

І нарешті, по-четверте, необхідно підготувати організаційну сторону такої діяльності, на основі створення відповідних структурно-функціональних підрозділів, які б вказані роботи забезпечували організаційно, науково-технічно, матеріально та технологічно.

Література

1. Брєжнєв В.М. Роль інтродукції деревних порід у розвитку лісового господарства України // Лісовий журнал. — 1993. — № 6. — С.2—4.
2. Бродович Т.М. Зеленая дугласия в культуре УССР.: Автореф. дис... канд.с.-х. наук. — Львов, 1950. — 21с.
3. Бродович Т.М. Культура псевдотсуги в лесных насаждениях УССР.: Автореф. дис... докт. с.-х. наук. — К.: 1969. — 24 с.
4. Гаврусевич А.А., Нарпан В.Н. Сосна веймутова в буково-пихтово-еловых лесах / Лесоводственные исследования и производственный опыт в Карпатах. — Ужгород, 1972. — С. 137—142.
5. Гузь М.М. Будова кореневих систем найпоширеніших хвойних інтродуцентів України // Наук. вісник УкрДЛТУ. — 1995. — Вип.3.1. — С. 24—39.
6. Івченко А.І. Перспективи створення промислових плантацій дуба червоного // Сучасний стан і перспектива розвитку селекції, насінництва та інтродукції в Карпатах для потреб цільового лісовирощування. — Івано-Франківськ, 1993. — С.139.
7. Івченко А.І. Некоторые особенности ведения лесного хозяйства в насаждениях дуба красного Запада Украины // Научные основы ведения лесного хозяйства в дубравах. — Воронеж, 1991. — С. 9—11.
8. Криницький Г.Т., Кузів Р.Ф., Зайка В.К. і ін. Інтродукція ялиці великої в ліси Карпат. — Київ: НМК ВО, 1991. — 52 с.
9. Майборода В.А. Рост, производительность и товарная структура насаждений дуба северного. — В кн.: Материалы XXXIII научно-технической конференции ЛЛТИ (лесохозяйственная секция). — Львов, 1971. — С. 119—120.
10. Олійник І.Я. Промислові плантації модрини японської // Лісовий і мисливський журнал. — 1995. — № 4—6. — С. 20—21.
11. Прикладовская Н.Ф. Итоги интродукции дуба северного (*Quercus borealis* Michx.) на Запале Украины. Автореф. дис... канд.с.-х. наук. — М.: 1979. — 31 с.
12. Тереля І.П. Сосна веймутова — резерв підвищення продуктивності лісів України // Сучасний стан і перспективи розвитку селекції, насінництва та інтродукції в Карпатах для потреб цільового лісовирощування. — Івано-Франківськ, 1993. — С.139.
13. Шляхта Я.М. Итоги интродукции и перспективы семеноводства дугласии зеленой в Закарпатье: Автореф. дис... канд.с.-х. наук / Львов. лесотехн. ин-т. — Львов, 1982. — 22 с.
14. Юськевич Т.В. Смолопродуктивность интродуцированных видов рода *Pinus* L. в условиях Малого Полесья: Автореф. дис...канд. с.-г. наук / УкрДЛТУ. — Львів, 2000. — 18 с.

РЕЗУЛЬТАТИ ОРИГІНАЛЬНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ

УДК 581.522(234.421.1)

Ю.Й. Кобів

Інститут екології Карпат НАН України

ПОПУЛЯЦІЙНО-ОНТОГЕНЕТИЧНІ ПОКАЗНИКИ, БІОЛОГІЯ ТА ОХОРОНА *PEDICULARIS OEDERI* VAHL (*SCROPHULARIACEAE*) У ЧОРНОГОРІ

Виявлено десять оселищ *Pedicularis oederi* у Чорногорі, які становлять єдину метопуляцію виду у цьому регіоні. Описано його біологію і життєвий цикл, а також популяційні параметри. Встановлено, що значна частина відомих оселищ зникла. Основним загрозливим для виду фактором є випасання. З метою збереження *P. oederi* пропонується включити масив г. Бребенескул до заповідної зони двох прилеглих резерватів.

Kobiv Y.Y.

Population-ontogenetic parameters, biology and conservation of *Pedicularis oederi* Vahl (*Scrophulariaceae*) in the Chornohora Mts.

Ten localities of *Pedicularis oederi* have been found in the Chornohora Mts., Ukrainian Carpathians. They comprise the only existing metapopulation of the species in the region. Biology and the life cycle of the species as well as its population parameters have been described. The investigation has revealed that some of the known populations got extinct. Grazing is regarded as the main factor of threat to the species. The most effective way to protect *P. oederi* is to include the massif of Brebeneskul Mts. into the core zones of two adjacent reserves.

Дані про сучасний стан загрожених і рідкісних видів рослин в Українських Карпатах є вкрай недостатніми. Тому неможливо точно визначити їх статус відповідно до критеріїв Міжнародного союзу охорони природи [14]. У цьому регіоні фактично не проводилось інвентаризації і картування популяцій таких видів [15]. Тому більшість літературних даних з біорізноманіття, що стосуються української території, не базується на об'єктивному первинному матеріалі. Дана стаття повинна заповнити цю прогалину стосовно одного виду — *Pedicularis oederi* Vahl. Робота має на меті висвітлення конкретних даних щодо теперішнього поширення, екологічних потреб, популяційних показників, особливостей самовідновлення і загрозливих для виду факторів у найвищому масиві Українських Карпат — Чорногорі. Інша ціль полягає в забезпеченні можливостей для подальшого моніторингу популяції виду, щоби запобігти його вимиранню у майбутньому.

Pedicularis oederi (= *P. versicolor* Wahlenb.) — це типовий арктоальпійський вид з виразно диз'юнктивним поширенням. Найобширніша — приарктична частина його ареалу охоплює майже всю тундрову зону Азії, а також окремі райони Північної Європи і Північної Америки [17]. У Північно-Західній Європі вид трапляється на Скандинавському півострові. Інша частина ареалу приурочена до високогір'їв Азії та Європи. Ймовірно, *P. oederi* має північноазійське походження, що підтверджується зосередженням у цьому регіоні деяких споріднених видів. У Центральній і Східній Європі його можна вважати реліктом льодовикового періоду [18].

У помірних широтах в Європі *Pedicularis oederi* приурочений до низькотемпературних умов головним чином у високогір'ї. Він зустрічається в Альпах, на Балканах і в Карпатах переважно в межах 1500–2500 м н.р.м. [17]. Гірські оселища виду є ізолюваними. Наприклад, в Карпатах вони трапляються в таких гірських масивах: Татри, Хоч, Чукаш, Фагараш, Єзер, Родіянські і Бистрицькі гори, Мармарош, Чорногора [7, 8, 10, 11, 12].

В Україні *P. oederi* трапляється головним чином у Чорногорі. Про оселища виду поблизу г. Бребенескул повідомляв Г.Запалович [20], який вказав їх розташування і висоту над рівнем моря. Крім того, є літературні [3, 9, 19] і гербарні дані про поширення виду на горах Піп Іван, Петрос і Говерла. Є дані, що *Pedicularis oederi* трапляється також в Мармароському масиві [8].

Методика досліджень. Представлені результати отримані протягом польових досліджень, проведених у 1996–1998 роках. Літературні та гербарні дані про оселища *P. oederi* перевірялись під час маршрутних виходів. Ці пошуки проводились достатньо ретельно, тому малоімовірно, щоби окремі оселища виду залишилися непоміченими.

Опис онтогенезу, зокрема його початкових стадій, базується на спостереженнях за позначеними особинами *in situ* [5, 13]. З цієї метою було обрано 30 особин, що належали до різних вікових груп. Чимало даних про онтогенез вдалось отримати при дослідженні підземних органів [4, 6, 13], на яких помітні щорічні прирости кореневищ і сліди від квітконосів минулих років. Оскільки вид є малочисельним, можна було викопувати лише невелику кількість його особин (5–15 з кожної вікової групи) для дослідження підземних органів, фотографування, гербаризації і зважування. Тому було зібрано тільки „типові“ особини у найчисельніших оселищах. Всі виміри, представлені в табл. 3, отримані на живих рослинах. Щільність популяцій та їх вікова структура підраховані на трапсектах у більших оселищах або ж на квадратах — у менших [5, 13].

Результати досліджень. Морфологічні характеристики чорногірських рослин. *Pedicularis oederi* — багаторічна трав'яниста рослина з недовготривалим життєвим циклом. Листки ланцетні, пірчасто-розсічені, довжиною 5–10(15) см. Їх сегменти яйцевидні, із зубчастими краями. Сегменти розташовані більш-менш перпендикулярно до головної жилки. Листкові пластинки залозисті. Зверху вони темно-зелені й голі; знизу — блідіші, іноді вкриті негустим опушенням, яке є дещо ряснішим вздовж головної жилки. У дорослих рослин розетки налічують 3–7 листків. Довжина базальних листків є меншою, ніж висота квітконоса. Черешки приблизно тієї ж довжини, що й листкові пластинки.

Квітконос прямостоячий. Його висота становить 6–16(18) см під час цвітіння і 10–20(23) см під час плодоношення. Стеблові листки значно менші, ніж базальні, але добре розвинені і численні. Приквіткі ланцетовидні, коротші, ніж квіткі. Квіткі зібрані у досить густі колосовидні китиці довжиною 3–8 см. Квітконіжки мають 4–5 мм у висоту. Чашечка приблизно вдвічі коротша, ніж віночок, вкрита ворсистим опушенням, особливо вздовж жилок. Віночок довжиною 18–22 мм, двогубий, блідо-жовтий. Кінчик верхньої губи малинового кольору. Нижня губа розділена на три частки. Плід — вузько-яйцевидна коробочка довжиною 15,5–18 мм із 1-міліметровим косим дзьобком. Коробочка містить 4–10(16) насінин. Вони сірувато-зелені, вузько-

яйцевидні, довжиною 2,7–3,2 мм; мають помітний шов. Насінна шкаралупа сітчаста, з поздовжніми борозенками.

Корені ясно-жовті, товсті, м'ясисті, іноді веретеноподібні. Кореневище коротке, темніше, ніж корені. Іноді на кореневищі трапляються нечисленні додаткові корені.

Життєвий цикл і фенологічний розвиток. Листки починають розвиватись в середині червня, приблизно через тиждень після сходження снігу. Як правило, цвітіння відбувається з 1-го до 15-го липня, а обнасення — у першій декаді серпня. У серпні ж квітконоси відмирають, але ще тривалий час зберігаються у прямостоячому стані.

Однорічні особини (рис. 1). Проростки з'являються в червні. Вони мають яйцевидні або еліптичні сім'ядолі розміром 5 × 3 мм. Згодом розвиваються перші справжні листки, які мають лише 8–10 рядів сегментів. На відміну від дорослих рослин, сегменти незубчасті. У цей час відбувається інтенсивне наростання первинного кореня, який наприкінці червня досягає 2-х мм у діаметрі. Він значно товстіший, ніж гіпোকотиль. З'являються бічні корені.

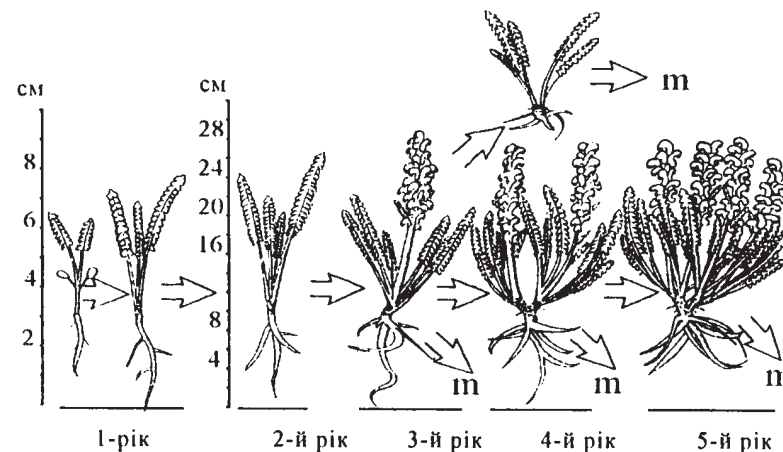


Рис. 1. Життєвий цикл *Pedicularis oederi* Vahl.
Умовні позначення: m — відмирання особин.

У серпні в іматурних особин вже формується розетка з 3–5 листків довжиною 3,5–7 см кожен. Як і в дорослих особин, їх сегменти мають виразні зубці. У цей період починає розвиватись кореневище. Його товщина є майже такою, як і головного кореня (коло 3-х мм).

Дворічні рослини мають більш розвинений розетковий пагір. Розетка має з 4–7 листків довжиною 6–14 мм. У середині літа на кореневищі з'являються бічні бруньки. У майбутньому вони можуть давати початок галузженню кореневища. Напрямок росту кореневища буває різним — ортотропним чи плагіотропним. Діаметр кореневища досягає 4–5,5 мм. На цьому етапі воно наростає моно-

подіально; річний приріст протягом другого року життя становить 5–12 мм. Головний корінь продовжує домінувати, хоча інтенсивно наростають бічні корені.

Трирічні особини мають один квітконос, що розвивається з верхівкової бруньки на кореневій. Крім того, при основі квітконоса утворюється 1–6 (переважно 2–4) вегетативних розеткових пагонів. Вони формуються з минулорічних бічних бруньок. Ці вегетативні пагони менші, ніж у дворічних особин. Як правило, вони мають лише 2–4 листки довжиною 5–10 см. Товщина кореневища 9–14 мм; його річні прирости становлять 7–16 мм. На кореневій звичайно формується низка (5–10) бічних бруньок. М'ясисті бічні корені за розвитком перевершують головний корінь, який тепер не вирізняється серед них. Корені можуть рости у горизонтальному, низхідному чи висхідному напрямку. Вони виконують також втягувальну функцію. Діаметр коренів може досягати 9 мм.

У **чотирирічних** особин налічується до чотирьох (як правило, 2) осей наростання. Кожен такий модуль має квітконос, що розвивається з минулорічного вегетативного пагона. Таким чином, кожній монокарпічній осі наростання властивий дициклічний розвиток [6], тобто перед тим, як зацвісти, вона повинна пройти однорічний вегетативний період. Цьогорічні прирости кореневища за довжиною є приблизно такими ж, що й минулорічні. На кореневій є виразний слід від минулорічного квітконоса. На проксимальній частині кореневища іноді утворюється кілька слабозрозумілих тоненьких додаткових коренів. Переважна більшість особин, які досягають генеративного стану, відмирають після першого або другого обнасення. Таким чином, повний життєвий цикл, як правило, триває 3–4 роки. Однак деякі особини відбувають ще один (третій) генеративний період. Вони мають 4–5 квітконосів і кореневища з відгалуженнями другого порядку.

Незначна частка особин наприкінці свого онтогенезу проходить однорічний постгенеративний (сенільний) період. Вони мають тільки 1–3 вегетативних пагонів, кожен з яких налічує лише незначну кількість (2–3) листків у розетці. Надземні пагони сенільних рослин подібні до розеток дворічних прегенеративних особин, але їх підземні органи істотно відмінні. Постгенеративним особинам властиві дуже тонкі (приблизно 3,5 мм у діаметрі) цьогорічні прирости кореневища, які різко контрастують з товстими минулорічними їх частинами. Корені таких рослин становлять лише залишки колишньої кореневої системи, більша частина якої до цього часу встигає відмерти. Всі виявлені постгенеративні особини були чотирирічними, тобто пройшли лише один генеративний період.

Вегетативна рухливість у *Pedicularis oederi* невисока. Довжина кореневища дорослих особин не перевищує 5,5 см. Вегетативного розмноження не відзначено. Оскільки на кореневій майже не утворюються додаткові корені, їх роль у живленні є несуттєвою. Тому будь-яка партикуляція частини кореневища призведе до відмирання фрагменту, що відділився. Переважна більшість особин представлена одним модулем; лише найстарші генеративні особини мають декілька модулів. Вони щільно скупчені, оскільки, по-перше, швидкість вегетативного розростання є низькою; по-друге, відгалуження кореневища ростуть майже у паралельному напрямку.

Перебіг онтогенезу має чітку односпрямовану обумовленість; особина проходить всі стадії життєвого циклу — від насіння до генерування, а потім відмирання — без жодного омолодження. Не було відзначено будь-якого тимчасо-

вого припинення генеративної функції. Особини, які втратили здатність генерувати, відмирають, хоча вони можуть проіснувати ще один вегетативний період у пригніченому сенільному стані. За своєю життєвою стратегією *P. oederi* у багатьох рисах нагадує однорічні чи дворічні рослини. Ця стратегія спрямована головним чином на одно- або небагаторазове формування генеративних пагонів і утворення насіння. Захоплення території шляхом вегетативного розростання і довгогивалний онтогенез не властиві цьому виду.

Оселища *Pedicularis oederi* в Чорногорі. Всі виявлені нами оселища виду розташовані в масиві г. Бребенескул (рис. 2). Вони розміщені неподалік одне від одного; найбільша відстань між ними ледве перевищує 1,5 км. Всю сукупність особин *P. oederi* у Чорногорі можна розглядати, як єдину метапопуляцію, котра складається з окремих субпопуляцій, що відрізняються за своєю площею, чисельністю (табл. 1) і віковою структурою (табл. 2), а також фітоценотичними і екологічними умовами зростання.

Оселище I є найчисельнішим. Воно розташоване в нижньому післяльодовиковому карі урочища Кізі Улоги між горами Бребенескул і Мунчел на торфовому болоті з домінуванням *Carex rostrata* Stokes і мохів — *Sphagnum riparium* Angstr. і *Calliergon stramineum* (Brid.) Kindb.

Оселище II розміщене неподалік від попереднього — біля підніжжя г. Мунчел. Тут ґрунт є дещо менш вологим, хоча й трапляються деякі гідрофітні види, наприклад, *Allium sibiricum* L., *Caltha palustris* L., *Carex flava* L., *Equisetum palustre* L., *Eriophorum vaginatum* L., *Luzula sudetica* (Willd.) DC., *Swertia punctata* Baumg. та ін.

Оселища III—VIII приурочені до витоків невеличких струмків на схилах г. Бребенескул різної експозиції. Вони дуже малочисельні і налічують від 8 до 45 дорослих (віком понад 1 рік) особин. В 1997 р. в оселищах VI і VIII не було виявлено жодної генеративної особини. Найпоширенішими видами судинних рослин у цих оселищах є *Swertia punctata*, *Ligusticum mutellina* (L.) Crantz, *Leontodon croceus* Haenke і *Ranunculus strigosus* Schur.

Оселища IX—X лежать у найвищій частині хребта. Вони значно більш мезофітні, тобто сухіші, порівняно з іншими. У цих оселищах домінує *Carex sempervirens* Vill. і *Deschampsia caespitosa* P. Beauv. Їх площа є найбільшою, проте щільність *P. oederi* тут найнижча (табл. 1).

Популяційні параметри. Вікова структура субпопуляцій *Pedicularis oederi* в більшості обстежених оселищ представляє піраміду (табл. 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 цілком зрозуміло, адже на кожному етапі онтогенезу певна кількість особин відмирає. Можна припустити, що окремі відхилення від цього правила зумовлені повною відсутністю генеративних особин у певні роки, що спричиняє нестачу проростків у наступні роки.

У всіх досліджених оселищах проростків було більше, ніж дорослих особин. Співвідношення між проростками і дорослими особинами коливалось у межах 1,4–3,2 в різних субпопуляціях (табл. 1). Воно було найнижчим у мезофітних лучних оселищах IX і X, де через щільне задерніння пригнічується приживання підросту і зростає смертність, особливо серед прегенеративної групи. Власне це є основною причиною низької щільності *P. oederi* у згаданих субпопуляціях. Натомість, участь генеративної групи особин у них помітно вища.

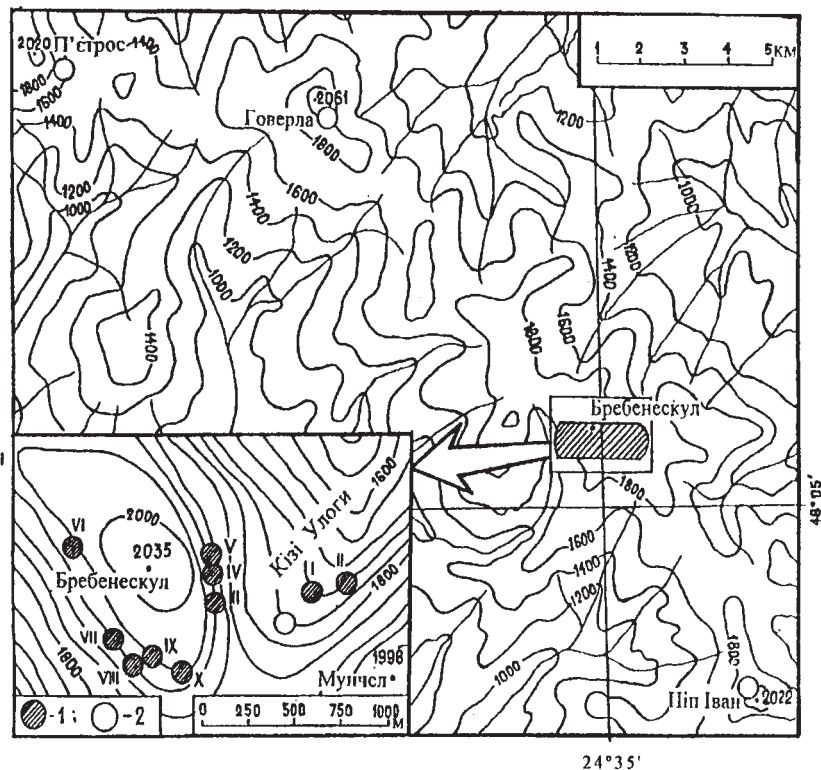


Рис. 2. Поширення *Pedicularis oederi* Vahl у Червоногорі.
Умовні позначення: I, II ... X — номери оселищ; 1 — наявні оселища;
2 — зниклі оселища.

Відносно висока щільність виду, що спостерігалась у деяких вологих оселищах (I, III, IV, V), спричинена наявністю численних ділянок оголеного ґрунту або моху, що створюють особливо сприятливі умови для виживання підросту.

Параметри особин *Pedicularis oederi* істотно відрізняються залежно від умов біотопу. У таблиці 3 представлено деякі усереднені показники, які характеризують особини з двох відмінних за умовами субпопуляцій — болотного оселища I і мезофітного лучного оселища X. Особини з останньої субпопуляції значно вищі (оскільки вони повинні долати конкуренцію серед густого задерніння). Їм властива більша кількість квіток і насінних коробочок на квітконосі. Тому їх насінна продуктивність є вищою, що може служити пристосуванням, яке частково компенсує наслідки високої смертності підросту у цій субпопуляції. Незважаючи на те, що генеративні особини з болот-

ного оселища I нижчі, їх вага є істотно більшою. Це вказує на їх кращу життєвість і сприятливіші умови даного біотопу.

Табл. 1. Популяційні показники *Pedicularis oederi* Vahl у різних оселищах у 1997 р.

№№ оселищ	Тип оселища	Висота, м н.р.м.	Площа, м²	Чисельність дорослих вегетативних особин	Чисельність квітучих особин (12. VI)	Чисельність насінних особин (2. VIII)	Середня щільність дорослих особин/м²	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	приджерельна ділянка	1925	5	38	7	5	9,0	3,1
V	приджерельна ділянка	1920	4	26	8	5	8,5	2,5
VI	приджерельна ділянка	1950	5	10	—	—	2,0	2,8
VII	приджерельна ділянка	1935	10	16	3	2	1,6	3,2
VIII	приджерельна ділянка	1940	5	8	—	—	1,6	2,5
IX	мезофітна лука	1955	250	120–150	50	~30	0,5	1,4
X	мезофітна лука	1955	300	150–200	65	~40	0,6	1,5

Табл. 2. Вікова структура субпопуляцій *Pedicularis oederi* Vahl у деяких оселищах (враховано лише дорослі особини)

№№ оселищ	Частка особин різного віку, %				
	2-річні вегетативні	3-річні генеративні	4-річні постгенеративні	4-річні генеративні	5-річні генеративні
I	78,0	14,5	2,7	3,7	1,1
II	74,0	14,8	3,5	5,6	2,1
IV	84,5	13,3	—	2,2	—
VI	100,0	—	—	—	—
X	73,0	22,9	—	4,1	—

Варто відзначити, що постгенеративні, а також найстарші (п'ятирічні) генеративні особини було виявлено лише в оселищах I і II, розташованих найнижче — в субальпійському поясі. Це свідчить, що тривалість онтогенезу тут є найвищою. Тому можна зробити висновок, що умови субальпійського поясу більш сприятливі для виду.

Ценотичні та екологічні умови. З літературних джерел відомо, що у Польських, Словацьких і Румунських Карпатах *Pedicularis oederi* найчастіше трапляється у мезофітних оселищах. Він служить характерним видом для союзу *Seslerion tatrayae*. Вологі угруповання вважаються менш типовими для виду. Деякі автори також відзначають, що *P. oederi* є кальцефілом [10, 11, 12].

Табл. 3. Параметри особин *Pedicularis oederi* Vahl у відмінних за умовами оселищах I (торфове болото) і X (мезофітний лук) у 1997 р.

№№ оселищ	Дворічні вегетативні особини		Трирічні генеративні особини					
	довжина листків, см	суха вага, г	висота, см	суха вага, г	кількість квіток на квітконосі, шт.	кількість коробочок на квітконосі, шт.	кількість насінин у коробочці, шт.	насіннева продуктивність квітконоса
I	9,6±0,6	0,38±0,2	9,6±0,4	1,25±0,13	10,7±0,5	9,4±0,5	6,1±0,2	57,3
X	12,3±0,7	0,48±0,2	12,1±0,5	0,78±0,08	14,2±0,6	13,3±0,7	7,0±0,3	83,3

У Чорногорі спостерігаються деякі відмінності. Так, вісім (I—VIII) зпоміж десяти досліджених оселищ приурочені не до мезофітних, а до вологих біотопів. Аналіз загального вмісту кальцію у ґрунті в оселищі I виявив лише слідовий вміст даного елементу (<2µg/g). Це свідчить, що *P. oederi* може існувати у небагатих на кальцій біотопах.

Найчисельніше болотне оселище I представляє асоціацію *Caricetum rostratae* (союз *Magnocaricion*). Решта вологих оселищ приурочені до проточної води. Більшість з них (III—VIII) трапляються на невеликих ділянках поблизу витоків потоків, характерних для класу *Montio-Cardaminetalia*. Лише задерновані мезофітні лучні оселища IX і X належать до асоціації *Caricetum sempervirens* (союз *Seslerion tatrae*). У безпосередньому сусідстві з *Pedicularis oederi* найчастіше трапляються *Ligusticum mutellina*, *Swertia punctata* і *Carex sempervirens*.

Природоохоронні проблеми. Основним фактором, що негативно впливає на альпійські оселища (III—X), є випасання. Воно неперіодично відбувається в цьому районі, хоча він включений до буферних зон Карпатського біосферного заповідника (південно-західна частина Чорногірського хребта) і Карпатського національного природного парку (північно-східна частина хребта). Було помічено, що випасання і пов'язане з ним вигопування спричиняють пошкодження квітконосів *Pedicularis oederi*. Це призводить до зниження насінної продуктивності і протидіє природному самовідновленню популяцій.

Але навіть на не порушених ділянках відзначено істотну різницю між чисельністю квітучих пагонів у липні і чисельністю розвинених генеративних пагонів із сформованим насінням у серпні (табл. 1). Значна частина квітконосів відмирає невдовзі після цвітіння, що може бути наслідком впливу низьких температур. Наприклад, у 1997 р. в оселищах I, V, IX і X насіння розвинулось лише приблизно на шістьдесяті відсотках генеративних пагонів.

Нестача сформованого насіння може призводити до серйозної загрози існуванню виду у найменш чисельних приджерельних субпопуляціях (III—VIII) через негативний вплив на їх самовідтворення. Повна відсутність урожаю насіння, яка в окремі роки трапляється в малих оселищах, може бути спричинена: 1) від-

сутністю генеративних особин; 2) пошкодженням квітконосів внаслідок випасання чи вигопування; 3) відмиранням квітконосів після цвітіння через вплив несприятливих екологічних факторів. Коли у якомусь оселищі обсіменіння не трапляється два-три роки поспіль, то даній субпопуляції загрожує вимирання.

Біля вершини г. Бребенескул є чимало приджерельних ділянок, придатних для *Pedicularis oederi*, але зараз вид трапляється лише на шести з них (оселища III—VIII). Ймовірно, раніше він тут був більш поширеним, бо наприкінці XIX ст. Г. Запалович вказував, що *P. oederi* вид був „досить рясним на хребті біля г. Бребенескул“ [20:267]. Цілком очевидно, що зараз це не відповідає дійсності, а отже чисельність виду істотно скоротилась за останнє століття. Зникла також субпопуляція, яка за даними того ж автора знаходилась у верхньому карі урочища Кізі Улоги.

Однак найістотніші втрати стосуються інших популяцій, віддалених від г. Бребенескул. Нам не вдалось знайти *P. oederi* на горах Іліп Іван, Петрос і Говерла, хоча на ці оселища із досить точним описом їх розташування вказує низка авторів [3, 9, 19] та наявні старі гербарні зразки. Найімовірніше, що *Pedicularis oederi* у цих місцях зник. Протягом тривалого часу зниклі оселища зазнавали інтенсивного випасання, що й могло послужити причиною вимирання виду.

Іншим фактором, що негативно впливає на стан *P. oederi* в Чорногорі, ймовірно, є природне вимирання. Всі оселища виду — як наявні, так і вимерлі — приурочені до підвищень Чорногірського хребта, яким властиві найнижчі температури. Мабуть, вони представляють лише залишки колишнього значно обширнішого ареалу, який об'єднував їх у давньому, більш холодному періоді.

Теперішній стан *Pedicularis oederi* у Чорногорі є загрозеним. Погане самовідновлення популяції може пояснюватись малою насінною продуктивністю. Наприклад, в 1997 р. у всіх досліджених оселищах урожай насіння становив лише близько 15 тисяч насінин. Загальна чисельність генеративних рослин із сформованим насінням налічувала близько 170 особин, що є критично низьким числом. Становище можна поліпшити, якщо у даному районі буде повністю припинено випасання. Це запобігатиме пошкодженню квітконосів.

У низці країн *P. oederi* охороняється. Він вважається вразливим — V (vulnerable) у Словаччині [16] і рідкісним — R (rare) у Болгарії [1]. Вид входить до Червоної книги України [8]. Згідно з критеріями, прийнятими МСОП [14], в Україні цей вид повинен належати до категорії зникаючих — En (endangered), оскільки в Чорногорі, яка є основним районом поширення *P. oederi* в Україні, він представлений єдиною нечисленною метопуляцією, що вочевидь вимирає. Всі існуючі чорногірські оселища розташовані в околицях г. Бребенескул. Найефективнішим засобом для забезпечення виживання виду було б включити прилеглий гірський масив до заповідних зон Карпатського біосферного заповідника і Карпатського національного природного парку, які межують у цьому районі. Це дозволить припинити безконтрольне випасання, яке негативно впливає на стан *Pedicularis oederi*. Такий захід був би обґрунтованим, оскільки в масиві г. Бребенескул зустрічаються й інші загрозені й рідкісні види, як-от *Gentiana lutea* L., *Ranunculus thora* L., *Callianthemum coriandrifolium* Reichenb., *Saxifraga aizoides* L., *Saussurea alpina* L., *Dryas octopetala* L. [2].

Література

1. Даков М. Червена книга РР Болгария. Растения. — София: Изд-во Българската Академия Науките, 1984. — 448 с.

2. Кобів Ю.Й., Нестерук Ю.Й. Унікальна популяція *Callianthemum coriandrifolium* Reichenb. (*Ranunculaceae*) у Чорногорі (Українські Карпати) // Укр. ботан. журн. — 1996. — 53(3). — С. 218—223.
3. Малиновський К.А. Рослинність високогір'я Українських Карпат. — К.: Наук. думка, 1980. — 280 с.
4. Работнов Т.А. Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений // Полевая геоботаника. — Т.2. — М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960. — С. 249—278.
5. Работнов Т.А. Определение возрастного состава популяций видов в сообществе // Полевая геоботаника. — Т. 3. — М.-Л.: Наука, 1964. — С. 132—145.
6. Серебряков Н.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. — М.: Советская наука, 1952. — 315 с.
7. Флора УРСР. — Т.9. — К.: Вид-во АН УРСР, 1960. — 651 с.
8. Червона книга України. Рослинний світ / Під ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонка. — К.: Українська енциклопедія, 1996. — 604 с.
9. Domin K. Annotationes ad florulam montis Pietroš in Rossia Subcarpatica // Spisy pfirod. fak. Karlovy Univ. — 1929. — 99. — S. 1—14.
10. Flora polska. — Т.10. — Kraków: Państw. Wyd-wo Naukowe, 1963. — 401 s.
11. Flora Republicii Populare Romîne. — V.7. București: Editura Academiei Republicii Populare Romîne, 1960. — 650 p.
12. Flóra Slovenska. — Т.5(2). — Bratislava: Veda, 1997. — 620 s.
13. Harper J.L. Population biology of plants. — New York-London: Academic Press, 1977. — 592 p.
14. IUCN Red List Categories. — Gland: IUCN, 1994. — 21 p.
15. Kobiv Y. Need for inventory of populations of threatened plant species in the Chornohora // Proceedings of the International Scientific-practical Conference. — Rakhiv: Carpathian Biosphere Reserve, 1997. — p. 91—93.
16. Marhold K., Hnidiák F. Zoznam nižších a vyšších rastlín Slovenska. — Bratislava: Veda, 1998. — 687 s.
17. Meusel H., Jäger E., Rauschert S., Weinert E. Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. — B. 2. — Jena: G. Fischer Verlag, 1978. — 418 s.
18. Pawłowska S. 1977. Charakterystyka statystyczna i elementy flory polskiej // Szata roślinna Polski. T.1. — Warszawa: Państw. Wyd-wo Naukowe, 1977. — S. 237—269.
19. Raciborski M. Rośliny polskie // Kosmos. — 1911. — 36. — S. 995—1062.
20. Zapalowiec H. 1889. Roślinna szata gór Pokucko-Marmaroskich // Spraw. Kom. Fizyogr. — 24. — S. 1—390.

УДК:581.526:581.5

Р.І. Дмитрах

Інститут екології Карпат НАН України

ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНИЙ ПОЛІМОРФІЗМ ВИДІВ РІЗНОСТАТЕВИХ РОСЛИН

Вивчено основні внутрішньопопуляційні показники різностатевих видів, які пов'язані з морфологічними, статевими, фенетичними, просторовими та іншими відмінностями. Встановлено, що визначальними факторами впливу на формування внутрішньопопуляційних ознак є еколого-ценотичні, фенологічні, просторово-ізоляційні та антропогенні чинники.

Intrapopulation polymorphism of heterosexual species

The main intrapopulation parameters of heterosexual species have been studied. They are connected with sexual morphophysiological, genetical, spatial and other differences. It was found out that the most important criteria of influence on the development of intrapopulation characters are ecological, coenotic, phenological, spatial, isolation and anthropogenic factors.

Однією з важливих проблем у вивченні природних популяцій є розкриття особливостей та специфіки їх внутрішньої різноманітності, а також механізмів, які забезпечують адаптаційні потенції видів до мінливих умов навколишнього середовища.

Внутрішньопопуляційний поліморфізм відображає існування в межах однієї популяції певного виду різних форм як за кількісними, так і якісними ознаками, а також їх диференціацію за еколого-генетичними різницями [4]. Існування популяцій у конкретних умовах місцезростання дає можливість виявити їх структурно-функціональні особливості і взаємовідносини з оточуючим середовищем. На сьогоднішній день неперечним є той факт, що навіть сусідні популяції можуть істотно різнитися між собою і, навіть у особин, які розмножуються вегетативним шляхом, не може бути абсолютно ідентичних популяцій [1].

Внутрішньопопуляційна мінливість вивчається на різних рівнях організації організмів, але особливе значення надається генеративній сфері рослин, оскільки власне генеративні ознаки є діагностично важливими для характеристики виду. У цьому аспекті найменше вивченими є різностатеві види, генеративні структури яких розділені просторово-функціональними і часовими межами. Вважається, що роздільностатевість у видів підвищує генетичний ефект, робить їх значно життєздатнішими і генетично пластичнішими [10].

Об'єкти і методика досліджень. Серед різностатевих популяцій найбільшу увагу привертають дводомні (дієцичні) і частково дводомні (гінодієцичні) види. Дієцичні види (*Antennaria dioica* (L.) Gaerth., *Rhodiola rosea* L., *Rumex carpatensis* Zapal., *Valeriana simplicifolia* (Reichenb.) Kabath та ін.) характеризуються чітким розподілом статей за двома формами: чоловічою (андроецичною) і жіночою (гіноєцичною). Гінодієцичним видам (*Dianthus carpatensis* Zapal., *Thymus alpestris* Tausch, *Valeriana transsilvanica* Schur, *Valeriana tripteris* L. та ін.) властиве поєднання двостатевих (гермафродитних) і гіноєцичних форм. Особливістю останніх є редукція андроеця, повна стерилізація пилку, зменшення розмірів віночка. Враховуючи цю особливість, гінодієцію виділяють як особливий тип чоловічої стерильності [8]. У сферу досліджень внутрішньої різноманітності популяцій включені види, які належать до типів з різною статеву структурою і поширені у різних частинах Карпат і Прикарпаття.

Вивчення основних популяційних показників у різностатевих видів та характеру їх мінливості проведено як на індивідуальному, так і на груповому рівнях. Основна увага приділялась виявленню ознак, які пов'язані з морфологічними, фенетичними, статевими, просторовими та іншими змінами, а також співставленню цих мінливостей в різних групах рослин та популяціях за окремими комплексами ознак.

Внутрішньопопуляційну мінливість визначали шляхом морфометричних досліджень репрезентативного відбору у кожній популяції 50 генеративних