; mutual effect of neighbouring species. Some aspects of ecological structure of small populations of different life forms species at nature conditions and under the anthropogenic factors are elucidated.

Key words: small population, rare plant species, Carpathian Mountains

Кияк В.Г., 2008: **Еколого-біологічні особливості малих популяцій рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат.** *Чорноморськ. бот. ж.*, т. 4, N2: 251-263.

На основі аналізу індивідуальних і групових ознак сформульовано головні еколого-біологічні особливості малих популяцій рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат. Встановлено індикаторні ознаки для оцінки їх життєздатності, з яких найважливішими є генетична різноманітність, ефективна і загальна чисельність, площа оселищ, динаміка чисельності, зокрема квітучих особин; ефективність насінневого і вегетативного розмноження; внутрішньопопуляційна різноманітність; життєвість, варіабельність і тривалість онтогенезу особин; взаємовплив з видами-сусідами. Подано аспекти екологічної структури малих популяцій видів різних життєвих форм в природних умовах і під впливом антропогенних чинників.

Ключові слова: малі популяції, рідкісні види рослин, високогір'я Карпат

Експериментально доведено, що життєздатність малих популяцій менша порівняно з великими популяціями, зокрема за ознаками репродукції (життєздатністю насіння і проростків, насінневою продуктивністю і масою насіння), життєвістю особин і пластичністю реакцій на зміну умов середовища [OOSTERMEIJER, 1996; WEISS, MAHN, 1996; FALIŃSKA, 1997; КАММЕН, POSCHLOD, 2000; KERY, МАТТНІЕС, SPILLMAN, 2000; LIENERT, DIEMER, SCHMID, 2002]. Однак залишається нез'ясованим багато питань щодо інших ознак структури та поведінки малих популяцій.

Вагомий науковий інтерес становлять дослідження екологічних передумов формування і функціонування малих популяцій. Маловивченими є питання мінімально необхідних умов для колонізації, виживання і життєздатності популяції, зокрема, мінімальних величин площі оселища життєздатної популяції [JEDISKE, 1994; МАТТНІЕС, 2000], площі, яка б забезпечувала можливість репродукції й еволюції [FIEDLER, 1996]. Особливо актуального значення набувають такі дослідження за умов зростання масштабів антропогенної трансформації середовища, що спричиняє фрагментацію

популяцій і екосистем. Співвідношення мінімальної чисельності та мінімальної площі, за яких ще зберігається життєздатність популяції, є, очевидно, значною мірою видоспецифічним і потребує фактичних даних щодо видів різних життєвих форм. На часі виявлення закономірностей поведінки популяцій під час наближення їх обсягів до критичних меж, визначення факторів загрози й заходів охорони.

Бракує досліджень буферності популяції – її здатності до компенсації втрат, які виникають за несприятливих змін зовнішнього середовища [УИТТЕКЕР, 1980], ознаки, яка має важливе значення для розкриття механізмів збереження життєздатності популяцій.

Нез'ясованими залишаються особливості структури і функцій малих популяцій залежно від життєвих форм і типів біоморф, онтогенезу, способів самопідтримання та інших біологічних властивостей. Важливо встановити особливості екології і життєздатності малих популяцій рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат порівняно з великими популяціями або ж метапопуляціями як рідкісних, так і широко розповсюджених видів.

Метою статті є на основі аналізу індивідуальних і групових ознак популяцій різного обсягу сформулювати головні еколого-біологічні особливості малих популяцій рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат.

Матеріали та методи

Об'єктом досліджень у даній роботі є природно-історична популяція [МАЛИНОВСЬКИЙ, 1986]. Моніторингові дослідження проведено протягом 1990-2007 років у високогір'ї Українських Карпат у популяціях рідкісних і ендемічних видів: *Campanula serrata* (Kit.) Hendrych, *Doronicum clusii* (All.) Tausch, *Dryas octopetala* L., *Elisanthe zawadskii* (Herbich) Klok., *Erigeron alpinus* L., *Gentiana acaulis* L., *Heracleum carpathicum* Porc., *Leontopodium alpinum* Cass., *Oreochloa disticha* (Wulf.) Link., *Primula halleri* J. F. Gmel., *Ptarmica tenuifolia* (Schur) Schur, *Pulsatilla alba* Reichenb., *Ranunculus thora* L., *Rhododendron myrtifolium* Schott et Kotschyi., *Saussurea alpina* (L.) DC., *Senecio carpathicus* Herbich і *Silene dubia* Herbich. Проведено порівняння структури, динаміки і життєздатності малих ізольованих популяцій цих видів з великими континуальними популяціями і метапопуляціями широко розповсюджених у високогір'ї видів: *Calamagrostis villosa* (Chaix.) J. F. Gmel., *Juncus trifidus* L., *Sesleria coerulans* Friv., *Vaccinium myrtillus* L., *V. uliginosum* L. тощо [Кияк, 1989; Кияк, Кобив, Сварник, 1991; СТРАТЕГІЯ., 2001; ЦАРИК, Кияк, 2005]. Усі досліджені види – це багаторічні полікарпіки, більшість з них – трав'яні короткочореневищні гемікриптофіти неявнополіцентричного типу біоморф. Вагому частку складають також трав'яні довгочореневищні гемікриптофіти явнополіцентричного типу біоморф і чагарнички. Саме такі життєві форми рослин найтиповіші для високогір'я Українських Карпат.

Більшість оселищ популяцій розташовані в альпійському і субальпійському поясах. Виключно альпійські популяції сформовані у *Ranunculus thora*, *Oreochloa disticha*, *Dryas octopetala*, *Doronicum clusii*, *Senecio carpathicus*. У частини видів (*Elisanthe zawadskii*, *Ptarmica tenuifolia*, *Campanula serrata*, *Silene dubia*) популяції поширені також у верхньому лісовому поясі.

Деякі види представлені в Карпатах лише малими популяціями (*Heracleum carpathicum*, *Leontopodium alpinum*, *Oreochloa disticha*, *Primula halleri*, *Saussurea alpina*). У решті сформовані як малі, так і великі популяції.

Під час досліджень використано популяційно-онтогенетичні методи [ЦАРИК, Жилияєв, Кияк та ін., 2004], детальне картування і метод мічених особин. Вивчено вплив на життєздатність популяцій природних чинників, а також випасу, витоптування і збирання. Головним джерелом інформації для малих популяцій рідкісних видів був пасивний експеримент.

Основний матеріал отримано у результаті багаторічних стаціонарних і маршрутних досліджень на Чорногорі. Маршрутними дослідженнями охоплено також Чивчини, Свидовець і Мармароські гори. Висотний діапазон розташування оселищ популяцій – 1400-2000 м над рівнем моря. Вивчали популяції, відстань між якими становить більше 1 км, що у більшості видів є ізоляційним бар'єром для обміну пилом чи діаспорами [МАЛИНОВСКИЙ, ЦАРИК, ЖИЛЯЕВ, 1988; LEVIN, 1988; JESCHKE, FROEBE, 1994].

Результати досліджень

До початку широкого застосування генетичних методів у аналізі життєздатності популяцій, тобто до 90-х років ХХ століття, не було чітких критеріїв розмежування популяцій за чисельністю особин або площею оселищ. Тому поділ популяцій на малі і великі був у значній мірі суб'єктивним і базувався переважно на цілком малих обсягах. Малими вважали популяції, наприклад, чисельністю менше 40 особин і площею оселищ у 100-300 м² [URBANSKA, LANDOLT 1990].

Аналізуючи нижню межу чисельності популяцій високої життєвості, стабільних в багаторічній динаміці, встановлено, що такі популяції нараховують принаймні сотні дорослих і десятки генеративних особин. За нижчих абсолютних показників життєвості і стабільності популяцій невисокі [Кияк, 2002]. Вивчаючи різні за обсягом і життєвістю популяції видів рослин високогір'я Карпат, доходимо висновку, що до малих можна зарахувати популяції, чисельність яких менша 1000 дорослих особин або, за умови вищої їх чисельності, площа оселища яких не перевищує 1000 м² [Кияк, 2002; 2003]. Обґрунтованість такого підходу підтверджується генетико-демографічними дослідженнями у інших видів рослин у гірських умовах і на рівнині. Аналіз цих робіт показує, що популяціям, котрі містять менше 1000 особин, внаслідок збідненої їх генетичної різноманітності притаманна нижча життєздатність за багатьма параметрами: життєвістю особин, життєздатністю насіння і виживанням проростків, стійкістю і толерантністю до негативних чинників [MATTHIES, 2000; LIENERT, DIEMER, SCHMID, 2002; PFLUGSHAUPT, KOLLMANN, FISCHER, ROY, 2002; PASCHKE, BERNASCONI, SCHMID, 2005]. Обмеження площі у 1000 м² доцільне для популяцій досліджених трав і чагарників високогір'я. Для інших життєвих форм (високотрав'я, чагарників, дерев) або в умовах рівнини повинні застосовуватися переважно більші площі, зокрема 0,5 га [ROESER, 1995; LIENERT, DIEMER, SCHMID, 2002]. У агроландшафтах за умов сильних зовнішніх впливів такими можуть бути площі в 1 га.

Внаслідок багаторічних досліджень рідкісних видів високогір'я встановлено умовні межі популяцій різної величини (рис. 1). Найменші обсяги, за яких прослідковується наявність головних популяційних ознак, виявлено у *Leontopodium alpinum*, *Erigeron alpinus*, *Heracleum carpathicum*, *Ranunculus thora*. Проте у тих популяціях, що налічують менше 20 – 30 особин (*Leontopodium alpinum* на г. Шпицях, *Ranunculus thora* на г. Туркулі), підросту насінневого походження не виявлено, онтогенез характерний аберациями, генеративна фаза короткотривала, життєвість особин низька. Ці порушені популяції перебувають на межі життєздатності. Висока життєвість, стабільна у багаторічній динаміці, виявлена у багатьох видів у тих популяціях, чисельність дорослих особин яких перевищує 150 – 300 шт., а ефективна чисельність становить більше 20 – 50 особин.

Визначальними щодо можливості колонізації ценозу, виживання і життєздатності малих популяцій рідкісних видів є мікроумови. Для великих популяцій мікроумови визначають переважно лише життєвість внутрішньопопуляційних просторових складових. Головними природними лімітуючими чинниками для малих популяцій високогір'я Карпат є ґрунтові мікроумови (хімізм, глибина, структура, трофність і вологість ґрунту), мікроекспозиція, мікрорельєф, мікрофітотклімат,

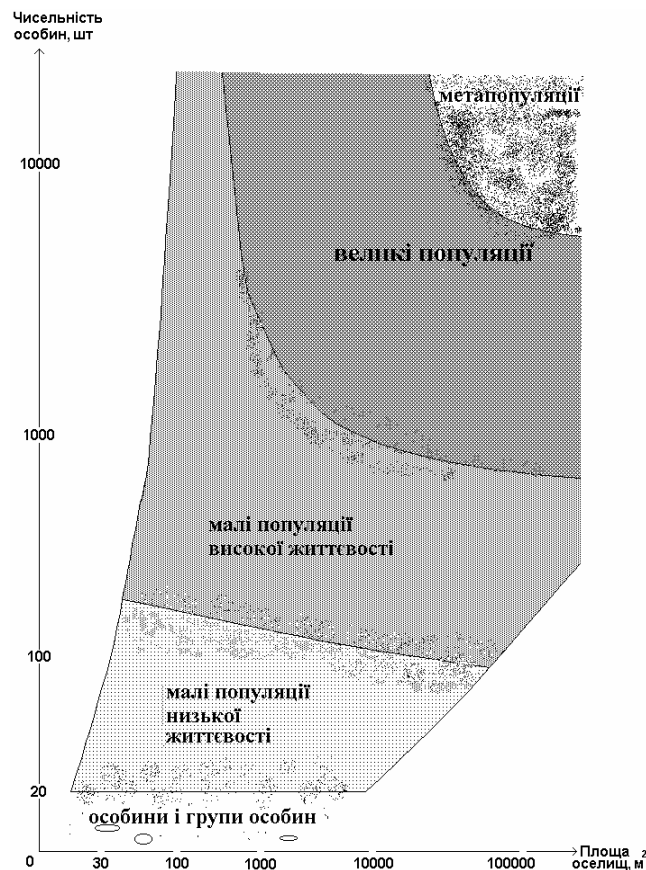


Рис. 1. Зони чисельності особин і площі оселищ популяцій різного обсягу

Fig. 1. Zones of Individual number and population areas of different size .

взаємовплив між видами, специфіка вітрового, снігового і температурного режимів [Кияк, 1989; Царик, Жиляєв, Кияк та ін., 2004]. Головними антропогенними лімітуючими чинниками є випасання і збирання (заготівля). Оскільки скельні угруповання зазнали набагато меншої антропогенної трансформації, саме у них поширена більшість популяцій рідкісних видів і, у свою чергу, більшість малих популяцій. Окрім того, для Українських Карпат характерні малі площі скельних відслонень і рідкісність великих скельних масивів, які становлять багато гектарів.

Можна виділити три групи рідкісних і ендемічних видів Українських Карпат, котрі колонізують скельні ценози у порядку збільшення їх площі: 1) площі від декількох десятків квадратних метрів – *Silene dubia*, *Veronica baumgartenii* Roem. et Schult.; 2) площі від декількох сотень квадратних метрів – *Rhodiola rosea* L., *Pulsatilla alba*, *Gentiana acaulis*; 3) площі від 0,2 – 0,3 га – *Ptarmica tenuifolia*, *Elisanthe zawadskii*, *Ranunculus thora*, *Leontopodium alpinum*, *Saussurea alpina*, *Primula halleri* тощо.

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

Необхідно брати до уваги, що периферію будь-якого угруповання займають екотони з умовами, відмінними, порівняно з його центральними ділянками. Тому малі за площею ценози бувають у значній своїй частині або навіть повністю зайняті

екотонами і, тим самим, за фітоценотичними умовами – можуть бути несприятливими для колонізації.

Для малих оселищ не справджується твердження, ніби більша кількість менших ценозів у сумі містять більше видів рослин, порівняно з меншою кількістю великих ценозів за однакової їх сумарної площі [PEINTINGER, BERGAMINI, SCHMID, 2003]. Ця закономірність діє лише для порівняно великих оселищ. Таку специфіку змін видового багатства в угрупованнях різної величини важливо враховувати під час планування природоохоронних територій.

Видове багатство менших угруповань непропорційно набагато бідніше від видового багатства більших угруповань. Виявлена залежність є прикладом своєрідності ознак малих ценозів порівняно з великими і доповнює фітоценологічні принципи Жаккара, згідно з якими, видове багатство прямо пропорційне різноманіттю екологічних умов оселищ.

Флористичне багатство різко зростає, коли площа ценозу перевищує 3000 – 5000 м² і становить гектари. Окремо необхідно відзначити, що такі кореляції притаманні для скельних ценозів Чорногори, котрі сформувалися на породах, бідних на карбонати. Для вапнякових скель чи осипів, з огляду на їх вищу видову насиченість, аналогічні залежності спостерігаються на дещо менших площах.

Характерними ознаками просторового розподілу в межах сприятливих ценозів є те, що популяції, займаючи невелику частку таких площ, мають, однак, компактну структуру, порівняно високу щільність і чітко окреслені контури. Дисперсне розташування особин з низькою їх щільністю і відсутністю чітких меж трапляється зрідка і є ознакою популяцій низької життєздатності або наслідком антропогенної деградації (*Ranunculus thora*, *Oreochloa disticha* на Туркулі). Тому величина ареалу популяції у таких випадках не служить показовою ознакою її стану. Великі популяції низької щільності, порівняно з малими популяціями високої щільності, часто виявляють меншу буферність, тобто меншу здатність до компенсації втрат від несприятливих чинників. Контакт між особинами (перехресне запилення, позитивний взаємовплив, фітогенне поле) і їх репродуктивна активність (поширення діаспор) відбуваються переважно на малих відстанях, які обмежені метрами або небагатьма десятками метрів [МАЛИНОВСКИЙ, ЦАРИК, ЖИЛЯЕВ, 1988; ДМИТРАХ, 1999; GRUNISKE, POSCHLOD, 1994]. Тому зі збільшенням відстані між особинами до декількох десятків і сотень метрів вразливість популяції різко прогресує, а її буферність зменшується.

Задля буферності, яка б забезпечувала тривале існування в умовах різноманітних стохастичних змін природного середовища, малій популяції необхідний певний резерв. Передусім резерв чисельності особин і площі оселища. Враховуючи, що на порозі чисельності (і площі) мінімальним життєздатним популяціям притаманна мінімальна буферність, а нижче цього порогу вона нульова, то, очевидно, доцільно застосовувати кількісні оцінки буферності. Для великих популяцій подібні кількісні підходи не настільки актуальні.

Рівень буферності можна визначати за двома головними критеріями: 1) пороговими величинами негативних чинників (порушень), за яких ще зберігається здатність популяції до повернення у вихідний стан і 2) швидкістю самовідновлення. Буферність популяцій забезпечуються передусім завдяки диференційованій вразливості особин різної життєвості, вираженій варіабельності шляхів онтогенезу, збільшенню тривалості життя під час погіршення умов, активації вегетативного і (або) генеративного розмноження у разі негативних порушень і високій внутрішньопопуляційній різноманітності.

Внаслідок вираженої стенотопності рідкісних видів їх популяції часом займають цілком малу площу (у десятки квадратних метрів) з вирівняними умовами, як наприклад, *Ranunculus thora* і *Saussurea alpina* на г. Бербенесці, *Heracleum carpaticum*

на гг. Менчулі й Прелуках. У таких випадках формуються популяції з низькою внутрішньопопуляційною різноманітністю, у яких життєвість особин перебуває на одному рівні, шляхи їх онтогенезу одноманітні, а реакції на несприятливі чинники – однотипні. Одноманіття на рівні індивідуумів спричиняє вузький діапазон механізмів саморегуляції і низьку буферність на рівні популяцій. Такі популяції належать до найвразливіших. За своїм еколого-фітоценотичним приуроченням вони трапляються переважно на луках, оскільки у скельних ценозах навіть на цілком малих площах характерна мозаїчність умов середовища. Рівновеликі скельні популяції порівняно з лучними завжди мають багатшу внутрішньопопуляційну структуру і вищу життєздатність.

Зрідка малі популяції мають метапопуляційну структуру. У цьому випадку часткові популяції розташовані на відстанях від декількох десятків до сотень метрів одна від одної, на яких забезпечується нерегулярний слабкий обмін генетичним матеріалом (пилком, діаспорами). Кількість часткових популяцій обмежена, адже сумарна їх чисельність не повинна перевищувати 1000 особин, що є передумовою обсягу малої популяції. Якщо врахувати, що метапопуляція апіорі повинна містити щонайменше три часткові популяції (на випадок відмирання одної з них), то стає очевидним, що життєвість усіх або більшості часткових популяцій є невисокою завдяки малій їх чисельності. Оскільки часткові популяції у межах метапопуляції є достатньо автономними, їхня життєвість не підлягає сумуванню. Таким чином, метапопуляційна структура переважно не є сприятливою для життєздатності малих популяцій і частіше свідчить про загрозу її існуванню. Можна навести лише окремі випадки повноцінної метапопуляційної структури у малих популяцій досліджених видів. Зокрема, у *Silene dubia* встановлено високу життєздатність малочисельних лінійних метапопуляцій, розташованих вздовж шляхів. Успішна колонізація узбіч, придорожних сінокісних ділянок та еродованих площ зумовлює поширення цього виду серед загалом несприятливих екоотопів лісових масивів і пасовищних угідь.

Внаслідок вивчення індивідуального розвитку особин трав'яних багаторічників і чагарничків високогір'я Карпат можна зробити узагальнення, що тривалість онтогенезу і частка у ньому генеративної фази закономірно змінюються залежно від умов середовища. Типовою є наступна схема онтогенезу.

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

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

Популяція може започаткуватися у проміжку умов від оптимальних до песимальних і її зародження неможливе у критичних умовах. Після зародження, на стадії формування діапазон умов її існування розширюється і охоплює також ті критичні умови, у котрих особини існують, але зародження популяції було неможливим (рис. 2).

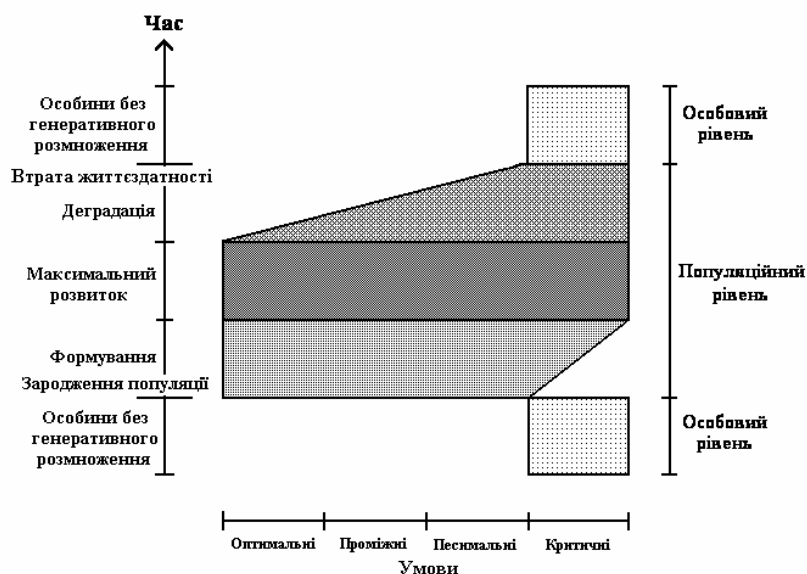


Рис. 2. Зони умов можливого існування особин (без генеративного розмноження) і популяції на стадіях її зародження, формування, рівноваги і відмирання.

Fig. 2. Zones of existence zones of individuals (excluding the generative reproduction) and populations at the periods of birth, development, equilibrium and dying-off.

Особин, котрі розвиваються в оптимумі, навіть у популяціях високої життєвості – невелика частка (до 15 %). Подібні співвідношення характерні для популяцій більшості досліджених видів трав (*Campanula serrata*, *Doronicum clusii*, *Gentiana acaulis*, *Leontopodium alpinum*, *Oreochloa disticha*, *Primula halleri*, *Pulsatilla alba*). У видів з домінуванням вегетативного розмноження (*Saussurea alpina*, *Senecio carpathicus*) частка особин з генеративною фазою в їх онтогенезі найнижча і може становити менше 1% чисельності популяції.

У більшості досліджених популяцій особини, котрі ростуть у критичних умовах, становлять значний їх відсоток. Це характерне також і для популяцій високої життєвості у загалом сприятливих умовах, що зумовлюється переважно високою мозаїчністю сприятливих і несприятливих мікроумов у межах оселищ. Домінування особин з “критичним” онтогенезом трапляється лише у окремих популяціях, котрі розташовані в особливо несприятливих умовах (популяція *Saussurea alpina* на г. Бербенеска). Жодна природно-історична (генетична) популяція не має перспектив існування у критичних умовах, за яких особини не досягають генеративного стану. В таких умовах популяція може перебувати лише короткий проміжок часу і є нежиттєздатною.

У популяціях чагарничків (*Dryas octopetala*, *Rhododendron myrtifolium*) прикметною відмінністю, порівняно з трав'яними видами, є нижчий відсоток особин, для яких притаманний онтогенез, властивий для критичних і песимальних умов. Це зумовлене більш вираженою послідовністю фаз онтогенезу навіть за несприятливих умов і нижчою смертністю особин в іматурному і віргінільному вікових станах.

У видів високогір'я Карпат переважно зберігається вікова структура нормальної повночленної популяції навіть за низької чисельності особин [СТРАТЕГІЯ..., 2001]. Тому вікову структуру як показник життєздатності можна використовувати не завжди. Відхилення від стану нормальної повночленної популяції з піком чисельності на віргінільних або генеративних особинах переважно є індикатором несприятливої дії екзогенних чинників здебільшого антропогенного походження (рис. 3). Це не стосується, очевидно, популяцій у інвазійній фазі.

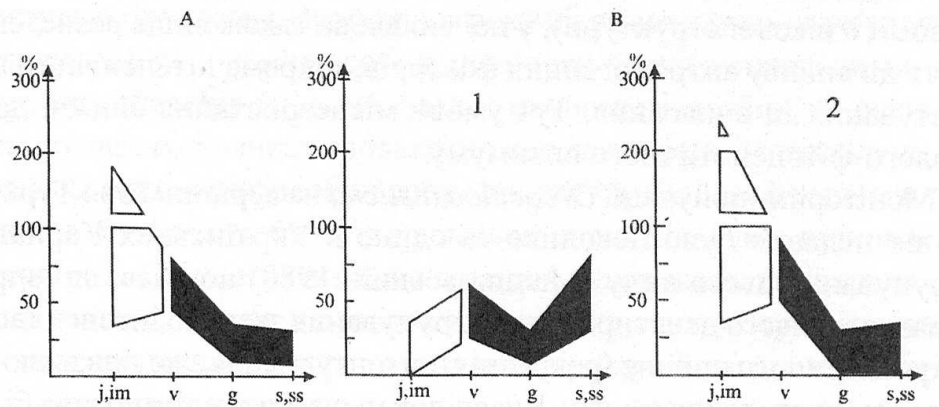


Рис. 3. Вікова структура малих популяцій: А – типова у природних умовах, В – типова під навантаженням (1 – типовий віковий спектр популяцій *Oreochloa disticha*, *Leontopodium alpinum*, *Rhododendron myrtifolium*; 2 – типовий віковий спектр популяцій *Senecio carpaticus*, *Ptarmica tenuifolia*, *Ranunculus thora*).

Fig. 3. Age structure of small populations: A – typical at nature conditions, B – typical under the anthropogenic pressure (1 – typical population age spectrum of *Oreochloa disticha*, *Leontopodium alpinum*, *Rhododendron myrtifolium*; 2 – typical population age spectrum of *Senecio carpaticus*, *Ptarmica tenuifolia*, *Ranunculus thora*).

До найвагоміших ознак популяції належить її ефективна чисельність (чисельність особин, що генерують). Проте для визначення стану популяції у багатьох випадках важливо враховувати співвідношення ефективної чисельності популяції до чисельності дорослих особин загалом. Це співвідношення або “коефіцієнт генерування популяції” є досить наглядним показником стану передусім малих популяцій [ЦАРИК, КИЯК, ДМИТРАХ, БІЛОНОГА, 2004]. Для великих популяцій, які налічують тисячі особин, на площах, які становлять гектари, величина коефіцієнта генерування переважно не відіграє ролі індикатора їх життєздатності, а може бути лише додатковою ознакою міри віддаленості умов місцезростання від еколого-фітоценотичного оптимуму виду. Є низка прикладів, коли у великих популяціях високої життєздатності генерує лише незначна кількість особин на маргінальних ділянках або точкових порушеннях едафотопу, в місцях розрідження ярусу чи інших збурень (*Calamagrostis villosa*, *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. в субальпійських та альпійських угрупованнях). Натомість для малих популяцій величина коефіцієнта генерування є показовою. Збереження малого значення коефіцієнта протягом років може служити одним з вагомих індикаторів низької життєздатності даної популяції. У багатьох випадках, що особливо характерне у песимальних умовах, спостерігається дуже нерівномірна динаміка чисельності квітучих особин по роках. Багатократна варіабельність коефіцієнта генерування є додатковою ознакою загрози існуванню популяції.

Для життєздатності популяцій різного обсягу роль багатьох популяційних та індивідуальних параметрів вагомо відрізняється (табл. 1). На підставі аналізу багаторічних досліджень встановлено, що для малих популяцій рідкісних видів високогір'я Карпат найважливішими характеристиками є їх генетична різноманітність, ефективна і загальна чисельність, площа оселищ, динаміка чисельності, зокрема квітучих особин, ефективність насінневого і вегетативного розмноження тощо. Кількісні значення, вектори і амплітуда змін цих параметрів служать першочерговими індикаторними ознаками стану і перспектив розвитку малих популяцій. Натомість для великих популяцій найважливішими характеристиками життєвості й життєздатності є щільність, вікова структура, насіннева продуктивність, вегетативна рухливість, запас фітомаси, віталітетна структура [Кияк, 1989; Кияк, КОБИВ, СВАРНИК, 1991; ЖИЛЯЄВ, 2005].

Таблиця 1.

Пріоритетність й індикаторне значення групових та індивідуальних ознак для життєздатності малих популяцій

Table 1.

Priority and indicator significance of individual and common characters for small population viability

Пріоритет ознак	Ознака	Індикаторне значення ознаки: позитивне / негативне
1	Генетична різноманітність популяції	Висока різноманітність / низька різноманітність
2	Ефективна чисельність популяції	Сотні квітучих особин / менше 20-50 квітучих особин
3	Загальна чисельність дорослих особин	Деякі сотень – тисяч особин / менше 150-300 особин
4	Площа оселища популяції	Сотні – тисячі м ² / десятки м ²
5	Динаміка чисельності і площі оселища популяції	Позитивна динаміка, невеликі флюктуації / негативна динаміка, різкі коливання
6	Ефективність насінневого і вегетативного розмноження	Щорічна наявність насінневого підросту / багаторічна відсутність насінневого підросту, слабка вегетативна рухливість
7	Динаміка чисельності квітучих особин	Колівання небагатократні / коливання багатократні, тривалі мінімуми, трапляються спалахи цвітіння
8	Внутрішньопопуляційна різноманітність	Висока за різними ознаками / одноманітна
9	Життєвість особин	Наявність особин різної життєвості / домінування особин низької життєвості
10	Варіабельність і тривалість онтогенезу особин	Поліваріантність / мала варіабельність
11	Взаємовплив з видами-сусідами	Наявність характерних для виду позитивних видів-сусідів / їх відсутність

У малих популяцій за аналогією з ценопопуляціями важливою ознакою є їхня життєвість. Вагомого екологічного змісту набуває порівняльна оцінка життєвості малих популяцій з різних екотопів [ЦАРИК, ЖИЛЯЄВ, КИЯК та ін., 2004]. У великих популяцій, котрі поширені в межах багатьох фітоценозів, ознака життєвості втрачає первинний сенс. Прикладом можуть бути види, котрі представлені континуальними популяціями або метапопуляціями, що охоплюють високогір'я цілих гірських масивів від лісового до альпійського поясу (*Vaccinium myrtillus*, *Rhodococcum vitis-idaea* (L.) Avror., *Homogyne alpina* (L.) Cass., *Soldanella hungarica* Simonk., *Festuca supina* Schur тощо) [ЦАРИК, КИЯК, 2005]. Безумовно не може йти мова про життєвість цих популяцій. Життєвість тих їх частин, що розташовані в альпійському поясі, у більшості видів значно нижча порівняно з лісовим поясом. Наприклад, у *Vaccinium myrtillus* і *Homogyne alpina* у критичних умовах вершинних ділянок гірських хребтів на великих площах не формуються генеративні особини. У інших видів, зокрема з аркто-альпійським ареалом, навпаки, життєвість ценопопуляцій у альпійських фітоценозах найвища. Багато також проміжних варіантів, коли найвища життєвість притаманна тим частинам популяцій, що розташовані у субальпійському або у нижній частині альпійського поясу (*Juniperus sibirica* Burgsd., *Rhododendron myrtifolium*) тощо. Життєвість внутрішньопопуляційних складових у цих випадках переважно дуже різна, однак не може сумуватися й у результаті становити життєвості популяції загалом.

У малих популяцій рідкісних видів встановлено високий ступінь вірності стосунків з іншими видами. Для великих популяцій широко розповсюджених у високогір'ї видів постійність взаємозв'язків не характерна і під час зміни еколого-фітоценотичних умов у різних рослинних угрупованнях їх напруженість змінюється

[Кияк, 1989]. Для видів рослин, котрі існують переважно у вигляді малих популяцій, встановлено високу вірність тісного сусідства з одним-двома або декількома іншими видами, з якими вони мають чіткий позитивний взаємовплив чи асоційованість у більшості, а часом і у всіх місцезростаннях [Кияк, 2007]. Зважаючи на високу стабільність кореляцій сусідства малих популяцій рідкісних видів з іншими видами, яка зберігається у різних фітоценозах, можна зробити висновок про вагоме значення цих зв'язків для їхньої життєвості й життєздатності. Наявність, чисельність і популяційна структура тих рослин, котрі є вірними сусідами для рідкісних видів, у значній мірі створюють передумови для колонізації і визначають потенційний діапазон чисельності (щільності, життєвості) їхніх популяцій. Тому рідкісні види у більшій мірі “залежать” від своїх видів-партнерів і, у підсумку, є вразливішими до змін фітоценотичної ситуації порівняно з широко розповсюдженими видами. Окрім того, популяціям рідкісних видів властивий переважно експлерентний і патієнтний тип стратегії, тому вони підлягають виразному негативному впливу з боку видів-конкурентів, що ще більше звужує їхню нішу.

Найвищі адаптаційні потенції до змін умов середовища виявлено у вегетативно рухливих видів за рахунок високої пластичності поведінки протягом онтогенезу. Особливо важливу роль у життєздатності популяцій цих видів відіграє ефект взаємної компенсації вегетативного і генеративного розмноження, який полягає у активації одного способу розмноження у разі пригнічення іншого.

У вегетативно активних видів за умов, несприятливих для вегетативної рухливості, перехід до генеративної фази прискорюється, а її тривалість вагомо збільшується. У скельних і кам'янистих оселищах тривалість генеративної фази в онтогенезі особин у середньому значно довша порівняно з лучними ценозами, а частка особин, котрі протягом онтогенезу не вступають у генеративну фазу значно менша. Відповідно, вікові спектри популяцій або популяційних складових у скельних і лучних ценозах вагомо відрізняються відсотком генеративних особин.

Щодо адаптаційних потенцій, досліджені види різняться на індивідуальному, внутрішньо- і міжпопуляційному рівнях. За цими ознаками можна виділити такі їхні групи:

1 – види, яким властива низька різноманітність на індивідуальному, внутрішньо- і міжпопуляційному рівнях. До них належать стенотопні види з низькою пластичністю. Типовими представниками цієї групи є *Elisanthe zawadskii* та *Dryas octopetala*, а також *Oreochloa disticha* і *Senecio carpathicus*;

2 – види з високою міжпопуляційною і низькою внутрішньопопуляційною різноманітністю. Такі ознаки мають *Leontopodium alpinum*, *Saussurea alpina* і *Ptarmica tenuifolia*;

3 – види з високою внутрішньо- і міжпопуляційною різноманітністю. Це, передусім, *Ranunculus thora*, *Heracleum carpathicum* і *Primula halleri*.

Найвищі адаптаційні потенції мають види третьої групи, незважаючи часто навіть на малу чисельність популяцій. Найнижчі адаптаційні потенції та еволюційні перспективи властиві видам першої групи. Низька внутрішньопопуляційна мінливість видів другої групи, порівняно з високою їх міжпопуляційною різноманітністю, є свідченням давньої ізоляції їх популяцій і, очевидно, збідненням генетичної різноманітності. Малі популяції цих видів особливо вразливі до антропогенних чинників.

Важливо відзначити, що видів з низькою міжпопуляційною і водночас високою внутрішньопопуляційною мінливістю не виявлено. Поясненням може бути феномен унікальності різноманіття за багатьма ознаками, тобто, що висока внутрішньопопуляційна різноманітність не дублюється у різних популяціях. Нами не виявлено жодної пари популяцій, тотожних за головними ознаками. Найбільш

своєрідними для окремих популяцій є їх чисельність, щільність, частка генеративних особин і частка підросту у загальній чисельності, спектр життєвості особин і просторове внутрішньопопуляційне різноманіття.

Визначальними антропогенними чинниками, які призводять до змін у популяціях, є випасання і витоштування, а також заготівля та збір лікарських і декоративних рослин. На рівні особин у більшості рідкісних, ендемічних і реліктових видів антропогенний вплив спричиняє переважно зниження їх життєвості за ознаками росту і розвитку, зокрема, аберації онтогенезу. На популяційному рівні відбувається порушення просторової структури, зниження чисельності, перебудова вікових спектрів у бік старіння, зменшення ефективності репродукції тощо. Внаслідок антропогенних чинників, які полягають у вилученні частини особин або відчуженні надземної маси, відбувається псевдоомоложення – пік вікових спектрів зміщується на підростову групу з одночасним зниженням чисельності дорослих особин.

У більшості популяцій рідкісних видів високогір'я адаптаційні потенції до негативного антропогенного впливу невисокі й обмежені. Тривалий вплив у вигляді випасу, витоштування чи зривання спричиняє переважно їхню елімінацію. Проміжною ланкою антропогенних адаптацій у багатьох популяцій є здатність до різкої активації процесів насіннєвого розмноження, що потенційно має істотне практичне значення. Проте дана реакція є короткотривалою, переважно однорічною, і надалі характерна зниженням життєвості особин. Найменші зміни встановлено у видів з високою вегетативною рухливістю.

До відчуження надземної та підземної частин рослин особливо чутливими є види моноцентричних і неявнополіцентричних біоморф зі слабкою вегетативною рухливістю (*Leontopodium alpinum*, *Ranunculus thora*, *Primula halleri*). Під дією чинників рекреації в першу чергу знижується інтенсивність генеративного і вегетативного розмноження. Для рідкісних видів високогір'я Карпат найчутливішою до антропогенних порушень індикаторною ознакою та найвразливішою складовою життєздатності популяцій є сфера їх генеративного розмноження.

Висновки

У той час, як мікроумови екотопу зумовлюють у великих популяціях відмінність ознак переважно внутрішньопопуляційного рівня, у малих популяціях вони впливають на головні їх властивості.

Для більшості проаналізованих рідкісних і ендемічних видів високогір'я Карпат мінімальні площі скельних ценозів, потенційно придатні для колонізації, становлять більше 2 – 3 тис. м², в межах яких реалізовані площі оселищ популяцій займають невелику їх частку.

Для видів рослин, котрі представлені переважно малими популяціями, встановлено високу вірність тісного сусідства з одним-двома або декількома іншими видами, з якими вони мають чіткий позитивний взаємовплив чи асоційованість.

У видів високогір'я Карпат здебільшого зберігається вікова структура нормальної повночленної популяції навіть за низької чисельності особин. Відхилення від такої структури переважно є наслідком дії несприятливих екзогенних чинників. Одним з індикаторів стану малих популяцій може служити коефіцієнт їх генерування, котрий становить співвідношення ефективної чисельності до загальної чисельності дорослих особин.

За умов вираженої гетерогенності структури популяцій (просторової, вікової, способів розмноження, шляхів онтогенезу і життєвості особин) їх життєздатність забезпечується за меншої чисельності особин у порівнянні з популяціями гомогенними.

Для малих популяцій рідкісних видів високогір'я Карпат найважливішими характеристиками є їх генетична різноманітність, ефективна і загальна чисельність,

площа оселищ, динаміка чисельності, зокрема квітучих особин, ефективність насінневого і вегетативного розмноження тощо. Кількісні параметри, вектори і амплітуда цих змін служать першочерговими індикаторними ознаками стану і перспектив розвитку малих популяцій. Найчутливішою до антропогенних порушень ознакою та найвразливішою складовою життєздатності популяцій є сфера їх генеративного розмноження.

Список літератури

- ДМИТРАХ Р.І. Продукція та рознесення пилку в угрупованні костриці червоної (*Festuca rubra* L.) в Чорногорі // Праці Наук. товариства ім. Шевченка. Екологічний збірник. – 1999. – Т.3. – С. 165-171.
- ЖИЛЯЄВ Г.Г. Жизнеспособность популяций растений. – Львов, 2005. – 304 с.
- КИЯК В.Г. Структура ценопопуляций растений в альпийских сообществах Карпат: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. – Днепропетровск, 1989. – 16 с.
- КИЯК В.Г. Особливості структури й життєздатності малих популяцій рідкісних та ендемічних видів рослин високогір'я Карпат. – Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. – 2002. – Вип. 29. – С. 93-101.
- КИЯК В.Г. Популяційне розмаїття рослин високогір'я Карпат // Праці Наук. товариства ім. Шевченка. Екологічний збірник „Екологічні проблеми Карпатського регіону”. Т. 12. – Львів: НТШ, 2003. – С. 192-202.
- КИЯК В.Г. Особливості сусідства, асоційованості і взаємовпливу між популяціями рідкісних видів рослин у високогір'ї Карпат // Наук. записки державного природознавчого музею. – Львів, 2007. – Т. 23. – С. 31-42.
- КИЯК В.Г., КОБИВ Ю.И., СВАРНИК Н.И. Особенности возрастной структуры ценопопуляций и онтогенеза горных растений Карпат // Экология популяций. – М.: АН СССР, Науч. Совет по пробл. экологии и антропоген. динамике биол. систем., 1991. – С. 150-165.
- МАЛИНОВСЬКИЙ К.А. Популяційна біологія рослин: її цілі, завдання і методи // Укр. ботан. журн. – 1986. – Т. 43, № 4. – С. 5-12.
- МАЛИНОВСКИЙ К.А., ЦАРИК И.В., ЖИЛЯЕВ Г.Г. О границах природных популяций растений // Журн. общей биологии, 1988. – № 1. – С. 46-57.
- СТРАТЕГІЯ популяцій рослин у природних і антропогеннозмінених екосистемах Карпат / За ред. М. Голубця, Й. Царика. – Львів: Євросвіт, 2001. – 160 с.
- УИТТЕКЕР Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 328 с.
- ЦАРИК Й., ЖИЛЯЄВ Г., КИЯК В., КОБИВ Ю., ДАНИЛИК І., ДМИТРАХ Р., СИЧАК Н., БЛОНОГА В., НЕСТЕРУК Ю. Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат. – Львів: Поллі, 2004. – 198 с.
- ЦАРИК Й.В., КИЯК В.Г. Метапопуляційна структура видів рослин високогір'я Карпат // Екологія та ноосферологія. – 2005. – Т. 16, № 1-2. – С. 5-12.
- ЦАРИК Й., КИЯК В., ДМИТРАХ Р., БЛОНОГА В. Генеративне розмноження популяцій рослин високогір'я Карпат як ознака їхньої життєздатності // Вісник Львів. нац. ун-ту. Серія біол. – 2004. – Вип.36. – С.50-56.
- FALIŃSKA K. Ekologia roślin. – Warszawa, Wydawnictwo Naukowe PWN. – 1997. – 453 s.
- FIEDLER H.J. Umweltschutz: Grundlagen, Planung, Technologien, Management. – Jena; Stuttgart, G. Fischer, 1996.
- GRUNICKE U., POSCHLOD P. Populationsbiologische Untersuchungen an Pflanzen in isolierten Oekosystemen am Beispiel von Weinbergsbrachen – Methodische Vorgehensweisen und erste Ergebnisse // Veröffentlichungen PAO. – Vol. 8. – Karlsruhe, 1994. – S. 167-179.
- JEDICKE E. Biotopverbund: Grundlagen und Massnahmen einer neuen Naturschutzstrategie. – Stuttgart: Ulmer, 1994.
- JESCHKE G., FROEBE H. Ausbreitung und Ueberleben von kleinen Populationen in fragmentierten Habitaten // Zeitschrift fuer Oekologie und Naturschutz. – 1994. – №3. – S. 179-187.
- KAHMEN S., POSCHLOD P. Population size, plant performance and genetic variation in the rare plant *Arnica montana* L. in the Rhoen, Germany // Basic and Applied Ecology. – 2000. – №1. – P. 43-51.
- KERY M., MATTHIES D., SPILLMAN H.-H. Reduced fecundity and offspring performance in small populations of the declining grassland plants *Primula veris* and *Gentiana lutea* // Journal of Ecology. – 2000. – Vol. 88. – P. 17-30.
- LEVIN D. A. Consequences of stochastic elements in plant migration // The American naturalist. – 1988. – Vol. 132. – P. 643-651.
- LIENERT J., DIEMER M., SCHMID B. Effects of habitat fragmentation on population structure and fitness components of the wetland specialist *Swertia perennis* L. (Gentianaceae) // Basic and Applied Ecology. – 2002. – №3. – P. 101-114.

- MATTHIES B. The genetic and demographic consequences of habitat fragmentation for plants: examples from declining grassland species // Bundesamt fuer Naturschutz, Bonn. Schriftenr. Vegetationskunde. – 2000. – Н. 32. – S. 129-140.
- OOSTERMEIJER J.G.B. Population size, genetic variation and related parameters in small, isolated plant populations: a case study / Settele J., Margules C.R., Paschod P. and Henle E. (eds). Species Survival in Fragmented Landscapes. – Kluwer Academic Publish., 1996. – P. 61-68.
- PASCHKE M., BERNASCONI G., SCHMID B. Effects of inbreeding and pollen donor provenance and diversity on offspring performance under environmental stress in the rare plant *Cochleria bavarica* // Basic and Applied Ecology. – 2005. – N 6. – P. 325-338.
- PFLUGSHAUPT K., KOLLMANN J., FISCHER M., ROY B. Pollen quantity and quality affect fruit abortion in small populations of a rare fleshy-fruited shrub // Basic and Applied Ecology. – 2002. – N 3. – P. 319-327.
- PEINTINGER M., BERGAMINI A., SCHMID B. Species-area relationships and nestedness of four taxonomic groups in fragmented wetlands // Basic and Applied Ecology, 2003. – № 4. – P. 385-394.
- ROESER B. Grundlagen der Biotop- und Artenschutzes: Arten- und Biotopgefaerdung, Gefaerdigungsursachen, Schutzstrategien, Rechtinstrumente // 2 Aufl. – Landesberg/Lech: Ecomed, 1995. – 158 s.
- URBANSKA K., LANDOLT E. Biologische Kennwerte von Pflanzenarten // Berichte Geobot. Inst. ETH. Zuerich: Stiftung Ruebel, 1990. – 56. – S. 61-77.
- WEISS G., MAHN E.G. Survival of small isolated populations of *Muscari tenuifolium* Tausch in dry continental grasslands / Settele J., Margules C.R., Paschod P., Henle E. (eds). Species Survival in Fragmented Landscapes. Kluwer Academic Publish., 1996. –P. 204-208.

Статтю підготовано за підтримки Українського науково-технологічного центру (грант № 3826).

Рекомендує до друку
Р.П. Мельник

Отримано 20.05.2008 р.

Адреса автора:

В.Г.Кияк
Інститут екології Карпат НАНУ,
вул. Козельницька, 4
м. Львів, 79026
Україна
e-mail: vlodkokyjak@rambler.ru

Author's address:

V.H.Kyyak
Institute of ecology of the Carpathians
4, Kozelnytska str.
Lviv, 79026
Ukraine
e-mail: vlodkokyjak@rambler.ru