

УДК 581.526:581.524

В.Г. Кияк

## КРИТЕРІЇ ОЦІНКИ СТАНУ І ЗДАТНОСТІ ДО САМОВІДНОВЛЕННЯ МАЛИХ ПОПУЛЯЦІЙ РІДКІСНИХ ВИДІВ РОСЛИН ВИСОКОГІР'Я КАРПАТ

**Ключові слова:** малі популяції, самовідновлення, рідкісні види рослин, Карпати.

У проблемі збереження видового і популяційного різноманіття особливе місце посідають малі популяції. Рідкісні види рослин високогір'я часто представлені малими популяціями, тобто такими, які містять невелику кількість особин або розташовані на обмеженій площі. Нагадаємо, що до малих належать популяції, чисельність яких становить до 1000 дорослих особин, а у випадку більшої чисельності – ті, площа яких менша, ніж 1000 м<sup>2</sup> [2]. Такі параметри площі використовуються для означення малих популяцій видів трав і чагарничків.

Малі обсяги популяцій спричиняють їх вищу вразливість порівняно з великими популяціями. Малі популяції унаслідок збідненої генетичної структури є уразливішими до ендемічних демографічних і генетичних змін і менш толерантними до змін природного середовища й антропогенного впливу. Експериментальними і моніторинговими дослідженнями в Україні й за кордоном [5, 6, 11, 13, 14, 16] доведено, що за малої чисельності популяціям притаманна менша життєздатність, зокрема за ознаками репродукції (життєздатністю насіння і проростків, насінневою продуктивністю і масою насіння), життєвістю і варіабельністю онтогенезу особин, внутрішньопопуляційною різноманітністю і пластичністю реакцій на зміну умов середовища. Стохастичні енде- і екзогенні впливи особливо загрозливі для популяцій з малою площею оселищ.

Попередніми дослідженнями малих популяцій було виділено пріоритетні ознаки для оцінки їхньої життєздатності [3], які, однак, потребують подальшого детальнішого аналізу.

Метою цієї статті є встановити головні параметри оцінки стану, перспектив розвитку і здатності до самовідновлення малих популяцій рослин на прикладі рідкісних видів високогір'я Українських Карпат.

### Матеріал і методика досліджень

Аналізом охоплено популяції 30 видів рідкісних, ендемічних, реліктових і погранично-ареальних видів рослин, які поширені переважно у високогір'ї Українських Карпат. Більшість видів внесені до Червоної книги України [9]: *Bellardiochloa violacea* (Bellardi) Chiov., *Doronicum clusii* (All.) Tausch, *Dryas octopetala* L., *Elisanthe zawadzki* (Herbich) Klok., *Erigeron alpinus* L., *Gentiana acaulis* L., *G. lutea* L., *G. punctata* L., *Leontopodium alpinum* Cass., *Oreochloa disticha* (Wulf.) Link., *Primula halleri* J.F. Gmel., *Ptarmica tenuifolia* (Schur) Schur, *Rhododendron kotschy* Simonk., *Ranunculus thora* L., *Salix herbacea* L., *Saussurea alpina* (L.) DC, *Senecio carpaticus* Herbich та ін.

Виділення особливостей малих популяцій проведено на основі порівняння їхніх структурних і функціональних параметрів з великими популяціями і метапопуляціями у цих же видів або співставленням з критеріями оцінки стану і життєздатності популяцій великих обсягів у широко розповсюджених трав'яних і чагарничкових видів. Дослідженнями охоплено популяції різних просторових типів: локальних, диз'юнктивних, лінійних і континуальних [8].

Застосовано методи онтогенетично-популяційного аналізу на основі багаторічних спостережень і експериментів на постійних і тимчасових ділянках у високогірних районах Українських Карпат у заповідних умовах та за різноманітних антропогенних впливів: випасання, витоштування, рекреації тощо [1].

### Результати досліджень

Оцінка малих популяцій проведена за пріоритетними ознаками, які можуть слугувати індикаторними для встановлення їхнього стану, перспектив й здатності до самовідновлення у трав'яних і чагарничкових видів рослин високогір'я Українських Карпат.

**Генетична різноманітність популяції** лежить в основі головних гомеостатичних (саморегулюючих) механізмів її функціонування за мінливих умов середовища. Загалом, чим вища генетична різноманітність, тим повноцінніша і різноманітніша структура популяції, тим вища її життєздатність і здатність до самовідновлення за умов екзогенних порушень. Виявлення генетичної різноманітності потребує лабораторних досліджень, зокрема аналізу ДНК або ізоферментного складу. Унаслідок ізолюваності від обміну генетичним матеріалом у природно-історичних популяцій під впливом різних умов оселищ формується своєрідна генетична структура. У *Ranunculus thora*, наприклад, між усіма п'ятьма дослідженими популяціями на Чорногірському хребті встановлено істотні відмінності за ізоферментами [7]. Відзначимо, що висотний діапазон оселищ розташований у достатньо вузьких межах – 1800-2000 м над р. м., а відстань між популяціями – від 1,5 км. Нагадаємо, що ізолюваними можна вважати популяції, які розташовані на відстані більше 1 км [15].

У польових умовах часткову інформацію про генетичну варіабельність у межах популяції й між популяціями можна встановити на основі фенетичного аналізу [10]. Фени як генетично зумовлені дискретні альтернативні ознаки є цінними для попередньої (навіть візуальної) оцінки на основі порівняльних даних репрезентативної вибірки особин популяцій досліджуваного виду. Встановлення генотипічної чи фенотипічної природи мінливості, тобто генетичної закріпленості тих чи інших ознак, або, навпаки, їхньої зміни залежно від чинників середовища, можна проводити за допомогою вирощування особин з різних популяцій за однакових умов.

Чим менша популяція, тим менша її генетична різноманітність, а на нижній межі її чисельності у мінімальних життєздатних популяцій генетична гомогенність зумовлює той поріг, нижче якого популяція втрачає здатність до самовідтворення й, відтак, до самовідновлення. У першу чергу це зумовлюється втратою здатності до генеративного самовідтворення – через втрату здатності до формування життєздатного насіння і/або насіннєвого підросту. Такі процеси втрачання життєздатності популяцій на нижній межі чисельності відзначено у *Leontopodium alpinum* і *Ranunculus thora*.

**Ефективна чисельність популяції** (чисельність генеративних особин) належить до найважливіших показників як життєвості, тобто сучасного стану, так і життєздатності, тобто перспектив розвитку популяції. Така ознака структури популяції як співвідношення ефективної чисельності популяції до чисельності дорослих особин у популяції загалом (коефіцієнт генерування популяції) і багаторічна динамічність цього співвідношення може використовуватися як один з індикаторів життєвості й життєздатності малих популяцій. Для великих популяцій значення цього показника менш вагоме. У малих популяцій сфера їх генеративного розмноження є найчутливішою й індикаторною ознакою природних змін й антропогенних порушень.

За відсутності антропогенного впливу й інших негативних чинників малі популяції високої життєвості й життєздатності можуть містити сотні квітучих особин. Внаслідок впливу негативних чинників у таких популяціях ефективна чисельність може зменшуватися до 20-50 квітучих особин. На прикладі видів тих життєвих форм, у яких генеративне розмноження порівняно з вегетативним відіграє більшу роль у поширенні діаспор та самопідтриманні популяцій, зроблено висновок, що життєздатними популяціями є ті, в яких ефективна чисельність обраховується хоча б десятками генеративних особин. Нижчі абсолютні показники свідчать про загрозу функціонуванню популяцій. Наведені ознаки характерні для видів, які розмножуються лише насінням або вегетативно малорухливим. Їм притаманні моноцентричні або неявнополіцентричні типи біоморф. До них належить частина багаторічних полікарпиків, одно- і дворічні монокарпіки, зокрема види родів *Primula*, *Heracleum*, *Saxifraga*, *Gentiana*, *Gentianella* та ін. Механізми їхнього самовідновлення пов'язані з активацією насінневого розмноження. Для частини з них (*Gentiana lutea*, *Ranunculus thora*, *Leontopodium alpinum*) притаманні спалахи цвітіння у випадку порушень дерново-грунтового покриву.

Для іншої численної групи видів, які розмножуються здебільшого вегетативно, ефективна чисельність їхніх популяцій може перебувати на набагато нижчому рівні протягом тривалого часу без втрачання життєздатності й здатності до самовідновлення. Це багаторічні полікарпіки явно- або неявнополіцентричного типу біоморф. У життєздатних популяцій *Saussurea alpina*, *Senecio carpathicus* чисельність генеративних особин може становити менше 1% від загальної чисельності дорослих особин. Механізми їхнього самопідтримання й самовідновлення за впливу негативних чинників полягають у високій вегетативній рухливості, а за умов, несприятливих для вегетативного розростання – до активації насінневого розмноження. У частини видів внаслідок екзогенних порушень, які супроводжуються появою ділянок, сприятливих для колонізації, притаманна одночасна активація і вегетативного розростання, і формування органів генеративного розмноження (*Salix herbacea*, *Saussurea alpina*, *Calamagrostis villosa*).

**Загальна чисельність дорослих особин** високої життєвості й життєздатності становить від декількох сотень до тисячі особин, а у випадку малої площі оселища може становити декілька тисяч особин. Нижній поріг загальної чисельності внаслідок негативного впливу повинен становити не менше 150-200 особин для збереження здатності для відновлення високої життєвості. Менша чисельність популяції свідчить про перебування її на низькому рівні життєвості. Популяції, які налічують менше 20-30 особин перебувають на межі життєздатності. Такі залежності встановлено у

рідкісних видів високогір'я Українських Карпат: *Ranunculus thora*, *Leontopodium alpinum*, *Heraclium carpathicum*, *Saussurea alpina* тощо .

**Площа оселища популяції** для забезпечення її повноцінної структури і функціонування повинна становити сотні або тисячі квадратних метрів. У популяції з високою буферністю, тобто з високою здатністю до самовідновлення, зменшення площі у випадку впливу негативних чинників відбувається лише у межах внутрішньопопуляційних локусів [5]. Популяції, площа оселища яких становить всього лише десятки квадратних метрів, належать до найуразливіших, вони підлягають загрози знищення не лише внаслідок дії інтенсивних негативних чинників, але й різноманітних випадкових змін середовища. Окремі популяції *Ranunculus thora*, *Saussurea alpina*, *Heraclium carpathicum*, *Elisanthe zawadzki*, *Primula halleri*, *Leontopodium alpinum*, *Erigeron alpinus* розташовані на площі всього лише декількох десятків квадратних метрів або навіть на кількох метрах, що зумовлює їхню високу вразливість навіть до незначних змін умов існування.

Характерними ознаками просторового розподілу особин у 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 й буферності, що зумовлене переважно їхньою антропогенною деградацією. 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 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.

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. 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 сотнями метрів (*Gentiana punctata*, *G. acaulis*, *Arnica montana* L., *Veratrum album* L.). 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, одноманітність 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 здатність до самовідновлення [1].

Зрідка малі популяції мають метапопуляційну структуру, яка переважно не є сприятливою для життєздатності й частіше свідчить про загрозу їхньому існуванню. Можна навести лише окремі випадки повноцінної метапопуляційної структури у малих популяцій досліджених видів. Найбільше це притаманно видам, оселища яких лінійного типу і приурочені до берегів річок або узбіч доріг.

**Динаміка чисельності особин й площі оселища популяції** протягом багаторічних спостережень є тим показником, що розкриває наявність або відсутність спрямованості у зміні життєвості популяцій і є передумовою встановлення їхньої життєздатності, тобто прогнозування виживання і збереження головних властивостей у наступних поколіннях. У випадку позитивної динаміки чисельності й площі оселища популяції здебільшого не потребують додаткових заходів охорони. Невеликі флуктуації цих параметрів є індикатором стабільності популяцій на цьому рівні життєвості. Негативна динаміка або різкі коливання свідчать про загрозу життєздатності й такі популяції потребують активних заходів охорони.

В умовах високогір'я найбільш вразливими є популяції, приурочені до привершинних ділянок в альпійському поясі, на опуклих вітроударних площах, стрімких схилах з глибоким сніговим покривом. Внаслідок вітрової і водної ерозії, та зсувів ґрунту на цих площах самовідновні процеси відбуваються особливо повільно і тривають десятиліттями. Тому антропогенні впливи, зокрема випасання, витоштування, заготівля, яка супроводжується викопуванням, а також рекреація призводять тут до дигресивних змін навіть за порівняно невисоких їхніх навантажень. Швидкість самовідновлення більшості рідкісних видів за названих умов найнижча.

**Ефективність насіннєвого і вегетативного розмноження** визначає здатність популяцій до самовідтворення. Для більшості рідкісних видів високогір'я Українських Карпат притаманне поєднання насіннєвого і вегетативного розмноження. Наявність обох способів розмноження надає переваги у забезпеченні життєздатності популяцій та здатності до самовідтворення і самовідновлення у достатньо екстремальних умовах існування. Дія негативних екзогенних чинників переважно пригнічує один зі способів розмноження. У цьому випадку механізм самовідновлення популяції полягає переважно в активації іншого способу (ефект взаємної компенсації способів розмноження). Внаслідок природних і антропогенних чинників, які спричиняють перешкоди вегетативному розростанню і розмноженню, що має місце на кам'янистих площах, у щільнодернинних угрупованнях, за випасання і витоштування у популяціях вегетативно активних видів трав і чагарничків – *Senecio carpaticus*, *Saussurea alpina*, *Rhododendron myrtifolium* – активується генерування. Це відбувається за рахунок пришивидшеного переходу прегенеративних особин до генеративного вікового стану, реверсії до генерування постгенеративних особин. Водночас у генеративних особин підвищується життєвість – формується більше генеративних органів, збільшується їхня насіннева продуктивність.

І навпаки, за умов, які пригнічують насіннєве розмноження, що має місце за високої конкуренції за ресурси живлення, при високому затінненні, а також відчуженні генеративних пагонів внаслідок випасання, збирання або заготівлі, у популяціях стимулюється вегетативна активність особин.

Негативними ознаками щодо стану популяцій та їхньої здатності до самовідновлення є багаторічна відсутність генеративних особин, підросту насіннєвого походження, нетипово мала вегетативна активність. Такі ознаки притаманні популяціям низької життєвості й життєздатності. Зрідка такі популяції трапляються за природних умов, які є песимальними або й критичними для їхнього розвитку, у високогір'ї, наприклад, на верхній висотній межі свого поширення. Частіше ці ознаки притаманні сильно порушеним популяціям рідкісних видів на межі їхньої життєздатності, що спричинене антропогенними чинниками, зокрема у більшості карпатських популяцій *Leontopodium alpinum*.

**Динаміка чисельності квітучих особин** є істотним інформативним показником оцінки стану популяції у випадку наявності багаторічних даних. Ознакою популяції високої життєздатності, яка перебуває у сприятливих умовах, є небагатократні коливання чисельності квітучих особин по роках. Слід однак мати на увазі, що для багатьох видів різних життєвих форм, зокрема дерев, притаманні значні багаторічні коливання або ритми у формуванні органів генеративної сфери, цвітінні, формуванні й досяганні насіння. У трав'яних і чагарничкових видів перепади у чисельності квітучих особин зумовлюються переважно низьким рівнем життєвості більшості генеративних особин популяції, тобто низькою життєвістю популяції загалом. Адже особинам низької життєвості притаманні пропуски цвітіння у генеративній фазі. Таким чином, багатократні коливання чисельності квітучих особин по роках, а особливо тривалі їхні мінімуми, є показником низької життєвості й життєздатності популяції. У випадку, якщо екзогенні впливи спричиняють відчуження генеративних органів або особин, така популяція особливо вразлива, адже у ній найчастіше будуть еліміновані генеративні особини високої життєвості, які генерують найчастіше.

**Вікова структура.** Більшість життєздатних і стабільних малих популяцій мають повночленну вікову структуру. Пік чисельності перебуває у межах віргінільних-генеративних особин. Натомість, індикаторами низької життєздатності і стабільності є неповночленність вікових спектрів, а саме, відсутність або дуже низький відсоток генеративних особин, часті перерви у цвітінні генеративних особин та спалахи цвітіння. Значна частка генеративних особин у складі малих популяцій є показовою ознакою їх високої життєздатності, а стабільність чисельності квітучих особин у багаторічній динаміці – індикатором стабільності популяцій загалом.

Відхилення вікової структури від характеристик нормальної повночленної популяції спостерігаються під час дії екзогенних чинників переважно антропогенного характеру. У залежності від життєвих форм, досліджені види реагують на дію негативних зовнішніх факторів або старінням популяції – у вікових спектрах пік чисельності особин переміщується на постгенеративну вікову групу (*Oreochloa disticha*, *Leontopodium alpinum*, *Primula halleri*), або псевдоомолодженням – пік переміщується на підростову вікову групу, але одночасно зменшується чисельність дорослих особин (*Ranunculus thora*, *Ptarmica tenuifolia*).

Тимчасово правосторонні спектри завдяки квазісенільності притаманні як реакція на підвищення конкуренції з боку інших видів під час циклічних або

демутацийних 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.

**Внутрішньопопуляційна різноманітність.** Стан, життєздатність і буферність значною мірою залежать від різноманітності складових популяцій. Чим більша внутрішньопопуляційна різноманітність, тим вищі ці інтегральні показники. Найважливішими диференціальними параметрами, які слід брати до уваги під час оцінки внутрішньопопуляційної різноманітності є життєвість особин, варіабельність їхнього онтогенезу, вікова структура, ефективність насінневого і вегетативного розмноження, просторова структура.

У високогір'ї найбільш виражена гетерогенність внутрішньопопуляційної різноманітності притаманна популяціям, приуроченим до скельних угруповань. Натомість у лучних фітоценозах за вирівняного мікрорельєфу структура популяцій найбільш гомогенна. Тому життєздатність і здатність до самовідновлення у скельних популяцій вища порівняно з лучними. Внаслідок складної просторової структури і мозаїчності умов оселища екзогенні порушення розподіляються по площі нерівномірно. Менше порушені ділянки забезпечують самовідновлення популяції.

Встановлено, що рівень внутрішньо- і міжпопуляційної різноманітності корелює з адаптивністю і здатністю до самовідновлення популяцій. Види з високою як внутрішньо-, так і міжпопуляційною різноманітністю (*Ranunculus thora*, *Heracleum carpathicum*, *Primula halleri*) мають найвищі адаптивні потенції. Під особливою загрозою перебувають види (*Leontopodium alpinum*, *Saussurea alpina*, *Ptarmica tenuifolia*) з високою міжпопуляційною і, водночас, низькою внутрішньопопуляційною різноманітністю. Малі популяції цих видів внаслідок збідненої генетичної різноманітності особливо вразливі до зовнішніх негативних впливів і ендегенних стохастичностей.

У великих популяціях або метапопуляціях переважно наявний повний **спектр життєвості особин** – низької, середньої і високої. У малих популяціях, які розташовані у невеликих достатньо однорідних за екологічними чинниками оселищах, життєвість особин більш гомогенна. У тих випадках, коли умови росту популяції песимальні, вона може складатися з особин лише низької життєвості. Це притаманно для багатьох видів за умов, максимально віддалених від еколого-фітоценотичного оптимуму, зокрема на верхній межі їхнього поширення. У численних популяціях рідкісних видів високогір'я за помірно несприятливих природних або антропогенних чинників наявні особини низької і середньої життєвості, а високої життєвості – відсутні.

Якщо популяція містить особини усіх рівнів життєвості, це свідчить про високу її здатність до самовідновлення. Адже для особин різної життєвості притаманна неоднакова вразливість, тому внаслідок дії негативних чинників частина особин відмирає, переходить в інший віковий стан або на нижчий рівень життєвості, а частина залишається стійкою [12]. Пластичність життєвості як реакція на дію негативних чинників забезпечує їх виживання і (або) відновлення життєвості за покращання умов.

**Варіабельність і тривалість онтогенезу особин** у багаторічних трав'яних і чагарничкових полікарпиків може змінюватися у широких межах. У спектрі умов від

оптимальних до несприятливих і до критичних тривалість окремих вікових станів і загальна тривалість існування особин змінюється достатньо закономірно [4]. За сприятливих умов притаманний достатньо швидкий онтогенез з послідовними віковими переходами, а генеративна фаза становить максимальну частку повного онтогенезу. Найвищу здатність до самовідновлення мають популяції з вираженою вихідною поліваріантністю шляхів онтогенезу особин. Під час дії несприятливих чинників механізм самовідновлення полягає у збільшенні варіабельності онтогенезу. Для популяцій видів високогір'я Карпат найвища варіабельність онтогенезу особин притаманна в умовах, проміжних між оптимумом і песимумом.

Під час погіршення умов до певної межі, притаманне збільшення тривалості життя особин. Найдовше існують особини за помірно несприятливих умов. Більшу частину життя такі особини перебувають у підростовому або віргінільному стані, тому в популяції тривалий час зберігається здатність до швидкого відновлення чисельності генеративних особин у разі настання сприятливих умов.

**Взаємовплив між видами-сусідами** відіграє особливо вагомую роль для популяцій стенотопних видів. Для рослин, котрі представлені переважно малими популяціями, встановлено високу вірність тісного сусідства з одним-двома або декількома іншими видами, з якими вони мають чіткий позитивний взаємовплив чи асоційованість [3]. Збереження характеру позитивної асоційованості за впливу негативних чинників є необхідним атрибутом збереження їхньої здатності до самовідновлення. Відсутність позитивних видів-сусідів або їхнє відмирання призводить до нижчої життєвості або пришвидшеного відмирання особин рідкісних видів. У більших популяціях й у флористично багатших угрупованнях діапазон сусідств одного і того ж виду ширший.

Аналіз отриманих результатів дає підстави виділити 4 групи видів, котрі відрізняються за вразливістю до зміни фітоценотичної ситуації. Кожна група об'єднує переважно види близьких життєвих форм або види зі співставною вегетативною рухливістю. До групи найуразливіших видів належать моно- або неявнополіцентричні вегетативно малорухливі короткокореневищні і стрижнекореневі трав'яні багаторічники, сланкі і шпалерні чагарнички (*Elisanthe zawadzki*, *Heracleum carpaticum*, *Leontopodium alpinum*, *Primula halleri*, *Ranunculus thora*, *Rhododendron kotschyi*, *Dryas octopetala*). Усі ці види водночас стенотопні малоконкурентоздатні, а їхні популяції виявляють найнижчу стійкість і буферність до антропогенного впливу. Наявність характерних для виду позитивних видів-сусідів в оселищі є необхідною умовою для можливості існування популяцій *Leontopodium alpinum*, *Ranunculus thora*, *Heracleum carpaticum*.

Найвища буферність до фітоценотичних змін притаманна вегетативно високорухливим довгокореневищним й повзучим трав'яним багаторічникам (*Campanula serrata* (Kit.) Hendrych., *Senecio carpaticus*). У решти видів кореневищних трав'яних багаторічників (*Doronicum clusii*, *Gentiana acaulis*, *Ptarmica 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. 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.



## Висновки

Під час оцінки стану популяцій та розроблення охоронних заходів важливо враховувати, які фактори природного середовища або антропогенного впливу мають визначальну дію на популяції, – з одного боку, й які популяційні параметри є найінформативнішими щодо їхньої життєвості, перспектив розвитку за природних умов і здатності до самовідновлення внаслідок порушень. У популяціях різного обсягу – малих, великих і метапопуляціях – встановлено різну пріоритетність цих параметрів. Особливістю малих популяцій є важливість оцінки, у першу чергу, таких ознак, як:

- генетична різноманітність, яка є основою гомеостатичних механізмів для збереження життєздатності й самовідновлення;
- чисельність дорослих особин і, зокрема, ефективна чисельність популяції, пріоритет показників якої може істотно відрізнятись у видів різних життєвих форм і типів біоморф;
- площа оселища, параметри її конфігурації й окремих складових, співвідношення величини площі й міри гетерогенності екологічних чинників;
- динаміка чисельності особин й площі оселища, яка повинна оцінюватися з врахуванням швидкості самовідновних процесів у конкретному екотопі;
- ефективність насінневого і вегетативного розмноження, яка забезпечує самовідтворення популяції і, водночас, є головною складовою її здатності до самовідновлення;
- багаторічна динаміка чисельності квітучих особин;
- вікова структура, зокрема у її генеративній частині й у випадку відхилення від характеристик нормальної повночленної популяції;
- внутрішньопопуляційна різноманітність: у гетерогенних популяцій життєздатність і самовідновлення забезпечуються за менших обсягів у порівнянні з популяціями гомогенними;
- спектр життєвості особин, які за рахунок різної пластичності зумовлюють неоднаковий стан і здатність до самовідновлення популяції;
- варіабельність і тривалість онтогенезу особин та закономірність їхніх змін у діапазоні умов від оптимальних до несприятливих і критичних;
- взаємовплив з видами-сусідами як чинник існування популяцій стенотопних видів.

1. Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат / за ред. М. Голубця і К. Малиновського. – Львів : Поллі, 2004. – 198 с.
2. Кияк В.Г. Популяційне розмаїття рослин високогір'я Карпат // Праці наук. тов. ім. Шевченка. Екологічний збірник : "Екологічні проблеми Карпатського регіону". – Львів: НТШ, 2003. – Т. 12. – С. 192-202.
3. Кияк В.Г. Особливості сусідства, асоційованості і взаємовпливу між популяціями рідкісних видів рослин у високогір'ї Карпат // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2007. – Т. 23. – С. 31-42.
4. Кияк В.Г. Алгоритм життєвого циклу і динаміка екологічної ніші популяції рослин // Вісн. Львів. ун-ту. Серія біол. – 2008. – Вип. 46. – С. 109-118.
5. Кияк В.Г. Буферність малих популяцій рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2008. – Т. 24. – С. 67-76.
6. Кияк В.Г. Особливості екології і життєздатності малих популяцій рідкісних видів рослин високогір'я Карпат // Праці наук. тов. ім. Шевченка. Екологічний збірник: "Дослідження

- біотичної і ландшафтної розмаїтості та її збереження". – Львів: НТШ, 2008. – Т. 23. – С. 98-110.
7. Кияк В.Г., Речевська Н.Я. Стратегія малочисельних популяцій // Стратегія популяцій рослин у природних і антропогеннозмінених екосистемах Карпат / За ред. М. Голубця, Й. Царика. – Львів: Євросвіт, 2001. – С. 93-103.
  8. Малиновский К.А., Царик И.В., Жилиев Г.Г. О границах природных популяций растений // Журн. общ. биол. – 1988. – Т. 49, № 1. – С. 5-12.
  9. Червона книга України. Рослинний світ / за ред. Я.П. Дідуха. – К. : Глобалконсалтинг, 2009. – 900 с.
  10. Яблоков А.В. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. – М.: Наука, 1980. – 135 с.
  11. Falińska K. Ekologia roślin / K. Falińska. – Warszawa : Wyd-wo Naukowe PWN, 1996. – 456 s.
  12. 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.
  13. Kahmen S., Poschod 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.
  14. Kery M., Matthies D., Spillman H. Reduced fecundity and offspring performance in small populations of the declining grassland plants *Primula veris* and *Gentiana lutea* // Journ. of Ecol. – 2000. – 88. – P. 17-30.
  15. Levin D.A. Consequences of stochastic elements in plant migration // The American Naturalist. – 1988. – 132. – P. 643-651.
  16. Oostermeijer J.G.B. Population size, genetic variation and related parameters in small, isolated plant populations: a case study // Species Survival in Fragmented Landscapes / J. Settele, C.R. Margules, P. Paschod [and other]. – Kluwer Academic Publish., 1996. – P. 61-68.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів  
e-mail: vlodkocyjak@rambler.ru

*Кияк В.Г.*

**Критерии оценки состояния и способности к самовозобновлению малых популяций редких видов растений высокогорья Карпат**

На примере малых популяций редких видов растений Карпат рассмотрены наиболее информативные параметры их жизнестойкости, перспектив развития в природных условиях и способности к самовозобновлению вследствие нарушений. Такими характеристиками являются их генетическое разнообразие, эффективная и общая численность, площадь местообитания, динамика численности цветущих особей, эффективность семенного и вегетативного размножения, возрастная структура, внутривидовое разнообразие, жизнестойкость и вариабельность онтогенеза особей, взаимодействие с видами-соседами.

**Ключевые слова:** малые популяции, самовозобновление, редкие виды растений, Карпаты.

*Кууак В.Н.*

**Evaluation criteria for the state and recruitment ability of small populations of rare high-mountain Carpathian plant species**

The case study of small populations of the rare Carpathian species is focused on the most informative parameters of their viability, developmental perspectives in the natural conditions and recoverability after disturbances. Such characteristics are their genetic diversity, effective and general numbers, habitat area, numbers dynamics (especially in fertile individuals), effectiveness of seed and clonal reproduction, age structure, intrapopulation heterogeneity, individual viability and ontogenetic variability, interaction with neighboring species.

**Key words:** small population, recruitment ability, rare plant species, Carpathians.