

*Володимир КИЯК*

## **ПОПУЛЯЦІЙНЕ РОЗМАЇТТЯ РОСЛИН ВИСОКОГІР'Я КАРПАТ**

*На прикладі рідкісних, реліктових, ендемічних та деяких інших видів рослин високогір'я Карпат досліджено розмаїття їхніх популяцій за ознаками структури, динаміки та екології. Розкрито особливості популяцій різного обсягу. Встановлено внутрішньо- та міжпопуляційну мінливість унаслідок зміни природних факторів та антропогенних впливів.*

Розмаїття живого до недавнього часу розглядалося на рівні видів. Під час обґрунтування заходів збереження головним об'єктом дотепер фігурує вид. Відомості про стан популяцій подаються переважно як доповнююча інформація, котра часто обмежена, наприклад, у Червоній книзі України [21].

Нагадаємо, що кожна генетично ізольована популяція відрізняється від усіх інших популяцій даного виду [22]. Внаслідок ендегенних генетичних змін, передусім мутацій, та процесу природного добору під впливом факторів середовища ізоляція сприяє формуванню своєрідних популяційних ознак. Тому, априорі, кожна ізольована панміктична популяція є неповторною і виступає осередком біотичного розмаїття і неподільною одиницею мікроеволюції.

У сучасних природоохоронних заходах прослідковується зростання пріоритету популяційних показників як індикаторних ознак стану видів [23]. В основу найновішого списку рідкісних, реліктових, ендемічних і погранично-ареальних видів Українських Карпат, в якому визначено сучасний їхній стан і ступінь загрози, закладено популяційні ознаки: структуру, чисельність, просторові типи популяцій тощо [13]. Даний підхід ґрунтується на багаторічних дослідженнях у Карпатах популяцій рослин розмаїтих життєвих форм і стратегій та застосуванні класифікації типів рідкисности за ознаками структури популяцій та особливостями поширення [11, 12, 17].

К. Малиновським [9, 12] обґрунтовано позицію популяції як одиниці експлуатації, охорони та еволюції, виділено просторові типи популяцій, сформульовано поняття про популяцію як природно-історичну (генетичну) одиницю, котрій властивий особливий генофонд, як структурну частину біологічного виду, відмежовану від інших аналогічних структур географічними чи біологічними бар'єрами; як елементарну еволюційну одиницю, в якій еволюційний процес зумовлений генетичною ізоляцією;

як екологічну одиницю з особливими груповими властивостями, зумовленими спільними реакціями на зміну умов середовища.

Методичні основи сучасного підходу до вивчення популяцій були розроблені в час досліджень ценотичних популяцій рослин у фітоценозах лісового, субальпійського та альпійського поясів Карпат [3, 18], а також використані методичні розробки російських учених [20, 16, 14].

Вікова, просторова і статева структури популяцій рідкісних та деяких інших видів рослин Карпат вивчені на прикладі модельних популяцій [12]. Встановлено, що відстані поширення пилку і насіння порівняно невеликі, обмежені переважно десятками або сотнями метрів. На основі того обґрунтовано „крок популяції” та, ураховуючи механічні, ритмологічні й просторові бар'єри для потоку генів, розроблено методику визначення наявності або відсутності ізоляції між популяціями. У різних умовах зростання, особливо під впливом антропогенних факторів, структура і поведінка популяцій урізноманітнюється різними їх стратегіями [17].

Виявлено особливості розмаїття популяцій рідкісних, реліктових та ендемічних видів за обсягами, просторовими типами і типами біоморф представників родів *Adenostyles* [1], *Carex* [2], *Pedicularis* [24], *Callianthemum*, *Primula*, *Swertia* [19], *Alchemilla* [15], різностатевих видів родів *Valeriana*, *Rhodiola* [5], малих популяцій деяких рідкісних видів [8] тощо. Встановлено велику кількість морфометричних, структурних і динамічних якісних і кількісних відмінностей між популяціями. Зокрема, виділено едафічні, кліматичні та фітоценотипічні екотипи *Ranunculus thora*, *Arnica montana*, *Valeriana simplicifolia*, *Cirsium waldsteinii*, *Adenostyles alliariae*, *Geum montanum*, *Saxifraga paniculata*.

Екотипи *Ranunculus thora*, а саме лучний, прикладом якого є популяція на горі Бербенеска, 2000 м над р. м., і скельний — популяція на горі Данцер, 1800 м над р. м., сформувалися у межах високогір'я Чорногори в досить вузькому висотному діапазоні місцезростань. Екотипічна диференціація визначається факторами природного середовища. Малоінтенсивний вплив антропогенних чинників на ділянках розміщення екотипів позначається лише на екологічній структурі популяцій. Визначальними природними факторами є властивості едафотопу: глибина і структура ґрунту та мікрорельєф. У межах оселища лучного екотипу температурний, сніговий і вітровий режими подібні на всій площі. В місцезростанні скельного екотипу діапазон мікроумов за цими факторами набагато ширший і в різних просторових локусах неоднорідний.

Електрофоретичним аналізом білків та множинних молекулярних форм естерази виявлені істотні відмінності між екотипами. Аналіз електрофореграм білків засвідчив значні кількісні та якісні розбіжності в поліпептидному складі фракції легкорозчинних білків (64—14 кД). Крім того, екотипи відрізнялися розподілом множинних молекулярних форм естерази. Висока мінливість даного фермента проявилася у зміні інтенсивності наявних фракцій та появи нових [17].

Між дослідженими екотипами *Ranunculus thora* встановлено значну різницю в їхній екологічній структурі та морфометричних ознаках особин. Вони відрізняються формою листків, кількістю і формою зубчиків на краю листків. Площа листкових пластинок у генеративних середньовікових особин

лучного екотипу десятикратно менша. Генеративні особини лучного екотипу мають лише одну квітку, скельного — від одної до трьох.

Інтегральною ознакою, своєрідною для кожної популяції, є її життєвість, яка характеризується якісними параметрами розвитку і кількісними параметрами росту. Головними ознаками життєвості найчастіше вважаються характер вікового спектра, щільність, темпи розвитку особин, фітомаса дорослих особин, насіннева продуктивність і динаміка ростових процесів [20, 10, 7]. Життєвість популяцій належить до найчутливіших показників змін ендо- та екзогенного характеру і лише в певні, короткі проміжки часу проявляються тенденції до поліпшення або погіршення життєвості [4]. На основі наших багаторічних досліджень можна також стверджувати, що в Карпатах існує значна кількість популяцій різних видів, яким характерна багаторічна стабільність на низькому рівні життєвості. Це спостерігається, зокрема, у тих випадках, коли умови їхніх оселищ віддалені від еколого-фітоценотичного оптимуму. Прикладом можуть бути ті монтанні і бореальні види, для яких найкращі умови росту і розвитку існують на середніх висотах Карпат і є відповідно менш сприятливими як у низькогір'ї, так і в альпійському поясі (*Arnica montana*, *Vaccinium myrtillus*, *Scorzonera rosea*, *Ligusticum mutellina*, *Potentilla aurea* тощо). В умовах альпійського поясу часто спостерігаємо зміну стратегій популяцій із конкурентної на патіентну. Тут зменшення життєвості відбувається переважно за рахунок сповільнення темпів онтогенезу особин, зменшення їхньої фітомаси, зниження насінневої продуктивності і динаміки ростових процесів, підвищення ролі вегетативного розмноження у самопідтриманні популяцій.

Постає запитання: чи можна життєздатність популяції означити як добуток її життєвості на стабільність? Тобто чим вищі життєвість і багаторічна стабільність популяції, тим вища її життєздатність? Переважно — так, за винятком того, що невизначеними є перспективи розвитку популяцій. Власне в понятті життєздатності закладаються її перспективи. Життєздатність як сукупність властивостей, ознак і зв'язків, які забезпечують притаманну популяції здатність підтримувати рівень системної організації, необхідний для збереження базових її функцій — відновлення, розселення та еволюції [6], належить до найважливіших інтегральних ознак популяції.

Важливим у популяційних дослідженнях є визначення ознак мінімальної життєздатної популяції. Завданням є не так встановлення “магічних чисел”, котрі означили б межу життєздатності, як виявлення закономірностей поведінки малих популяцій під час наближення їхніх обсягів до критичних меж. Також важливим є встановлення особливостей такої популяційної поведінки у видів різних життєвих форм і визначення факторів загрози й заходів збереження.

Необхідною умовою життєздатності популяції є повноцінність її структури за багатьма ознаками. Наприклад, чисельність особин, зокрема тих, які беруть участь у статевому розмноженні (ефективна чисельність), повинна становити певну величину, необхідну для збереження генетичної структури, уникнення інбридингу та дрейфу генів. Виявлено, що нижня межа чисельності популяцій високої життєвості, стабільних у багаторічній динаміці, становить принаймні сотні дорослих особин і хоча б десятки

генеративних. За менших абсолютних показників життєвість і стабільність таких популяцій низькі [8]. Вивчаючи різні за обсягом і життєвістю популяції видів рослин високогір'я Карпат, ми дійшли висновку, що до малих можна зарахувати популяції, чисельність яких менша 1000 особин або, за умови вищої їхньої чисельности, площа оселища яких не перевищує 1000 кв. м.

Проблема обсягів популяцій у різних видів рослин пов'язана насамперед зі значним поширенням нестатевих форм розмноження. Тривалість життя особин і їхніх потомків у багатьох видів унаслідок нестатевого розмноження може обраховуватися сотнями і тисячами років. Серед рослин Карпат прикладами можуть бути види таких життєвих форм, як сланкі чагарники і чагарнички — *Pinus mugo*, *Rhododendron myrtifolium*, трави з вегетативним розмноженням і клональним ростом, апоміктичні види родів *Hieracium*, *Alchemilla*, *Taraxacum*, *Rosa* тощо. У багатьох цих видів проблематичним є також виділення генет, рамет і виокремлення морфологічних особин. Тому часом облік спрощується і зводиться до фітоценотичної облікової одиниці, яка часто є лише частиною морфологічної особини.

Особливо складності і багатоваріантності набуває структура популяцій, у межах яких у виду змінюється життєва форма. У популяціях *Rhododendron myrtifolium*, *Vaccinium myrtillus*, *Festuca airoides*, *Vaccinium uliginosum* встановлено зміни форм росту [18]. У *Rh. myrtifolium* є локуси з особинами подушкоподібної форми, у яких зберігається компактна форма і система головного кореня протягом онтогенезу більше ста років, і локуси зі сланкою формою, особини якої давно (сотні років тому) втратили зв'язок з материнським центром розростання, а їхній відносний вік становить 20—30 років. У субпопуляціях *Vaccinium myrtillus* в альпійському поясі Чорногори встановлено значну частку вічнозелених особин, яка становить у різних фітоценотичних локусах від декількох до 90% від загальної кількості дорослих особин, на відміну від субпопуляцій нижчих гіпсометричних рівнів, у яких усі дорослі особини лише літньо-зелені. Пластичність форми росту *Vaccinium uliginosum*, популяції якої у межах альпійського поясу містять як короткочореневищну, так і сланку форми, та *Festuca airoides*, представлену і типовою щільнодернинною, і сланкою формою зі стеблородними коренями, — зумовлює кращу адаптацію до умов екоотопу і складне внутрішньопопуляційне просторово-функціональне розмаїття.

Серед факторів природного середовища найістотніший вплив на мінливість особин і популяцій у високогір'ї Карпат мають температура пригрунтового шару повітря, вітер і глибина снігового покриву. Ці чинники змінюються залежно від висоти над рівнем моря, експозиції і крутизни схилів, мікро- і мезорельєфу. У скельних ценозах важливу роль відіграють також ресурси ґрунту, конкуренція і взаємовпливи між видами. Ці фактори пов'язані з мікрорельєфом, структурою і глибиною ґрунту.

Зі зростанням гіпсометричного рівня оселищ істотно зменшуються абсолютні метричні показники особин. Особливо зменшується висота і маса особин у тих популяціях, оселища яких розташовані вище над рівнем моря відносно їхнього екологічного оптимуму. В альпійському поясі,

наприклад, особини популяцій видів чагарників (*Pinus mugo*), чагарників (*Vaccinium myrtillus*), трав різного типу біоморф (*Helictotrichon versicolor*, *Ligusticum mutellina*, *Carex nigra*) — багатократно менші, порівняно з особинами популяцій лісових і субальпійських.

Висока популяційна мінливість залежно від висоти над рівнем моря та скорельованих з цим фактором температурних, вітрових, снігових режимів тощо властива багатьом рідкісним видам — *Leontopodium alpinum*, *Ranunculus thora* [17], *Primula halleri*, *Saussurea alpina*, *Heracleum carpaticum*. Зміни прослідковуються як за індивідуальними, так і груповими популяційними ознаками. Загальною тенденцією популяційних змін є передусім перебування співвідношення вікових груп у структурі популяцій. Співвідношення підросту і дорослих особин та частки генеративних особин у віковій структурі змінюються найпоказовіше.

Визначальною щодо мінливості популяцій різних видів переважно є сукупна дія кількох факторів, поєднання яких дуже різноманітні. Діючими факторами, які спричиняють значні морфометричні зміни в *Ptarmica tenuifolia*, наприклад, є едафотоп, освітлення та експозиція схилу. Їх зміною пояснюється зміна біоморфи від явно- до неявнополіцентричного типу, з багатократною різницею у тривалості життя і життєвості генеративних особин. Різними ґрунтово-кліматичними умовами на Чорногорі і Свидовці зумовлена висока мінливість популяцій *Saussurea alpina* за віковою структурою і, особливо, за морфологією особин, яка проявляється у різній формі прикореневих листків, що є діагностичною ознакою виду [8]. Сприятливі умови на схилах південно-східної експозиції і відсутність конкурентів є визначальними у формуванні високої життєвості *Elisanthe zawadskii*. Фітокліматом і взаємовпливом між видами визначаються адаптивні потенції *Heracleum carpaticum*, *Campanula serrata* і *Leontopodium alpinum*.

Щодо адаптивних потенцій, тобто здатності до пристосувань, то досліджені види різняться на індивідуальному, внутрішньо- і міжпопуляційному рівнях. За цими ознаками можна виділити такі групи видів:

1 — види, яким властиве низьке розмаїття на індивідуальному, внутрішньо- і міжпопуляційному рівнях. До них належать стенотопні види з низькою пластичністю. Типовими представниками цієї групи є *Elisanthe zawadskii* та *Dryas octopetala*, а також *Oreochloa disticha* і *Senecio carpaticus*;

2 — види з високим міжпопуляційним і низьким внутрішньопопуляційним розмаїттям. Такі ознаки мають *Leontopodium alpinum*, *Saussurea alpina* і *Ptarmica tenuifolia*;

3 — види з високим внутрішньо- і міжпопуляційним розмаїттям. Це передовсім *Ranunculus thora* і *Heracleum carpaticum*, а також *Primula halleri* і *Erigeron alpinus*.

Серед виявлених груп найвищі адаптаційні потенції мають види третьої групи, незважаючи часто навіть на малу чисельність популяцій. Найнижчі адаптаційні потенції та еволюційні перспективи властиві видам першої групи, особливо тим, які представлені малими популяціями. Низька внутрішньопопуляційна мінливість видів другої групи, порівняно

з високим їх міжпопуляційним розмаїттям, є свідченням давньої ізоляції їх популяцій і, очевидно, збідненням генетичного розмаїття. Малі популяції цих видів особливо вразливі до дії антропогенних чинників.

Важливо відзначити, що видів із низькою міжпопуляційною й, водночас, високою внутрішньопопуляційною мінливістю не виявлено. Поясненням може бути феномен унікальності розмаїття за багатьма ознаками, тобто що високе внутрішньопопуляційне розмаїття не дублюється в різних популяціях. Нами не виявлено жодної пари популяцій, тотожних за головними ознаками. Найсвоєріднішими для окремих популяцій є їхні чисельність, щільність, частка генеративних особин і частка підросту в загальній чисельності, спектр життєвості особин і просторове внутрішньопопуляційне розмаїття.

Визначальними антропогенними факторами, які призводять до змін у популяціях, є випасання і витоптування, а також заготівля та збір лікарських і декоративних рослин. На рівні особин у більшості рідкісних, ендемічних і реліктових видів антропогенний вплив спричиняє переважно зниження їх життєвості за ознаками росту і розвитку, зокрема, аберації онтогенезу. На популяційному рівні відбувається порушення просторової структури, зниження чисельності, перебудова вікових спектрів у бік старіння, зменшення ефективності репродукції тощо. Внаслідок дії антропогенних чинників, які полягають у вилученні частини особин під час збору кореневищ як лікарської сировини або відчуження надземної маси, що спостерігається під час випасання, витоптування та зривання на букети, відбувається псевдоомоложення — пік чисельності особин зміщується на підростову групу з одночасним зниженням чисельності дорослих особин.

У більшості популяцій рідкісних видів Карпат адаптивні потенції до негативного антропогенного впливу невисокі й обмежені. Тривалий вплив випасання, витоптування чи зривання спричиняє переважно елімінацію особин. Проміжною ланкою адаптації до антропогенних впливів у багатьох популяцій є здатність до різкої активації насінневого розмноження, що потенційно має істотне практичне значення. Проте дана адаптивна реакція є короткотривала, переважно однорічна і надалі закінчується зниженням життєвості особин. Найменші зміни встановлено у видів з високою вегетативною рухливістю.

Особливо складною і мінливою є просторова і сезонна організації популяцій. Структурі багатьох континуальних та лінійних популяцій властиві просторові і ритмологічні складові — субпопуляції та популяційні локуси. Просторові складові можна виділити на основі відстаней, які перевищують кроки потоку генів. Ритмологічні або фенологічні складові зумовлені часовими перервами між фазами цвітіння на різних гіпсометричних рівнях. Проте навіть у сусідніх локусах, які відрізняються за мікро- або мезорельєфом і експозицією схилів, за рахунок великої різниці глибини і тривалості залягання снігу часто спостерігається повна або часткова ізоляція обміну пилком. У факультативних хіонофілів *Ligusticum mutellina*, *Soldanella hungarica*, *Luzula spadicea*, *Doronicum clusii* в умовах альпійського поясу Свидовця і Чорногори перерва між фазами цвітіння у сусідніх локусах досягає 2 місяців.

На нашу думку, у таких видів може проявлятися метапопуляційна форма їх організації [25]. Для них характерні: часткова трансгресія потоку генів між окремими складовими в межах популяції, часткова або повна просторова або (і) ритмологічна ізоляція складових; наявність у межах популяцій локусів і субпопуляцій в екстремальних умовах або в умовах, які зумовлюють нерегулярний потік генів. Такі умови найчастіше трапляються у популяції континуального та лінійного типів і рідше — локальних популяцій. Континуальна популяція *Rhododendron myrtifolium* у Чорногорі, що в межах висот 1500—2000 м над рівнем моря, має складну структуру з частковою або повною ізоляцією складових на відгорах і окремих ділянках головного хребта, значну автономність ценотичних популяцій з різними життєвими формами тощо і може вважатися „популяцією популяцій”. Проте для остаточного означення її як метапопуляції необхідно ще підтвердити періодичність відмирання і поновлення окремих популяцій.

Типова метапопуляційна структура характерна для *Gentiana punctata*, *G. acaulis*, *Campanula serrata*, *Arnica montana* тощо. Факторами, які визначають флюктуацію відмирання-поновлення окремих популяцій, що входять до складу метапопуляції, є переважно зміни способів використання лучних площ — від малоінтенсивного до інтенсивного і, навпаки, — до зменшення навантажень і до заповідання. Фактор антропогенного впливу підсилюється екстремальністю природних умов альпійського поясу для *Campanula serrata* й *Arnica montana*.

Внаслідок багаторічних досліджень чисельності й площі оселищ популяцій рідкісних і деяких поширених видів високогір'я встановлено умовні межі популяцій різної величини (рис. 1). Найменші обсяги, за яких прослідковується наявність головних популяційних ознак, виявлено в *Leontopodium alpinum*, *Erigeron alpinus*, *Heracleum carpaticum*, *Ranunculus thora*. Проте в тих популяціях, що налічують менше 20—30 особин (*Leontopodium alpinum* на Шпицях, *Ranunculus thora* на Туркулі), підросту насінневого походження не виявлено, онтогенез особин характерний абераціями, чисельність квітучих особин нестабільна. Життєздатність цих порушених популяцій викликає сумнів. Стабільна в багаторічній динаміці висока життєвість виявлена в багатьох популяцій, чисельність яких перевищує 150—300 особин (рис. 1. А).

Метапопуляційна структура передбачає участь багатьох популяцій, розташованих переважно на відстанях, які забезпечують лише частковий потік генів, тому обсяги метапопуляцій найбільші й становлять багато тисяч особин на площах, які обчислюються гектарами.

Можна, до певної міри умовно, виділити зони чисельності особин і площі оселищ популяцій різного обсягу (рис. 1. Б). Перехід між зонами поступовий, — у видів різних життєвих форм обсяги популяцій різного типу дещо відмінні.

Можна стверджувати, що кожна, ізольована протягом тривалого часу, популяція є унікальною, з характерними тільки їй чисельністю, життєвістю і життєздатністю. Водночас популяції є найменшим неподільним осередком живого, якому властиве сомовідтворення невизначено тривалий час і всередині якого відбуваються динамічні процеси розвитку — мікро-

еволюції. Поєднанням неповторності, життєздатності і мікроеволюції визначаються пріоритети популяції як головної ланки в розмаїтті живого.

Тому під розмаїттям видів флори, зокрема Українських Карпат, ми розуміємо розмаїття їх популяцій. На цій основі необхідне обґрунтування нових природоохоронних заходів, головним об'єктом яких повинна стати популяція. Особливої уваги потребують малі популяції рідкісних видів з низькими загальною та ефективною чисельностями, або малою площею оселищ.

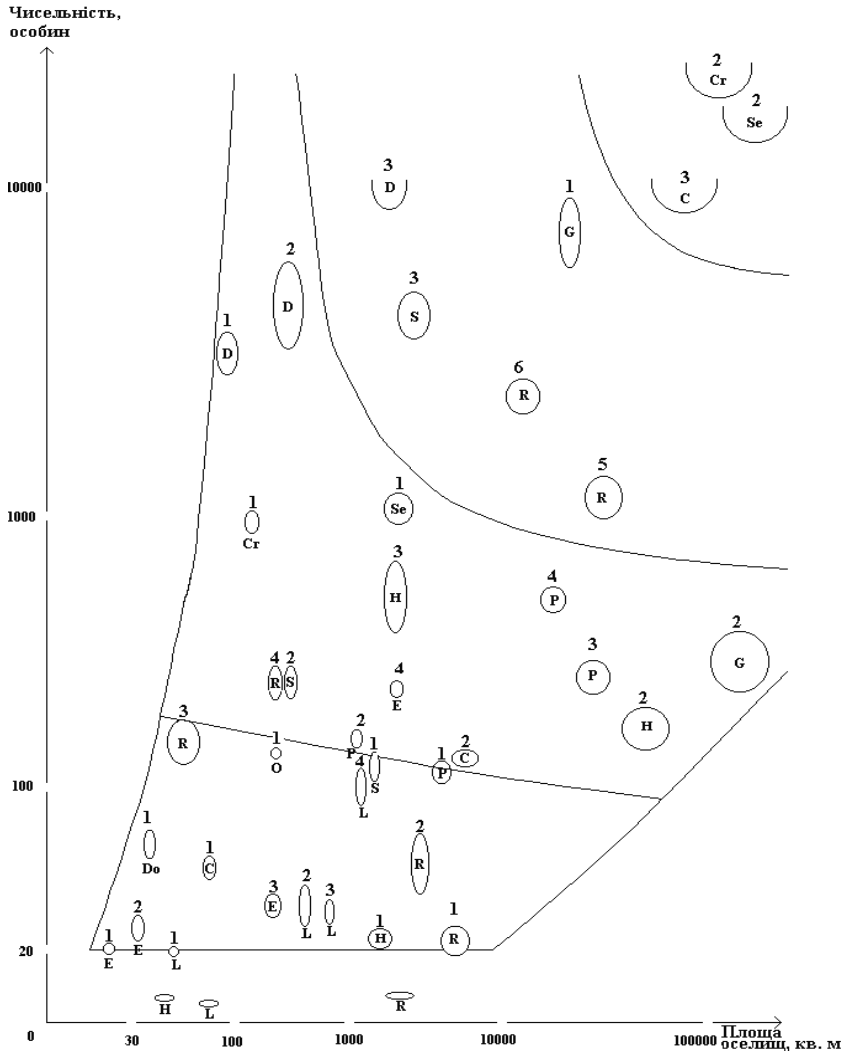


Рис. 1. А. Чисельність особин і площа оселищ популяцій *Erigeron alpinus* (E): 1 – Ротундул, 2 – Данцер, 3 – Мокрин, 4 – Ребро; *Leontopodium alpinum* (L): 1 – Шпиці, 2 – Драгобрат, 3 – Ребро, 4 – Ненеска; *Ranunculus thora* (R):



1 – Туркул, 2 – Петрос, 3 – Бербенеска, 4 – Данцер, 5 – Шпиці, 6 – Погорілець;  
*Saussurea alpina* (S): 1 – Бербенеска, 2 – Шпиці, 3 – Комин; *Heraclium carpathicum*  
 (H): 1 – Піп Іван Черногірський, 2 – Чивчин, 3 – Шпиці; *Oreochloa disticha* (O):  
 1 – Туркул; *Primula halleri* (P): 1 – Говерла, 2 – Ребро, 3 – Жандарми,  
 4 – Ненеска; *Dryas octopetala* (D): 1 – Піп Іван Черногірський, 2 – Бербенеска,  
 3 – Близниці; *Senecio carpathicus* (Se): 1 – Петрос, 2 – Ребра-Бербенеска;  
*Campanula serrata* (C): 1 – Данцер, 2 – Гутин, 3 – Данцер-Пожижевська; *Gentiana*  
*punctata* (G): 1 – Драбини, 2 – Брескул; *Carex curvula* (Cr): 1 – Драбини,  
 2 – Бербенеска; *Doronicum clusii* (Do): 1 – Шпиці.

Чисельність,  
особин

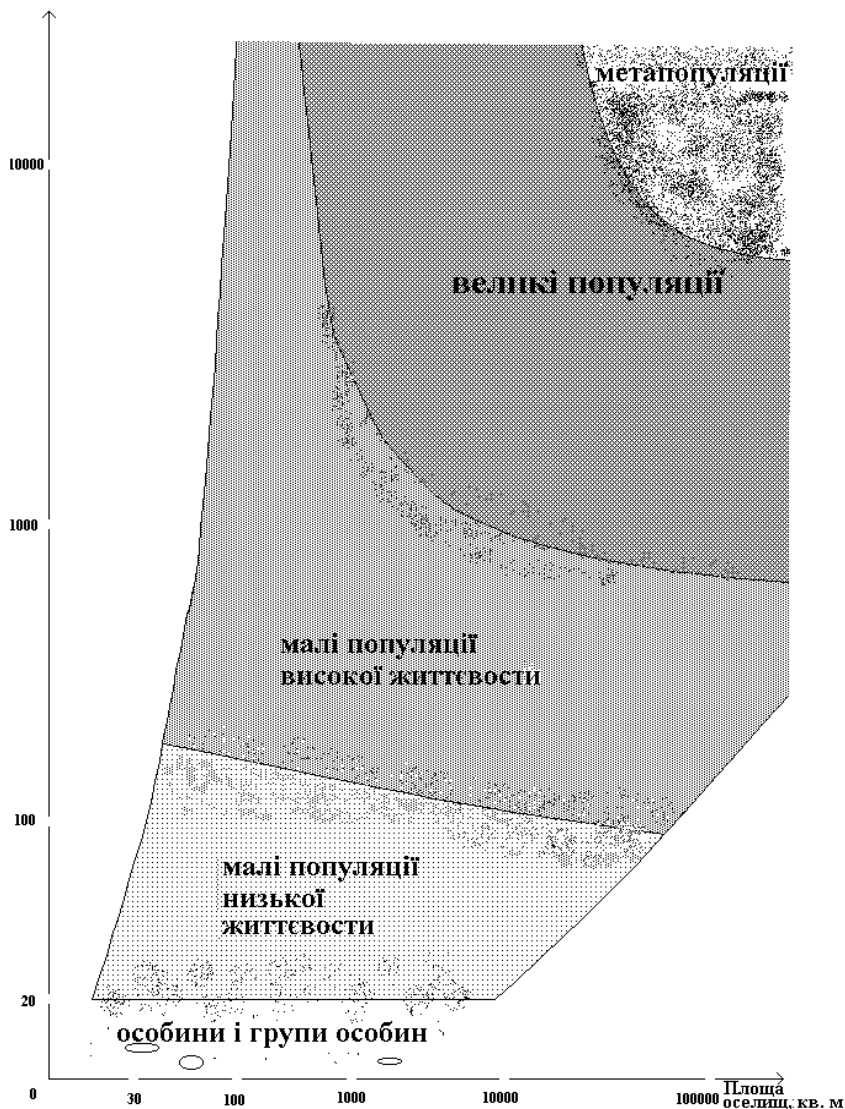


Рис. 1. Б. Зони чисельности особин і площі оселищ популяцій різного обсягу.

Малі популяції унаслідок біднішої генетичної структури, порівняно з популяціями великими, є вразливішими до ендемічних демографічних і генетичних змін і менш толерантними до змін природного середовища й антропогенного впливу. Стохастичні ендемічні впливи особливо загрозові для популяцій з малою площею місцезростань. На даний час докладними популяційними дослідженнями в Карпатах охоплено лише невелику частину флори. Тому актуальним є різностороннє вивчення популяцій видів різної систематичної належності, різних життєвих форм і життєвих циклів, у різних екологічних і антропогенних умовах і, особливо, популяцій видів рідкісних та ендемічних.

#### ЛІТЕРАТУРА

1. Білонога В. Онтогенез та популяційна структура *Adenostyles alliariae* (Gouan) A.Kerner (*Asteraceae*) в Українських Карпатах // Вісник Львів. НУ. Серія біол. Вип. 29. Львів, 2002. С. 69—76.
2. Данилик І. Біоморфологічна структура родини *Cyperaceae* флори Українських Карпат // Наук. вісн. Чернівецького ун-ту, 2001. Вип. 126. С. 193—201.
3. Динамика популяцій трав'янистих рослин. К.: Наук. думка, 1987. 128 с.
4. Динамика ценопопуляцій рослин. М.: Наука, 1985. 207 с.
5. Дмитрах Р. І. Зміни внутрішньопопуляційної структури різностатевих видів рослин під впливом антропогенних факторів // Наук. вісник УжНУ. Серія біол., 2001. №10. С. 35—37.
6. Жиляєв Г. Г. Життєздатність популяцій трав'яних багаторічників: Автореф. дисс. ... докт. біол. наук. Дніпропетровськ: ДНУ, 2001. 34 с.
7. Злобин Ю. А. Популяционный анализ в фитоценологии. Владивосток: Дальневост. науч. центр, 1984. 60 с.
8. Кияк В. Г. Особливості структури й життєздатності малих популяцій рідкісних та ендемічних видів рослин високогір'я Карпат // Вісник Львів. НУ. Серія біол. Вип. 29. Львів, 2002. С. 93—101.
9. Малиновський К. А. Популяційна біологія рослин: її цілі, завдання і методи // Укр. ботан. журн. 1986. 43, N 4. С. 5—12.
10. Малиновський К. А., Царик Й. В. Основні напрямки у вивченні популяцій рослин // Укр. ботан. журн. 1983. 40, № 6. С. 14—22.
11. Малиновський К. А., Царик Й. В. Проблема вивчення і охорони популяцій рідкісних видів флори Українських Карпат // Укр. ботан. журн. 1991. 48, № 3. С. 13—21.
12. Малиновський К. А., Царик Й. В., Жиляєв Г. Г., Дмитрах Р. І., Кияк В. Г., Кобів Ю. Й., Манчур М. М. Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат. К.: Наук. думка, 1998. 176 с.
13. Малиновський К. А., Царик Й. В., Кияк В. Г., Нестерук Ю. Й. Рідкісні, ендемічні, реліктові і погранично-ареальні види рослин Українських Карпат. Львів: Ліга-Прес, 2002. 76 с.

14. *Работнов Т. А.* Экспериментальная фитоценология: Учебно-методическое пособие. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987. 160 с.
15. *Сичак Н. М.* Стратегія та поведінка популяцій видів роду *Alchemilla* L. в Українських Карпатах // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. Тематичний збірник Ін-ту екології Карпат НАНУ. Вип. 3. Львів: Ліга-Прес, 2001. С. 59—73.
16. *Смирнова О. В.* Структура травяного покрива широколистяних лісів. М.: Наука, 1987. 307 с.
17. *Стратегія популяцій* рослин у природних і антропогеннозмінених екосистемах Карпат / За ред. М. Голубця, Й. Царика. Львів: Євровіт, 2001. 160 с.
18. *Структура високогірних* фітоценозів Українських Карпат / За ред. К. А. Малиновського. К.: Наук. думка, 1993. 180 с.
19. *Царик Й., Кияк В., Кобів Ю., Дмитрах Р., Кобів В., Сичак Н., Білонога В., Данилик І., Нестерук Ю.* Внутрішньопопуляційна мінливість як основа адаптації до умов зростання рідкісних, реліктових та ендемічних видів рослин Карпат // Праці НТШ. Т. VII. Львів: НТШ, 2001. С. 188—197.
20. *Ценопопуляції* растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 217 с.
21. *Червона книга України.* Рослинний світ / Під ред. Ю. Р. Шеляг-Сосонко. К.: Укр. Енциклопедія ім. М. П. Бажана, 1996. 608 с.
22. *Яблоков А. В.* Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 303 с.
23. *IUCN Red List Categories.* Prepared by IUCN Species Survival Commission. IUCN. The World Conservation Union. 30 November 1994. 21 p.
24. *Kobiv J., Nesteruk J. Pedicularis oederi* Vahl (*Scrophulariaceae*) in the Chornohora Mts. (Ukrainian Carpathians): distribution, biology, ecology and threat // Polish Botan. Journ. 2001. 46, N 2. S. 241—250.
25. *Reich M., Grimm V.* Das Metapopulationskonzept in Ökologie und Naturschutz: Eine kritische Bestandsaufnahme // Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz. 1996, №5. S. 123—139.

## SUMMARY

Volodymyr KYJAK

### POPULATION DIVERSITY OF HIGH-MOUNTAIN PLANT SPECIES OF THE CARPATIANS

Taning for the example rare, relict, endemic and some widely spread high-mountain plant species of the Carpatians the diversity of their populations was studied concerning the structure, dynamics and ecology. The characteristics of populations of different size were explained. Intra- and extrapopulation variability caused by changes in natural and antropogenic factors were established.