

УДК 581.526:581.524

В.Г. Кияк

БУФЕРНІСТЬ МАЛИХ ПОПУЛЯЦІЙ РІДКІСНИХ ВИДІВ РОСЛИН ВИСОКОГІР'Я УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Кияк В.Г. Буферность малых популяций редких видов растений высокогорья Украинских Карпат // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2008. – Вып. 24. – С. 67-76.

Исследованы особенности буферности малых популяций 18 редких видов растений высокогорья Карпат. Буферность популяций обеспечивается прежде всего неодинаковой уязвимостью особей разной жизненности, выраженной вариабельностью путей онтогенеза, увеличением длительности жизни при ухудшении условий, активацией вегетативного и (или) генеративного размножения при нарушениях, а также высоким внутривидовым разнообразием.

Kuyak V. Buffering of rare plant species small populations at high mountain zone of the Ukrainian Carpathians // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2008. – 24. – P. 67-76.

The buffering peculiarities of the small populations of 18 rare plant species at high mountain zone of the Carpathians were investigated. First of all, the different vulnerability of individuals of varied viability, expressive variability of the ontogenesis types, life prolongation under deterioration of habitat conditions, activation of the vegetative and generative reproduction under disturbance and high intrapopulation variability ensure the population buffering.

Однією з центральних проблем сучасної екології є стабільність і стійкість природних систем і, зокрема, популяцій. Важливою ознакою у цьому контексті є їхня буферність. Значення буферності актуальне також для опрацювання проблем життєздатності та самовідновлення популяцій. Встановлено, що популяціям, меншим за чисельністю і (або) площею оселищ, внаслідок передусім збідненої їх генетичної різноманітності, притаманна нижча стійкість і буферність до негативних чинників, зокрема за ознаками життєвості особин [9, 12], життєздатністю насіння і виживанням проростків [10] тощо. Однак, бракує відомостей щодо буферності популяцій за комплексом індивідуальних і групових ознак. В Україні як синоніми поняття „буферність популяції” часом вживаються „пружна стійкість” або „пружність популяції” [1, 2, 5], котрі видаються, однак, менш вдалими.

Метою цієї статті є здійснити аналіз буферності малих популяцій рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат на основі комплексу головних ознак індивідуального і групового рівня.

Матеріал і методика досліджень

Популяції рідкісних і ендемічних видів альпійського, субальпійського і частково верхньої смуги лісового поясу Українських Карпат досліджено протягом 1990-2007 рр. Основні дані отримано на постійних моніторингових ділянках у Чорногорі. Маршрутним методом охоплено також високогір'я Свидовця, Чивчин і Мармароського масиву. Висотний діапазон розташування оселищ більшості популяцій – 1400-2000 м над рівнем моря.

Об'єктами досліджень були популяції *Campanula serrata* (Kit.) Hendrych, *Doronicum clusii* (All.) Tausch, *Dryas octopetala* L., *Elisanthe zawadzki* (Herbich) Klok., *Gentiana acaulis* L., *Heraclium carpaticum* Porc., *Leontopodium alpinum* Cass., *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv.,

Oreochloa disticha (Wulf.) Link, *Primula halleri* J. F. Gmel., *Parmica tenuifolia* (Schur) Schur, *Pulsatilla alba* Reichenb., *Ranunculus thora* L., *Rhododendron myrtifolium* Sch. et Kots., *Salix herbacea* L., *Saussurea alpina* (L.) DC., *Senecio carpaticus* Herbich і *Silene dubia* Herbich. Такий вибір був зумовлений метою встановити особливості буферності популяцій рідкісних видів, котрі належать до типових для високогір'я Карпат типів біоморф, видів різної стратегії й внутрішньопопуляційної різноманітності.

Вивчено вплив головних у високогір'ї антропогенних чинників: випасання, витоштування, викошування, а для декоративних і лікарських видів також – зривання, збирання і викопування. Помірні рівні навантажень за цими чинниками прийнято такими (у розрахунку на сезон): випасання – до 1,5 умовних голів/га, витоштування – до 150 проходів/м²; викошування – одноразове; зривання – відчуження 50% генеративних пагонів; збирання – відчуження 50% генеративних пагонів разом з частиною кореневої системи; викопування – відчуження 20% генеративних особин.

На основі онтогенетично-популяційного та інших традиційних методів [8] у популяціях проаналізовано онтогенез, тривалість життя і життєвість особин, їх чисельність і щільність, просторову та вікову структуру, вегетативне і генеративне розмноження та взаємовплив між видами.

Результати досліджень

Буферність популяції – це її здатність до компенсації втрат, зумовлених несприятливими змінами навколишнього середовища. Термін, запропонований Р. Уїттекером (1970), за змістом близький до поняття „стійкість популяції”. На відміну від стійкості, визначальною ознакою якої є збереження сталості структури і функцій популяції під час змін зовнішнього середовища, буферність передбачає послідовність та єдність двох процесів: втрат у структурі і (або) у функціях популяції внаслідок дії несприятливих зовнішніх чинників та їх компенсації завдяки внутрішньопопуляційним гомеостатичним механізмам. Популяція здатна до самовідновлення, поки інтенсивність несприятливих чинників не перевищує певних порогових величин, за межею яких втрати стають незворотними. Чим вищі межі, за яких ще зберігається здатність популяції до повернення у вихідний стан, тим вища її буферність [3]. Буферність можна оцінювати також за швидкістю повернення популяції до вихідного стану [11].

Буферність популяції забезпечується гомеостатичними реакціями на індивідуальному і груповому рівні. Основою буферності є сукупність гомеостатичних механізмів, спрямованих на підтримання генофонду популяції. Буферність переважно прямо пропорційно пов'язана як з генетичною гетерогенністю популяції, так і з внутрішньопопуляційною різноманітністю за багатьма ознаками: віковою, статевою і просторовою структурами, поліваріантністю шляхів онтогенезу і способів самопідтримання, життєвістю особин тощо [3].

Антропогенні чинники (випас, витоштування, заготівля) становлять головну загрозу існуванню не лише малих, але й великих популяцій. Буферність малих популяцій більшості рідкісних видів різних життєвих форм до цих чинників дуже обмежена. Регулярний багаторічний і (або) інтенсивний антропогенний вплив часто є причиною їхньої елімінації. Відновлення структури і функцій популяцій можливе переважно за умови помірних і (або) нетривалих антропогенних навантажень.

Зважаючи на темпи відновлення у популяціях досліджених видів, можна провести градацію буферності на високу, середню і низьку, за яких відновлення

структури і функцій відбувається відповідно протягом 3, 4-10 і більше 10 років. У більшості малих популяцій встановлено низьку і середню буферність навіть до помірних антропогенних порушень (табл. 1). Констатовано втрачену здатність до компенсації подальших втрат у структурі і функціях у більшості антропогенно деградованих популяцій *Leontopodium alpinum* і єдиній достовірно відомій в Українських Карпатах популяції *Oreochloa disticha* на г. Туркулі. Це зумовлене критично малою чисельністю особин і площею оселищ популяцій та розбалансованістю структури за багатьма ознаками [6]. Висока швидкість самовідновлення притаманна окремим малим популяціям у разі поєднання інтенсивного вегетативного й ефективного насіннєвого розмноження. Це характерне для довгокореневищних і сланких трав, а серед чагарничків – для *Salix herbacea* у сприятливих для вегетативної рухливості умовах едафотопу.

Таблиця 1

Буферність малих популяцій рідкісних видів високогір'я Карпат до антропогенних порушень помірної інтенсивності

Життєва форма видів	Вид	Розташування популяції (гора)	Антропогенні чинники	*Буферність популяції	Головні причини даної буферності
1	2	3	4	5	6
Короткокореневищні трави	<i>Leontopodium alpinum</i>	Шпиці	збирання	втрачена	Відсутність насіннєвого підросту
		Ненеска	збирання	низька	Мала чисельність
	<i>Ranunculus thora</i>	Шпиці	викопування	середня	Успішне насіннєве розмноження
		Бербенеска	викопування	низька	Низька життєвість
	<i>Primula halleri</i>	Говерла	зривання	середня	Складна просторова структура
		Ребра	зривання	низька	Мала чисельність і площа
	<i>Saussurea alpina</i>	Бербенеска	випасання	відсутня	Відсутність генеративних особин
		Шпиці	випасання	середня	Успішне розмноження
	<i>Elisanthe zawadzki</i>	Мокринів Камінь	збирання	низька	Мала чисельність і площа
		Великий Камінь	збирання	середня	Велика популяція
	<i>Doronicum clusii</i>	Шпиці	випасання	низька	Низька щільність
		Бербенеска	випасання	середня	Велика популяція
<i>Gentiana acaulis</i>	Пожижевська	зривання	середня	Вразливість молодих особин	
	Туркул	зривання	середня	Вразливість молодих особин	
	<i>Silene dubia</i>	Пожижевська	Збирання	низька	Мала чисельність і площа
		с. Лопухів	викошування	висока	Екол.-фітоценотичний оптимум
Стриж некореневи	<i>Heracleum carpaticum</i>	Піп Іван	випасання	відсутня	Мала чисельність
		Данцер	випасання	низька	Мала чисельність
	<i>Pulsatilla alba</i>	Пожижевська	зривання	середня	Вразливість молодих особин

Закінчення таблиці 1

1	2	3	4	5	6
		Данцер	зривання	середня	Вразливість молодих особин
Довгокореневиці	<i>Ptarmica tenuifolia</i>	Мокринів Камінь	зривання	низька	Мала чисельність і площа
		Драгобрат	випасання	висока	Успішне ген. і вег. розмноження
	<i>Campanula serrata</i>	Данцер	випасання	низька	Висотна межа поширення
		с. Сарата	викошування	висока	Екол.-фітоценотичний оптимум
Повзучі	<i>Senecio carpathicus</i>	Петрос	випасання	висока	Успішне ген. і вег. розмноження
		Ребра	випасання	висока	Велика популяція
Щільнодернинні	<i>Oreochloa disticha</i>	Туркул	рекреація	втрачена	Негативна динаміка, деградована структура
Чагарнички	<i>Rhododendron myrtifolium</i>	Близиця	випасання	низька	Тривалий онтогенез. Мала популяція
		Туркул	випасання	середня	Тривалий онтогенез
	<i>Loiseleuria procumbens</i>	Шпиці	витоптування	низька	Тривалий онтогенез. Вразливий ценоз
		Гутин	витоптування	середня	Тривалий онтогенез
	<i>Dryas octopetala</i>	Бербенеска	витоптування	низька	Вразливий ценоз
		Близиця	витоптування	середня	Висока щільність і життєвість
	<i>Salix herbacea</i>	Шпиці	витоптування	низька	Кам'янистий субстрат
		Гутин	випасання	висока	Успішне ген. і вег. розмноження

* Градації буферності: висока – відновлення структури і функцій популяції триває до 3 років, середня – відновлення популяції протягом 4-10 років; низька – відновлення популяції триває більше 10 років.

Рівень буферності, визначений за пороговими значеннями антропогенних навантажень або природних порушень, за яких популяції ще здатні до самовідновлення, не пов'язаний прямою залежністю зі швидкістю відновних процесів. У популяції *Rhododendron myrtifolium*, наприклад, встановлено високу здатність до відновлення навіть після інтенсивного випасання і витоптування їй, водночас, низьку буферність за тривалістю відновлення (більше 10 років). Висока буферність за обома критеріями притаманна популяціям видів довгокореневищних і повзучих трав та окремих чагарничків (*Salix herbacea*). У цих життєвих форм висока буферність популяцій забезпечується передусім значною вегетативною активністю та вираженою автономністю розвитку і функціонування парціальних кущів і пагонів навіть у межах морфологічно цілісних особин. У короткокореневищних видів моно- або неявинопіцентричного типу біоморф буферність популяцій найнижча за обома критеріями.

В умовах дії несприятливих чинників для популяцій багатьох видів характерні тимчасово правосторонні вікові спектри. Це зумовлено набуванням квазісенільності значною частиною особин. Внаслідок випасу і витоптування помірної інтенсивності така реакція найбільше притаманна чагарничкам (*Rhododendron myrtifolium*, *Dryas octopetala*, *Loiseleuria procumbens*) і короткочореневищним травам (*Doronicum clusii*, *Gentiana acaulis* тощо). Після припинення дії негативних чинників у популяціях цих видів відновлюються лівосторонні спектри. Відновлення вікової структури у популяціях видів різних життєвих форм може тривати від 1-3 років у трав'яних видів до декількох (кільканадцяти) років – у чагарничків. Швидкість відновлення залежить від інтенсивності й тривалості дії негативних чинників і, в результаті, від ступеня порушеності структури популяцій і трансформованості середовища.

Вплив антропогенних чинників призводить до особливо вагомих змін в онтогенезі видів. Найнижчу буферність до них встановлено у короткочореневищних видів зі слабкою вегетативною активністю (*Ranunculus thora*, *Primula halleri*, *Leontopodium alpinum*). Типовою реакцією на відчуження надземної маси (один раз за сезон) у популяції *Ranunculus thora* на г. Шпиці є псевдоомолодження популяції, яке виявляється у перерозподілі вікових груп – збільшенні чисельності підростової групи на тлі зниження загальної чисельності популяції.

Найвища варіабельність онтогенезу і найбільша тривалість як повного онтогенезу, так і фаз дорослого стану, виявлені в умовах, проміжних між оптимумом і песимумом. В песимумі онтогенез сповільнений, зі збільшеною тривалістю пре- і постгенеративних фаз, короткотривалою генеративною фазою, реверсіями у молодші вікові стани, вторинним спокоєм тощо. В критично несприятливих умовах онтогенез спрощений – особини не набувають генеративного стану, перебуваючи основну частину життя в ювенільному та іматурному стані. В критичних умовах популяції нежиттєздатні, а їхня буферність нульова.

У популяціях багатьох видів значна частка особин прегенеративних вікових груп під дією сприятливих або стресових екзогенних чинників набуває здатності прискороного переходу до генерування, а постгенеративних – до реверсії у генеративний стан. У разі порушень ґрунту внаслідок викопування під час заготівлі лікарської сировини, „провокується” генерування особин *Ranunculus thora*, які ростуть поблизу. Наступного року після викопування у популяції генерує більшість минулорічних віргінільних особин в радіусі до 25 см навколо цих порушень. Відбувається також пришвидшений перехід до генеративної фази частини іматурних і реверсія у генеративний стан субсенільних особин.

Така реакція, однак, є короткотривалою і у наступні роки за рахунок аберацій, реверсій, старіння і зниження життєвості особин структура таких парцел поступово відновлюється. Аналогічну поведінку у разі порушень едафотопу внаслідок викопування або витоптування відзначено також у популяціях *Leontopodium alpinum*, *Oreochloa disticha* і *Gentiana lutea*. У випадку різкої активації генерування у популяціях видів, особини яких можуть утворювати багато генеративних пагонів, їх кількість зростає у більшій пропорції, ніж кількість особин, які генерують [6]. Подібну „надзвичайну” активацію цвітіння відзначено також як реакцію на клонування у окремих високогірних видів (*Arabis alpina*, *Campanula cochleariifolia*) в Альпах [13].

Таблиця 2

Ознаки забезпечення буферності малих популяцій рослин високогір'я Карпат

Ознака	Властивості перед настанням дії несприятливих чинників	Реакції на дію несприятливих чинників
Генетична різноманітність	Висока різноманітність	Збереження високої різноманітності
Фенотипічна різноманітність	Фенотипічна пластичність	Нові прояви фенотипічної пластичності
Життєвість особин	Наявність особин різної життєвості	Неоднакова вразливість особин різної життєвості. Пластичність життєвості
Онтогенез	Виражена поліваріантність шляхів онтогенезу	Збільшення варіабельності онтогенезу
Тривалість життя особин	Значна тривалість життя	Збільшення тривалості життя
Розмноження	Наявність вегетативного і генеративного розмноження	Активізація одного або обох способів розмноження. Ефект взаємної компенсації способів розмноження.
Чисельність дорослих особин	Не менше 200-400 особин	Не менше 150 – 300 особин
Ефективна чисельність	Не менше декількох десятків квітучих особин	Не менше 20-50 квітучих особин. Можлива активізація цвітіння
Площа оселища	Сотні – тисячі м ²	Зменшення площі лише внутрішньопопуляційних локусів
Вікова структура	Нормальна повночленна. Перевага віргінільних або генеративних особини	Перерозподіл відсоткової часті вікових груп у межах лівосторонніх спектрів. Тимчасово правосторонні спектри завдяки квазісенільності
Просторова структура	Обриси оселищ суцільні або складаються з близько розташованих (до десятків метрів) частин	Інсуляризація не більше у десятки метрів
Внутрішньопопуляційна різноманітність	Висока різноманітність за багатьма ознаками	Спрощення різноманітності лише за окремими ознаками
Стратегія популяцій	Первинні стратегії з ознаками вторинних	Збільшення частки вторинних стратегій
Взаємовплив між видами	Тісна позитивна асоційованість з 1-2-ма (декількома) видами	Збереження характеру позитивної асоційованості

Загрозу існуванню малих популяцій, на відміну від великих, становлять також різноманітні природні зміни середовища і ендегенні генетичні та демографічні зміни. Для великих популяцій серед природних процесів небезпеку становлять лише катастрофічні стохастичності. Встановлено, що забезпечення буферності популяцій полягає у змінах вікової і просторової структур, життєвості, характеру онтогенезу особин, розмноження, фенотипічної мінливості, набування ними ознак вторинних типів стратегій тощо (табл. 2).

Псевдоомолодження характерне для популяцій трав'яних стрижнекорневих, коротко- і довгокореневищних видів (*Primula halleri*, *Heracleum carpaticum*, *Gentiana acaulis*, *Saussurea alpina* та ін.) як реакція на підвищення конкуренції з боку інших видів під час циклічних або демуційних сукцесій. Найбільш вираженими факторами негативної дії конкуренції є затінення і висока щільність видів-сусідів. Від цих чинників середовище однак не зазнає вагомих трансформацій, тому

відновлення вікової структури популяції після припинення їхньої дії відбувається швидко – переважно протягом одного року.

Буферність популяцій вища на 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.

Характерними ознаками просторового розподілу особин в межах популяцій з високою буферністю є порівняно висока щільність і чітко окреслені контури оселищ. Дисперсне розташування особин трапляється зрідка і є ознакою популяцій низької життєздатності і буферності, що зумовлено переважно їхньою антропогенною деградацією (*Ranunculus thora* і *Oreochloa disticha* на г. Туркулі). Тому, величина площі, яку займає популяція, не завжди служить показовою ознакою її стану. Більші популяції з низькою щільністю, порівняно з меншими популяціями високої щільності, часто виявляють 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 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 у випадку відмирання особин, які розташовані на великих відстанях одна від одної. Тоді утворюється “вікно” зі значно зниженими функціональними і зміненими внутрішньопопуляційними ознаками, у якому заміщення новими особинами і відновлення популяційних ознак відбувається набагато повільніше порівняно з популяціями високої щільності.

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

Внаслідок вираженої стенотопності рідкісних видів їх популяції часом займають цілком малу площу з 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 низькою внутрішньопопуляційною різноманітністю, у яких життєвість особин перебуває на одному рівні, шляхи їх онтогенезу одноманітні, а реакції на несприятливі чинники – однотипні. У результаті, 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. Тому, рівновеликі популяції на скелях завжди мають багатшу внутрішньопопуляційну структуру і вищу буферність [8].

Для забезпечення буферності в умовах різноманітних стохастичних змін природного середовища малим популяціям необхідний резерв чисельності особин і площі оселища, тимчасова втрата яких не є критичною. У скельних ценозах нами встановлено вагомий вітсоток „передчасного” відмирання особин внаслідок вивітрювання гірських порід, осипання і зсування ґрунту. Від таких природних змін, наприклад, у популяції *Ranunculus thora* на г. Данцері в Чорногорі протягом 12 років

досліджень відмерло 9% дорослих особин. Крім того, в окремі роки мишовидними гризунами стравлювалася надземна частина до 28% квітучих особин. Протягом тривалого часу існує ймовірність збільшення сумарної негативної дії факторів, тому резерв чисельності особин і площі оселищ, які можуть служити буфером на випадок таких порушень, становить значну частку обсягу популяції. Зважаючи, що у популяції *R. thora* на Данцері протягом 15-річного моніторингу виявлено високу життєвість і життєздатність, можна дійти висновку, що ці втрати компенсуються. У такому випадку, буферний резерв цієї популяції становить не менше третини її чисельності.

Встановлено різну вразливість особин до відчуження надземної маси залежно від вікового стану. Декоративний вид *Pulsatilla alba*, наприклад, вразливий лише в молодому віці (g_1) до зривання генеративних пагонів, коли їхня листкова поверхня становить значну частку (до 30%) асимілюючої поверхні особини загалом. Особливо вразливі молоді генеративні особини в перші роки цвітіння. На наступний рік після зривання генеративних пагонів особини переважно не цвітуть, а їхня життєвість знижується. У дещо старших особин або особин вищої життєвості на наступний рік після зривання квітучих пагонів формується менша їх кількість. Типовою реакцією у особин середньовікового генеративного стану, у яких число квітконосів становить більше десяти, наступного року після зривання характерним є формування більшого їх числа. Пояснюється це тим, що в g_2 - g_3 станах асимілююча поверхня листків, розташованих на генеративних пагонах, становить незначну частку від асимілюючої поверхні всієї особини. Тому, зривання генеративних пагонів не пригнічує їхньої життєвості і навіть стимулює омолодження. Подібний буферний ефект як реакція на механічні ушкодження притаманний видам поліцентричного типу біоморф, що формують клони з багатьма парціалами (*Gentiana acaulis*, *Doronicum clusii*, *Parmica tenuifolia*).

Встановлено, що популяціям вегетативно активних видів притаманний ефект взаємної компенсації вегетативного і генеративного розмноження, який полягає у активації одного способу розмноження у разі пригнічення іншого. Якщо виникають умови, несприятливі для вегетативного розростання і розмноження, то активується цвітіння і утворення насіння. У випадку несприятливих умов для генеративного розмноження – стимулюється вегетативне розростання. Одночасну активацію вегетативного поширення і генерування відзначено лише у окремих видів – *Salix herbacea*, *Saussurea alpina* і *Campanula serrata* під час виникнення поблизу їхніх особин вільних для колонізації ніш.

Аналіз отриманих результатів дає підстави виділити 4 групи видів, котрі відрізняються вразливістю до зміни фітоценотичної ситуації. Кожна група об'єднує у собі переважно види близьких життєвих форм або види зі співставною вегетативною рухливістю. До групи найвразливіших видів належать моно- або неявнополіцентричні вегетативно малорухливі (менше 5 см/рік) короткочоренищні і стрижнекореневі трав'яні багаторічники, сланкі і шпалерні чагарнички (*Elisanthe zawadzki*, *Heraclium carpaticum*, *Leontopodium alpinum*, *Primula halleri*, *Ranunculus thora*, *Rhododendron myrtifolium*, *Dryas octopetala*). Усі ці види водночас стенотопні мало конкурентоздатні, а їхні популяції виявляють найнижчі стійкість і буферність до антропогенного впливу. Найвища буферність до фітоценотичних змін притаманна вегетативно високорухливим (10-15 см/рік) довгочоренищним й повзучим трав'яним багаторічникам (*Campanula serrata*, *Senecio carpaticus*). У решті видів – кореневих трав'яних багаторічників (*Doronicum clusii*, *Gentiana acaulis*, *Parmica*

tenuifolia, *Saussurea alpina*) відзначено проміжний тип поведінки під час зміни фітоценотичних умов. Саме у популяціях цих видів у різних екологічних умовах виявлено зміни біоморф між явно- і неявнополіцентричними, коротко- і довгокореневищними і проміжні величини вегетативної рухливості особин. В окрему групу слід виділити щільнодернинні види (*Oreochloa disticha*, *Bellardiachloa violacea*), котрі, формуючи у дорослому стані потужне фітогенне поле, протидіють проникненню особин інших видів і зазнають порівняно меншого впливу сусідів.

Особливу роль для кожної популяції відіграє результуючий фактор сукупної дії видів-сусідів – мікрофітоклімат. Це один з головних чинників внутрішньопопуляційного різноманіття малих популяцій за параметрами щільності, просторової і вікової структури та життєвості.

Для видів рослин, котрі існують переважно у вигляді малих популяцій, встановлено високу вірність тісного сусідства з одним – двома, або і декількома іншими видами, з якими вони мають виражену позитивну спряженість у більшості, а часом і у всіх місцезростаннях. Наявність, чисельність і популяційна структура видів рослин, котрі є вірними сусідами для рідкісних видів, значною мірою створюють передумови для колонізації і визначають потенційний діапазон чисельності (щільності, життєвості) їхніх популяцій. Тому, рідкісні види в більшій мірі „залежать” від своїх видів-партнерів, а в результаті є вразливішими до змін фітоценотичної ситуації порівняно з широко розповсюдженими видами, у яких стосунки щодо сусідства не такі тісні [4].

Підсумовуючи, можна виділити головні механізми забезпечення буферності, котрі полягають у наступних ознаках популяцій та їхніх реакціях-відповідях на індивідуальному та груповому рівнях на дію негативних чинників:

- Неоднакова вразливість особин різної життєвості – частина особин відмирає або припиняє розмножуватися, а інша є стійкою [9]. Пластичність життєвості як реакція на дію негативних чинників забезпечує їх виживання і (або) відновлення життєвості за покращення умов.
- Виражена вихідна варіабельність шляхів онтогенезу особин у популяції. Збільшення варіабельності онтогенезу під час дії несприятливих чинників. Для популяцій видів високогір'я Карпат найвища варіабельність онтогенезу особин притаманна в умовах, проміжних між оптимумом і песимумом.
- Збільшення тривалості життя під час погіршення умов. Найдовше живуть особини за помірно несприятливих умов. Більшу частину життя такі особини перебувають у підростовому або віргінільному стані, тому у популяції тривалий час зберігається здатність до швидкого відновлення чисельності генеративних особин у разі настання сприятливих умов.
- Наявність вегетативного і генеративного розмноження. Активація одного або обох способів розмноження у разі негативних порушень. Сприяють буферності ефект взаємної компенсації способів розмноження і ефект різкої активації генерування як реакції на порушення.
- Виражена внутрішньопопуляційна різноманітність. Внаслідок складної просторової структури і мозаїчності умов оселища екзогенні порушення розподіляються по площі нерівномірно. Менше порушені ділянки забезпечують буферність популяції.

Окрім цих головних механізмів можна виділити ще низку другорядних (табл. 2). Загалом буферності сприяє наближеність умов оселищ популяцій до еколого-фітоценотичного оптимуму виду. Чим ближче до оптимуму, тим більший діапазон механізмів саморегуляції наявний у популяції, тим більші негативні навантаження

вони здатні витримувати. В міру віддалення від оптимуму механізми саморегуляції обмежуються і буферність знижується.

Висновки

Аналіз буферності популяції за комплексом індивідуальних і групових ознак має важливе значення для розкриття механізмів збереження життєздатності та самовідновлення малих популяцій.

Рівень буферності можна визначати за двома головними критеріями – пороговими величинами негативних чинників (порушень), за яких ще зберігається здатність популяції до повернення у вихідний стан, і 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. Найвища буферність притаманна популяціям в умовах еколого-фітоценотичного оптимуму. В міру віддалення від оптимуму буферність знижується.

1. Голубець М.А. Екосистемологія. – Львів, 2000. – 316 с.
2. Голубець М.А., Царик Й.В. Стійкість і стабільність – важливі ознаки живих систем // Ойкумена. – 1992. – № 1. – С. 21-26.
3. Кияк В.Г. Буферність популяції // Екологічна енциклопедія: у 3 т. / Редкол. А.В.Толстоухов та ін. – К.: ТОВ “Центр екологічної освіти та інформації”, 2006. – Т.1. – С. 108.
4. 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.
5. Одум Ю. Экология: В 2-х т. Т. 1. – М.: Мир, 1986. – 328 с.
6. Стратегія популяцій рослин у природних і антропогеннозмінених екосистемах Карпат // За ред. М. Голубця, Й. Царика. – Львів: Євровіт, 2001. – 160 с.
7. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 328 с.
8. Царик Й., Жилаєв Г., Кияк В., Кобів Ю., Данилик І., Дмитрах Р., Сичак Н., Білонога В., Нестерук Ю. Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат. – Львів: Поллі, 2004. – 198 с.
9. Grimm V., Revilla E., Groeneveld J., Kramer-Schadt S., Schwager M., Tews J., Wichmann M., Jeltsch F. Importance of buffer mechanisms for population viability analysis // Conservation biology. – 2005. – 19. – p. 578-580.
10. 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.
11. Kelly D. Demography of short-lived plants in chalk grassland. Life cycle variation in annuals and strictbiennials // Journal of Ecology. – 1989. – 77. – p. 747-769.
12. 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.
13. Tschurr F.R. Zum Regenerationsverhalten einiger Alpenpflanzen // Berichte Geobot. Inst. ETH, Stiftung Ruebel, Zuerich, 1988. – 54 – S. 111-140.

Інститут екології Карпат НАН України, Львів

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