

Ю.Й. КОБІВ

Інститут екології Карпат НАН України
вул. Козельницька, 4, м. Львів, 79026, Україна
ukobiv@gmail.com

МЕТАПОПУЛЯЦІЙНА ОРГАНІЗАЦІЯ РІДКІСНИХ ВИДІВ РОСЛИН УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Ключові слова: метапопуляція, локальна популяція, рідкісні види, придатні оселища, Українські Карпати

Вступ

Низку видів на певній території можна представити розмежованими популяційними утвореннями з дуже відмінними просторово-часовими параметрами. Вони істотно різняться за площею, чисельністю і віковою структурою особин, що входять до їхнього складу, а також за динамікою цих показників. Такі утворення можуть бути відносно ізольованими, однак зазнавати епізодичного або більш-менш регулярного обміну діаспорами, що сприяє тривалому існуванню виду на конкретній території.

Розумінню таких регіональних динамічних популяційних процесів допомагає метапопуляційний підхід. Поняття *метапопуляції* уперше застосував R. Levins (1969), котрий розглядав її як розташовану на певній території популяцію з дрібніших популяцій, де чисельність особин змінюється асинхронно. У пізнішій літературі такі складові частини метапопуляції дістали назву локальних чи часткових популяцій або ж субпопуляцій (Царик, Кияк, 2005). Основна роль у розвитку метапопуляційної теорії належить фінському вченому I. Hanski (1991, 1999), який наголошує на нерівноцінності просторових локусів щодо можливості заселення їх певним видом. Ідеться про те, що вид потенційно може займати лише придатні оселищні локуси (*suitable habitat patches*), розміщені посеред незаселеної території, що узгоджується з теорією острівної біогеографії (MacArthur, Wilson, 1967). Тому метапопуляційна організація видів здебільшого пов'язана зі значною просторовою неоднорідністю еколого-ценотичних умов на певній території і наявністю обмеженої кількості придатних для колонізації ділянок (Hanski, Simberloff, 1997; Pannell, Obbart, 2003). Особливістю локальних популяцій є асинхронність їхньої часової динаміки. Деякі з них можуть істотно зменшувати свою чисельність і навіть зникати. Натомість існує можливість їхнього «підживлення» чи повторного заселення вимерлих при-

датних оселищ завдяки потраплянню насіння з інших локальних популяцій, що не зазнали негативних змін (Thomas, 1994). Таким чином, існування метапопуляції виду у певному регіоні підтримується «... в результаті рівноваги між процесами вимирання локальних популяцій і міграцією між локусами» (Freckleton, Watkinson, 2002, p. 420).

Ця стаття має на меті висвітлити деякі аспекти просторово-часової організації популяцій низки рідкісних видів Українських Карпат із застосуванням метапопуляційного підходу.

Об'єкти та методи дослідження

Представлені результати отримані впродовж 1995—2012 рр. під час польових досліджень, проведених у різних регіонах Українських Карпат. За об'єкти обрано рідкісні види, що утворюють розмежовані локальні популяції, здебільшого приурочені до особливих типів оселищ, зокрема болотних, приджерельних чи наскельних. Переважна більшість досліджених видів внесена до «Червоної книги України» (2009). Крім того, *Saussurea porcii* Degen входить до «Європейського червоного списку...» (European Red List ..., 1991), а *Tozzia alpina* L. subsp. *carpatica* (Wol.) Dostál — до Додатку II «Оселищної директиви» Європейського Союзу (Council Directive ..., 1992).

Виділення вікових груп *Pedicularis oederi* Vahl ґрунтується на дослідженні онтогенезу цього виду шляхом тривалих спостережень за позначеними особинами *in situ* (Кобів, 2000; Kobiv, Nesteruk, 2001). З цією метою було обрано 20—30 особин, які належали до різних вікових груп (Работнов, 1964; Harper, 1977).

Щільність популяції і їхню вікову структуру визначено на трансектах (0,5 × 10—15 м²) у більших оселищах або ж на квадратах — у менших (Работнов, 1964; Harper, 1977). Розташування облікових ділянок обрано з урахуванням мозаїчності рослинного покриву (Василевич, 1969).

Для виявлення оселищ досліджених рідкісних видів проводився «меандровий пошук» (*meander search*), що передбачає методичне маршрутне обстеження

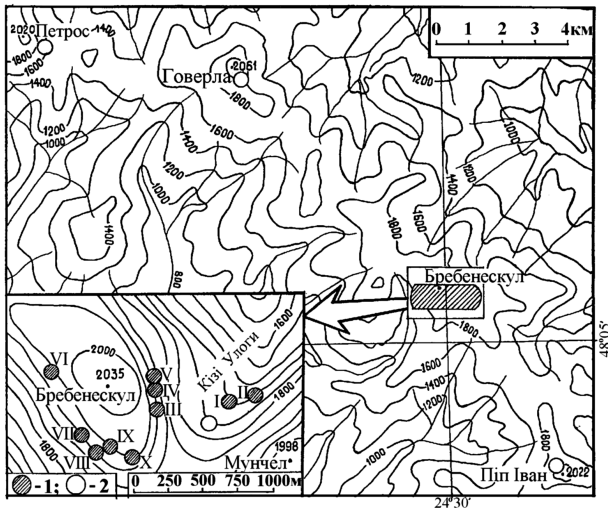


Рис. 1. Поширення *Pedicularis oederi* у Чорногорі. I, II ... X — досліджені оселища; 1 — наявні оселища, 2 — зниклі оселища
 Fig. 1. Distribution of *Pedicularis oederi* in the Chornohora Mts. I, II ... X — studied localities; 1 — existing localities, 2 — extinct localities

певної території (Given, 1994). Особлива увага приділялася оселищам, відзначеним попередніми дослідниками, та площам, де геологічна будова чи особливості рельєфу сприяють траплянню тих чи тих видів (наприклад, скелям, карбонатним болотам, приджерельним ділянкам).

Результати дослідження та їх обговорення

Низка рідкісних видів Українських Карпат утворюють метапопуляції (Царик, Кияк, 2005), тобто регіональні сукупності просторово розмежованих локальних популяцій, які мають різну часову динаміку зміни чисельності і здатні обмінюватися генетичним матеріалом (Freckleton, Watkinson, 2002).

Одним із досліджених карпатських видів, поширення якого має виразні ознаки метапопуляційної організації, є *Pedicularis oederi* (Кобів, 2000; Kobiv, Nesteruk, 2001). Йому властиві нетривалий онтогенез і самовідновлення популяцій винятково за допомогою насінневого розмноження. В Українських Карпатах цей вид зберігся лише у Чорногорі, в масиві гір Бребенескул—Мунчел. Уся сукупність особин, які тут трапляються, становить одну метапопуляцію. У 1997 р. вона охоплювала десять різних за чисельністю локальних популяцій у висотному діапазоні 1720—1955 м н. р. м. Найбільша відстань між ними становила приблизно 1,5 км (рис. 1).

Еколого-ценотичні умови в досліджених оселищах істотно різняться. Більшість локальних популяцій (I—VIII) приурочені до гігрофітних умов (таблиця). Найчисельнішою є популяція I із торфового болота, розташованого на найнижчому гіпсометричному рівні. Наступна за чисельністю — локальна популяція X, приурочена до мезофітної високогірної луки, що, навпаки, розміщена найвище.

Понад 100 дорослих особин виявлено лише у чотирьох локальних популяціях (I, II, IX, X), які заселяють найбільші за площею оселища (таблиця). Натомість решта локальних популяцій є дуже малими як за чисельністю, так і за площею. Усі ці малі популяції (III—VIII) — приджерельні, тобто приурочені до невеликих, добре зволжених ділянок, розташованих при витоках струмків на схилах г. Бребенескул різної експозиції на значних гіпсометричних рівнях. Прикметно, що в двох із таких малих локальних популяцій (VI, VIII) у 1997 р. узагалі не виявлено генеративних особин.

В усіх досліджених оселищах *Pedicularis oederi* проростків було більше, ніж дорослих особин. Співвідношення проростків і дорослих особин коливалось у межах 1,4—3,2 у різних локальних популяціях (таблиця). Вікова структура в більшості обстежених оселищ становить піраміду (рис. 2), тобто частка особин, що відповідають певному роковій онтогенезу, є вищою, ніж частка особин, старших на рік. Наприклад, дворічних вегетативних особин буває більше, ніж трирічних генеративних. Це зумовлено тим, що на кожному етапі онтогенезу певна кількість особин відмирає. Можна припустити, що окремі відхилення від цього правила зумовлені цілковитою відсутністю генеративних особин у певні роки, і це спричинює нестачу проростків у наступні періоди вегетації.

Малі приджерельні локальні популяції виявляють виняткову нестабільність своєї чисельності. У результаті кількарізових обстежень території, що прилягає до гір Бребенескул і Мунчел, проведених упродовж 1995—2009 рр., встановлено, що такі елементи єдиної метапопуляції можуть тимчасово зникати внаслідок дії несприятливих чинників або ж з'являтися шляхом потрапляння насіння на придатні вологі ділянки з розташованих неподалік оселищ (Кобів, 2000; Kobiv, Nesteruk, 2001). Визначальним фактором, що зумовлює низьку чисельність локальних популяцій *Pedicularis oederi* та всієї його чорногірської метапопуляції, є малий урожай насіння. Наприклад, у 1997 р. в усіх досліджених оселищах він становив лише близько 15 тисяч насінин. Загальна чисельність генеративних особин зі сфор-

ма

мованими плодами й насінням налічувала приблизно 170 екземплярів — це критично низька величина. Особливості біології виду, а саме його належність до напівпаразитів, а також нетривалість онтогенезу особин є додатковими чинниками, що гальмують збільшення чисельності метапопуляції. Необхідність особливих умов для розвитку насіння підтверджується нашими марними спробами його пророщування *in vitro*. Значну чутливість рідкісних представників родини *Orobanchaceae* до умов проростання насіння і приживлення проростків відзначають також інші автори (Bekker, Kwak, 2005).

Особливий тип метапопуляційної організації виявлено в іншій напівпаразитній рослині з родини *Orobanchaceae* — *Tozzia alpina* subsp. *carpatica*, якій теж властивий короткочасний онтогенез. Цей підвид утворює нетривалі мігруючі скупчення у вогих слабозатінених місцях. Такі скупчення трапляються здебільшого з розривом у кількасот метрів. Проведено багаторічні дослідження однієї з таких локальних популяцій, розташованої на прируслівій терасі р. Прут на висоті 1150 м н. р. м. Ділянка приурочена до узбіччя лісової дороги з виразними наслідками антропогенної діяльності в минулому. Максимальна щільність особин спостерігалася у 1990-х рр., коли після встановлення заповідного режиму дорога почала інтенсивно заростати трав'яною рослинністю з домінуванням *Petasites kablikia-*

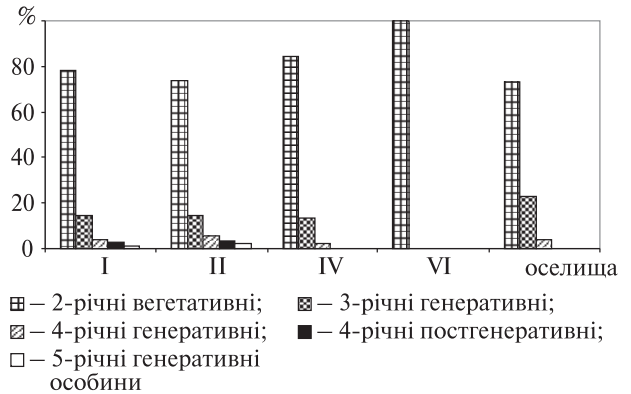


Рис. 2. Вікова структура локальних популяцій *Pedicularis oederi* у деяких оселищах (враховано лише дорослі особини). Номери оселищ відповідають рисунку 1 і таблиці

Fig. 2. Age structure of local populations of *Pedicularis oederi* in some localities (adult plants only). Numbers of localities are the same as in figure 1 and table

nus Tausch ex Bercht., з яким співіснує *Tozzia alpina* subsp. *carpatica*. Потім настав кількарічний період повного зникнення цієї локальної популяції, але останніми роками вона знову відновилася, що, правда, її чисельність залишається нестабільною і відносно невисокою (рис. 3). Такі істотні флуктуації пояснюються коротким життєвим циклом рослин, періодичним механічним пошкодженням пагонів під час проходження людей і тварин, значним

Популяційні показники *Pedicularis oederi* в різних оселищах

№№ оселищ*	Тип оселища	Висота, м н. р. м.	Площа, м ²	Чисельність дорослих вегетативних особин	Чисельність квітучих особин у липні	Чисельність насінних особин у серпні	Середня щільність дорослих особин/м ²	Співвідношення між проростками і дорослими особинами
I	торфове болото	1720	80	400—450	105	62	6,6	2,5
II	волога лука	1720	25	100—110	32	26	5,5	1,6
III	приджерельна ділянка	1915	5	31	6	6	7,4	2,8
IV	»	1925	5	38	7	5	9,0	3,1
V	»	1920	4	26	8	5	8,5	2,5
VI	»	1950	5	10	—	—	2,0	2,8
VII	»	1935	10	16	3	2	1,6	3,2
VIII	»	1940	5	8	—	—	1,6	2,5
XI	мезофітна лука	1955	250	120—150	50	~30	0,5	1,4
X	»	1955	300	150—200	65	~40	0,6	1,5

* Номери оселищ відповідають рисунку 1.

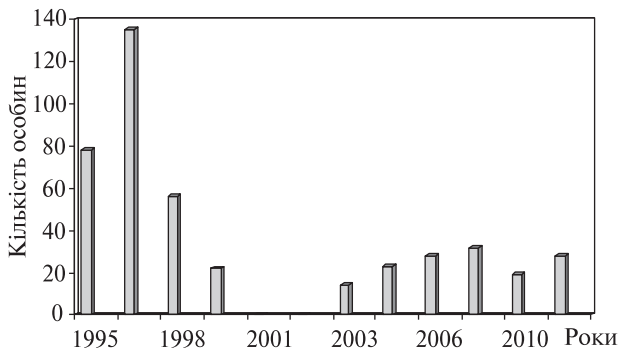


Рис. 3. Динаміка чисельності особин локальної популяції *Tozzia alpina* subsp. *carpatica* у верхів'ї р. Прут (1150 м н. р. м.) на ділянці площею 50 м² у різні роки

Fig. 3. Interannual dynamics of numbers of individuals in local population of *Tozzia alpina* subsp. *carpatica* at the Prut River headwaters (1150 m a. s. l.) on the 50 m² site

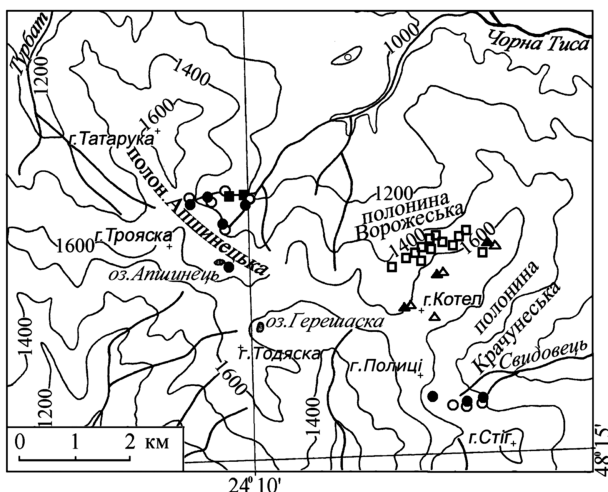


Рис. 4. Оселища деяких рідкісних кальцефілних таксонів у північній частині Свидовця: ● — *Pinguicula vulgaris*, ○ — *Swertia perennis* subsp. *alpestris*, ■ — *Saussurea porcii*, □ — *Rumex scutatus*, ▲ — *Achillea oxyloba* subsp. *schurii*, △ — *Minuartia verna* subsp. *gerardii*

Fig. 4. Localities of some rare calciphilous taxa in the northern part of the Svydovets Mts.: ● — *Pinguicula vulgaris*, ○ — *Swertia perennis* subsp. *alpestris*, ■ — *Saussurea porcii*, □ — *Rumex scutatus*, ▲ — *Achillea oxyloba* subsp. *schurii*, △ — *Minuartia verna* subsp. *gerardii*

коливанням урожаю насіння, спорадичними підтопленнями ділянки й поступовими несприятливими змінами режиму затінення внаслідок природного залісення. На обстеженій території у верхів'ях р. Прут згаданий підвид представлений єдиною метапопуляцією, що складається з низки дуже лабільних локальних популяцій, які тимчасово виникають на вологих освітлених ділянках із поруше-

ною рослинністю. Такий тип популяційної динаміки можна окреслити як «кочівну хмарку» (shifting cloud) (Freckleton, Watkinson, 2002). Максимальна чисельність локальних популяцій *T. alpina* subsp. *carpatica* спостерігається на початкових стадіях застаріння порушених антропогенною діяльністю ділянок, зокрема на вологих узбіччях доріг.

Інші стенотопні види, оселища яких є просторово розмежованими, але не відокремленими значною географічною відстанню, теж можуть формувати метапопуляції на певних територіях. Прикладом цього є поширення у північній частині Свидовця рідкісних кальцефілних петрофітів і гігрофітів, приурочених до збагачених карбонатами материнських порід, які подекуди тут трапляються (рис. 4).

Наприклад, на збагачених карбонатами скельних відслоненнях різних площі та крутизни, розташованих на схилах г. Котел та її північно-східної відноги, виявлено 4 локальні популяції високогірної європейської рослини *Minuartia verna* L. subsp. *gerardii* (Willd.) Graebn. (= *M. pauciflora* (Kit. ex Kanitz) Dvořáková). Ці оселища приурочені здебільшого до прихребтових шебенистих ділянок із досить ксерофітним режимом зволоження та слабозвиненим ґрунтом. Рослини можуть утворювати невеликі куртини площею до 10×10 см². Самопідтримання здійснюється шляхом насінневого розмноження.

У деяких зі згаданих оселищ, розміщених на менш інсольованому північно-західному схилі, знайдено також локальні популяції вузькоареального східно-південнокарпатсько-балканського таксона *Achillea oxyloba* (DC.) Schultz Bip. subsp. *schurii* (Schultz Bip.) Heimerl (= *Ptarmica tenuifolia* (Schur) Schur). Оптимальні для нього умови існують на зволоженому кам'янистому субстраті. Рослини добре витримують помірне затінення. Площа куртин може досягати 20×20 см². Самопідтримання забезпечується здебільшого вегетативним шляхом. Обидва таксоны — *Minuartia verna* subsp. *gerardii* та *Achillea oxyloba* subsp. *schurii* — в усіх виявлених оселищах в околицях г. Котел трапляються на невеликих площах (до 150 м²). Оскільки відстань між окремими оселищами є незначною — близько 0,5—1,0 км, можна припустити, що згадані таксоны представлені тут єдиними метапопуляціями, які складаються з окремих невеликих локальних популяцій (Кобів та ін., 2009).

На особливу увагу заслуговує виявлення в цьому ж районі гірського середньоевропейського виду *Rumex scutatus* L., що в Українських Карпатах трапляється лише на Свидовці і досі був відомий тільки з

масиву гір Близниця—Драгобрат (Domin, 1930; Чопик, 1976; Малиновський, Крічфалушій, 2002). Натомість ми встановили (Кобів та ін., 2009), що *R. scutatus* трапляється також у північній частині Свидовця, а саме на північно-західному схилі г. Котел і в прилеглий східній частині Ворожеського кару (рис. 4). Тут вид утворює велику метапопуляцію, що складається з понад десятка локальних популяцій, розпорошених на площі близько 35—40 га. Вид приурочений здебільшого до кам'янистих розсіпищ, де виступає домінантом піонерного петрофітного угруповання *Rumici scutati*—*Rhodioletum roseae* (союз *Papavero*—*Thymion pulcherrimi*) (Малиновський, Крічфалушій, 2002). Щільність його генеративних пагонів досягає 5 шт./м², а самовідновлення здійснюється як насінневим, так і генеративним шляхом. Площа локальних популяцій *R. scutatus* коливається у межах 5—150 м² (Кобів та ін., 2009).

Підвищений вміст карбонатів у ґрунті зумовлює присутність на зволжених ділянках на Апшинецькій і Крачунеській полонинах також низки раритетних гігрофітних кальцефільних таксонів. Це насамперед *Swertia perennis* L. subsp. *alpestris* (Baumg. ex Fuss) Simonk. і *Pinguicula vulgaris* L. Вони трапляються здебільшого поряд один із одним на багатьох болотних і приджерельних ділянках у післяльодовикових карах між горами Татарука і Трояска (Апшинецька полонина), а також між горами Котел і Стіг (Крачунеська полонина) у висотному діапазоні 1280—1500 м н. р. м. (рис. 4). Щоправда, верхня межа поширення *Swertia perennis* subsp. *alpestris* в означеному районі є дещо нижчою, ніж *Pinguicula vulgaris*, що свідчить про відмінності екологічної амплітуди цих таксонів. *Swertia perennis* subsp. *alpestris* у кожному зі згаданих осередків (апшинецькому і крачунеському) трапляється на площі близько 15 га і виявляє значну рясність (до 7 % вкриття). Щільність генеративних пагонів цього таксона може досягати 12, а *Pinguicula vulgaris* — 40 шт./м². Обидва таксоны приурочені здебільшого до угруповань *Caricetum paniculatae* (союз *Magnocaricion elatae*). Як видно з рис. 4, на обстеженій території північної частини Свидовця кожен із таксонів утворює дві метапопуляції (апшинецьку і крачунеську), приурочені до окремих післяльодовикових котлів (Кобів та ін., 2009).

Окрім того, на Апшинецькій полонині виявлено невелику метапопуляцію вкрай рідкісного вузькоендемічного східнокарпатського кальцефільного гігрофітного виду *Saussurea porcii*. Дві розташовані неподалік одна від одної його локальні популяції (рис. 4) теж розміщені на карбонатних болотах із

домінуванням *Carex paniculata* L. Загальна чисельність дорослих особин у згаданій метапопуляції не перевищує 50 екземплярів (Kobiv et al., 2007).

Метапопуляційна структура поширення властива низці петрофітних видів, які заселяють розмежовані наскельні оселища на певних територіях. Це, зокрема, стосується рідкісних кальцефільних видів, що трапляються на вапнякових скелях, розташованих у Чивчинських горах біля підніжжя південно-східної відноги г. Пнетеса на висоті 1250—1400 м н. р. м. На площі близько 0,1 км² тут здійснюється близько десятка великих скель (заввишки понад 20 м), відстань між якими становить 30—150 м. Скелі слугують оселищами локальних популяцій низки рідкісних видів — *Saxifraga corymbosa* Boiss. (= *S. luteo-viridis* Schott & Kotschy), *Carduus glaucus* Baumg., *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Besser, *E. helleborine* (L.) Crantz. Наявність вказаних видів на кожній зі скель, а також чисельність і щільність їхніх локальних популяцій залежать від еколого-ценотичних умов у цих петрофітних оселищах. Самовідновлення їхніх популяцій здійснюється здебільшого або винятково завдяки насінневому поновленню. У 2007 р. тут проведено вирубування навколишнього смерекового лісу. Збільшення інсоляції сприятливо позначилося на чисельності популяцій згаданих видів, оскільки вони виявляють риси геліофітності.

Подібний характер поширення властивий також високогірному петрофітному виду *Draba siliquosa* M. Vieb. (= *D. carinthiaca* Норре), малі локальні популяції якого трапляються на виступах пісковикових скель, рясно представлених на північно-східних відногах гір Смотрич та Вухатий Камінь у Чорногорі (рисунок на 4-й сторінці обкладинки). Незважаючи на велику кількість придатних мікрооселищ, *D. siliquosa* заселяє лише окремі з них (здебільшого наймасивніші скелі). Вид приурочений до невеликих щілин на найстрімкіших скелях. Самовідновлення відбувається винятково насінневим шляхом. Виявлено шість локальних популяцій, кожна з яких налічує по 3—9 особин (переважно генеративних). Відстань між найближчими локальними популяціями коливається у межах 120—300 м, що свідчить про їхню відносну ізолюваність.

Аналогічний тип розселення характерний і для інших петрофітних таксонів, що утворюють метапопуляції на хребті Пікуй—Старостина у Сколівських Besкидах, а саме *Sempervivum montanum* L. subsp. *carpathicum* (Wettst. ex Prodan) A. Berger, *Silene dubia* L. і *Saxifraga paniculata* Mill. Вони заселяють привершинні пісковикові скелі та кам'янисті від-

слонення здебільшого південно-західної експозиції у висотному діапазоні 1270—1400 м н. р. м. На таких ділянках сформувалися локальні популяції різних площі та чисельності, відстань між якими коливається у межах 100—500 м, а загальна протяжність метапопуляцій цих видів становить приблизно 8 км. У самопідтриманні популяцій *Sempervivum montanum* subsp. *carpathicum* і *Saxifraga paniculata* основну роль відіграє вегетативне поновлення, натомість у *Silene dubia* — насіннєве розмноження.

Сукупності особин високогірного виду *Gentiana punctata* L. у межах окремих гірських хребтів теж можна вважати метапопуляціями, які складаються з низки просторово розмежованих локальних популяцій, що уможлиблює «підживлення» пригнічених локальних популяцій за рахунок чисельніших. Довготривале інтенсивне випасання і заготівля кореневищ місцевим населенням у лікарських цілях призвели до майже повного знищення виду на великих відкритих площах полонин у Чорногорі, Чивчинських горах і на Свидовці в другій половині ХХ століття. На територіях з інтенсивним випасом невеликі скупчення особин *G. punctata* в субальпійській смузі збереглися здебільшого на прогалинах між заростями *Pinus mugo* Turra, *Alnus viridis* (Chaix) DC. та *Juniperus communis* L. subsp. *nana* (Suter) Čelak. Вони слугували своєрідними мікрорефугіумами, які уможливили виживання виду під час антропогенного навантаження. Натомість в умовах майже повного припинення випасання, що спостерігається у високогір'ї протягом останніх десятиліть, із таких осередків *Gentiana punctata* швидко розповсюджується на прилеглі луки, де чисельність виду стрімко зростає.

Висновки

Метапопуляційна організація спостерігається насамперед у видів з нетривалим онтогенезом і в стенотопних рослин, здатних заселяти ділянки з особливими еколого-ценотичними умовами. Вона сприяє тривалому існуванню виду на певній території та колонізації ним придатних оселищ. У таксонів із нетривалим онтогенезом (наприклад, *Pedicularis oederi*, *Tozzia alpina* subsp. *carpathica*) значні міжрічні флуктуації чисельності чи навіть вимирання окремих локальних популяцій компенсуються більшою стабільністю метапопуляції у цілому. Кількість і розміри локальних складових, що утворюють метапопуляцію, залежать від ступеня експансивності, тобто від колонізаційної спроможності того чи того виду (Hanski, Simberloff, 1997; Thomas, 1994). Слаб-

ка колонізаційна спроможність виду призводить до того, що він заселяє лише незначну частину придатних ділянок (наприклад, *Pedicularis oederi* і *Saussurea porcii*). Причиною такого обмеження можуть бути певні біологічні особливості, як-от мала насіннєва продуктивність і напівпаразитний спосіб живлення у *Pedicularis oederi*, або ж вузька еколого-ценотична приуроченість до карбонатних боліт й угруповань *Caricetum paniculatae* у верхній частині лісового поясу в *Saussurea porcii* (Kobiv et al., 2007).

Натомість експансивніші таксони здатні заселяти майже всі придатні для них оселища. Це стосується навіть стенотопних кальцефільних рослин, а саме гігрофітів — *Pinguicula vulgaris* і *Swertia perennis* subsp. *alpestris*, а також петрофітів — *Minuartia verna* subsp. *gerardii*, *Achillea oxyloba* subsp. *schurii* і *Rumex scutatus*, що підтверджується їхнім відносно частим траплянням на придатних для них біотопах у північній частині Свидовця (рис. 4). *Rumex scutatus* протягом останніх років навіть зазнає поступової експансії у цьому районі (Кобів та ін., 2009).

Метапопуляційну просторову структуру рідкісних видів слід враховувати під час планування заповідних територій та управління природоохороною діяльністю в них. Наприклад, локальні популяції деяких рідкісних і загрожених таксонів — *Minuartia verna* (L.) Hiern. subsp. *oxypetala* (Wol.) Halliday, *Saxifraga corymbosa*, *Jovibarba globifera* (L.) J. Parnell subsp. *hirta* (L.) J. Parnell — в українській частині чивчинського прикордоння іноді є лише маложиттєвими фрагментами більших метапопуляцій, основна частина яких розташована на румунській території, де сприятливіші умови. Тому виживання чи відновлення українських локальних популяцій цих таксонів нерідко залежить від можливості заселення придатних ділянок шляхом занесення діаспор ззовні, тобто з-поза меж України (Кобів та ін., 2007).

Для довготривалого існування метапопуляцій низки стенотопних видів потрібні ділянки, придатні для заселення. Тому зі зміною режиму землекористування, зокрема внаслідок створення резерватів, слід подбати про збереження чи створення таких ділянок. Це потребуватиме заходів активної охорони, зокрема, регламентованого випасання або протидії заростанню відкритих лучних ділянок чи скель шляхом їх розчищення від деревної і чагарникової рослинності.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. — М.: Наука, 1969. — 231 с.

2. Кобів Ю.Й. Популяційно-онтогенетичні показники, біологія та охорона *Pedicularis oederi* Vahl (*Scrophulariaceae*) у Чорногорі // Наук. вісн. Укр. держ. лісотех. ун-ту. — 2000. — **10.3**. — С. 230—239.
3. Кобів Ю., Прокопів А., Борсукевич Л., Гелеш М. Поширення, стан популяцій та характеристика оселищ рідкісних і загрожених видів рослин у північній частині Свидовця (Українські Карпати) // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. — 2009. — **49**. — С. 63—82.
4. Кобів Ю., Прокопів А., Гелеш М., Борсукевич Л., Надрага М. Поширення і стан популяцій рідкісних, загрожених та ендемічних видів рослин у північній частині прикордонної ділянки Чивчинських гір (Українські Карпати) // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. — 2007. — **45**. — С. 71—84.
5. Малиновський К.А., Крифалушій В.В. Рослинні угруповання високогір'я Українських Карпат. — Ужгород, 2002. — 244 с.
6. Работнов Т.А. Определение возрастного состава популяций видов в сообществе // Полевая геоботаника. — М.; Л.: Наука, 1964. — Т. 3. — С. 132—145.
7. Царик Й.В., Кияк В.Г. Метапопуляційна структура видів рослин високогір'я Карпат // Екологія та ноосферологія. — 2005. — **16**, № 1—2. — С. 5—12.
8. Червона книга України. Рослинний світ / За заг. ред. Я.П. Дідуха. — К.: Глобалконсалтинг, 2009. — 912 с.
9. Чолик В.І. Високогірна флора Українських Карпат. — К.: Наук. думка, 1976. — 268 с.
10. Bekker R.M., Kwak M.M. Life history traits as predictors of plant rarity, with particular reference to hemiparasitic *Orobanchaceae* // Folia Geobot. — 2005. — **40**. — P. 231—242.
11. Council Directive 92/43/EEC of May 1992 on the conservation of natural habitats and wild fauna and flora. Annex II (b). Plants. — Strasbourg, 1992. — P. 32—50.
12. Domin K. Šimanův kotel na Svidovci v Podkarpatské Rusi // Věstn. Král. Čes. spol. nauk. — Tř. 2: Mat.-přírod. — 1930. — **4**. — S. 1—20.
13. European Red List of globally threatened animals and plants. — New York: UN, 1991. — 154 p.
14. Freckleton R.P., Watkinson A.R. Large-scale spatial dynamics of plants: metapopulations, regional ensembles and patchy populations // J. Ecology. — 2002. — **90**. — P. 419—434.
15. Given D.R. Principles and practice of plant conservation. — Chapman & Hall, London—Glasgow—Weinheim: Chapman & Hall, 1994. — 292 p.
16. Hanski I. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations // Metapopulation dynamics: Empirical and theoretical investigations / Eds. M. Gilpin, I. Hanski. — London: Acad. Press, 1991. — P. 17—38.
17. Hanski I. Metapopulation ecology. — New York: Oxford Univ. Press, 1999. — 313 p.
18. Hanski I., Simberloff D. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation // Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution / Eds. I. Hanski, M. Gilpin. — London: Acad. Press, 1997. — P. 5—26.
19. Harper J.L. Population biology of plants. — New York—London: Acad. Press, 1977. — 592 p.
20. Kobiv Y., Helesh M., Borsukevich L. *Saussurea porcii* Degen (*Asteraceae*) in the Svydovets Mountains (Ukrainian Carpathians): location, coenotic conditions, population parameters and conservation // Укр. ботан. журн. — 2007. — **64** (6). — P. 825—832.
21. Kobiv Y., Nesteruk Y. *Pedicularis oederi* Vahl (*Scrophulariaceae*) in the Chornohora Mts (Ukrainian Carpathians): distribution, biology, ecology and threat // Polish Botan. J. — 2001. — **46** (2). — P. 1—10.
22. Levins R. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control // Bull. Entom. Soc. Amer. — 1969. — **71**. — P. 237—240.
23. MacArthur R.H., Wilson E.O. The theory of island biogeography. — Princeton: Princeton Univ. Press, 1967. — 204 p.
24. Pannell J.R., Obbart D.J. Probing the primacy of the patch: what makes a metapopulation? // J. Ecology. — 2003. — **91**. — P. 485—488.
25. Thomas C.D. Extinction, colonization, and metapopulations: environmental tracking by rare species // Conservation Biology. — 1994. — **8** (2). — P. 373—378.

Рекомендує до друку

Надійшла 30.08.2012 р.

Я.П. Дідух

Ю.И. Кобив

Институт экологии Карпат НАН Украины, г. Львов

МЕТАПОПУЛЯЦИОННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ УКРАИНСКИХ КАРПАТ

Метапопуляційна організація свойственна переважно рідким таксонам з непродовжливим онтогенезом (*Pedicularis oederi* Vahl, *Tozzia alpina* L. subsp. *carpatica* (Wol.) Dostál) і стенотопним рослинам, населяючим местообитання з особими еколого-ценотическими умовами, наприклад скالی (*Achillea oxyloba* (DC.) Schultz Bip. subsp. *schurii* Schultz Bip. Heimerl, *Draba siliquosa* Bieb., *Rumex scutatus* L.) или карбонатні болота (*Pinguicula vulgaris* L., *Swertia perennis* L. subsp. *alpestris* (Baumg. ex Fuss) Simonk.). В таксонах з непродовжливим онтогенезом значительні міжгодові флуктуації численності или даже отмирання окремих локальних популяцій компенсуються більшою стабільністю метапопуляції в цілому. Кількість и розміри локальних складових метапопуляції зависят від колонізаційної здатності конкретного виду.

Продовжувальне існування метапопуляцій деяких рідких стенотопних видів потребує в наявності придатних для заселення ділянок. Поєтому після змінення режиму землекористування, в частині припинення сільськогосподарської діяльності или організації резерватів, необхідно позабачитися о збереженні или створенні таких ділянок.

Ключові слова: метапопуляція, локальна популяція, рідкі види, придатні местообитання, Українські Карпати.

Y. Y. Kobiv

Institute of Ecology of the Carpathians, National Academy of Sciences of Ukraine, Lviv

METAPOPULATION ORGANIZATION OF RARE SPECIES OF PLANTS IN THE UKRAINIAN CARPATHIANS

Metapopulation organization is peculiar mostly to short-lived rare taxa (*Pedicularis oederi* Vahl, *Tozzia alpina* L. subsp. *carpatica*

(Wol.) Dostál) and stenotopic plants confined to localities with special ecological and coenotic conditions, e.g. rocks (*Achillea oxyloba* (DC.) Schultz Bip. subsp. *schurii* (Schultz Bip.) Heimerl, *Draba siliquosa* M. Bieb., *Rumex scutatus* L.) or calcareous fens (*Pinguicula vulgaris* L., *Swertia perennis* L. subsp. *alpestris* (Baumg. ex Fuss) Simonk.). In short-lived taxa, considerable interannual fluctuations or even extinction of some local populations is compensated by higher stability of the whole metapopulation. Number

and size of local components making a metapopulation depend on the colonization ability of the species.

Long-term existence of metapopulations of some stenotopic rare species needs suitable patches for colonization. Therefore such patches should be provided after changes in the land use mode, e.g. after farmland abandonment or organization of nature reserves.

Key words: metapopulation, local population, rare species, suitable patches, Ukrainian Carpathians.

НОВІ ВИДАННЯ

Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України. Ч.1. Біосферні заповідники. Природні заповідники / Колектив авторів за ред. В.А. Онищенко і Т.Л. Андрієнко. — К., 2012. — 405 с.

У книзі дається характеристика рослинності та флори біосферних і природних заповідників України. Для кожного заповідника наводиться огляд ботанічних публікацій. Особлива увага приділяється інформації про види з «Червоної книги України» (2009), Червоного списку МСОП (1997), Європейського Червоного списку (1991) та Додатку I Бернської конвенції. Призначена для ботаніків, працівників галузі охорони природи, студентів біологічних спеціальностей.

Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України. Ч. 2. Національні природні парки / Колектив авторів за ред. В.А. Онищенко і Т.Л. Андрієнко. — К.: Фітосоціоцентр, 2012. — 580 с.

У книзі дається характеристика рослинності та флори національних природних парків України. Для кожного парку наводиться огляд ботанічних публікацій. Особлива увага приділяється інформації про види з «Червоної книги України» (2009), Червоного списку МСОП (1997), Європейського Червоного списку (1991) та Додатку I Бернської конвенції. Призначена для ботаніків, працівників галузі охорони природи, студентів біологічних спеціальностей.