

УДК581.522 (234.421.1)

В.М. Білонога

**ПРОСТОРОВА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЇ *PULMONARIA FILARSZKYANA* JÁV.
В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ**

Ключові слова: просторова структура, *Pulmonaria filarszkiana*, Карпати.

Глобальний характер і темпи кліматичних змін розглядаються як вагомий чинник, що у найближчому майбутньому провокуватиме масштабні трансформації рослинного покриву планети. З огляду на високу чутливість до будь-яких змін екосистеми високогірних ландшафтів у найближчому часі можуть зазнати найістотнішої перебудови внаслідок потепління клімату [14]. Популяції рослин змушені будуть реагувати на трансформацію середовища, зумовлену поточним підвищенням температури атмосферного повітря, зміною кількості опадів, гідрологічного режиму, тривалості вегетаційного періоду, ценотичної структури угруповань тощо. У цьому зв'язку стосовно перспектив окремих популяцій рослин можливі різні сценарії розвитку подій. Популяція може зникнути, якщо виявиться неспроможною до адекватних фізіологічних реакцій, або адаптуватись до нових умов через селективний відбір, або мігрувати [13, 18, 19].

Підвищення температури повітря найімовірніше матиме своїм наслідком поступовий дрейф висотних рослинних поясів на вищі гіпсометричні рівні [10]. В Українських Карпатах, з огляду на їхню незначну висоту, альпійський та субальпійські пояси можуть істотно звузитись. Це своєю чергою ставить під загрозу невеликі за розмірами популяції рідкісних та ендемічних видів, які входять до складу угруповань таких поясів. Це питання достатньо змістовно розглянуто Ю.Й. Кобівим у його статті присвяченій загрозі видової біорізноманітності внаслідок глобальних кліматичних змін [4]. Проте аналіз перспектив метапопуляційних утворень вимагає окремих досліджень.

Сучасний стан популяцій багатьох видів рослин високогір'я і, насамперед, їхня просторова структура значною мірою є наслідком кліматичних змін у минулому [15, 16]. Іншим важливим чинником, який визначав характер трансформаційних процесів рослинного покриву високогір'я протягом останніх сотень років, був антропогенний вплив. У тому числі випас худоби, знищення криволісся, вирубка лісів. За останні роки підвищився вплив різних форм рекреаційного навантаження.

Кліматичні зміни поряд із змінами характеру та інтенсивності антропогенного навантаження в найближчі десятиліття відіграватимуть вирішальну роль у розвитку рослинного покриву Українських Карпат. У цьому контексті, вивчення просторової структури популяцій рослин найбільш чутливих до зміни параметрів довкілля видається важливим і актуальним питанням. Контроль, управління, моделювання процесів, збереження чи відновлення природних ресурсів вимагають відповідних знань стосовно біології виду, демографії його популяцій, особливостей самопідтримання, поширення діаспор тощо і також щодо зовнішніх чинників, які впливають на основні популяційні параметри [11, 17]. Вивчення особливостей просторової структури окремих видів рослин є важливим у контексті оцінки

перспектив всього рослинного покриву гірських екосистем. Водночас, слід розуміти, що індивідуальні реакції окремих видів на зовнішні зміни не завжди дозволяють передбачати спрямованість трансформаційних процесів на вищих організаційних рівнях [12].

Популяції рослин протягом історичного періоду зазнавали різноманітних трансформацій та здійснювали (і продовжують здійснювати) мікроміграції в певних територіально-кліматичних межах. Об'єм, структура і розташування різних за обсягом популяційних утворень не є сталими параметрами. Амплітуда багаторічних температурних коливань може визначати як розмір локальних популяцій, так і гіпсометричні показники їхніх периметрів. Локальні популяції у гетерогенному середовищі можуть виникати, взаємодіяти між собою і, зрештою, руйнуватись підтримуючи у такий спосіб функціонування своєрідних умовно стабільних комплексів – метапопуляцій. Окремі локальні популяції (які здебільшого розташовані в зоні еколого-ценотичного оптимуму виду) можуть залишатись життєздатними і зберігати здатність до самовідновлення невизначено тривалий час. Такі популяції, де зберігається уся сукупність властивостей, ознак і зв'язків, які забезпечують притаманну популяції здатність підтримувати рівень системної організації, можна розглядати як "материкові". Тут акумулюються властивості, які необхідні для забезпечення функцій відновлення й розселення популяції та еволюції. З іншого боку, у периферійних малих "острівних" популяціях, роль яких у демографічних процесах є незначною, можуть "напрацьовуватись" властивості необхідні для експансії у суміжні ценози [9]. Такий тип популяційної організації є характерним для багатьох видів рослин в умовах гетерогенного середовища, а його дослідження – актуальними.

Об'єкти і методи досліджень

Об'єктом досліджень було обрано *Pulmonaria filarszkyana* Jáv. – вид, занесений до міжнародного та окремих регіональних природоохоронних списків [6]. В Українських Карпатах місця виростання *P. filarszkyana* відомі в Чорногорі, Свидівці, Чивчинах і Мармароському масиві. Загалом, виявлено достатньо багато великих за розмірами локалітетів, ступінь ізоляції чи характер взаємодії яких є невизначеним. У Чорногорі – г. Пожижевська, Брескул, Говерла, Данцер, Кізли, Гомул, біля підніжжя г. Бребенескул, Піп-Іван; у Чивчинському масиві – г. Мокринів Камінь; у Гринявських горах (Сарата, Перкалаб); у Мармароських горах – г. Піп-Іван, Ненеска; на Свидівці – г. Герашаска. Поширення виду пов'язане з угрупованнями ендемічної для Східних Карпат асоціації *Pulmonario-Alnetum viridis* Pawł. et Wal. 1949 corr. Kricsfalusy et Malynovski 2000 (Syn.: *Pulmonarieto-Alnetum* Pawłowski et Walas 1949) за участю *Alnus viridis* (L.) Opiz, *Cirsium waldsteinii* Rouy, *Rumex alpestris* subsp. *carpaticus* Zapał. [5].

Поширення, онтогенез, розмноження, просторова та вікова структури популяцій *P. filarszkyana* вивчали у межах ареалу виду в Українських Карпатах із використанням стаціонарних і маршрутних методів [2, 3]. Розміри пробних площ варіювали відповідно до розміру оселищ; використовували облікові квадрати розміром 1,0×1,0 м. Особливості індивідуального розвитку, пагоноутворення,

розмноження вивчали шляхом спостереження за фіксованими особинами з використанням методики О.В. Смірної [7].

Результати досліджень та їхнє обговорення

Розміри та просторова структура популяції *P. filarszkyana* визначаються біологічними особливостями виду, еколого-ценогічними параметрами конкретних угруповань і ступенем антропогенної деградації рослинного покриву [1]. З огляду на характер розташування оселищ можна стверджувати про наявність у межах ареалу як малих локальних ізольованих популяцій, так і метапопуляцій. Вид переважно входить до складу угруповань з домінуванням *Alnus viridis* та до трав'яних фітоценозів, які виникли на місці зведеного криволісся *A. viridis*. Вид також є компонентом угруповань смерекових лісів на їхній верхній межі, часто знижуючись вздовж гірських потоків до 1000 м над р.м. *P. filarszkyana* надає перевагу добре розвинутому гумусним буроземним вологим ґрунтам. Верхня межа поширення *P. filarszkyana* в Українських Карпатах за нашими спостереженнями сягає приблизно 1850 м над р. м., що дещо відрізняється від даних Х. Запаловича – 1960 м (Ребра); 1910 м (Кізі Улоги); 1985 м (Бребенеска) [20]. Можна припустити, що з огляду на невеликі розміри оселищ на верхній межі ареалу виду, нам не вдалось їх виявити. Не можна виключити й імовірність того, що малі ізольовані субпопуляційні утворення могли зникнути внаслідок кліматичних змін чи антропогенного навантаження. Також слід зауважити, що автор у своїй праці, яка була опублікована у 1889 р., не виокремлював *P. filarszkyana* як окремий вид чи, принаймні, як підвид *Pulmonaria rubra* Schott. Наведені ним висоти поширення *P. rubra* напевно слід віднести власне до *P. filarszkyana*.

Встановлено, що більшість локалітетів *P. filarszkyana* прив'язані до субальпійського поясу. Водночас, вид представлений різними за рівнем організації субпопуляційними утвореннями, які розташовані вище і на значних відстаннях нижче від основного популяційного ядра (рисунок). Перенесення діаспор є особливо важливим для метапопуляції в умовах гетерогенного ландшафту, оскільки сприяє виникненню і/або субсидуванню нових локальних популяцій на екологічно відповідних ділянках. У межах існуючих самодостатніх популяцій міграція діаспор зводиться головню до формування їхнього генетичного різноманіття і має лише опосередкований вплив на демографічні параметри [8]. Питання перенесення насіння у *P. filarszkyana* вимагає додаткових досліджень. Насіння не має спеціалізованих пристосувань для анемохорії, відсутні дані щодо ролі тварин і птахів у його перенесенні. Можна лише стверджувати, виходячи із особливостей гірського рельєфу, про визначальну роль гірських потоків, поверхневих вод і снігових мас у міграції діаспор на нижчі гіпсометричні рівні.

Найбільші за площею та чисельністю локальні популяції *P. filarszkyana* приурочені до угруповань вільхи зеленої на добре зволжених ділянках у Чорногорі, а також Свидівці, Мармароських горах, Гриняві. У більшості випадків такі популяції є життєздатними, із стабільною чисельністю і щільністю. Насіннєве розмноження є епізодичним і забезпечує присутність у віковому спектрі особин груп підросту на рівні не вище 1,5%. Площі таких популяцій варіюють від кількох десятків до сотень м². Максимальна щільність рамет на обмежених фрагментах завдяки стабільності вегетативного розмноження може перевищувати 200 пагонів на м². Відсоток

квітучих пагонів, насіннева продуктивність і врожай насіння в таких популяціях звичайно є найвищим, хоча й істотно відрізняються у різних локусах. На пробній площі на північно-східному схилі г. Пожижевська на висоті близько 1490 м за період спостережень урожай насіння в окремі роки зафіксовано на рівні 75-250 шт./м². В угрупованнях *A. viridis* у трав'яному покриві окрім ключових видів *Adenostyles alliariae* (Gouan) A. Kerner, *Cirsium waldsteinii* Rouy, *P. Filarszkyana*, широко представлені *Cicerbita alpine* (L.) Wallr., *Doronicum austriacum* Jacq., *Senecio nemorensis* L., *Rumex alpestris* subsp. *carpaticus*, *Caltha palustris* L., *Luzula sylvatica* (Huds.) Gaudin, *Homogyne alpine* (L.) Cass., *Soldanella hungarica* Simonk.

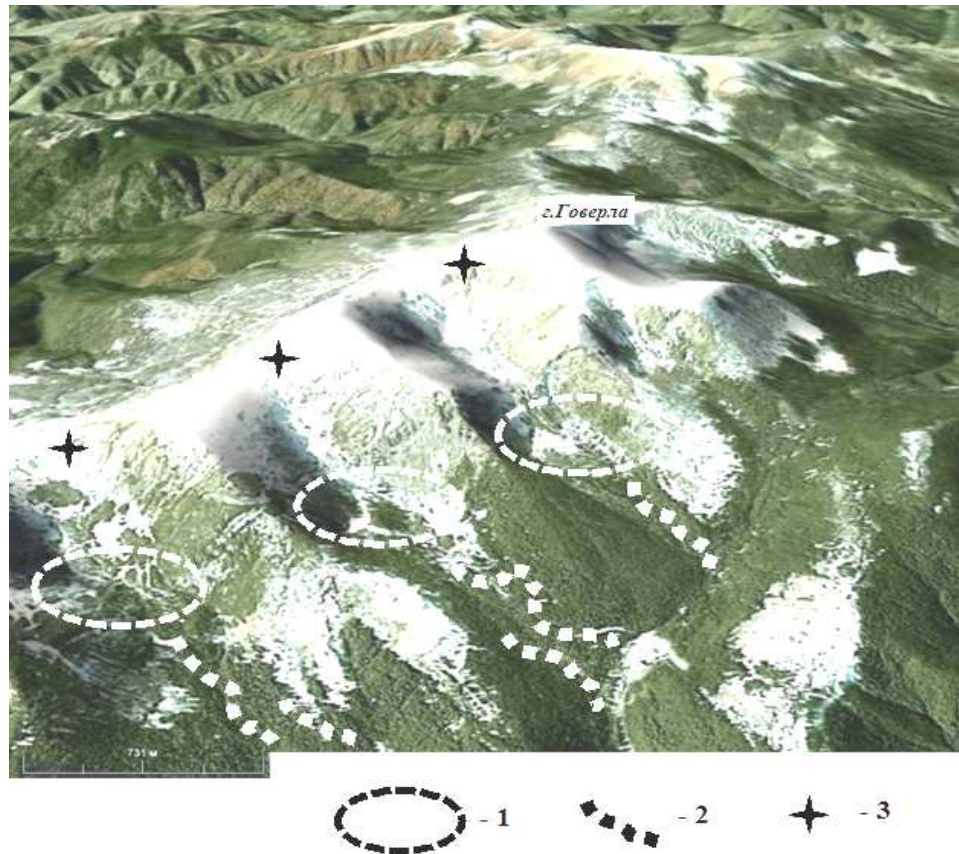


Рис. Просторова структура метапопуляції *Pulmonaria filarszkyana* на північному макросхилі Черногори: 1 – ядро метапопуляції ("материкові" популяції); 2 – коридори міграції (локальні популяції); 3 – ізольовані субпопуляційні утворення.

На контакті лісового і субальпійського поясів *P. filarszkyana* також входить до складу серійних угруповань, що нерідко формуються на порівняно сухих ділянках у місцях утримання худоби в минулому. Перший ярус (до 90 см) утворює головно

Senecio nemorensis і частково *Rumex alpinus* L. Домінуючи у другому ярусі, *P. filarszkyana* може досягати щільності 40 пагонів на м². У порівнянні з угрупованнями *A. viridis* активність вегетативного розмноження медунки низька, а частка квітучих рамет не перевищує 10%. Насіннєве розмноження епізодичне. У периферійній частині таких локалітетів, а також під наметом *Picea abies* (L.) Karst., щільність популяції знижується до 1 пагону на м² і менше.

Випадкові міграції різного типу діаспор – насіння, фрагментів кореневищ чи цілих особин, вздовж гірських потоків і струмків є причиною існування тимчасових чи достатньо тривалих компактних груп у лісовому поясі, які розташовуються на значній відстані від базових перманентних оселищ субальпійського поясу. Тривалість життя подібних утворень варіює від одного вегетаційного сезону до невизначено довгого періоду. У багатьох випадках такі утворення можна розглядати як структуровані самодостатні ізольовані популяції. Локальні популяції у лісовому поясі розташовані головню вздовж гірських потоків, доріг та зонах сходження снігових лавин. Розміри таких осередків варіюють від кількох до десятків м² і поступово зменшуються як за площею, так і за чисельністю. Тут *P. filarszkyana* входить до складу угруповань як достатньо сформованих, так і серійних. Наприклад, на піонерних стадіях заростання алювіальних відкладів (потік Гомульський, підніжжя г. Маришевська). Найнижче субпопуляційне утворення *P. filarszkyana* нами було виявлене на висоті 1010 м на березі р. Перкалаб – близько 10 пагонів вегетативного походження (з них 4 із ознаками квітвання) у трав'яному покриві з домінуванням *Cirsium waldsteinii*. Водночас, життєздатного насіння, як і молодих особин насіннєвого походження, не виявлено.

Локальні ізольовані утворення на вищих гіпсометричних рівнях здебільшого є нечисленними, неструктурованими і, з огляду на гравітаційну проблемність міграції діаспор у цьому напрямку, можуть бути субпопуляційними залишками попередніх локальних периферійних популяцій *P. filarszkyana*. Не можна цілком виключати можливість перенесення насіння по схилу знизу вверх птахами чи тваринами. Типовим для верхньої периферійної межі є оселище *P. filarszkyana* на г. Брескул, яке розташоване вище сучасного поясу *A. viridis*. В угрупованні з домінуванням *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. вид налічує кілька компактних автономних осередків концентрації наземних пагонів на площі до 20 м². Кількість таких осередків є достатньо сталою на відміну від чисельності рамет, яка залежить від погодних умов конкретного року. Чисельність квітучих пагонів у різні роки становила близько 5% від усього числа рамет. Насіннєве поновлення за роки спостережень не спостерігали. Фітосередовище сформоване *D. caespitosa* і вегетативне розмноження *P. filarszkyana* є умовою збереження цього осередку.

Екологічно самодостатня локальна популяція *P. filarszkyana* на г. Піп Іван Мармароський розташована на схилі північно-східної експозиції. Особливості рельєфу забезпечують сприятливий для виду температурний і гідрологічний режими. Розмір оселища 1,5×8 м (12 м²). Загальна чисельність наземних пагонів у оселищі в різні роки сягала від майже 100 до 130. Частка квітучих пагонів – 30-40%. У локалітеті виокремлюються два епіцентри розростання розміром 1,5×1,5 м, де зосереджено до 80% усіх пагонів. У складі угруповання види типові для субальпійського високотрав'я – *Adenostyles alliariae*, *Veratrum album* L., *Aconitum* sp., *Deschampsia caespitosa*, *Hypericum alpinum* Kit. Ця локальна популяція є

консервативною за площею з відсутністю перспектив до збільшення, оскільки екологічні параметри суміжних ділянок не відповідають еколого-біологічним вимогам виду.

Фундаментальну роль у забезпеченні самовідновлення популяцій *P. filarszkyana* відіграє здатність особин (які формують популяцію) до незалежного варіювання індивідуального розвитку як відповідь на умови зростання. Сума успішних реакцій на індивідуальному рівні забезпечує ефективність самовідновлення популяції загалом. Модулярна суть вегетативного розмноження цього виду передбачає високу стабільність процесів репродукції. Самовідновлення у цьому випадку є достатньо ефективним, але й істотно обмеженим просторово. Біологічні особливості виду – життєва форма, типи й ефективність розмноження, способи та відстані ймовірного поширення діаспор, також мають важливе значення у збереженні самодостатності існуючих локальних популяцій, відновленні втрачених чи започаткуванні нових субпопуляційних утворень і формуванні нових життєздатних популяцій. До числа зовнішніх чинників, які визначають просторову структуру популяцій *P. filarszkyana*, належать – структура та гетерогенність ландшафту, ценотична структура рослинного покриву, кліматичні та антропогенні фактори.

Роль генеративного і вегетативного способів розмноження у забезпеченні самовідновлення популяцій *P. filarszkyana* може відрізнятись у різних субпопуляційних утвореннях за алгоритмами тиражування поколінь. Наприклад, зведення криволісся вільхи зеленої провокує зниження чисельності популяції і зменшення її площі, проте не призводить до повної елімінації виду. Протягом значного періоду часу (з моменту вирубки криволісся) *P. filarszkyana* за фактичної відсутності насінневого поновлення утримує ценотичні позиції в угрупованнях, які виникли на місці криволісся. Насінневе розмноження, натомість, (незважаючи на його епізодичність) дозволяє популяції *P. filarszkyana* підтримувати спроби колонізації нових місць виростань вздовж потоків у лісовому поясі в умовах, що не є типовими для виду.

Характер поширення субпопуляційних утворень і локальних популяцій свідчить про метапопуляційний тип ареалу *P. filarszkyana*. Просторова динаміка метапопуляційних утворень є наслідком взаємодії/взаємозв'язку демографічних процесів, які відбуваються в локальних популяціях, і експорту діаспор до субпопуляційних утворень, які не є самодостатніми, у нові чи раніше втрачені локалітети. Вегетативне розмноження *P. filarszkyana* сприяє формуванню в межах локальних популяцій (які при цьому є достатньо консервативними щодо своїх меж) суцільних щільних локусів. За умови стабільної еколого-ценотичної ситуації у фітоценозі формування великої кількості рамет дозволяє виду утримувати свої позиції у межах існуючого угруповання. Проте цього недостатньо для спрямованого розширення площі популяції. Частка насінневого поновлення у збереженні існуючої щільності ценопопуляції є мінімальною. З огляду на обмеженість способів перенесення, вкрай низький відсоток проростання разом з високою смертністю проростків насіння може відігравати доволі обмежену роль лише у процесі освоєння нових чи поповнення вже існуючих оселищ. Головно тих, які розташовані нижче від популяцій донорів. Типовий барохор і (або) мірмекохор *P. filarszkyana* позбавлений можливості самостійно масово "мігрувати" на вищі гіпсометричні рівні. Окрім цього існують еколого-ценотичні обмеження, наприклад, відсутність відповідного

субстрату і рівня його зволоженості, висока задернованість чи надмірне освітлення, пасторальне навантаження, вигоптування. Освоєння вищих гіпсометричних рівнів видається можливим лише у випадку сукцесії, спрямованої на формування фітоценозів з відповідними еколого-ценотичними умовами. Наприклад, із домінуванням *A. viridis* – виду, який визначає ценотичні параметри угруповання.

Висновки

Протягом десятків і сотень років під впливом кліматичних змін і/або антропогенного впливу ареал виду в Українських Карпатах зазнавав істотних змін. Перш за все, це стосується верхньої та нижньої висотних меж поширення. Внаслідок зміни еколого-ценотичних умов у периферійних зонах відбувається зменшення чисельності та щільності популяції, а згодом її фрагментація. У субальпійському поясі в умовах інтенсивного випасу та підвищення верхньої природної межі смерекових деревостанів окремі ізольовані оселища зникають цілком або представлені поодинокими особинами. Незважаючи на низьку життєвість, відсутність насінневого поновлення такі осередки при збереженні вихідних екологічних параметрів середовища можуть бути центрами відновлення популяції. Можна стверджувати про багаторічне пульсування розмірів усієї метапопуляції та окремих локальних популяцій – як їх чисельності, так і площі, яку вони займають. Подібна динаміка цілком узгоджується з кліматичними і еколого-ценотичними змінами, які траплялись у минулому і відбуватимуться в перспективі. При цьому метапопуляційне ядро з так званими "материковими" популяціями пов'язане з угрупованнями криволісся вільхи зеленої або сформованим на місці останніх лучними фітоценозами.

1. Білонога В.М. Структура популяцій *Pulmonaria filarszkyana* Jáv. в природних і антропогеннозмінених екосистемах Карпат // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2009. – Вип. 25. – С. 59-64.
2. Григорьева Н.М. Методика изучения пространственной структуры ценопопуляций // Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций. – М.: МГПИ, 1986. – С. 48-58.
3. Заугольнова Л.Б. Развитие клонов и некоторые черты пространственной структуры ценопопуляций // Бот. журн. – 1974. – Т. 59, № 9. – С. 1303-1310.
4. Кобів Ю.Й. Глобальні кліматичні зміни як загроза видовій біорізноманітності високогір'я Українських Карпат // Укр. ботан. журн. – 2009. – 66, № 4. – С. 451-465.
5. Малиновський К.А., Крічфалушій В.В. Рослинні угруповання високогір'я Українських Карпат. – Ужгород, 2002. – 243 с.
6. Малиновський К.А., Царик Й.В., Кияк В.Г., Нестерук Ю.Й. Рідкісні, ендемічні, реліктові та погранично-ареальні види рослин Українських Карпат. – Л.: Ліга-Прес, 2002. – 76 с.
7. Смирнова В.О. Структура травяного покрива широколистяних лісів. – М.: Наука, 1987. – 208 с.
8. Bohrer G., Nathan R., Volis S. Effects of long-distance dispersal for metapopulation survival and genetic structure at ecological time and spatial scales // Journ. of Ecology. – 2005. – 93. – P. 1029-1040.
9. Hastings A., Harrison S. Metapopulation dynamics and genetics // Annu. Rev. Ecol. Syst. – 1994. – 25. – P. 167-188.
10. Holtmejer F.-K., Broll G. Sensitivity and response of the northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales // Global Ecology and Biogeography. – 2005. – 14. – P. 395-410.

11. Jongejans E., Skarpaas O., Shea K. Dispersal, demography and spatial population models for conservation and control management // Perspectives in plant ecology, evolution and systematics. – 2008. – 9. – P. 153-170.
12. Klanderud K. Species-specific responses of an alpine plant community under simulated environmental change // Journ. of Vegetation Science. – 2008. – 19. – P. 363-372.
13. Mustin K., Benton T.G., Dytham C., Travis J. M. J. The dynamics of climate-induced range shifting; perspectives from simulation modeling // Oikos. – 2009. – 118. – P. 131-137.
14. Nogués-Bravo D., Araújo M.B., Errea M.P., Martinez-Rica J.P. Exposure of global mountain systems to climate warming during the 21st Century // Global Environmental Change. – 2007. – 17. – P. 420-428.
15. Pauli H., Gottfried M., Dirnbock et al. Assessing the long-term dynamics of endemic plants at summit habitats // Ecological Studies. – 2003. – 167. – P. 195-207.
16. Pauli H., Gottfried M., Grabherr G. Effects of climate change on the alpine and nival vegetation of the Alps // Journ. of Mountain Ecology. (Supplement). – 2003. – 7. – P. 9-12.
17. Rustad L.E. The response of terrestrial ecosystems to global climate change: Towards an integrated approach // Science of the Total Environment. – 2008. – 404. – P. 222-235.
18. Tsaliki M., Diekmann M. Fitness and survival in fragmented populations of *Narthecium ossifragum* at the species' range margin // Acta Oecologica. – 2009. – 35. – P. 415-421.
19. Vitt P., Havens K., Kramer A.T., Sollenberger D., Yates E. Assisted migration of plants: Changes in latitudes, changes in attitudes // Biological conservation. – 2010. – 143. – P. 18-27.
20. Zapałowicz H. Roślinna szata gor Pokucko-Marmaroskich // Spraw. Kom. Fizjogr., 1889. – 24. – 390 s.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів
e-mail: v_bilonoha@ukr.net

Білонога В.М.

Пространственная структура *Pulmonaria filarszkyana* Jáv. в Украинских Карпатах

Произведен анализ пространственной структуры популяций *Pulmonaria filarszkyana* в основных массивах Украинских Карпат. Рассмотрены особенности влияния различных факторов на состояние локальных популяций и динамику метапопуляционных образований. Наибольшее влияние на пространственную структуру популяций оказывает гетерогенность ландшафта и особенности размножения данного вида.

Ключевые слова: пространственная структура, *Pulmonaria filarszkyana*, Карпаты.

Bilonoha V.M.

Spatial structure of *Pulmonaria filarszkyana* Jáv. in Ukrainian Carpathians

Spatial structure of populations of the *Pulmonaria filarszkyana* in main massifs of Ukrainian Carpathians is analyzed. Impact of different factors on state of local populations and metapopulation dynamic is examined. The heterogeneity of landscapes and reproduction peculiarities of species have an essential influence on population's spatial structure.

Key words: spatial structure, *Pulmonaria filarszkyana*, Carpathians.