

ЕКОЛОГІЯ РОСЛИННОГО СВІТУ

УДК 581.526:581.524

Володимир КИЯК

ОСОБЛИВОСТІ ЕКОЛОГІЇ І ЖИТТЕЗДАТНОСТІ МАЛИХ ПОПУЛЯЦІЙ РІДКІСНИХ ВИДІВ РОСЛИН ВИСОКОГІР'Я КАРПАТ

Розглянуто особливості колонізації, просторової структури, буферності і життєздатності малих популяцій рідкісних видів у ценозах високогір'я Карпат. Мінімальні площі ценозів, потенційно придатні для колонізації, становлять переважно понад 2–3 тис. кв. м. Реалізовані площі оселищ популяцій займають невелику їх частку. Для малих популяцій найважливішими характеристиками життєздатності є ефективна і загальна чисельність, площа оселищ, динаміка чисельності, зокрема квітучих особин, ефективність насінневого й вегетативного розмноження тощо. Вектори змін цих параметрів слугують індикаторами перспектив популяцій.

Аналіз робіт, проведених останнім часом в Українських Карпатах [3, 15], засвідчує вагомість доробку в дослідженні проблеми життєздатності популяцій видів рослин і виявляє потребу подальшого опрацювання аналітичних підходів, зокрема щодо порівняння життєздатності популяцій різного обсягу й різних просторових типів, уніфікацію оцінки життєздатності, виокремлення пріоритетних ознак життєздатності популяцій видів різних життєвих форм і стратегії, видів рідкісних, реліктових і ендемічних.

Експериментально доведено, що життєздатність малих популяцій менша проти великих популяцій, зокрема за ознаками репродукції, життєвості особин і пластичності реакцій на зміну умов середовища [17, 21]. Однак залишається нез'ясованим багато питань щодо інших особливостей структури та поведінки малих популяцій. Значний науковий інтерес становлять дослідження екологічних першопричин таких особливостей.

Маловивченими є питання мінімально необхідних умов для колонізації, виживання і життєздатності популяції, зокрема мінімальних величин площі оселища життєздатної популяції [19], площі, яка забезпечувала б можливість репродукції й еволюції популяцій [18]. Особливо актуального значення набувають такі дослідження за умов зростання

масштабів антропогенної трансформації середовища, що спричиняє фрагментацію й інсуляризацію популяцій і екосистем.

Співвідношення мінімальної чисельності і мінімальної площі, за яких ще зберігається життєздатність популяції, є, очевидно, значною мірою видоспецифічним і потребує фактичних даних щодо видів різних життєвих форм.

Бракує досліджень буферності популяції — її здатності до компенсації утрат, які виникають за несприятливих змін довкілля [24], ознаки, яка має вельми важливе значення для розкриття механізмів збереження життєздатності, зокрема малих популяцій.

Наша стаття має за мету висвітлення особливостей 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. Вона спрямована на обговорення перелічених раніше проблемних питань популяційної екології і продовжує цикл подібних публікацій [5, 6, 7].

Методика досліджень малих популяцій має деяку специфіку. Польові роботи проведено з мінімальним втручанням і порушенням популяцій і ценозів. Малі популяції рідкісних видів досліджено переважно без викопування особин, а для порівняльного матеріалу відбирали лише їхні надземні частини. Задля статистичної достовірності часто обліковували параметри всіх або більшої частини особин популяцій з огляду на їхню малу чисельність. Крім того, у малих популяціях була застосована більша повторність або (і) тривалість досліджень порівняно з великими популяціями. Загалом же ознаки структури і екології популяцій досліджено традиційними методами [15].

До малих ми зараховуємо популяції, котрі містять до 1000 дорослих особин, а також чисельніші, котрі розміщені на площі до 1000 кв. м. Згідно з нашими дослідженнями, такий підхід доцільний для популяцій багаторічних вегетативно рухливих трав і чагарничків у фітоценозах високогір'я Карпат [6, 7]. Для популяцій видів інших життєвих форм (дерев, однорічників, вегетативно нерухливих) виправдані також інші підходи, коли, наприклад, межу між малими й великими популяціями проводять у проміжку 50—400 квітучих особин [22] і площі оселищ у 5000 кв. м. [20].

Під час оцінки ценозів, які потенційно сприятливі для колонізації, узято до уваги еколого-біологічні особливості кожного виду, наприклад, для *Ranunculus thora* L. у Чорногорі було дотримано наявності таких характерних для оселищ популяцій умов: 1) висотного діапазону ценозів у межах 1700—2000 м н. р. м., 2) експозицій — східної і південної; 3) крутизни схилів — 30—60°; 4) ґрунтово-скельних умов — скель і навколоскельних частково задернованих ділянок; 5) наявності видів-сусідів з позитивним взаємовпливом — *Carex sempervirens* Vill., *Veronica baumgartenii* Roem. et Schult., видів роду *Thymus* L. [15].

Об'єктом досліджень у нашій праці є природно-історична (генетична) популяція [10, 13].

Дослідженнями охоплено альпійський, субальпійський і частково лісовий пояси найвищих гірських хребтів Українських Карпат: Чорногори, Свидовця, Мармароських гір і Чивчинів.

Серед рідкісних і ендемічних видів для моніторингового й експериментального вивчення на постійних ділянках вибрано модельні види, а саме: *Leontopodium alpinum* Cass., *Primula halleri* J. F. Gmel., *Senecio carpaticus* Herbich, *Heracleum carpaticum* Porc., *Erigeron alpinus* L., *Doronicum clusii* (All.) Tausch, *Saussurea alpina* (L.) DC., *Oreochloa disticha* (Wulf.) Link, *Ranunculus thora*, *Campanula serrata* (Kit.) Hendrych, *Gentiana acaulis* L., *Dryas octopetala* L., *Ptarmica tenuifolia* (Schur) Schur, *Pulsatilla alba* Reichenb., *Rhododendron myrtifolium* Schott et Kotschy тощо. Такий вибір був зумовлений метою дослідити особливості екології малих популяцій видів різних життєвих форм і типів біоморф, способів розмноження і тривалості онтогенезу, різної стратегії та внутрішньопопуляційного розмаїття. Серед об'єктів найбільшу частку становлять виражено стенотопні види, приурочені до карбонатних порід (*Leontopodium alpinum*, *Ptarmica tenuifolia*, *Elisanthe zawadskii* (Herbich) Klok.) або до скель (*Primula halleri*, *Erigeron alpinus*), чи до лучних ценозів (*Senecio carpaticus*, *Heracleum carpaticum*). Частина цих видів представлена в Карпатах лише малими популяціями (*Leontopodium alpinum*, *Primula halleri*, *Saussurea alpina*, *Dryas octopetala*, *Oreochloa disticha*), інші — переважно великими континуальними популяціями або метапопуляціями (*Rhododendron myrtifolium*, *Doronicum clusii*). Однак найціннішу інформацію, яка може бути використана для екстраполювання на інші види, надають результати досліджень видів рослин проміжної стратегії і структури, котрі представлені як малими, так і великими популяціями на скелях і луках — *Ranunculus thora*, *Campanula serrata*, *Gentiana acaulis*, *Pulsatilla alba*. Порівняння структури, екології та життєздатності популяцій рідкісних видів проведено також із популяціями і метапопуляціями широко розповсюджених у високогір'ї видів: *Juncus trifidus* L., *Festuca supina* Schur., *Sesleria coeruleans* Friv., *Vaccinium uliginosum* L., *V. myrtillus* L., *Hieracium alpinum* L., *Homogyne alpina* (L.) Cass., *Calamagrostis villosa* (Chaix.) J. F. Gmel., *Soldanella hungarica* Simonk., *Carex curvula* All. тощо [4, 15].

Визначальними щодо можливості колонізації ценозу, виживання та життєздатності малих популяцій рідкісних видів є мікроумови. Для великих популяцій мікроумови визначають переважно лише життєвість внутрішньопопуляційних просторових складових. Головними лімітувальними факторами для малих популяцій високогір'я Карпат є ґрунтові мікроумови (хемізм, глибина, структура, трофність і вологість ґрунту), мікроекспозиція, мікрорельєф, мікрофітоклімат, взаємовплив між видами, специфіка вітрового, снігового й температурного режимів [4, 15]. Головними антропогенними лімітувальними факторами є випасання і збирання (заготівля). Позаяк скельні угруповання зазнали набагато меншої антропогенної трансформації, саме в них поширена більшість популяцій рідкісних видів і, своєю чергою, більшість малих популяцій. Окрім того, для Карпат характерні малі площі скельних ценозів — до декількох гектарів, і рідкісність великих скельних масивів, які становлять багато гектарів. Можна виділити лише окремі потужні скельні відслонення такого масштабу в Чорногорі (гг. Шпиці, Бербенеска),

Свидовці (Близниця-Драгобрат), Мармароських Альпах (г. Піп-Іван, Ненеска) і Чивчинах (г. Великий Камінь).

Щодо поширення популяцій рідкісних видів, існує теза, що проблема їх рідкості пов'язана більшою мірою з відсутністю екоотопів, придатних для колонізації, ніж з їх ізольованістю чи віддаленістю [22]. Для перевірки цього твердження, а також з'ясування величини площ, що їх колонізують рідкісні види, нами проведено аналіз поширення рідкісних видів у скельних ценозах Чорногори.

Беручи до уваги, що популяції *Ranunculus thora* розкидані вздовж всієї Чорногори — від Петроса до Піп-Івана, можна вважати, що імовірність колонізації цим видом була приблизно однакова в різних ділянках хребта. Аналізуючи отримані дані щодо поширення популяцій *Ranunculus thora* на потенційно сприятливих площах (табл. 1), робимо висновок, що площі в декілька сотень і навіть 1—2 тис. кв. м. в умовах Чорногори ним не колонізовані.

Низькими є коефіцієнти колонізації потенційно придатної площі, котрі визначалися як співвідношення реальної площі оселища популяції і потенційно придатної площі для колонізації. На г. Шпиці коефіцієнт колонізації площі хоч і високий, проте щільність популяції мала. Низький відсоток освоєння потенційно придатних площ характерний також для інших рідкісних видів (табл.1).

Таблиця 1

Потенційно придатна для колонізації і реальна площа оселищ популяцій *Ranunculus thora* у високогір'ї Чорногори

Місцезнаходження популяції	Чисельність популяції, особин	Реальна площа оселища популяції, кв. м	Потенційно придатна площа для колонізації, кв. м	Коефіцієнт колонізації потенційно придатної площі
Менчул, 1700—1800, півд.	—	Площі не колонізовані	400	—
Пожижевська, 1750—1800, півд.	—		600	—
Данцер, 1700—1800, півд.	—		1000	—
Говерла, 1750—1850, схід.	—		2000	—
Пожижевська, 1700—1750, схід.	2	1	2000	0,0005
Туркул, 1700—1900, півд.-схід.	30	150	3000	0,05
Данцер, 1750—1800, схід	400	100	3000	0,03
Піп-Іван, 1900—2000, півд.	500	600	5000	0,12
Біля о. Несамовитого, 1750—1850, півд.	1000	600	8000	0,08
Петрос, 1800—1900, півд.-схід.	100	400	12000	0,03
Шпиці, 1700—1900, схід., півд.	1500	7000	25000	0,28

Зіставивши результати наших особистих досліджень щодо подібних кореляцій поширення рідкісних видів у високогір'ї Карпат, дані інших дослідників, які стосуються флористичних описів конкретних місцезростань [11] і поширення видів [25, 16, 9, 14], для малих за площею фітоценозів можна зробити узагальнення, що 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 прямопропорційне розмаїттю екологічних умов оселищ.

Флористичне багатство різко зростає, коли площа ценозу перевищує приблизно 3000—5000 кв. м. і становить гектари. Окремо відзначимо, що такі кореляції характерні для скельних ценозів Чорногори, котрі сформувалися на породах, бідних на кальцій. Для вапнякових скель чи осипів, з огляду на їх вищу видову насиченість, аналогічні кореляції спостерігаються на трохи менших площах.

Можна виділити три групи рідкісних і ендемічних видів Українських Карпат, котрі колонізують скельні ценози у порядку збільшення їх площі: 1) площі від декількох десятків кв. м — *Silene dubia* Herbich, *Veronica baumgartenii*; 2) площі від декількох сотень кв. м — *Rhodiola rosea* L., *Pulsatilla alba*, *Gentiana acaulis*, *Arabis hornungiana* Schur; 3) площі від 0,2—0,3 га — *Erigeron alpinus*, *Parnassia tenuifolia*, *Elisanthe zawadskii*, *Bellardiochloa violacea* (Bellardi) Chiov., *Ranunculus thora*, *Leontopodium alpinum*, *Saussurea discolor* (Willd.) DC., *S. alpina*, *Primula halleri* тощо.

Ураховуючи результати щодо коефіцієнтів колонізації потенційно придатної площі, мінімальні розміри і просторову структуру площ, на яких зафіксовано наявність популяцій рідкісних видів, доходимо висновку, що успішна колонізація більшості рідкісних видів високогір'я Карпат здійснюється на достатньо великих потенційно придатних площах, обриси яких є суцільні 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 нерегулярний.

Таблиця 2

Потенційно придатна для колонізації і реальна площа оселищ популяцій модельних рідкісних видів рослин на г. Шпиці

Популяція виду	Чисельність популяції, особин	Реальна площа оселищ, кв. м	Потенційно придатна площа для колонізації, кв. м	Коефіцієнт колонізації потенційно придатної площі	Ознаки екоотопу, сприятливі для колонізації
<i>Leontopodium alpinum</i>	20	100	25000	0,01	Схили східної і південної мікроекспозицій, слабо задерновані сухі і теплі ділянки відкритих скельних угруповань
<i>Saussurea alpina</i>	500	300	5000	0,06	Ділянки „рухливого“ дрібнокам'янистого ґрунту біля підніжжя скель, слабоконовані свіжі ділянки на скелях різної мікроекспозиції
<i>Heraclium carpaticum</i>	600	500	18000	0,03	Східні міжскельні мезотрофні ділянки з глибоким ґрунтом і суцільним задернінням, на задернованих осипах під скелями в щучниках і куничниках

Варто брати до уваги, що периферія будь-якого угруповання зазнає впливу суміжних фітоценозів, унаслідок чого на периферії формуються екотони з відмінними умовами, порівняно з центральними ділянками угруповання. Тому малі за площею ценози можуть у значній своїй частині або навіть повністю бути зайняті екотонами і, тим самим, за фітоценотичними умовами бути несприятливими для колонізації.

Для малих оселищ не справджується також твердження, ніби більша кількість менших ценозів у сумі містить більше видів рослин проти меншої кількості великих ценозів за однакової їх сумарної площі [23]. Ця закономірність чинна для доволі великих площ. Таку специфіку змін видового багатства в ценозах різної величини важливо враховувати під час планування природоохоронних територій.

Характерними ознаками просторового розподілу в межах сприятливих ценозів є те, що популяції, займаючи невелику частку таких площ, мають, однак, компактну структуру, досить високу щільність і чітко окреслені контури. Такі ознаки властиві стенотопним видам більшою мірою в скельних ценозах і меншою, — у лучних угрупованнях (*Ranunculus thora* і *Saussurea alpina* на Бербенесці, *Heraclium carpathicum* на Менчулі Чорногірському, Прелуках і Паляниці в Чивчинах). Дисперсне розміщення особин з низькою їх щільністю і відсутністю чітких контурів оселища трапляється зрідка і є ознакою популяції низької життєздатності (*Ranunculus thora* на Туркулі) або наслідком антропогенної деградації (*Oreochloa disticha* на Туркулі). Тому величина площі, яку займає популяція, у таких випадках не слугує показовою ознакою стану популяції. Великі популяції з низькою щільністю, порівняно з малими популяціями високої щільності, часто виявляють меншу буферність, тобто меншу здатність до компенсації утрат від несприятливих чинників. Контакт між особинами (перехресне запилення, позитивний взаємовплив, фітогенне поле) і їх репродуктивна активність (поширення діаспор) відбуваються переважно на цілком малих відстанях, які обмежені метрами. Тому із збільшенням відстані між особинами до десятків метрів вразливість популяції різко прогресує, а її буферність зменшується. Це можна проілюструвати в разі відмирання особин, які розміщені на великих відстанях одна від одної. Тоді утворюється „вікно“ з значно зниженими функціональними і зміненими внутрішньопопуляційними ознаками, у якому заміщення новими особинами і відновлення ознак відбувається набагато повільніше порівняно з популяціями високої щільності.

Лише в окремих видів, котрі поширені на високогір'ї Карпат, можна спостерігати дисперсне розміщення на великих площах, коли відстань між особинами обчислюється багатьма десятками або сотнями метрів (*Gentiana punctata* L., *G. acaulis*, *Arnica montana* L., *Veratrum album* L.). Однак у сприятливих умовах ці види також формують популяції високої щільності, а їхня дисперсність зумовлена переважно антропогенними чинниками.

Унаслідок вираженої стенотопності рідкісних видів, їхні популяції часом займають цілком малу площу з дуже вирівняними умовами, як, наприклад, *Ranunculus thora* і *Saussurea alpina* на Бербенесці, *Heraclium carpathicum* на Менчулі й на Прелуках тощо. У таких випадках формуються популяції з низьким внутрішньопопуляційним розмаїттям, у

яких життєвість особин перебуває на одному рівні, шляхи їх онтогенезу одноманітні, а реагування на несприятливі чинники — однотипні. У наслідку, 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, позаяк у скельних ценозах навіть на цілком малих площах характерна мозаїчність умов середовища. Тому рівновеликі популяції на скелях завжди мають багатшу внутрішньопопуляційну структуру і вищу життєздатність. Для великих популяцій можна навести лише окремі випадки досить однотипної поведінки на популяційному рівні, як відповідей на несприятливі чинники, наприклад, масове пропускання цвітіння генеративними особинами в окремі роки в популяції *Ranunculus thora* на Погорільці. Для рівновеликої скельної популяції *R. thora* на Шпицях таких пропусків цвітіння не відзначено.

Окрім стенотопності, висока щільність популяцій пов'язана також зі специфікою розмноження. Таку щільність мають популяції, у яких домінують вегетативне розмноження і клональна структура (*Dryas octopetala*, *Loiseleuria procumbens* Desv., *Senecio carpaticus*). Висока щільність у популяціях з переважно насінневим розмноженням зумовлена значною мірою тим, що абсолютна більшість насіння поширюється на невеликі відстані по сусідству з материнською особиною [4, 8, 13]. І є чимало прикладів, які вказують, що відсоток виживання підросту насінневого походження набагато вищий у безпосередній близькості до материнських особин [13, 15]. На нашу думку, вагомим чинником сприяння ефективності насінневого розмноження у багатьох рідкісних видів високогір'я Карпат є також дія фітогенного поля — як дорослих особин, так і популяції загалом. Протягом багаторічних спостережень зовнішні контури популяцій *Oreochloa disticha*, *Erigeron alpinus*, *Saussurea alpina*, *Ranunculus thora*, *Primula halleri*, *Dryas octopetala* тощо залишаються стабільними, тоді як їхня внутрішньопопуляційна просторова структура в межах фітогенного поля популяції чи популяційних складових — динамічна.

Згідно з дослідженнями, проведеними на високогір'ї Карпат [1, 12, 2], відстані розсіювання пилку в анемофільних видів цілком малі. Наприклад, в особин видів *Anthoxanthum alpinum* A. et D. Loeve, *Agrostis tenuis* Sibth., *Festuca rubra* L. і *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. більшість пилку розсіюється на відстань до 5 м. В ентомофільних видів радіуси поширення пилку комахами більші, але перехресне запилення у них відбувається переважно також у межах просторово невеликих груп особин, що є наслідком властивого запилювачам відвідування рослин на малих відстанях [2, 1]. Отже, перехресне запилення на відстанях, що обчислюються сотнями метрів, не є характерним ні в анемофільних, ні в ентомофільних видів [20]. Очевидно, значною мірою також унаслідок малих дистанцій ефективного перехресного запилення малі популяції мають переважно компактну просторову структуру. Адже в популяціях видів із перехресним запиленням щільність квітучих особин за умови їх рівномірного розподілу має бути не менша, як одиниця на площу, що становить величину відстані ефективного запилення у квадраті. У разі, якщо особини розміщені на відстанях у сотні метрів одна від одної,

важко вести мову про наявність популяції, а радше про групи особин, які є частково ізольовані. Якщо у проміжку між „справжніми“ популяціями, які розділені тими чи іншими ізоляційними бар'єрами, наявні „ланцюжки“ власне таких груп особин, через які здійснюється частковий контакт, то це утворення набуває уже метапопуляційних ознак.

Задля буферности, яка забезпечувала б тривале існування в умовах усіляких стохастичностей природного середовища, малій популяції необхідний певний резерв. Передусім резерв чисельности особин і площі оселища. Навіть протягом порівняно короткотривалих спостережень у скельних ценозах нами встановлено вагомий відсоток „передчасного“ відмирання особин унаслідок лише процесів вивітрювання порід, осипання і зсування ґрунту. Від цих природних змін у популяції *Ranunculus thora* на Данцері в Чорногорі протягом 12 років досліджень відмерло 9 відсотків дорослих особин. Крім того, в окремі роки мишоподібними гризунами відчужено надземну частину 28 відсотків квітучих особин. Якщо взяти до уваги, що протягом тривалішого часу зростає імовірність накладання або (і) збільшення негативної дії факторів і що тривалість онтогенезу *R. thora* достатньо велика (обчислюється десятками років), то стає очевидним, що резерв чисельности особин і площі оселищ, який може слугувати буфером на випадок таких факторів, становить значну частку обсягу популяцій. Зважаючи, що популяція на Данцері, за нашими оцінками, виявляє високу життєвість і життєздатність, можна припустити, що її буферність забезпечує компенсацію подібних втрат. У такому разі буферність цієї популяції становить близько третини її чисельности. Безперечно, такі висновки є досить умовні, а надання ознаці буферности кількісних показників — дискусійні. Проте якщо врахувати, що на порозі чисельности (і площі) мінімальним життєздатним популяціям притаманна мінімальна буферність, а нижче цього порогу вона нульова, то, можливо, і є сенс за умови кількісного означення параметрів мінімальних життєздатних популяцій застосовувати також кількісні оцінки буферности. Щодо великих популяцій, то, очевидно, подібні кількісні підходи не настільки актуальні.

Термін „буферність популяції“ за змістом близький до поняття „стійкість популяції“. На відміну від стійкості популяції, визначальною ознакою якої є збереження сталості її структури і функцій у процесі змін довкілля, буферність популяції передбачає послідовність та єдність двох процесів: утрат у структурі чи (і) у функціях популяції унаслідок дії несприятливих зовнішніх чинників та їх компенсації завдяки внутрішньо-популяційним гомеостатичним механізмам. Популяція здатна до самовідновлення, поки інтенсивність несприятливих чинників не перевищує певних порогових величин, за межею котрих втрати стають незворотними. Чим вищі межі, за яких ще зберігається здатність популяції до повернення у вихідний стан, тим вища буферність популяції, і навпаки. Особливого значення набуває ознака буферности для опрацювання проблеми життєздатности популяцій.

Під час порівняння життєздатности різних популяцій найвагомішими є такі ознаки: обсяги популяцій, себто чисельність особин і площа оселищ; генетичне розмаїття, ефективна чисельність (чисельність генеративних особин); ефективність насіннєвого і вегетативного розмноження,

внутрішньопопуляційне розмаїття тощо. Багаторазово доведено, що перспектива виживання триваліша насамперед у популяцій, котрі більші за обсягом [17, 21]. Серед рівновеликих популяцій вища життєздатність буде притаманна популяціям з вищим генетичним розмаїттям, з більшою чисельністю генеративних особин, з вищою ефективністю розмноження, а також популяціям з вищим внутрішньопопуляційним розмаїттям. Під час дослідження великих, зокрема, континуальних популяцій, наприклад, *Homogyne alpina*, *Soldanella hungarica*, *Vaccinium myrtillus*, *Festuca airoides* або метапопуляцій видів роду *Petasites* Mill. важко вести мову про порівняння їх життєздатності. Адже популяції такого порядку, котрі містять сотні тисяч чи мільйони особин і лежать на площах багатьох квадратних кілометрів, мають безконечно тривалі перспективи. Загрозу їхній життєздатності можуть становити лише фактори катастрофічного характеру, які, однак, прогнозувати немає сенсу. Малі популяції, на противагу великим, потребують прогнозування здатності їх до виживання навіть за невеликих навантажень найпоширеніших антропогенних факторів або некатастрофічних змін природного середовища. Тому порівняння їх життєздатності є звичне і вкладає вагоме значення у зміст структурного й функціонального популяційного аналізу. Кількісна порівняльна оцінка популяцій за життєздатністю на основі конкретних чисел, коефіцієнтів тощо здебільшого дуже проблематична й переважно неможлива. Виправданішим є підхід, коли під час порівняння життєздатності вживаються ознаки „вища“ і „нижча“. Проміжок часу, в якому відбувається перехід популяції з категорії життєздатної до нежиттєздатної, чи навпаки, обмежений і переважно неспівмірно короткий від тривалості змін у проміжку „велика популяція високої життєздатності — мала популяція низької життєздатності“. Загалом, чим триваліша перспектива виживання популяції, тим вища її життєздатність, і навпаки.

Для життєздатності популяцій різного обсягу роль багатьох популяційних та індивідуальних параметрів значно відрізняється (табл. 3). На підставі аналізу багаторічних досліджень встановлено, що для малих популяцій рідкісних видів високогір'я Карпат найважливішими характеристиками є їхнє генетичне розмаїття, ефективна й загальна чисельність, площа оселищ, динаміка чисельності, зокрема квітучих особин, ефективність насінневого і вегетативного розмноження тощо. Кількісні характеристики, вектори і характер змін цих параметрів слугують 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.

Про доволі високу життєздатність, наприклад, малої популяції *Ranunculus thora* на Данцері (див. табл. 1), площа оселища якої лише 100 кв. м. свідчить стабільна в багаторічній динаміці (протягом 12 років) ефективна чисельність, котра становить близько 200 особин за загальної чисельності 600 особин, з яких третину становить підріст генеративного походження. Коливання співвідношення особин різних вікових груп має флюктуаційний характер у межах 15 відсотків. Чисельність квітучих

особин також стабільна, а перерви у цвітінні характерні лише для невеликої частини особин низької життєвості в наскельних ділянках. Внутрішньопопуляційна структура характеризується високим розмаїттям за життєвістю особин, темпами і варіантами їх онтогенезу і просторовим розподілом, що зумовлене високою розмаїтістю мікроумов у даному оселищі. Наявні види-сусіди з вираженим позитивним взаємовпливом — *Carex sempervirens*, *Veronica baumgartenii*, види роду *Thymus*.

Таблиця 3

Пріоритетність й індикаторне значення групових та індивідуальних ознак життєздатності малих популяцій

Пріоритет ознак	Ознака	Індикаторне значення ознаки: позитивне / негативне
1	Генетичне розмаїття популяції	Високе розмаїття / низьке розмаїття
2	Ефективна чисельність популяції	Сотні квітучих особин / менше 20—50 квітучих особин
3	Загальна чисельність дорослих особин	Декілька сотень—тисяч особин / менше 150—300 особин
4	Площа оселища популяції	Сотні—тисячі кв. м. / десятки кв. м.
5	Динаміка чисельності 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	Коливання небагатократні / коливання багатократні, тривалі мінімуми, трапляються спалахи цвітіння
8	Внутрішньопопуляційне розмаїття	Висока за різними ознаками / одноманітна
9	Життєвість особин	Наявність особин різної життєвості / домінування особин низької життєвості
10	Варіантність і тривалість онтогенезу особин	Поліваріантність / мала варіабельність
11	Взаємовплив з видами-сусідами	Наявність характерних для виду позитивних видів-сусідів / їх відсутність

Підсумовуючи, можна виділити декілька висновків.

Методичний підхід для дослідження малих популяцій, зокрема рідкісних видів, має свою специфіку. Треба дотримуватися принципу мінімального порушення популяцій і ценозів — малі популяції рідкісних видів слід вивчати без викопування особин, застосовуючи метод мічених особин і моніторингові дослідження.

У той час, як мікроумови екотопу високогір'я Українських Карпат зумовлюють у великих популяціях відмінність ознак переважно внутрішньопопуляційного рівня, у малих популяціях вони впливають на головні популяційні ознаки.

Для великих континуальних популяцій і метапопуляцій факторами загрози є передусім різні антропогенні впливи, а серед чинників природного середовища загрозу становлять переважно лише стохастичності, які мають катастрофічний характер. Для малих популяцій загрозу ста-

новлять як антропогенні чинники, так і різні стохастичності природного середовища.

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

Для більшості видів успішна колонізація та формування життєздатної популяції можлива за наявності відповідного ценозу, розміри якого є переважно багатократно більші від мінімальної площі оселищ мінімальної життєздатної популяції даного виду. Особливо це стосується стенотопних видів. Наочно така закономірність прослідковується на прикладі скельних ценозів, у яких чітко виділяються їх межі та специфічні фактори екотопу. В лучних ценозах методично важче встановлювати сприятливі площі для колонізації того чи іншого виду з огляду на більш виражений континуум екологічних факторів і дифузність контурів таких площ.

Екотонні зони займають у ценозах переважно тим більшу частку їх площі, чим менша площа цих ценозів. Тому на малих потенційно сприятливих площах може не існувати реально сприятливих умов для колонізації видами відповідної екології.

Малим популяціям властива менша буферність порівняно з великими популяціями. Буферність популяції пов'язана переважно прямопорційною залежністю з внутрішньопопуляційним розмаїттям за багатьма ознаками: віковою і просторовою структурами, поліваріантністю шляхів онтогенезу і способів самопідтримання, життєвістю особин тощо.

Для малих популяцій рідкісних видів високогір'я Карпат найважливішими характеристиками є їхня ефективна й загальна чисельність, площа оселищ, динаміка чисельності, зокрема квітучих особин, ефективність насінневого й вегетативного розмноження тощо. Кількісні характеристики або вектори і характер змін цих параметрів слугують першочерговими індикаторними ознаками стану і перспектив малих популяцій.

ЛІТЕРАТУРА

1. *Дмитрах Р.І.* Продукція та рознесення пилку в угрупованні костриці червоної (*Festuca rubra* L.) в Чорногорі // Праці НТШ: Екологічний збірник. Львів: НТШ, 1999. — Т.ІІІ. — С. 165—171.
2. *Жуляев Г. Г.* Пыльцевой режим растительного сообщества *Festucetum nardosum* в Карпатах // Журн. общей биологии, 1989. — № 3. — С. 372—378.
3. *Жуляев Г. Г.* Жизнеспособность популяций растений. — Львов, 2005. — 304 с.
4. *Кияк В. Г.* Структура ценопопуляций растений в альпийских сообществах Карпат. Автореф. дис. ...кандид. биол. наук. — Днепропетровск, 1989. — 16 с.
5. *Кияк В.* Стратегія виживання малочисельних популяцій рідкісних та ендемічних видів високогір'я Карпат. // Праці НТШ. Екологічний збірник. Т. ІІІ. — Львів: НТШ, 1999. — С. 172—179.

6. *Кияк В. Г.* Особливості структури й життєздатності малих популяцій рідкісних та ендемічних видів рослин високогір'я Карпат // Вісн. Львів. нац. ун-ту.— Сер. біол.— Львів.— Вип. 29., 2002.— С. 93—101.
7. *Кияк В.* Популяційне розмаїття рослин високогір'я Карпат // Праці НТШ.— Т. 12. Екологічний збірник „Екологічні проблеми Карпатського регіону“. 12.— Львів: НТШ, 2003.— Т. 12.— С. 192—202.
8. *Коржинський Я. В.* Способы и эффективность рассеивания семян и динамика популяций растений в горных лесах Карпат // Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках лесной зоны.— М.: Изд-во Росагропром, 1986.— С. 107—109.
9. *Малиновський К. А.* Рослинність високогір'я Українських Карпат.— К.: Наук. думка, 1980.— 277 с.
10. *Малиновський К. А.* Популяційна біологія рослин: її цілі, завдання і методи // Укр. ботан. журн. 1986. 43, — N 4.— С. 5—12.
11. *Малиновський К. А., Кричфалушій В. В.* Рослинні угруповання високогір'я Українських Карпат.— Ужгород, 2002.— 244 с.
12. *Малиновський К. А., Царик І. В., Жиляев Г. Г.* О границах природных популяций растений // Журн. общей биологии, 1988.— № 1.— С. 46—57.
13. *Малиновський К. А., Царик І. В., Жиляев Г. Г., та ін.* Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат.— К.: Наук. думка, 1998.— 176 с.
14. *Малиновський К., Царик І., Кияк В., Нестерук Ю.* Рідкісні, ендемічні, реліктові та погранично-ареальні види рослин Українських Карпат.— Львів: Ліга-Прес, 2002.— 76 с.
15. *Царик І., Жиляев Г., Кияк В., та ін.* Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат.— Львів: Поллі, 2004.— 198 с.
16. *Чопик В. І.* Високогірна флора Українських Карпат.— К.: Наук. думка, 1976.— 272 с.
17. *Falińska K.* Ekologia roślin.— Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN. 1997.— 453 s.
18. *Fiedler H. J.* Umweltschutz: Grundlagen, Planung, Technologien, Management. Jena;— Stuttgart, G. Fischer, 1996.— 620 s.
19. *Jedicke E.* Biotopverbund: Grundlagen und Massnahmen einer neuen Naturschutzstrategie.— Stuttgart: Ulmer, 1994.— 287 s.
20. *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.
21. *Matthies B.* The genetic and demographic consequences of habitat fragmentation for plants: examples from declining grassland species // Bundesamt fuer Naturschutz,— Bonn. Schriftenr. Vegetationskunde, 2000.— H. 32.— S. 129—140.
22. *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.— № 6.— P. 325—338.

23. *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.

24. *Whittaker R.H., Woodwell G.* Evolution of natural communities // *Ecosystem Structure and Function: Annual Biol. Collq. Corvallis.* — Oregon State University Press, 1972. — P. 137—156.

25. *Zapałowicz H.* Roślinna szata gór Pokucko-Marmaroskich. — Kraków, Druk. Univ. Jagellońskiego, 1880. — 389 s.

SUMMARY

Volodymyr KYIAK

ECOLOGICAL PECULIARITIES AND VIABILITY OF SMALL POPULATIONS OF RARE PLANT SPECIES IN CARPATHIAN HIGHLANDS

The peculiarities of colonization, spatial structure, buffer capacity and viability of small populations of rare species in coenoses of Carpathian highlands are considered. The minimal areas of coenoses, which are potentially suitable for colonization, come mainly to more than 2-3 thousand sq. m. The realized areas of populations cover only little part of them. The effective and general abundance, its dynamics, especially of blooming individuals, area of population, effectiveness of generative and vegetative reproduction are the main characteristics of viability of small populations. Directions of changes of the parameters serve as indicators of population perspectives