

УДК 581.526:581.524

Кияк В.Г., Білонога В.М.

СУЧАСНІ СТРУКТУРНІ ЗМІНИ ПОПУЛЯЦІЙ РОСЛИН ВИСОКОГІР'Я УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Деградація значного числа рідкісних, унікальних популяцій та рослинних угруповань високогір'я Українських Карпат головним чином зумовлена як кліматичними змінами, так і демутаційними сукцесіями. Збереження життєздатності та адаптація популяцій до мінливих умов існування забезпечується за рахунок формування відповідної для цих умов структурно-функціональної організації локусів з найвищою щільністю та життєвістю особин. Такі локуси є демографічним ядром конкретних популяцій, субпопуляцій чи ценопопуляцій. У більшості випадків зазначені локуси формуються за оптимальних параметрів середовища і відсутні у несимільних чи критичних умовах. Охорона і відновлення популяцій зникаючих і рідкісних видів рослин вимагає застосування активних способів їх збереження.

Ключові слова: популяції рослин, структура популяцій, Українські Карпати.

Високогір'я Українських Карпат останнім часом зазнає істотних змін. Це зумовлене передусім кількома чинниками: кліматичними змінами, рекреаційним бумом і занепадом гірського тваринництва. Відомо, що кліматичні зміни особливо відчутні у високогірних екосистемах [16, 17]. Ефективні температури, за яких розвиваються високогірні види рослин, є істотно нижчими. Відтак на кліматичні зміни вони реагують достатньо активно [15, 18]. Популяції змушені протягом короткого часу адаптуватися, змінюючи свою структуру, або втрачати життєздатність і ценотичні позиції.

Останні десятиліття стабільно збільшується потік рекреантів у високогір'ї, що призводить до фрагментації оселищ, зумовлює деструктивні зміни у популяціях низки рідкісних лікарських і декоративних видів рослин. Тривають істотні зміни середовища існування фітобіоти внаслідок припинення або істотного зменшення інтенсивності пасторального навантаження, спричиненого занепадом тваринництва, зокрема вівчарства. Демутаційні сукцесії, які раніше спостерігалися лише у заповідниках, тепер охоплюють цілі гірські масиви.

Вивчення стратегії, внутрішньопопуляційної мінливості, життєздатності, механізмів самовідновлення популяцій показало, що їхнє існування протягом тривалого часу можливе за умови збереження певної структури популяцій і/або забезпечення відповідних її змін [1, 3, 4, 6, 9, 10, 12]. Однак необхідно встановити, які саме структурні елементи відіграють провідну роль за сучасних змін середовища. Вивчення структури популяції як системи та встановлення ролі кожного з її елементів дозволить оцінити стан та перспективи популяцій різних видів в умовах актуальної трансформації середовища, дасть змогу вказати на можливі шляхи збереження популяційного різноманіття.

Метою статті є виявити та оцінити визначальні сучасні природні й антропогенні структурні зміни, які притаманні популяціям рослин високогір'я Українських Карпат.

Структура популяції є сукупністю кількісних і якісних складових її організації на індивідуальному і груповому рівнях, які характеризують будову і забезпечують функціонування популяції як цілісної системи. Різні види рослин формують відмінні типи популяційних ареалів, які відображають особливий характер взаємостосунків

між популяцією і довкіллям. Будь-які зміни параметрів навколишнього середовища зумовлюють специфічні, притаманні лише для конкретного просторового типу популяції, трансформації її структури, що в свою чергу залежить від еколого-біологічних особливостей виду. На основі обсягів і форми популяційних ареалів виділяють їх просторові типи: популяції континуальні й ізольовані, які у свою чергу ділять на лінійні або стрічкові й локальні [8]. Континуальні популяції розташовані переважно на території багатьох фітоценозів, що зумовлює істотні відмінності їхніх ценотичних складових. Ценопопуляції є достатньо автономними частинами континуальної популяції. Ізольовані популяції притаманні для більшості рідкісних видів. Малі ізольовані популяції розташовані переважно у межах одного фітоценозу. Окремим структурним утворенням є метапопуляція – система часткових популяцій, які об'єднані між собою незначним обміном генетичним матеріалом [13].

Кожна популяція характеризується певною внутрішньою структурою. Це, зокрема, розподіл особин за онтогенезом і життєвістю, чисельність, щільність, віковий склад, просторове розташування, способи розмноження тощо. Структура популяції формується під впливом умов існування й у взаємодії з ними.

Континуальні популяції з масштабними ареалами, що охоплюють цілі гірські системи або висотні пояси, зокрема субальпійський чи альпійський, – потребують виокремлення дрібніших своїх структур. Достатньо автономними їхніми складовими і, разом з тим зручними для вивчення, є **ценотичні популяції**. Ценопопуляційному аналізу високогірних угруповань присвячені численні праці у 80-90-ті роки минулого століття [3, 11]. Водночас, бракує досліджень, які б розглядали безперервний континуум ценопопуляцій як структур одну популяції, які творять послідовність на висотному профілі або на одному гіпсометричному рівні. Відмінності, які проявляються при переході від одного фітоценозу до іншого, часто навіть на невеликих відстанях є дуже істотними, виявляючи тим самим головні діючі або й лімітуючі чинники для існування виду. Таким чином найкраще індикується еколого-фітоценотичний оптимум існування виду, його песимум і критичні умови, розподіл цих умов у популяційному ареалі. Під час сукцесій встановлення змін у ценопопуляційному континуумі дозволяє виявити головні вектори зміщення оптимуму і песимуму, встановити перспективу розвитку популяції. За умови встановлення характерних взаємозв'язків з іншими компонентами фітоценозів, такі ценопопуляції можуть слугувати цінними індикаторними об'єктами синекологічних оцінок [2].

З цього огляду показовими є сучасні зміни, наприклад, у континуальній популяції *Vaccinium myrtillus* L. на висотному профілі від 1200 до 2000 м н.р.м. у Чорногорі. У межах лісового поясу структурні зміни *V. myrtillus* найменші. На верхній межі лісу домінуючим є демуаційний чинник, який проявляється на обширних заповідних територіях. Тут *V. myrtillus* як домінант і едифікатор післялісових чорничників завдяки швидким процесам відновлення смерекових лісів знову трансформуються в лісові ценопопуляції, зазнаючи особливо кардинальних змін. Вид набуває статусу асектатора. Зменшуються абсолютні показники щільності, життєвості, насінневої продуктивності популяції тощо.

У нижній частині субальпійського поясу для ценопопуляцій *V. myrtillus* притаманне зменшення їх проективного покриття і щільності внаслідок витіснення чагарниками *Pinus mugo* Turra, *Juniperus sibirica* Burgsd. і *Alnus viridis* (Chaix) DC., а також деревними видами – *Picea abies* (L.) Karsten, *Betula pubescens* Ehrh., видами роду *Salix*. Тут домінуючим чинником також є демуаційний. Популяційні локуси чорниці з високою життєвістю дедалі звужуються.

На даний час за сукупністю структурних кількісних і якісних ознак найвища життєвість популяції *Vaccinium myrtillus* припадає на її ценопопуляції, розташовані в середній і верхній частині субальпійського поясу в діапазоні висот 1500-1600 м, а подекуди й до 1700 м. Це виявляє істотне висотне зміщення оптимуму, який є передусім кліматогенним. Станом на 80-ті роки минулого століття оптимальні умови для чорниці за показниками щільності ценопопуляцій, росту, розвитку і репродукції припадали на значно менші висоти – 1400-1500 м.

Можна також порівняти ценопопуляції *V. myrtillus* між різними альпійськими фітоценозами, які розташовані як у сусідніх, так і віддалених локалітетах. Для означення різного рангу просторово виокремленої групи особин в межах популяції у широкому значенні і в залежності від мети досліджень використовують термін субпопуляція [14]. На нашу думку ценопопуляції, або й їхні сукупності, відстань між якими становить кілометри або десятки кілометрів, тобто ті, між якими існує істотне обмеження в обміні генетичним матеріалом і який відбувається естафетно [8], також доцільно розглядати як **субпопуляції**.

Динаміка різних структурних ознак ценопопуляцій чорниці найбільш типових альпійських фітоценозів має позитивний вектор. Цвітіння і визрівання плодів відбувається на щоразу вищих гіпсометричних рівнях, що зумовлене потеплінням. Якщо у 1983-1987 рр. в діапазоні висот 1750-1800 м у лежачекостричниках, трироздільноситничниках і лохинниках на вершинних і привершинних ділянках Чорногори у ценопопуляціях *V. myrtillus* цвіли й формували поодинокі плоди лише окремі особини у найтепліші роки (1985 р.), то в останнє десятиліття регулярно плодоносить більшість популяційних локусів. Це зумовлене збільшенням життєвості особин завдяки досягненню ними фітомаси, вищої за критичну, необхідної для генерування [5]. Лише у найвище розташованих фітоценозах – сеслерієвниках і зігнутоосочниках, що на висотах 1900-2000 м надалі відсутнє генеративне розмноження *V. myrtillus* й самопідтримання цих неповночлених ценопопуляцій забезпечується тільки вегетативним способом або занесенням насіння з нижчих висот.

Ізольовані популяції характерні істотно меншими обсягами популяційних ареалів і чисельністю особин, ніж континуальні. Більшість рідкісних видів рослин існують у вигляді ізольованих популяцій. Часто такі популяції стенотопних рідкісних видів є цілком малими і перебувають на межі життєздатності. Вони заслуговують особливої уваги науковців. Їхні зміни необхідно розглядати уже на рівні дрібніших – внутрішньопопуляційних структур.

Більшість ізольованих популяцій є локальними, які приурочені до специфічних екоотопів у межах віддалених між собою фітоценозів, тобто формують окремі ізольовані ценопопуляції. Кожна мала ізольована локальна популяція здебільшого не виходить за межі фітоценозу й зрідка трапляється в екотоні між різними угрупованнями.

Динаміку видів на популяційному рівні необхідно розглядати диференційовано в кожному конкретному випадку. Популяції одних і тих же видів навіть під впливом однакових чинників можуть мати різні, а часом і протилежно спрямовані зміни. Прикладом є популяції *Saussurea alpina* (L.) DC. і *Heracleum carpaticum* Porc. На скельних відслоненнях г. Шпиці (Чорногора) популяція *Saussurea alpina* протягом останнього десятиліття істотно прогресує за усіма головними популяційними показниками, у той час, як на осипищах г. Комин (Свидовець), навпаки – відмирає. У обох випадках головним діючим чинником є кліматогенний. Однак оселище на г. Шпиці (1800 м) не заростає чагарниками, натомість на г. Комин (1650 м) експансія

ценопопуляції *Alnus viridis* уже призвела до майже повного витіснення не лише *Saussurea alpina*, але й багатьох інших рідкісних трав'яних видів – *Primula halleri* J.F.Gmel., *Ptarmica tenuifolia* (Schur) Schur, *Gentiana acaulis* L. та ін.

Суттєві зміни встановлено у популяції *Heracleum carpathicum*. Найсприятливіші умови у сучасний період наявні в оселищі виду на г. Велика Рєгеска (Чивчини). Вони зумовлені постпасторальною демутаційною сукцесією внаслідок поступового зменшення інтенсивності випасу і його припинення у 1997 р. За цей час внаслідок послаблення міжвидової конкуренції, зменшення щільності й життєвості віолентних видів, зокрема *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv і *Rumex alpinus* L., на території до десяти гектарів мозаїчно сформувалися сприятливі еколого-фітоценотичні умови для видів патієнтної й експлерентної стратегії. Такі умови притаманні угрупованням щучника дернистого на висоті 1450-1500 м на пологих і стрімкіших схилах північної, східної і південної експозицій у розріджених локусах *D. caespitosa* і *R. alpinus*.

Істотні негативні зміни протягом останніх років відбуваються у популяції *Heracleum carpathicum* на г. Шпиці. Зменшилися усі популяційні параметри – площа, загальна чисельність особин та їх життєвість. Визначальними чинниками є кліматичні зміни і, як наслідок – зміни фітоценотичні. Внаслідок потепління життєвість і щільність популяції багатьох видів фітоценозу збільшилася. Високоросліші особини формуються зокрема у видів високотрав'я: *Adenostyles alliariae* (Gouan) A. Kerner, *Cicerbita alpina* (L.) Wallroth, *Cirsium waldsteinii* Rouy, *Doronicum austriacum* Jacq., *Senecio subalpestris* Br.-Bl., *Ranunculus platanifolius* L. тощо. Вони пригнічують низькорослі геліофіти, щільність яких істотно знизилася. Однак *Heracleum carpathicum* має позитивну спряженість власне з низькорослішими видами, а саме: *Hypericum alpigenum* Kit, *Achillea millefolium* L., *Geranium alpestre* Schur, *Luzula luzuloides* (Lam.) Dandy et Willmott. і віргільними особинами *Deschampsia caespitosa*. Таким чином, формування більш зімкнутого і вищого травостою негативно впливає на популяцію *Heracleum carpathicum*, який належить до малоконкурентних геліофітів патієнтної стратегії.

Адаптивна поведінка *H. carpathicum* за цих змінених фітоценотичних умов полягає у формуванні високоросліших генеративних пагонів для досягнення достатнього рівня освітлення для репродуктивних органів і забезпечення цвітіння й плодоношення. Окрім цього, адаптивна стратегія за умов високого затінення спрямована на збільшення тривалості підростових фаз *H. carpathicum*. Так, в іматурному віковому стані особини перебувають 3-5 років, у той час, як за сприятливих умов тривалість цього стану становить до 1 року. За цих умов збільшення тривалості онтогенезу в підростових фазах забезпечує збереження чисельності, щільності й потенційної можливості відновлення повноцінної структури популяції у перспективі в разі настання сприятливіших умов. Однак внаслідок ущільнення екологічних ніш в угрупованні й посилення конкуренції (передусім за світло) загальна і ефективна чисельність популяції *H. carpathicum* зменшилася у 4-6 разів.

Можна виділити такі найтипівіші етапи зміни структури ізольованих популяцій рідкісних видів внаслідок песимізації умов існування:

- спрощення просторової структури,
- старіння або псевдо омолодження,
- зменшення життєвості особин і популяційних локусів,
- зменшення ефективності самопідтримання і розмноження,
- спрощення і скорочення онтогенезу особин,

- переважання смертності над народжуваністю,
- зменшення площі, чисельності й щільності,
- припинення формування генеративних особин,
- припинення поповнення підросту,
- редукція вегетативного розмноження,
- втрачання життєздатності популяції.

Головними складовими ізольованих популяцій (ценопопуляцій) є популяційні локуси. **Популяційні локуси** як просторові внутрішньопопуляційні структурні складові виділяються за різними ознаками: просторовим розташуванням у межах популяційного ареалу; за щільністю і проективним покриттям; віковою або статеву структурою; за феноритмами; за репродуктивними параметрами; за життєвістю особин тощо. До найважливіших належать популяційні локуси, у яких забезпечується відтворення – локуси підросту і генеративних особин.

Найбільша різниця вимог до умов існування притаманна між початковими стадіями розвитку підросту і стадією дорослих середньовікових генеративних особин високої життєвості. У молодих особин, порівняно з дорослими, завжди менша конкурентна здатність. Для них характерна також менша толерантність до багатьох природних і антропогенних чинників. Водночас, за низкою умов існування зона екологічної толерантності може бути ширшою у фазі підросту, порівняно з генеративними особинами. Наочно це спостерігається у найбільш несприятливих – критичних умовах, за яких підріст виживає, однак генеративні особини не формуються. В альпійському поясі, наприклад, навіть на висотах до 1900 м регулярно з'являється підріст смереки, однак рослини не досягають генеративного віку. У підсумку, для життєздатності популяції найважливішими внутрішньопопуляційними складовими є локуси генеративних середньовікових особин найвищої життєвості. Вони, у свою чергу, є індикаторами найсприятливіших умов у межах популяційного ареалу.

Припинення деяких форм антропогенного впливу, зокрема випасання, спричиняє внаслідок демутаційних сукцесій прогресивні зміни у популяціях багатьох рідкісних видів. Особливо швидке відновлення рослинності відбувається на заповідних територіях у перші 10-20 років після припинення антропогенного впливу. У зв'язку з появою значної кількості вільних екологічних ніш з послабленою конкуренцією, початкова стадія демутації сприятлива для популяцій видів різних стратегій і життєвих форм, у тому числі й рідкісних експлерентних і патієнтних малоконкурентних низкорослих і геліофітних рослин. На даний час у високогір'ї Українських Карпат початкова стадія демутації спостерігається в Чивчинах, Мармароських горах, і в меншій мірі в Чорногорі – на тих площах, які порівняно недавно відведені під заповідники або спонтанно зазнають істотно меншого пасторального впливу внаслідок занепаду пасовищного господарства. Найменше змінився пасторальний режим на Свидовці.

Наступна стадія характерна для заповідних територій, заснованих у 70-80-ті роки минулого століття – КНПП і КБЗ. Демутаційні процеси тривалістю 30-40 років призвели до ущільнення існуючих і заповнення вільних екологічних ніш у фітоценозах. Екологічні умови є найбільш сприятливими для розвитку чагарникових, чагарничкових, віолентних і порівняно конкурентноздатних патієнтних трав'яних видів. Натомість для популяцій цілої низки рідкісних малоконкурентних видів ситуація стає загрозливою. Ущільнення травостою і задернування спричиняє втрату

придатних до самовідновлення локусів, зумовлює зниження життєздатності низькорослих малоконкурентних геліофітних експлерентів і пацієнтів.

Найбільш швидкі регресивні зміни популяцій рідкісних видів і цілих фітоценозів високогір'я відбуваються внаслідок колонізації їх оселищ чагарниками. Ці процеси особливо інтенсивні в межах субальпійського і у нижній частині альпійського поясу. Пришвидшена в останні роки деградація притаманна для багатьох рідкісних і унікальних петрофітних фітоценозів на схилах г. Петросул, Говерляна, Данцер, Туркул, Ребра, Бербенеска (Чорногора); Комин, Ребро (Свидовець); Ненеска (Мармароси).

В альпійських фітоценозах головні структурні зміни зумовлені демуаційними процесами внаслідок запровадження заповідного режиму на великих територіях. Зміни, які відбуваються протягом останнього десятиліття, провокуються головню кліматичними чинниками. Порівняно повільно змінюються первинні фітоценози у верхній частині альпійського поясу – вище 1900 м, на яких чагарники представлені фрагментарно і лише підростом. На цих висотах у трироздільноситничниках, сеслерієвниках і зігнутоосочниках спостерігаються прогресивні тенденції у розвитку популяцій чагарничкових видів *Rhododendron myrtifolium* Schott et Kotschy і *Loiseleuria procumbens* L. Desv. Розташовані нижче первинні альпійські фітоценози з домінуванням *Rhododendron myrtifolium*, *Vaccinium uliginosum* L., *Festuca supina* Schur, *Juncus trifidus* L. у діапазоні висот 1750-1900 м зазнають істотніших змін завдяки колонізації чагарниками, у найбільшій мірі популяціями *Juniperus sibirica*.

В альпійських фітоценозах встановлено істотні зміни рясності і щільності багатьох видів. Аналіз 24 видів – компонентів двох і більше досліджуваних ценозів, засвідчив однозначно негативну динаміку рясності й щільності у *Campanula alpina* Jacq., *Festuca supina*, *Helictotrichon versicolor* (Vill.) Pilg. і *Soldanella hungarica* Simonk. Це зумовлене в основному демуаційним впливом і як наслідок – ущільненням екологічних ніш в ценозах. Збільшення рясності притаманне для *Juniperus sibirica*, *Alnus viridis*, *Pinus mugo*, *Rhododendron myrtifolium* і підросту *Picea abies*, що зумовлене як заповідними умовами, так і потеплінням. У ценопопуляціях решти видів зміни рясності і щільності в різних угрупованнях неоднозначні. У названих видів збільшення проєктивного покриття, розширення площ, збільшення чисельності та щільності відбувається за рахунок активізації як вегетативного, так і насінневого розмноження. Водночас у вікових спектрах популяцій збільшується частка особин генеративних вікових груп, їхня фітомаса й насіннева продуктивність. За рахунок цього в останні роки особливо збільшилася насіннева продуктивність і врожай насіння *Rhododendron myrtifolium* в альпійському поясі.

Цвітіння і визрівання плодів на дедалі більших висотних рівнях альпійського поясу виявлено у популяціях численних видів. Зокрема у – *Homogyne alpina* (L.) Cass., *Helictotrichon versicolor*, *Potentilla aurea* L. та ін., для яких еколого-кліматичний оптимум розташований у лісовому або субальпійському поясі, а умови альпійського поясу є екстремальними.

Загалом доміанти і субдомінанти в первинних альпійських фітоценозах не змінюються. Істотні перебудови відбуваються в першу чергу у популяціях асектаторів. Можна відзначити закономірні зміни у представників різних життєвих форм і типів стратегій. Зменшилася участь щільнодернинних видів і рудералів. Натомість прогресують види чагарників і чагарничків.

Прикметним є прискорення сезонного розвитку популяцій видів високогір'я, що пов'язане виключно з кліматичними змінами. Внаслідок потепління у фітоценозах

альпійського поясу криві цвітіння характеризуються збільшенням їх стрімкості, прискоренням піків і звуженням загального діапазону.

Істотні зміни відбуваються у хіонофільних угрупованнях. З потеплінням танення порівняно плиткого шару снігу пришвидшується, що спричиняє збільшення тривалості вегетаційного періоду і зменшення вологості ґрунту. Це призводить до перерозподілу фітоценотичних позицій популяцій у бік збільшення щільності й життєвості тривіальних факультативних хіонофілів (*Poa deyllii* Chrtek I. Jirásek, *Soldanella hungarica*, *Meum mutellina* (L.) Gaertn., *Luzula spadicea* (All.) DC.) і витіснення облігатних малоконкурентних і рідкісних хіонофільних видів (*Dichodon cerastoides* (L.) Britt., *Salix herbacea* L., *Saxifraga carpatica* Reichenb., *Veronica alpina* L.). Такі процеси мають доцентровий вектор – від периферії фітоценозу з мілкішим снігом до центру з глибшим і тривалішим сніговим покривом.

Внаслідок потепління і зменшення кількості опадів значних змін зазнає структура популяцій мезогірофільних видів. На щоразу вищі висотні рівні піднімаються популяції *Pedicularis haquetii* Graf, *P. verticillata* L. Зменшується площа, щільність й інші популяційні параметри метапопуляції *Pedicularis oederi* Vahl на г. Бербенеска [7]. Зменшується проєктивне покриття й життєвість популяції *Carex curvula* All. в центральній частині Чорногори. Пришвидшено деградує і втрачає життєздатність ізольована популяція цього виду на г. Драбини (1800-1820 м), яка розташована на нижній висотній межі свого поширення в Чорногорі.

Метапопуляції найчастіше притаманні для тривіальних видів різних життєвих форм [13]. Серед рідкісних видів метапопуляції формують *Loiseleuria procumbens*, *Doronicum clusii* (All.) Tausch, *Senecio carpaticus* Herbich, *Rhododendron myrtifolium*, *Gentiana acaulis* і *G. punctata* L., *Pulsatilla alba* Reichenb. та ін. Завдяки специфіці вимог до оселищ з певними умовами субстрату ціла низка тривіальних, рідкісних і ендемічних видів формує метапопуляції, які приурочені до берегів гірських потоків (*Ranunculus carpaticus* Herbich, *Cardamine opizii* Presl., *Chrysosplenium alpinum* Schur, *Angelica archangelica* L., *Saxifraga stellaris* L.); скельних відслонень (*Ranunculus thora* L., *Veronica baumgartenii* Roem. & Schult., *Cerastium alpinum* L., *Silene dubia* Herbich, *Saxifraga paniculata* Mill., *Festuca amethystina* L.); сніжних лотків (*Veronica alpina*, *Poa deyllii*, *Dichodon cerastoides*, *Salix herbacea*, *Saxifraga carpatica*).

У гірофільних (приструмкових) видів метапопуляційні ядра або материкові часткові популяції мають переважно лінійну або стрічкову форму. У високогір'ї вони зосереджені біля центральних потоків у льодовикових котлах. Острівні часткові популяції розташовані на схилах котлів – біля джерел, дрібних потічків, на болітцях у пониженнях мезорельєфу. Відстань між частковими популяціями збільшується у міру віддалення від днища котлів до хребтових ділянок. На хребтах, вершинах і відрогам ці види відсутні. В умовах Чорногірського хребта відстань між материковими частковими популяціями цих видів становить переважно 1-3 км, а відстань між острівними популяціями – від сотень метрів до кілометра. Внаслідок тепліших і сухіших вегетаційних сезонів встановлено зменшення площі й кількості часткових популяцій у дрібномасштабних гірофільних локалітетах.

Для петрофітних видів, які приурочені до скельних відслонень і осипищ, також досить типовою є метапопуляційна структура. Найчіткіше вона виражена у тривіальних або порівняно рідкісних видів, котрі заселяють більшість різномасштабних скельних відслонень, наприклад, *Veronica baumgartenii*, *Cerastium alpinum*, *Silene dubia*, *Saxifraga paniculata*, *Festuca amethystina* та ін. У високогір'ї Чорногори невеликі скельні відслонення, площею від 0,1 до 1 га притаманні для більшої частини хребта,

починаючи від верхньої межі лісу, в субальпійському і альпійському поясі й розташовані досить регулярно. Відстань між ними становить переважно менше 1 км, що зумовлює можливість незначного обміну генетичним матеріалом.

Скельні виходи великої площі, які становлять більше 1-2 га, і до яких приурочена більшість рідкісних стенотопних петрофітів, розташовані переважно на відстанях більше 1-2 км між собою. Прикладами великих скельних ценозів є угруповання на г. Говерляна, Брескул, Данцер, Туркул, Шпиці, Ребра, Гутин, Бербенеска, Піп Іван. Види, які тут трапляються, представлені лише зрідка метапопуляціями (*Ranunculus thora*, *Rhodiola rosea* L.), і переважно – ізольованими локальними популяціями (*Erigeron atticus* Vill., *Leontopodium alpinum* Cass., *Primula halleri*, *Saussurea alpina* та ін.). Внаслідок регулярного збирання кореневищ *Rhodiola rosea* у структурі метапопуляції зникають окремі малі часткові популяції. Так чорногірська метапопуляція *R. rosea*, яка станом на 80-ті роки ХХ ст. була єдиною на проміжку від г. Говерла до г. Піп Іван, зараз розчленована на декілька фрагментів.

Подібну до петрофітів популяційну структуру мають види великотравних фітоценозів, які у більшості випадків приурочені до підніжжя скельних угруповань. Серед них популяції рідкісних і ендемічних видів: *Festuca porcii* Hack., *Dactylis slovenica* Domin., *Lilium martagon* L., *Adenostyles alliariae*, *Cirsium waldsteinii* тощо. У межах субальпійського поясу їхня площа зменшується внаслідок заростання чагарниками *Juniperus sibirica*, *Pinus mugo* і *Alnus viridis*, що пов'язане з демутаційними і кліматогенними сукцесіями. Типових змін зазнає популяція *Dactylis slovenica* на г. Ребро, 1450 м (Свидовець), де зменшення тривалості залягання та потужності снігових мас у зимовий період становить загрозу для її існування. Затінення деревно-чагарниковими видами негативно впливає на життєвість популяції *D. slovenica*: послаблюється ефективність генерування та вегетативного розмноження, знижується насіннева продуктивність і запаси надземної фітомаси. Відбувається поділ популяції на окремі фрагменти. Оскільки оселище жорстко лімітується орографічними та еколого-ценотичними чинниками, за збереження сучасних тенденцій самопідтримання популяції в найближчій перспективі може бути проблемним з високою ймовірністю втрати нею життєздатності.

Рекреаційний бум у високогір'ї Українських Карпат спричиняє негативний вплив на численні фітоценози і популяції. Внаслідок витоупування елімінована у більшій своїй частині унікальна популяція *Oreochloa disticha* (Wulfen) Link на вершині Туркула в Чорногорі. Розбалансована її просторова, вікова і віталітетна структура. Окремі особини і поодинокі групи особин існують лише на периферії оселища. Для збереження цієї популяції необхідне коригування туристичного маршруту й закриття стежки через вершину г. Туркул. Внаслідок надмірного відвідування Говерли протягом останнього десятиліття знищено трав'яний покрив її вершини. Порушено структуру і фрагментовано привершинні популяції низки рідкісних видів (*Rhododendron myrtifolium*, *Pulsatilla alba*, *Salix herbacea*, *Gentiana acaulis* та ін.). Прогресує водна ерозія вздовж стежок, які ведуть до вершини. Перевантаження різними формами рекреації зазнає високогір'я Свидовця. Осередком є відпочинковий комплекс Драгобрату, який розростається. На його основі відбуваються регулярні екскурсії всюдихідним транспортом – автомобілями, квадроциклами, мотоциклами по Свидовецькому хребту. Найбільшого знищення зазнає околиця озера і вершини Герешаски. Прогресують ерозійні процеси, відбувається фрагментація оселищ. Вилучення зазнають генеративні особини популяцій рідкісних декоративних і лікарських видів, зокрема *Leontopodium alpinum* і *Rhodiola rosea*.

Висновки

Для існування й адаптації за мінливих умов середовища найважливішими складовими популяцій, субпопуляцій і ценопопуляцій є популяційні локуси відтворення з пріоритетом локусів з найвищою щільністю й життєвістю репродуктивних особин. Ці локуси, у свою чергу, індикують оптимальні умови в оселищах популяцій і не утворюються за песимальних і критичних умов. Тому заходи з охорони і збереження загрожених популяцій повинні бути спрямовані передусім на забезпечення збереження таких локусів.

За сучасних кліматичних змін, зокрема дуже істотних змін снігового і температурного режимів у високогір'ї Карпат внаслідок потепління, притаманними є швидкі перебудови структури фітоценозів, що зумовлює деградацію і становить загрозу зникнення цілої низки рідкісних і унікальних для України популяцій, видів і фітоценозів. Внаслідок швидкого танення снігу, збільшення тривалості вегетаційного періоду, збільшення суми ефективних температур, зменшення кількості опадів відбувається трансформація оселищ і біотопів, і як наслідок, – зміщення еколого-фітоценотичних оптимумів, ущільнення екологічних ніш, що призводить до збільшення міжвидової конкуренції, інвазії чагарникових видів, віолентних тривіальних видів трав й у підсумку – до витіснення рідкісних малококонкурентних, геліофітних, хіонофільних видів експлерентної і патієнтної стратегії. Сповільнити ці процеси повинні активні заходи їх збереження.

Процеси деградації численних рідкісних і унікальних популяцій та фітоценозів високогір'я Українських Карпат, які зумовлені переважно зміною клімату, у більшості випадків підсилюються демуаційними сукцесіями. Необхідно застосовувати активні заходи збереження – як *ex situ*, так і активного втручання на заповідних територіях – контрольованого точкового випасання, викошування і вирубування чагарників. Такі заходи виправдані задля збереження унікальних популяцій і фітоценозів.

З огляду на рекреаційний бум у високогір'ї, необхідно розробити і застосувати комплекс заходів з природоошадливого використання і охорони природи на масивах Чорногори і Свидовця.

1. Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат / за ред. М. Голубця і К. Малиновського. — Львів: Поллі, 2004. – 198 с.
2. Дідух Я.П. Оцінка стійкості та ризиків втрати екосистем // Наук. зап. НаУКМА. Біологія та екологія. – 2014. – 132. – С. 54-60.
3. Жилияев Г.Г. Жизнеспособность популяций растений. – Львов: ДПМ НАНУ, 2005. – 304 с.
4. Життєздатність популяцій рослин високогір'я Українських Карпат / за ред. Й. Царика. – Львів: "Меркатор", 2009. – 172 с.
5. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. – 146 с.
6. Кияк В.Г. Малі популяції рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат. – Львів: Ліга-Прес, 2013. – 248 с.
7. Кобів Ю.Й. Глобальні кліматичні зміни як загроза видовій біорізноманітності високогір'я Українських Карпат // Укр. Ботан. журн. – 2009. – Т. 66, № 4. – С. 451-465.
8. Малиновський К.А., Царик Й.В. Роль популяційної екології в ботанічному ресурсознавстві // Укр. ботан. журн. – 1993. – Т. 50, № 5. – С 5-12.
9. Механізми самовідновлення популяцій / за ред. Й.В. Царика. – Львів: СПОЛОМ, 2014. – 216 с.

10. Стратегія популяцій рослин у природних і антропогенно змінених екосистемах Карпат / за ред. М. Голубця, Й. Царика. – Львів: Євросвіт, 2001. – 160 с.
11. Структура високогірних фітоценозів Українських Карпат / Зб. наук. праць. За ред. К.А. Малиновського. – К.: Наук. думка, 1993. – 179 с.
12. Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат / за ред. К.А. Малиновського. – К.: Наук. думка, 1998. – 176 с.
13. Царик Й.В. Метапопуляційна структура видів рослин високогір'я Карпат // Екологія та ноосферологія. – 2005. – Т. 16, № 1-2. – С. 5-12.
14. Barnhouse L.W., Munns W.R., Sorensen M.T. Population-level ecological risk assessment. CRC Press. – 2007. – 376 p.
15. Grabherr G., Gottfried M., Pauli H. Climate effects on mountain plants // Nature. – 1994. – 369. – P. 448-448.
16. Pauli H., Gottfried M., Grabherr G. Effects of climate change on mountain ecosystems – upward shifting of alpine plants // World Resource Review. – 1996. – Vol. 8, № 3. – P. 382-390.
17. Rammig A., Jonas T., Zimmermann N.E., Rixen C. Changes in alpine plant growth under future climate conditions // Biogeosciences Discussions. – 2009. – 6. – P. 10817-10847.
18. Walther G.R., Beissner S., Burga C.A. Trends in the upward shift of alpine plants // J. Veg. Sci. – 2005. – 16. – P. 541-548.

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

Кияк В.Г., Білонога В.М.

Современные структурные изменения популяций растений высокогорья Украинских Карпат

Деградація значительного числа рідких, унікальних популяцій і рослинних спільнот високогорья Украинских Карпат главным образом обусловлена как изменениями климатических условий, так и демутиационными сукцессиями. Сохранение жизнеспособности и адаптация популяций к изменчивым условиям среды обеспечивается за счет формирования адекватной данным условиям структурно-функциональной организации локусов с наивысшей плотностью и жизнеспособностью особей, являющихся ядром конкретных популяций, субпопуляций и ценопопуляций. В большинстве случаев такие локусы формируются при оптимальных параметрах среды и отсутствуют в пессимальных или критических условиях обитания. Охрана и восстановление популяций исчезающих и редких видов растений требует активных способов их сохранения.

Ключевые слова: популяции растений, структура популяции, Украинские Карпаты.

Кияк В.Г., Білонога В.М.

Current structural changes in plant populations in the upper part of the Ukrainian Carpathians

Degradation of the considerable number of rare and unique populations and plant communities in the highlands of the Carpathians Ukrainian mainly occurs due to both a changes in climatic conditions and demutation succession. Preservation of viability and adaptation of the populations to changing environmental conditions is ensured by adequate structural and functional organization of the loci with the highest density and vitality of individuals. These loci are the structural and functional basis of specific populations, subpopulations and coenopopulation. In most cases, these loci are formed under optimal environment parameters and not available in pessimum or critical condition. Protection and restoration of the populations of endangered and rare plants requires active conservation methods.

Key words: plant population, structure of population, Ukrainian Carpathians.