

УДК 581.526:581.524

**Йосиф ЦАРИК, Володимир КИЯК, Юрій КОБІВ,  
Ростислава ДМИТРАХ, Іван ДАНИЛИК, Надія СИЧАК,  
Володимир БІЛОНОГА, Юрій НЕСТЕРУК, Валентина КОБІВ**

## **ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА МІНЛИВІСТЬ ЯК ОСНОВА АДАПТАЦІЇ ДО УМОВ ЗРОСТАННЯ РІДКІСНИХ, РЕЛІКТОВИХ ТА ЕНДЕМІЧНИХ ВИДІВ РОСЛИН КАРПАТ**

*Досліджені внутрішньо- та міжпопуляційна мінливість 20-ти рідкісних, реліктових та ендемічних видів рослин Карпат. Виділені ознаки індивідуального та популяційного рівнів, які є найрепрезентативнішими та індикаторними для вивчення розмаїття популяцій. Встановлено, що адаптаційні механізми популяцій, спрямовані на виживання, розмноження і розвиток у мінливих умовах середовища та під дією антропогенних чинників, полягають у зміні вікової, просторової і статеві структур, життєвості, характеру онтогенезу особин, розмноження, фенотипічної мінливості й набуття ними ознак різних типів стратегій.*

Пізнання шляхів адаптації видів рослин до умов зростання на рівні популяцій є основою для розуміння їх сучасного стану, розкриває перспективи розвитку та створює можливість розроблення напрямів раціональної експлуатації. Особливої ваги такі дослідження набувають для рідкісних, реліктових та ендемічних видів рослин, маючи на меті визначення оптимальних способів їх охорони.

Вивчення популяцій у ракурсі внутрішньо- і міжпопуляційної мінливості передували багаторічні дослідження популяційної біології та екології багатьох трав'яних і чагарничкових видів рослин Карпат і Прикарпаття у різних умовах екотопу та під дією різних фітогенних та антропогенних факторів [1, 5, 6, 9, 10, 12, 17, 19, 25].

Під час натурних досліджень параметрів популяцій та особин різних вікових станів застосовані стаціонарні та маршрутні методи, описані в окремих методичних посібниках [13, 20, 23, 24] та журнальних статтях [8, 14, 15, 16, 21]. Вивчення біології розмноження та ізоляційних бар'єрів здійснювалося за апробованими методиками [2, 3, 11, 18, 22]. Оброблення польових та лабораторних даних проводилося із застосуванням методів варіаційної статистики [7].

Об'єктами були 20 видів трав'яних і чагарничкових рослин: *Alchemilla deylii* Plocek, *A. flabellata* Buser, *Primula minima* L., *P. halleri* J. F. Gmel.,

*Ranunculus thora* L., *Leontopodium alpinum* Cass., *Dryas octopetala* L., *Callianthemum coriandrifolium* Reichenb., *Saussurea porcii* Degen, *Carex bicolor* All., *C. davalliana* Sm., *Valeriana tripteris* L., *V. simplicifolia* (Reichenb.) Kabath, *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit ex Willd., *Swertia perennis* L., *Pedicularis oederi* Vahl та ін.

Під час дослідження індивідуальної мінливості видів роду *Alchemilla* увага приділялася морфологічним ознакам, які є ключовими для характеристики виду як дискретного таксона, що відзначається комплексом ознак, параметри яких мають виражені гіатуси з аналогічними параметрами інших таксонів. Для досліджуваних видів такими ознаками є кількісні та кількісноякісні ознаки: характер опушення, форма й характер зубчастості лопатей, співвідношення розмірів листкової пластинки. Важливими є ознаки, що характеризують будову квітки й суцвіття, зокрема співвідношення довжини листочків оцвіттини (чашолистків і листочків підчаші), форма і характер опушення гіпантіїв, наявність зубців на листочках підчаші.

Наймінливішими є такі параметри: лінійні розміри листків, висота стебла, співвідношення висоти стебла до довжини черешків прикореневих листків, кількість квіток у суцвітті, розміри листкової пластинки. Значення цих ознак значною мірою залежить від конкретних умов екотопу, в якому сформувалася локальна популяція: ступеня затінення іншими рослинами, едафотопу, рівня його зволоженості тощо.

Найстабільнішими є ознаки, безпосередньо не пов'язані з умовами середовища, в якому формується локальна популяція. Такими ознаками для модельних видів є співвідношення висоти лопатей листків до довжини радіуса листкової пластинки, глибина міжлопатевого надрізу, характер опушення, діаметр квітки.

Стосовно кількісних ознак локальних популяцій *Carex bicolor*, *C. davalliana*, *C. rupestris*, найвагомими для висвітлення мінливості є довжина та ширина листків і висота генеративних пагонів, суцвітть, колосків, насіннева продуктивність, а для перших двох видів — кількість пагонів на особину. Для континуальних популяцій *C. sempervirens*, окрім наведених вище ознак, важливим виявилось забарвлення лусок жіночих колосків, а для локальних популяцій *C. rupestris* — наявність або відсутність остюка на приквітковій лусці. Локальна популяція *Saussurea porcii* відзначається мінливістю довжини та кількістю генеративних пагонів, кількістю листків, кошиків у суцвітті та їх розмірів.

Попередні дослідження не дали можливості виявити чітко виражених якісних морфологічних відмінностей особин популяцій з різних місцезростань у межах виду *Adenostyles alliariae* в Чорногірському гірському масиві. Натомість виявлено окремі морфологічні відмінності кількісного характеру. Вони стосуються переважно особливостей індивідуального розвитку особин у різних екологоценотичних умовах — тривалості перебування у певних вікових станах, періодичності генерування, кількості центрів розростання (полі- або моноцентричність). Встановлено наявність двох основних типів онтогенезу: базового — в умовах, близьких до оптимальних у трав'яних і чагарникових угрупованнях з достатнім рівнем

освітлення і зволоження, та спрощеного — в умовах фітоценотичного стресу у смерековому лісі.

У несприятливих для *Adenostyles alliariae* умовах недостатнього освітлення, регулярного відторгнення асимілюючих органів, пошкодження фітофагами або надмірного ущільнення субстрату — набуває поширення спрощений тип онтогенезу. Залежно від характеру та інтенсивності дії негативних факторів глибина спрощення може бути різною. У зімкнених смерекових насадженнях для *Adenostyles alliariae* характерним є онтогенез, генеративний період якого значно скорочується або випадає цілком.

Параметри особин *Pedicularis oederi* теж суттєво відрізняються залежно від умов біотопу (табл. 1). Особини з мезофітного лучного оселища (II) значно вищі завдяки конкуренції серед густого травостою. Їм властива більша кількість квіток і плодів, а також більший вміст насінин у коробочці. Тому їхня насіннева продуктивність є вища, що може служити пристосуванням, яке частково компенсує наслідки високої смертності підросту в цій субпопуляції. Незважаючи на те, що генеративні особини з болотного оселища нижчі, їхня маса є істотно більшою. Це вказує на їх вищу життєвість і сприятливіші умови даного біотопу.

Таблиця 1

Параметри особин *Pedicularis oederi* Vahl у різних оселищах

№ субпопуляції	2-річні вегетативні особини		3-річні генеративні особини					
	довжина листків, см	маса, г	висота, см	маса, г	к-ть квіток на квітконосі (у липні)	к-ть коробочок на квітконосі (у серпні)	к-сть насінин у коробочці	насіннева продуктивність квітконоса
I	9,6+0,6	0,38+0,2	9,6+0,4	1,25+0,13	10,7+0,5	9,4+0,5	6,1+0,2	57,3
II	12,3+0,7	0,48+0,2	12,1+0,5	0,78+0,08	14,2+0,6	13,3+0,7	7,0+0,3	83,3

Прикметно, що постгенеративні, а також найстарші (п'ятирічні) генеративні особини було виявлено лише в болотному оселищі (I). Отже, тривалість онтогенезу в ньому довша. Можливо, це пов'язано з тим, що дане оселище лежить у нижчій частині субальпійського поясу, де умови сприятливіші для виду. Частка генеративних особин тут також є вища.

На груповому рівні мінливість популяцій досліджуваних видів характеризується ознаками вікової, статевої, просторової структур, щільності та розміщення особин. У локальних популяцій осок в умовах заповідного режиму переважає правосторонній віковий спектр. Для континуальної популяції *Carex sempervirens* це також характерно, проте, в умовах навантаження (випас, витоштування), де активно відбуваються процеси партикуляції особин, йде зміщення співвідношення вікових станів, переважають прегенеративні особини (г. Петрос). В умовах косіння популяція *C. davalliana* (ур. Примаратик) відзначається переважанням генеративних особин. Показник щільності особин також більший у тих популяціях, які перебувають під антропогенним навантаженням. Однак висока щільність пагонів виявлена також у *C. rupestris* на вирівняних полицях скель, де антропогенний вплив мінімальний. Це можна пояснити обмеженістю

простору, зайнятого відповідним клоном, а також стретолерантним типом стратегії популяцій цього виду (г. Шпиці, г. Великий Козел).

Просторова структура популяцій гірських видів є тим розмаїтіша, чим строкатіше форми рельєфу території, що їх вони займають. Це досить показово можна проілюструвати на прикладі континуальних популяцій *Carex sempervirens*. Унаслідок великої площі, зайнятої цими популяціями, можна виділити окремі субпопуляції і популяційні локуси. Така внутрішньопопуляційна диференціація підтверджується і ценотичною та ритмологічною розмаїтістю. Унаслідок нерівномірного танення снігу відбувається різночасове цвітіння таких локусів, а в різних угрупованнях накладається вплив внутрішньо- та міжвидової конкуренції.

Популяційні показники і біометричні параметри особин *Pedicularis oederi* в різних умовах є істотно відмінні. Наведені далі дані (табл. 2) стосуються двох контрастних за умовами оселищ.

Таблиця 2

Популяційні показники *Pedicularis oederi* Vahl у різних оселищах

№ субпопуляції	Тип оселища	Висота, м над р. м.	Площа, (кв. м)	Чисельність дорослих вегетативних особин	Чисельність квітучих особин	Середня щільність дорослих особин (на кв. м)	Співвідношення між проростками і дорослими особинами
I	торфове болото	1720	80	400-450	105	6,6	2,5
II	мезофітна лука	1955	300	150-200	65	0,6	1,5

Щільність дорослих особин у болотному оселищі (I) є в 2—3 рази більша. Співвідношення між проростками і дорослими особинами тут теж є вище. Це пояснюється наявністю численних ділянок оголеного ґрунту або моху, що створюють особливо сприятливі умови для виживання підросту.

У мезофітному лучному оселищі (II) щільне задерніння пригнічує приживання підросту. Зростає смертність, особливо серед прегенеративної групи. Власне це є причиною низької щільності *Pedicularis oederi* в даній субпопуляції. Натомість участь генеративної групи особин у ній значно вища.

Спостереженнями за поведінкою виду в різних частинах метапопуляції *Pedicularis oederi* встановлено різне його реагування на антропогенний вплив. Особливо вразливими є малочисельні альпійські субпопуляції, у яких виявляється тенденція до вимирання. Окрім того, аналіз даних Г. Запаловича [26] та порівняння їх із сучасним станом дають змогу стверджувати, що рясність виду в альпійському поясі протягом ХХ ст. істотно зменшилася. Проведеними обстеженнями виявлено, що, ймовірно, оселища цього виду на г. Піп Іван, Говерла і Петрос зникли. Це могло бути спричинене інтенсивним випасанням і супутнім пошкодженням генеративних пагонів унаслідок витоптування.

Внутрішньопопуляційні відмінності *Swertia perennis* subsp. *alpestris* є співвимірні з міжпопуляційними. Це стосується навіть таксономічнозначущих ознак: довжини пелюсток, кількості квіток і супротивних кілець.

Порівняння насінневої продуктивності *Symphytum cordatum* із різних місцезростань засвідчило, що величина потенційної насінневої продуктивності є більш постійною на всьому дослідженому обсязі поширення виду, натомість спостерігалася виразна тенденція до зменшення реальної насінневої продуктивності зі зростанням висоти над рівнем моря. Очевидно, зниження температури, спричинене висотним градієнтом, негативно впливає на розвиток насіння.

Для видів трав'яних і чагарничкових рослин із невисокою вегетативною рухливістю важливим як адаптаційним, так й індикаторним показником є генеративна сфера з такими ознаками: потужність генеративних пагонів (їх величина, маса тощо), кількість квіток чи суцвіть та їх величина; величина реальної насінневої продуктивності особин чи їх груп; маса насінин. У всіх досліджених видів встановлено достовірну різницю за більшістю наведених показників на індивідуальному і груповому рівнях під впливом як природних, так і антропогенних факторів. Опосередкованими індикаторами придатності цих показників, як чутливих, можуть виступати їх значні різниці між різновіковими особинами в межах генеративної вікової групи.

Встановлено, що твердження про високу постійність такого показника виду, як маса 1000 насінин в умовах високогір'я справджується не завжди. У *Ranunculus thora*, зокрема, цей показник як між різними популяціями, так і між їх субпопуляціями значно варіює.

Істотні різниці ознак особин досліджених видів і субпопуляційних складових встановлено в досліджених видів під впливом таких факторів: 1) снігового режиму, вітрового режиму, мікроклімату; 2) ущільнення ґрунту, потужності ґрунтового шару, задернованості, вологості ґрунту, мікрорельєфу; 3) фітоклімату, сусідства; 4) антропогенного впливу (витоптування, заготівлі). Ці фактори є визначальними для індивідуальної мінливості на невеликих ділянках та для групової внутрішньо- та міжпопуляційної мінливості на більших площах. Чим різноманітніша варіація цих факторів, тим більша варіабельність популяцій рослин на індивідуальному і груповому рівнях. Слід зазначити, що кожен із цих факторів за його високих або низьких показників може виступати спочатку визначальним, а далі лімітуючим. *Ranunculus thora*, наприклад, як на особовому, так і на субпопуляційному рівнях, в умовах коли травостій цільний і достатньо високий (з домінуванням, зокрема, *Sesleria coerulans*), на г. Кедроватий представлений популяцією зі значною частиною вегетативних особин, які не проходять генеративної стадії. Тобто, незважаючи на постійність інших факторів середовища, зміна поведінки особин та їх груп відбувається відразу за багатьма ознаками онтогенезу, розмноження, вікової структури тощо.

У досліджених видів виявлено головні, характерні для них динамічні ознаки індивідуального і групового рівнів, зміни яких вказують на адаптації до умов зростання. Наведемо приклад таких змін для модельного виду *Ranunculus thora* (табл. 3).

В інших видів виявлено такі механізми адаптації до дії несприятливих факторів: у малорічного, малорухливого виду *Pedi-*

*cularis oederi* в умовах щільного задерніння, яке пригнічує приживання підросту, спостерігається більша кількість квіток і, відповідно, насінневих коробочок на генеративному пагоні. Окрім того, зростає кількість насіння у коробочці, а отже, й насінна продуктивність. Це відіграє важливу роль у самопідтриманні популяцій, оскільки невисока насінна продуктивність виду є одним із важливих чинників, що лімітують його чисельність.

Основним негативним фактором, що впливає на популяції *Swertia perennis* subsp. *alpestris*, є випасання. Воно призводить до зниження частки генеративних особин, але натомість стимулює вегетативну рухливість. Довжина річних приростів кореневищ в умовах випасання є вища, але діаметр кореневищ зменшується. Тонкі кореневища призводять до швидкої партикуляції особин. Отже, механізм адаптації *S. perennis* до несприятливого впливу випасання полягає у зміні співвідношення між генеративним і вегетативним розмноженням на користь останнього. Це протидіє зниженню загальної чисельності популяції. Наприклад, щільність популяції виду в ур. Скопеска, незважаючи на інтенсивний випас, залишається порівняно високою за рахунок низькожиттєвих негенеративних особин вегетативного походження.

Таблиця 3

Головні динамічні ознаки *Ranunculus thora* L., які свідчать про адаптації до умов зростання

Чинний фактор	Індивідуальний рівень	Груповий рівень
1. Сніговий, вітровий режим	Зміна біометричних показників, зміни в генеративній сфері (кількість квіток, маса насіння)	Зміна життєвості, насінневої продуктивності, маси 1000 насіння
2. Едафотоп	Зміна тривалості онтогенезу, життєвості	Зміна життєздатності і життєвості
3. Фітоклімат	Зміна онтогенезу	Зміна вікового спектра, характеру самопідтримання
4. Антропогенний вплив (зривання, викопування)	Скорочення онтогенезу, псевдоомолодження, старіння	Лабільність чисельності, падіння чисельності, псевдоомолодження, старіння
5. Ізоляція	Припинення утворення життєздатного насіння	За критичної чисельності — елімінація

Для порівняння статеві структури були взяті однодомні і дводомні види осок, що дало змогу встановити деякі їх особливості. Для дводомної *Carex davalliana* (ур. Примаратик) виявлене таке співвідношення статей: 64,7 % до 35,3 % на користь жіночих особин. Подібне співвідношення ми отримали, досліджуючи популяції цього виду в умовах Полісся (сmt. Шацьк, с. Мельники, с. Окунин — Волинська обл.). Однак співвідношення квіток у колоску свідчить про істотне переважання (30—40 %) чоловічих квіток. Результати підрахунку квіток у *Carex rupestris* також показали переважання чоловічих квіток над жіночими (71,9 % до 28,1 %). Подібні дані були отримані для однодомних видів *Carex limosa*, *C. capillaris*, *C. sempervirens*. Відмінною від цих видів виявилася *C. bicolor*, в якій кількість жіночих квіток переважає над чоловічими.

Визначальними критеріями внутрішньопопуляційної розмаїтості видів є вплив еколого-ценотичних факторів і просторово-функціональної ізоляції, пов'язаної з обмеженістю обміну генетичним матеріалом. У зв'язку з цим формуються локальні групи особин, які пристосовані до умов конкретного середовища і характеризуються певною сукупністю морфологічних ознак. Особливо це стосується різностатевих видів, статеві форми яких мають певну норму реакції генотипу і неадекватно реагують на зміну умов навколишнього середовища. Так, внутрішньопопуляційна різноманітність дієцичних (дводомних) видів — *Valeriana simplicifolia*, *Rhodiola rosea*, *Rumex carpaticus* — пов'язана з лабільністю гіноєцичних (жіночих) форм. Статевий диференціал чутливості останніх визначається відмінами у фізико-механічних особливостях субстрату, вмісту в ньому поживних речовин, режимі його зволоження, інсоляції та ін. Так, чисельність гіноєцичних форм в *V. simplicifolia* змінюється залежно від умов місцезростання на ділянках із різною структурою субстрату і режимом зволоження. На оліготрофно-сфагнових болотах, як у передгірних, так і у високогірних районах Карпат із бідним вмістом мінеральних речовин, кислою реакцією і недостатньою аерацією субстрату їхня кількість становить 27,8—33,0 %, а на вологих луках 38,7—47,4 %. У таких умовах істотних змін зазнають габітуальні ознаки різностатевих форм — чисельність та будова квіток і суцвіть, висота і площа поперечного перерізу генеративного стебла, форма і конфігурація листової пластинки, зубчастість її лопатей, розвиток і галуження кореневої системи тощо. Проведений аналіз індивідуальної мінливості на рівні морфологічних параметрів показав, що вони залежать від конкретних умов екотопу, в якому сформувалася локальна популяція. Наприклад, у *V. simplicifolia* більшість досліджуваних показників є найнижча на оліготрофно-сфагнових болотах, а найвища — на сирих луках. Окрім того, найвищими абсолютними біометричними параметрами в будь-якій популяції характеризуються гіноєцичні особини, які, порівняно з андроецичними, вирізняються висотою, площею поперечного перерізу стебла, чисельністю квіток у суцвітті, величиною листків, потужністю кореневої системи тощо.

Відмінності у співвідношенні статей визначаються фенологічними особливостями протягом сезону. Як звичайно у різностатевих популяціях жіноча сфера розвивається раніше, ніж інші, що супроводжується часовими розбіжностями в ритмах цвітіння і запилення з іншими статевими формами. В екології запилення ця особливість вважається своєрідним пристосуванням до ксеногенії. Однак в умовах високогір'я, остання часто доповнюється апоміктичним способом розмноження у гіноєцичних форм, що дає змогу підтримувати необхідний рівень насінневої продуктивності незалежно від впливу навколишнього середовища.

Андроецичним статевим формам навпаки — властиве переважаання в екстремальних і несприятливих еколого-ценотичних умовах, як, наприклад, у *Rhodiola rosea*, яка займає відкриті скельні угруповання. Чисельність андроецичних форм зростає також у локальних оселищах з певним ступенем ізоляції. Встановлено, що найбільша кількість андроецичних особин концентрується на їх периферійній частині.

Адаптаційні механізми статевих форм видів пов'язані з неоднаковими їх потребами до умов місцезростання та дії несприятливих факторів. Встановлено, що гіноєцичні особини вирізняються більшою вибагливістю до едафічних умов та інсоляції. Несинхронне використання ресурсів середовища гіноєцичними та андроєцичними формами є важливою адаптаційною здатністю видів, яка зумовлює диференціацію особин різної статі за екологічними нішами.

Отже, можна вважати, що статева структура є важливим діагностичним параметром, який відображає не тільки генетичні, а й еколого-ценотичні впливи на конкретні популяції. Локальна концентрація особин з певною статевою формою свідчить про їхні неоднакові адаптаційні здатності до різних умов середовища.

Під час дослідження ізоляційних бар'єрів між популяціями встановлено, що в модельного виду *Ranunculus thora* для обміну генетичного матеріалу шляхом перенесення пилку критичною відстанню є 300 м, далі від якої запилення нерегулярне і відбувається з дедалі меншою частотою. Дослідження потребують продовження. Попередніми нашими даними показано, що популяції *Ranunculus thora*, відстань між якими понад 1,5 км, відрізняються між собою за ізоферментним складом, що свідчить про їхні генетичні відмінності та ізоляцію (повну чи часткову).

Встановлено істотне значення різниць у термінах цвітіння особин у різних субпопуляційних структурах як ізоляційних бар'єрів. У різний час цвітуть і пилюють особини популяції *Carex rupestris* на ділянках південної і північної експозиції на Шпицях. Значний часовий проміжок, який може сягати двох місяців, забезпечує ізоляцію *Soldanella hungarica* на ділянках із тривалим сніговим покривом, порівняно з площами, які скоро звільняються від снігу.

На основі аналізу отриманих даних нами попередньо розглядаються три моделі внутрішньопопуляційного розмаїття.

Крапкова модель. Популяція зростає у невеликому за розмірами оселищі й в однорідних умовах. За просторовою класифікацією типів популяцій вона є ізольована. Такі популяції утворюють види *Alchemilla incisa*, *Carex bicolor*, *C. rupestris*, *Dryas octopetala*, *Callianthemum coriandrifolium*. Розмах індивідуального і групового розмаїття невеликий. Особини вирівняні за біометричними параметрами, групова розмаїтість слабо виражена. Можна припустити, що в таких популяціях відбувається стабілізуючий відбір.

Унімодальна модель. Популяція зростає в оселищі, в якому спостерігається зміна одного або небагатьох факторів — скажімо, температури повітря. Ця модель властива для лінійних популяцій, наприклад видів *Petasites officinalis*, *Symphytum cordatum* тощо. Для таких популяцій властивий тренд в один бік зміни біометричних параметрів особин і зростання групової структурованості на рівні популяції (наявність популяційних локусів, між якими можливий обмін генетичним матеріалом або він обмежений). Для популяцій такого типу може бути властивий спрямований відбір.

Полімодальна модель. Популяція зростає у гетерогенних за багатьма факторами умовах. Ця модель найбільш властива для континуальних популяцій, які утворюють види *Carex sempervirens*, *Soldanella hungarica*. У таких популяцій спостерігається широкий розмах коливань індивідуальної мінливості і висока групова струк-



турованість, яка проявляється у формуванні великих за розмірами популяційних локусів, з характерними для них індивідуальними і демографічними параметрами. Популяційні локуси в таких популяціях можуть відповідати групі особин популяційного рангу [22], а в разі відсутності обміну генетичним матеріалом і за умови довготривалого поновлення особин набувати статусу природно-історичної популяції. Для такого типу популяцій властивий найвищий рівень внутрішньопопуляційної розмаїтості. Добір у таких популяціях може бути деструктивний (для крайніх популяційних локусів), спрямований і стабілізуючий (для ізольованих протягом довгого часу локусів).

Найбільш вразливими до зміни умов середовища є популяції, які описуються першою і другою моделями; щодо популяцій третьої моделі, то вони є стійкіші до дії антропогенних чинників.

Встановлено, що адаптаційні механізми популяцій, залежно від умов середовища та дії антропогенних чинників, полягають у зміні вікової, просторової і статевої структур, життєвості, характеру онтогенезу особин, розмноження і фенотипічної мінливості й набуття ними ознак різних типів стратегій, спрямованих на виживання, розмноження і розвиток.

#### ЛІТЕРАТУРА

1. Василишина В. М. Мінливість морфологічних ознак і насінневої продуктивності *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. в Українських Карпатах // Наук. вісник УкрДЛТУ. Вип. 9.14. Львів, 2000. С. 143—147.
2. Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.
3. Грант В. Эволюционный процесс: Критический обзор эволюционной теории. М.: Мир, 1991. 488 с.
4. Динамика популяций травянистых растений. К.: Наук. думка, 1987. 128 с.
5. Дмитрах Р. І. Структурно-функціональні особливості популяцій високогірних рослин Українських Карпат // Наук. вісник УкрДЛТУ. Вип. 9.9. Львів, 1999. С. 240—243.
6. Данилик І. М. Стратегія популяцій видів роду *Carex* L. (*Cyperaceae*) у природних і антропогенних екосистемах Українських Карпат // Наук. вісник УкрДЛТУ. Вип. 10.1. Львів, 2000. С. 80—89.
7. Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.
8. Злобин Ю. А. Популяционный анализ в фитоценологии. Владивосток: Дальневосточ. науч. центр, 1984. 60 с.
9. Кияк В. Г. Стратегія виживання малочисельних популяцій рідкісних та ендемічних видів високогір'я Карпат // Праці НТШ. Львів: НТШ, 1999. З. С. 172—179.
10. Кобів Ю. Й., Нестерук Ю. Й. Унікальна популяція *Callianthemum coriandrifolium* Reichenb. (*Ranunculaceae*) у Чорногорі (Українські Карпати) // Укр. ботан. журн. 1996. 53. №3. С. 218—223.
11. Кордюм Е. Л., Глущенко Г. И. Цитозембриологические аспекты проблемы пола у покрытосеменных. К.: Наук. думка, 1976. 198 с.

12. *Малиновський К. А., Царик Й. В., Жиляев Г. Г. та ін.* Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат. К.: Наук. думка, 1998. 176 с.
13. *Полевая геоботаника / Под общ. ред. Лавренка Е. М. и Корчагина А. А.* Л.: Наука, 1956—1976. Т. 1. 435 с.; Т. 2. 489 с.
14. *Работнов Т. А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в естественных ценозах // Труды Ботан. ин-та АН СССР. 1950. С. 3. Вып. 6. С. 7—204.
15. *Работнов Т. А.* Изучение ценологических популяций в целях выяснения стратегии жизни видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. 80. Вып. 2. С. 5—17.
16. *Смирнова О. В.* Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 205 с.
17. Структура високогірних фітоценозів Українських Карпат // Зб. наук. праць. К.: Наук. думка, 1993. 180 с.
18. *Фегри К., Л. ван дер Пейл.* Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. 379 с.
19. *Царик Й. В.* Інсуляризація популяцій рослин і деякі її наслідки // Наук. вісник. Львів. лісотехн. ун-ту. Вип. 9.9. Львів, 1999. С. 206—212.
20. *Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Л. Б. Заугольнова, Л. А. Жукова, А. С. Комаров и др.* М.: Наука, 1988. 184 с.
21. *Яблоков А. В., Ларина Н. И.* Введение в фенетику популяций. М.: Наука, 1985. 160 с.
22. *Яблоков А. В.* Популяционная биология. — М.: Высш. шк., 1987. — 303 с.
23. *Given D. R.* Principles and practice of plant conservation. London-Glasgow—Weinheim: Chapman & Hall. 292 p.
24. *Harper J. L.* Population biology of plants. New York—London: Academic Press, 1977. 592 p.
25. *Kobiv Y.* *Cortusa matthioli* L. (*Primulaceae*) in the Chornohora Mts (Ukrainian Carpathians): distribution, ecology, taxonomy and conservation // *Fragm. Flor. et Geobot.*, — 1999. XLV (2). S. 355—374.
26. *Zapałowicz H.* Roślinna szata gór Pokucko-Marmaroskich // *Spraw. Kom. Fizyogr.* 1889. Т. 24. S. 1—390.

## SUMMARY

**Yosyf TSARYK, Volodymyr KYIAK, Yuriy KOBIV, Rostyslava DMYTRAKH, Ivan DANYLYK, Nadiya SYTCHAK, Volodymyr BILONOHA, Yuriy NESTERUK, Valentyna KOBIV**

**INTRAPOPULATION VARIABILITY AS AN ADAPTATIONAL BASIS FOR ENVIRONMENTAL CONDITIONS IN THE HABITATS OF RARE, RELICT AND ENDEMIC SPECIES OF PLANTS IN THE CARPATHIANS**

On the basis of investigations of intra- and interpopulation variability in 20 rare, relict and endemic species of plants in the Carpathians, individual and population characters have been established. These characters are the most representative and indicative for population diversity. It has been found out that adaptational mechanisms focused on survival, reproduction and development in changing environmental conditions and under human impact include the shifts in the age, spacial and sexual structures, life history, reproduction and phenotypic variability. They are connected with different types of strategies.