

УДК 581.526:581.524

В.Г. Кияк

СТРУКТУРА І ФУНКЦІОНУВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ *RANUNCULUS THORA* L. В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ

Ключові слова: *Ranunculus thora*, малі популяції, рідкісні види рослин, високогір'я Карпат.

Ranunculus thora L. – середньо-південноєвропейський альпійський (високогірний) вид із диз'юнктивним ареалом, поширений у Піренеях, Юрі, Альпах, північно-західній частині Балкан і в Карпатах [11]. В Українських Карпатах проходить північно-східна межа ареалу. Він зрідка трапляється на Свидовці (схили Близниць і Драгобрата), в Мармароському масиві (гг. Піп Іван Мармароський, Ненеска) і Чорногорі (гг. Петрос, Пожижевська, Данцер, Туркул, за оз. Несамовите, Великий Козел, Шпиці, Ребра, Гутин, Погорілець, Бербенеска і Піп Іван).

R. thora – короткочоренищний трав'яний полікарпик з низькою вегетативною активністю. У самопідтриманні його популяції домінує насіннєве розмноження. Гемікриптофіт. Ентомофіл, анемохор. Вид декоративний, застосовується у народній медицині. Цей рідкісний вид занесено до Червоної книги України [2].

Популяції *R. thora* розташовані в альпійському і частково субальпійському поясах в межах висот 1650-2000 м над р. м., переважно на скельних відслоненнях стрімких схилів південної та східної, зрідка північної і західної експозицій у різнотравно-злакових відкритих фітоценозах на слабозадернованих ділянках на кальцевмісних породах. Вид трапляється в асоціації *Thymo-Festucetum amethystinae* класу *Elyno-Seslerietea* і асоціації *Cystopteridetum fragilis* класу *Asplenietea trichomanis* [9].

До пріоритетів сучасних ботанічних досліджень належить визначення особливостей екології і життєздатності, структури і функціонування популяцій рідкісних видів з різними життєвими циклами і різних життєвих форм у широкому спектрі природних умов й антропогенних змін середовища. Актуальним є виявлення закономірностей поведінки популяцій під час наближення їх обсягів до критичних меж.

Найціннішу інформацію, яка може бути використана для екстраполявання на інші види, дають результати досліджень рослин, котрі представлені як малими, так і великими популяціями на скелях і на луках. Такі ознаки притаманні *R. thora*.

Метою цієї статті є підсумувати головні особливості структури і функціонування популяцій *R. thora* в Українських Карпатах.

Матеріал і методика досліджень

Дослідженнями охоплено усі відомі [9-12] й виявлені нами (на гг. Пожижевська, Данцер, Бербенеска, Погорілець) популяції *R. thora* в Українських Карпатах (рис.). Застосовано методи, спрямовані на вивчення структури і динаміки, внутрішньо- та міжпопуляційного різноманіття, стратегії та життєздатності популяцій. На індивідуальному рівні вивчали онтогенез особин, морфологічні особливості та

життєвість; на груповому рівні – просторову та вікову структури, чисельність, щільність, генеративне розмноження, життєвість і життєздатність [1].

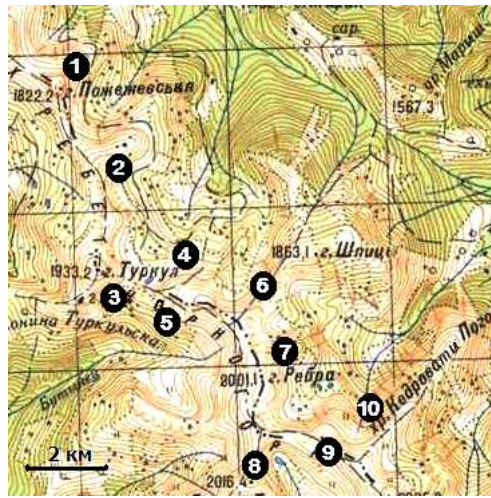


Рис. Популяції *Ranunculus thora* L. у центральній частині Чорногори: 1 – г. Пожижевська, 1720 м, сх.; 2 – г. Данцер, 1820 м, сх.; 3 – г. Туркул, 1800-1900 м, пд.; 4 – г. В. Козел, 1730 м, пн.-зх.; 5 – за оз. Несамовите, 1850 м, пд.; 6 – г. Шпиці, 1750-1850 м, сх.; 7 – Ребра, 1850-1950 м, сх.; 8 – г. Гутин, 1900 м, сх.; 9 – г. Бербенеска, 1970 м, пн.-зх.; 10 – г. Погорілець, 1850 м, пн.-зх.

Зміну цих параметрів досліджували під впливом різноманітних чинників середовища та антропогенного впливу. Серед природних чинників абіотичного середовища обліковували висоту місцевиростань над рівнем моря, експозицію і стрімкість схилів, температуру повітря, вітровий та сніговий режими, глибину і структуру ґрунту, мікрорельєф. З біотичних чинників досліджували взаємовплив між видами і фітоклімат. З фітогенних чинників враховували ступінь задернованості ділянок, горизонтальну і вертикальну структури травостою (зімкнутість і висоту), затінення. Вивчали вплив таких антропогенних чинників, як випас, витоптування і заготівля [1].

З огляду на рідкісність виду і малу чисельність особин у локалітетах, було мінімізовано використання активних експериментів, котрі спричиняють зміни і порушення в популяціях й у середовищі їхнього існування. Головним джерелом інформації був 15-річний моніторинг на основі картування і методу мічених особин та пасивний експеримент – констатація змін під впливом природних і антропогенних чинників. Дослідження зі застосуванням активних експериментів проведено лише у найбільших карпатських популяціях (за оз. Несамовите, гг. Шпиці, Погорілець).

Результати досліджень

Чисельність, вікова і просторова структура. У найбільших популяціях *R. thora* (на гг. Шпиці та Погорілець) загальна чисельність не перевищує 2 тис. дорослих особин, а ефективна чисельність – 600 особин. Близько 1000 особин містить популяція за оз. Несамовите. Малі популяції *R. thora*, котрі мають чисельність до 1 тис. дорослих особин розташовані на гг. Ненеска, Близниця, Драгобрат, Петрос, Данцер, Туркул, Великий Козел, Ребра, Бербенеска, Піп Іван. На гг. Пожижевська і Гутин є групи окремих особин не популяційного рівня.

Більшість чорногорських популяцій містять лише десятки квітучих особин і розташовані на малих площах – до 0,1 га. Популяції у Свидовецькому і Мармароському масивах достатньо великі за площею – понад 1 га, однак малої щільності. Майже усі популяції нормального типу, повночленні, з піком чисельності у дорослій частині спектра на віргінільних особинах і високою чисельністю підростових вікових груп, які становлять переважно близько половини загальної чисельності популяцій. В окремих популяціях (на г. Петросі, Туркулі та Ребрах) розбалансована просторова і внутрішньопопуляційна структура, вікові спектри неповночленні, чисельність особин критично мала.

Випас, рекреація і заготівля часто призводять до випадання з популяцій генеративних і постгенеративних особин, що є причиною переважання у спектрах популяцій прегенеративних вікових груп. Ще одною причиною неповночленності вікових спектрів є особливості проходження онтогенезу, зумовлені екстремальними умовами росту. Частина особин низької життєвості не реалізуються у генеративній й постгенеративній. Постійно, з року в рік, низька чисельність генеративної вікової групи, представлена поодинокими квітучими особинами, характерна для популяцій в умовах песимуму – на г. Бербенеска.

У популяціях в заповідних умовах внаслідок процесів демутації відбувається підвищення щільності, чисельності та життєвості особин. Порівняльним аналізом просторової структури популяцій *R. thora* встановлено, що нерівномірність розподілу особин на площі внаслідок гетерогенності умов едафотопу і фітосередовища сприяє їх життєвості. Вища життєвість популяцій за ознаками вікової структури, інтенсивності генеративного розмноження та поліваріантності онтогенезу є основою вищої їх життєздатності порівняно з популяціями у гомогенних умовах едафотопу, фітосередовища і рівномірного просторового розподілу особин в межах оселищ. У гетерогенних популяціях їх життєвість, стабільність і життєздатність забезпечується за меншої чисельності порівняно з популяціями гомогенними.

У *R. thora* більшість популяцій ізольовані великими відстанями – понад 1 км, що унеможливило обмін пилок чи діаспорами. Ознаки метапопуляційної структури має *R. thora* у складі двох масивів: г. Ребра – Шпиці і г. Туркул – відроги полонини Туркульської (за оз. Несамовите). Віддаленість між цими популяціями становить трохи менше ніж 1 км, а відстані між окремими популяційними локусами у межах локалітетів на г. Ребра і Туркул – до декількох сотень метрів. За такої просторової структури, очевидно, відбувається незначний обмін генетичним матеріалом як між популяціями, так і між їхніми внутрішньопопуляційними локусами. І популяції, і популяційні локуси виявляють достатньо автономну динаміку. Локусам притаманні процеси відмирання і колонізації нових ділянок. На г. Туркул, зокрема, відмерли, мабуть внаслідок випасання і збирання, популяційні локуси, які існували наприкінці XIX ст. на схилах різних експозицій у діапазоні висот 1915-1930 м над р. м. [12]. Проте за цей час відбулося заснування нових локусів на нижчих гіпсометричних рівнях на відстані у декілька десятків і сотень метрів. За умов заповідного режиму і припинення випасу слід очікувати повторного заселення на місці відмерлих локусів.

Подібну ситуацію спостерігаємо на г. Ребра, де популяційні локуси розташовані на відстанях у 100-500 м між собою. Найбільш віддалені локуси можна розглядати як часткові популяції. У цих двох масивах ознаки острівних часткових популяцій

притаманні *R. thora* на г. Ребра і Туркул, а материкових популяцій – відповідно на г. Шпиці й на відроггах полонини Туркульської за оз. Несамовитим.

Генеративне розмноження. Щільність генеративних особин у популяціях коливається від менше 1 шт./100 м² у *R. thora* на Свидовці, Мармароських горах, багатьох чорногорських популяціях до понад 10 шт./100 м² у популяціях на г. Данцер, Піп Іван, за оз. Несамовите.

До найвагоміших ознак, які ілюструють роль генеративного розмноження у конкретній популяції, належить її ефективна чисельність. Проте для визначення стану популяції набагато вагомішу інформацію у багатьох випадках дає співвідношення ефективної чисельності популяції до чисельності дорослих особин загалом – коефіцієнт генерування популяції. Наприклад, порівняння за чисельністю особин популяцій *R. thora* на г. Данцер (400 дорослих особин) та г. Бербенеска (500 дорослих особин) не є показовим. Про кращий сучасний стан і перспективи розвитку популяції на Данцері свідчить високий коефіцієнт генерування популяції, який становить 0,5 (популяція налічує 200 генеративних особин) і, навпаки, низький коефіцієнт генерування популяції на Бербенесці – 0,03 (15 генеративних особин) є індикатором порівняно гіршого стану цієї популяції. Збереження низького значення коефіцієнта протягом років є характерним індикатором низької життєздатності цієї малої популяції.

Показник наявності істотної частки генеративних особин у складі малих популяцій є одним з найпоказовіших для означення їх стабільності і життєздатності. У *R. thora* він може становити від декількох відсотків до половини чисельності дорослих особин. Оскільки генеративним особинам властиві перерви у цвітінні, то в окремі роки малі популяції представлені поодинокими квітучими особинами.

Важливим показником стану популяції є стабільна чисельність квітучих особин у багаторічній динаміці, як, наприклад, у популяціях на г. Данцер і Шпиці. Різкі багатократні коливання чисельності квітучих особин, перерви у цвітінні більшості генеративних особин є характерними ознаками стану загрози або песимальних умов (на г. Петрос, Туркул).

Встановлено велику різницю в урожайності насіння між популяціями на різних висотах, що можна пояснити несприятливими умовами для генеративного відновлення на привершинних ділянках найвищих гір. У популяції на г. Піп Іван, наприклад, в середньому на одну генеративну особину утворюється 9 життєздатних насінин, у той час, як у популяції на г. Данцер – 24 насінини.

Виявлено залежність маси насіння від життєвості і вікового стану особин. Генеративні особини різного віку і життєвості істотно відрізняються за кількістю повноцінних насінин, сформованих на генеративному пагоні і на особині, а також масою насіння. Найбільшу різницю встановлено між середньовіковими особинами високої життєвості та старими особинами низької життєвості. У популяції на г. Данцер маса 100 насінин у особин низької життєвості становить 135 ± 11 мг, середньої – 359 ± 36 мг і високої життєвості – 568 ± 48 мг. За песимальних умов у всіх генеративних особин незалежно від їхнього віку формується дрібне насіння, яке за масою аналогічне насінню особин низької і середньої життєвості. Залежності життєздатності насіння від його маси не встановлено [8].

У генеративних особин, котрі розташовані поодинокі на відстані близько 300 м одні від одних (на г. Ребра), насіння може не формуватися. Насіння різних популяцій виявилось життєздатним, проте у лабораторних умовах воно не проростало.

Онтогенез. Варіабельність онтогенезу корелює з внутрішньопопуляційним різноманіттям за ознакою життєвості особин. У тих оселищах, де діапазон абіотичних і біотичних чинників ширший, виявлено більшу варіабельність життєвості й онтогенезу особин. Найвище різноманіття умов оселищ і, відповідно, варіабельності онтогенезу особин характерне для скельних угруповань, а найменше – для лук з вирівняним мікрорельєфом.

Залежно від умов середовища закономірно змінюється тривалість онтогенезу і частка у ньому генеративної фази. Типовою є схема онтогенезу особин *R. thora* в діапазоні умов від оптимальних до критичних:

- в оптимальних умовах – загальний онтогенез особин нетривалий, послідовний; генеративна фаза настає швидко і становить максимальну частку онтогенезу. Тривалість онтогенезу становить приблизно 15 років;

- у проміжних умовах – загальний онтогенез максимальної тривалості, з абераціями; у генеративній фазі притаманні пропуски цвітіння. Тривалість онтогенезу – 25-30 років;

- в песимальних умовах – загальний онтогенез тривалий; генеративна фаза настає пізно і становить мінімальну частку онтогенезу. Тривалість онтогенезу – 20 років;

- у критичних умовах – загальний онтогенез нетривалий, без генеративної фази. Тривалість онтогенезу – 15 років.

Необхідно відзначити, що у будь-якому віковому стані від ювенільного до генеративного (j, im, v, g) особини можуть перебувати понад 10 років. Тобто, тривалість життя особини може становити близько 50 років.

У різних популяціях *R. thora*, залежно від віддаленості умов оселищ від оптимуму, відсоток особин з відповідними варіантами онтогенезу коливається в широких межах. Водночас, встановлено, що чисельність особин з типом онтогенезу, притаманним для критичних умов, вагома в усіх популяціях і становить до 80-90% у популяціях низької життєвості (на г. Бербенеска). Окрім того, навіть у популяціях високої і середньої життєвості (на г. Шпиці, Данцер, Погорілець, Піп Іван, біля оз. Несамовитого) значній частці особин (20-50%) притаманний тип онтогенезу, властивий для песимальних умов. Особин, котрі розвиваються в оптимумі, навіть у популяціях високої життєвості – невелика частка.

Внутрішньопопуляційна мінливість. Важливою ознакою стратегії малих популяцій є здатність до зміни різних популяційних параметрів, генетичної мінливості й адаптацій. Зовнішнім проявом генетичної мінливості є фени. Популяції *R. thora* різняться за частотою трапляння таких морфологічних ознак, як форма, ширина і довжина листка; кількість і форма зубчиків на краю листкової пластинки. Між популяціями *R. thora* встановлено істотні відмінності за ізоферментним складом [7].

Найпоказовіше зі зростанням гіпсометричного рівня оселищ зменшуються абсолютні метричні параметри особин. Найбільше зменшується висота і маса особин у тих популяціях, оселища яких розташовані вище над рівнем моря відносно їх екологічного оптимуму – на г. Піп Іван, Бербенеска.

Значний рівень міжпопуляційної мінливості за шириною і довжиною листкової пластинки виявлено між популяціями на г. Данцер та Шпиці і популяціями на г. Бербенеска та Піп Іван. За кількістю зубчиків на листку найбільше відрізняються популяції Данцера і Бербенески. За формою листкової пластинки і формою зубчиків найвищий рівень внутрішньопопуляційної мінливості встановлено у популяціях на

Данцері і Шпицях [8]. У цих же популяціях найвища мінливість за сумарною оцінкою досліджених ознак. Це зумовлено вираженою гетерогенністю умов їхніх оселищ, приурочених до скельних ценозів. Вирівняні умови лучного ценозу на г. Бербенеска спричиняють найнижчу варіабельність морфометричних ознак особин у цій популяції. В інших популяціях рівень внутрішньопопуляційного різноманіття середній і відповідає проміжним за гетерогенністю умовам росту.

Міжпопуляційна відмінність скельних і лучних популяцій особливо велика. Головними діючими чинниками у скельних ценозах є глибина ґрунту, вітровий і температурний режими та фітосередовище (табл. 1). Особини найнижчої життєвості *R. thora* на Данцері виявлено у щілинах скель з дуже обмеженими поживними мінеральними ресурсами та інтенсивним вітровим режимом. Поряд у міжскельних улоговинах, в умовах відносно глибокого ґрунту і захищених від вітру ділянках, особини мають найвищу життєвість.

Таблиця 1

Характерні умови оселищ лучної (г. Бербенеска) і скельної (г. Данцер) популяції *Ranunculus thora* L.

Умови оселища	Популяція на г. Бербенеска	Популяція на г. Данцер
Висота над р. м., експозиція, крутизна схилу	1980 м, пн.-зах., 5-10°	1820 м, сх., 60-70°
Едафотоп	лучна ділянка з досить однорідним, кам'янистим, достатньо потужним ґрунтом	скельна ділянка з дуже нерівномірним ґрунтовим покривом – від мінімального у щілинах скель до сформованого – у міжскельних нішах
Температурний режим	середньорічна температура нижча 0° С	середньорічна температура вища 0° С
Вітровий режим	дуже інтенсивний на всій площі оселища	по площі оселища нерівномірний – від інтенсивного до малоінтенсивного
Глибина снігового покриву	рівномірна, 0,3-0,5 м	нерівномірна, 0-2 м
Мікрофітоклімат	однорідний, виражений у приземному шарі до 5-10 см	дуже неоднорідний: на скелях відсутній, у міжскельних нішах – добре виражений до 10-30 см

Визначальними факторами щодо низького рівня життєвості особин на Бербенесці є найекстремальніші в межах Чорногори вітровий і температурний режими. Тут середньодобова температура повітря протягом вегетаційного періоду на 2,5-3° нижча, ніж на Данцері. За рахунок вирівняних умов едафотопу, для популяції на Бербенесці характерне рівномірне розташування особин на площі, а у скельному ценозі Данцера, навпаки, дуже мозаїчне. Значно відрізняється онтогенез особин у міжскельних улоговинах та наскельних ділянках. У наскельних ділянках тривалість онтогенезу розтягнута, зокрема у прегенеративних стадіях, а генеративна стадія часто оминається.

Взаємовплив між видами. У досліджених популяціях *R. thora* встановлено чітко виражений позитивний взаємовплив або асоційованість цього виду з *Carex sempervirens* Vill., *Festuca supina* Schur, *Veronica baumgartenii* Roem. et Schult. і видами роду *Thymus* L. [3]. Причому *Carex sempervirens* є сусідом для понад 75% особин *R. thora* у більшості популяцій. Важливо, що тісні позитивні зв'язки з перерахованими видами зберігаються також і за різних мікроумов оселищ – і в локусах, котрі приурочені до скельних ніш з достатньо потужним ґрунтом і вираженим мікрокліматом, і в наскельних локусах з плитким ґрунтом зі слабким задернінням.

Водночас, і на міжпопуляційному, і на внутрішньопопуляційному рівнях встановлено низку закономірностей у спряженому розвитку *R. thora* і видів-сусідів. Найпоказовішими є кореляції життєвості й щільності їхніх особин і вікових спектрів популяцій або внутрішньопопуляційних локусів *R. thora*. За низького і розрідженого травостою, що характерно для скельних угруповань (гг. Шпиці, Данцер), співвідношення генеративних особин з особинами інших вікових груп *R. thora*, коливаючись у різних популяціях і популяційних складових у широких межах: від 1:1,5 до 1:8, завжди однак залишається вагомим. У зімкнутому і (або) високому травостої, що є типовим на г. Погорілець у фітоценозі з домінуванням *Sesleria coerulea* Friv., а також у інших лучних альпійських угрупованнях (гг. Бербенеска, Піп Іван), генеративні особини *R. thora* становлять не більше 5-10% чисельності таких популяційних локусів. У лучних популяціях домінують особини підростових груп, а другий пік чисельності припадає на віргінільну вікову групу.

Загалом *R. thora* притаманна дуже складна динамічність стосунків. Протягом онтогенезу і в залежності від зміни життєвості особин видів-сусідів інтенсивність стосунків часто змінюється і, окрім того, характер асоційованості або взаємовпливу може мінятися на протилежний. Такі залежності найтиповіші для видів, у котрих в ході онтогенезу значно змінюються параметри фітогенного поля за ознаками величини вертикальної і горизонтальної проекції. Для світлолюбних скельних видів найвагомим чинником, котрий зумовлює зміну взаємовпливу зі сторони сусідів від позитивного до негативного, є затінення. Збільшення затінення відбувається під час переходу особин від прегенеративних фаз до генерування або від нижчої до вищої життєвості.

Зважаючи на високу стабільність кореляцій сусідства з іншими видами, яка зберігається у різних фітоценозах, можна зробити висновок про особливо вагоме значення цих зв'язків для життєвості й життєздатності популяцій *R. thora*. Під час заходів з репатріації популяцій, підтримання або відновлення їхньої життєздатності необхідно враховувати наявність і розташування позитивних видів-сусідів у ценозі. Підсівати насіння *R. thora* доцільно у парцелях з *Carex sempervirens*, *Festuca supina*, *Veronica baumgartenii* і видами роду *Thymus* L.

Вплив антропогенних чинників. Зривання і викопування, витоштування і випас призводять до особливо вагомих змін в онтогенезі *R. thora*. Внаслідок експерименту з відчуження надземної маси (один раз у сезон) у популяції на г. Шпиці, що імітувало випасання або зривання, встановлено різке зниження чисельності генеративних особин. Після трьох років експерименту генерували лише поодинокі особини. Відбулося псевдоомолодження, яке виявилось у перерозподілі вікових груп: збільшилася чисельність групи підросту на тлі зменшення загальної чисельності популяції. Враховуючи вирішальну роль насінневого розмноження для

самопідтримання *R. thora*, можна зробити висновок про неспроможність існування популяції виду за умов таких режимів використання площ, за яких відбувається відчуження надземної маси шляхом зривання або випасання.

У разі дрібних порушень ґрунту, які імітують викопування під час заготівлі кореневищ як лікарської сировини, провокується генерування особин *R. thora*, які ростуть по сусідству з цими порушеннями. Наступного року після викопування генерує більшість минулорічних віргінільних особин в радіусі 25 см навколо порушень. Необхідно врахувати, що тривалість віргінільної фази в онтогенезі особин на сусідніх непорушених ділянках становить близько 10 років. Відзначено також пришвидшений перехід до генеративної фази частини іматурних особин і реверсію у генеративний стан субсенільних особин. Така реакція, однак, є короткотривалою і у наступні роки за рахунок аберацій, реверсій, старіння і зниження життєвості особин структура дослідних локусів поступово відновлюється.

Виявлені особливості змін онтогенезу під впливом природних і антропогенних чинників можна, очевидно, використати для керування онтогенезом *R. thora*, наприклад, для стимулювання або пригнічення генерування, пришвидшення або сповільнення онтогенезу у різних фазах, стимулювання розвитку підросту тощо. Стимулюють генерування, зокрема, такі чинники: дрібні порушення ґрунтово-дернового покриву (викопування, осипання, оголення тощо) у сусідстві особин *R. thora*; збільшення доступних ресурсів живлення, освітлення, зниження конкуренції з боку видів-сусідів та інші чинники, вектор котрих спрямований до фітоценотичного оптимуму виду.

Буферність і самовідновлення. Характерними ознаками просторового розподілу особин у межах популяцій з високою буферністю є порівняно висока щільність і достатньо чіткі контури популяційного ареалу. Дисперсне розташування особин трапляється зрідка і є ознакою популяцій низької життєздатності і буферності, що зумовлене переважно їхньою антропогенною деградацією (на г. Туркул, Ребра). 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.

Внаслідок вираженої стенотопності рідкісних видів їх популяції часом займають цілком малу площу з вирівняними умовами, як наприклад, *R. thora* на Бербенесці. У таких випадках формуються популяції з низьким внутрішньопопуляційним різноманіттям, у яких життєвість особин перебуває на одному рівні, шляхи їх онтогенезу одноманітні, а реакції на несприятливі чинники – однотипні. В результаті, одноманіття на рівні індивідуумів спричиняє вузький діапазон механізмів саморегуляції і низьку буферність на рівні популяцій. Такі популяції належать до найвразливіших. За своїм еколого-фітоценотичним приуроченням вони трапляються переважно на луках, оскільки у скельних ценозах навіть на малих площах характерна мозаїчність умов середовища. Тому рівновеликі популяції на скелях завжди мають багатшу внутрішньопопуляційну структуру і вищу буферність [5].

Для забезпечення буферності в умовах різноманітних стохастичних змін природного середовища малим популяціям необхідний резерв чисельності особин і площі оселища, тимчасова втрата яких не є критичною. У скельних ценозах встановлено вагомий відсоток "передчасного" відмирання особин внаслідок

вивітрювання гірських порід, осипання і зсування ґрунту. Крім того, в окремі роки мишоподібні гризуни стравлювали надземну частину до 28% квітучих особин (на г. Данцер). Протягом тривалого часу існує ймовірність збільшення сумарної негативної дії таких чинників, тому резерв чисельності особин і площі оселищ, які можуть служити буфером на випадок негативних порушень, становить значну частку обсягу популяції. Зважаючи, що у популяції *R. thora* на Данцері встановлено високу життєвість і життєздатність, можна дійти висновку, що ці втрати компенсуються. У такому випадку буферний резерв цієї популяції становить не менше третини її чисельності.

Життєздатність. Проведено оцінку життєздатності малих популяцій *R. thora* за індикаторними груповими та індивідуальними ознаками у Чорногорі (табл. 2), де здійснено багатократні й стаціонарні дослідження.

Таблиця 2

Оцінка життєздатності малих популяцій *Ranunculus thora* L. у Чорногорі за індикаторними груповими й індивідуальними ознаками

Ознака	Індикаторне значення ознаки	
	позитивне	негативне
1	2	3
Ефективна чисельність популяції	сотні квітучих особин: <i>Данцер, Піп Іван</i>	менше 20-50 квітучих особин: <i>Петрос, Туркул, В. Козел, Ребра, Бербенеска</i>
Загальна чисельність дорослих особин	декілька сотень особин: <i>Данцер, Бербенеска, Піп Іван</i>	менше 150-300 особин: <i>Петрос, Туркул, В. Козел, Ребра</i>
Площа оселища популяції	сотні м ² : <i>Петрос, Данцер, Туркул, Ребра, Піп Іван</i>	десятки м ² : <i>В. Козел, Бербенеска</i>
Динаміка чисельності й площі оселища популяції	невеликі флуктуації (позитивна динаміка): <i>Данцер, В. Козел, Бербенеска, Піп Іван</i>	різкі коливання (негативна динаміка): <i>Петрос, Туркул, Ребра</i>
Ефективність насінневого розмноження	щорічна наявність насінневого підросту: <i>Петрос, Данцер, В. Козел, Бербенеска, Піп Іван</i>	багаторічна відсутність насінневого підросту: <i>Туркул, Ребра</i>
Динаміка чисельності квітучих особин	коливання небагатократні: <i>Данцер, В. Козел, Піп Іван</i>	коливання багаторазові, тривалі мінімуми: <i>Петрос, Туркул, Ребра, Бербенеска</i>
Внутрішньопопуляційне різноманіття	високе за різними ознаками: <i>Данцер, Піп Іван</i>	одноманітне: <i>Петрос, Туркул, В. Козел, Ребра, Бербенеска</i>
Життєвість особин	наявність особин різної життєвості: <i>Данцер, Туркул, В.Козел, Ребра, Піп Іван</i>	домінування особин низької життєвості: <i>Петрос, Бербенеска</i>

Закінчення таблиці

1	2	3
Варіабельність і тривалість онтогенезу особин	поліваріантність: <i>Данцер, Піп Іван</i>	мала варіабельність: <i>Петрос, Туркул, В. Козел, Ребра, Бербенеска</i>
Взаємодія з видами-сусідами	наявність характерних для виду позитивних видів-сусідів: <i>Петрос, Данцер, Туркул, В. Козел, Ребра, Піп Іван</i>	їхня відсутність (наявність 1-2 позитивних видів-сусідів): <i>Бербенеска</i>

Життєздатними популяціями можна вважати ті, чисельність генеративних особин яких обрховується хоч би десятками, а загальна чисельність дорослих особин – сотнями, площею оселищ у сотні квадратних метрів, з регулярним насінневим підростом, невеликими флуктуаціями загальної і ефективної чисельності, з високим внутрішньопопуляційним різноманіттям, наявністю особин різної життєвості, вираженою поліваріантністю онтогенезу і наявністю характерних для виду позитивних видів-сусідів.

За сумою індивідуальних і групових ознак можна зробити висновок про високу життєздатність популяцій на г. Данцер, Шпиці, Погорілець, Піп Іван і за оз. Несамовите. У решти популяцій життєздатність перебуває на низькому рівні. Їхня перспектива значною мірою залежатиме від подальшого режиму використання площ.

Фази розвитку популяцій. Дослідивши багаторічну динаміку популяцій *R. thora* в Чорногорі, виокремлено різні фази їх розвитку, а саме: зародження, формування, рівноважного стану, занепаду, а також відновлення. Підставою для таких висновків, окрім моніторингових досліджень, є результати порівняння сучасного поширення популяцій з даними щодо місцезнаходжень виду, починаючи від кінця XIX ст. [12] і завершуючи сучасними працями ботаніків [9-11]. Про існування чотирьох популяцій цього виду не було попередніх відомостей. Встановлено, що принаймні дві з них (на г. Пожижевська і Данцер) є молодими. Популяція на г. Данцер сьогодні за чисельності 400 дорослих особин майже сформована і перебуває у стані, близькому до рівноважного. На г. Пожижевська триває фаза ймовірного зародження популяції. Тут декілька особин насінневого походження розташовані на ділянці ценозу, найсприятливішій за еколого-ценотичними умовами для *R. thora*. Ця ділянка, за умови успішного заснування і розвитку популяції, повинна стати її просторовим ядром. Ще у двох популяціях (на г. Туркул і Петрос) прослідковано процеси як занепаду внаслідок негативного впливу випасу, так і фази відновлення, що триває і є демутаційною реакцією на послаблення пасторального навантаження (на г. Петрос) або його припинення і встановлення заповідного режиму (на г. Туркул).

Найчастіше відбуваються складні варіанти мозаїчного формування і розвитку популяції, котрі поєднують у собі флуктуації прямих і зворотних змін, зумовлених неоднорідністю середовища у часі й просторі в межах популяційного ареалу. Окрім того, у більшості популяцій розподіл умов від сприятливих до критичних територіально дуже мозаїчний і нерівномірний, а не концентричний [4].

Фаза зниження і втрачання життєздатності супроводжується збільшенням частки критичних умов у популяційному ареалі й, відповідно, частки особин з "критичним" онтогенезом у складі популяції. Методично цей процес важко своєчасно виявити і прослідкувати. Тому важливим є подальше вдосконалення методів оцінки стану популяцій, зокрема способів діагностування стадії зниження життєздатності з метою його запобігання, що особливо актуальне для подальшого розвитку концепції життєздатності популяцій і для практики охорони рідкісних та загрожених видів рослин [6].

Висновки

Сучасне зниження чисельності популяцій *Ranunculus thora* пов'язане зі збиранням кореневищ для цілей народної фітотерапії і пасторальним навантаженням. Дедалі більшу загрозу становлять порушення структури фітоценозів, зумовлені підвищенням інтенсивності рекреації. Популяції *R. thora* вразливі до різноманітних стохастичних екзо- й ендегенних змін внаслідок малої площі та чисельності. Вища життєздатність притаманна популяціям з вищим внутрішньопопуляційним різноманіттям, котре зумовлює їх кращу адаптивність.

Внаслідок випасу, заготівлі, рекреації тощо відбуваються процеси інсуляризації популяцій, зниження їх життєвості й життєздатності. І навпаки, внаслідок заповідання демутаційні зміни призводять до самовідновлення популяцій.

Збереження популяцій можливе лише за умови охорони фітоценозів як цілих систем. Доцільно розширити межі заповідної зони Карпатського національного природного парку на центральну частину Чорногорського хребта – схили гт. Шпиці, Ребра, Погорілець, Бербенеска, де сконцентровані оселища багатьох рідкісних видів, зокрема *R. thora*.

1. Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат / за ред. М. Голубця і К. Малиновського. – Львів: Поллі, 2004. – 198 с.
2. Зиман С.М., Кияк В.Г. Жовтець тора (ж. татранський). *Ranunculus thora* L. / Червона книга України. Рослинний світ / за ред. Я.П. Дідуха – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – С. 569.
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. Кияк В.Г., Черепанин Р.М. Популяційна різноманітність *Ranunculus thora* L. за морфометричними ознаками і життєздатністю насіння // Наук. вісн. Нац. лісотех. ун-ту України. Збірн. наук.-тех. праць. – Львів: НЛТУУ. – 2008. – Вип. 18.4. – С. 24-29.
9. Малиновський К.А., Крічфалушій В.В. Рослинні угруповання високогір'я Українських Карпат. – Ужгород, 2002. – 244 с.

10. Стойко С.М., Тасенкевич Л.О. Жовтець татранський – *Ranunculus tatrae* Borb. // Червона книга України. Рослинний світ. – К.: Українська енциклопедія, 1996. – С. 57.
11. Чопик В.І. Високогірна флора Українських Карпат – Київ, Наук. думка, 1976. – 267 с.
12. Zapałowicz H. Roślinna szata gór Pokucko-Marmaroskich / H. Zapałowicz // Spraw. kom. fizyogr. Kraków., Druk. Univ. Jagellońskégo. – 1889. – Т. 24. – 390 s.

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

Кияк В.Г.

Структура и функционирование популяций *Ranunculus thora* L. в Украинских Карпатах

Исследованы известные и выявленные популяции *Ranunculus thora* L. в Украинских Карпатах. Снижение численности популяций связано с собиранием корневищ для целей народной фитотерапии и пасторальной нагрузкой. Все большую угрозу представляют нарушения структуры фитоценозов вследствие возрастания интенсивности рекреации. Популяции лабильны к разнообразным стохастическим изменениям вследствие малой площади и численности. В условиях заповедания происходит самовозобновление популяций. Проведена оценка жизнеспособности популяций по 10 параметрам.

Ключевые слова: *Ranunculus thora*, малые популяции, редкие виды растений, высокогорье Карпат.

Кууак В.Н.

The structure and functioning of *Ranunculus thora* L. population in the Ukrainian Carpathians

The known and newly found populations of *Ranunculus thora* L. in the Ukrainian Carpathians were investigated. The number of populations decrease, because of rhizome gathering for the aims of traditional folk phytotherapy as well as grasing pressure. The intensive increase of recreation causes a great threat for plant community structure. Populations are labile to different stochastic changes caused by their small area and number of individuals. The recovery of populations is taking place under reserved conditions. The viability of population was evaluated using 10 parameters.

Key words: *Ranunculus thora*, small population, rare plant species, Carpathians Mountains.