
ЕКОЛОГІЧНА БОТАНІКА

УДК 581.584 + 581.55

Й. В. Царик, В. Г. Кияк¹

МЕТАПОПУЛЯЦІЙНА СТРУКТУРА ВИДІВ РОСЛИН ВИСОКОГІР'Я КАРПАТ

Львівський національний університет ім. І. Франка
¹Інститут екології Карпат НАН України

Розглянуто теоретичні аспекти метапопуляційної організації видів рослин. За результатами 20-річних досліджень структури видів рослин високогір'я Карпат для деяких із них показана метапопуляційна організація.

Ключові слова: метапопуляція, рослини, високогір'я, Карпати.

Y. V. Tsaryk, V. G. Kyiak¹

Lviv National University named after Ivan Franko
¹Institute of Ecology of Carpathians of NAS of Ukraine

METAPOPULATION STRUCTURE OF PLANTS IN HIGH-MOUNTAINOUS TERRITORIES OF THE CARPATHIANS

Theoretical aspects of metapopulation structure of plant species are discussed. In accordance with 20-years investigations of the structure of plant species growing in high-mountainous territories of Carpathians, metapopulation organization for some of them is shown.

Keywords: metapopulation, plants, high-mountainous, Carpathians.

Збереження, раціональна експлуатація й відтворення видів рослин і тварин у мінливих умовах середовища можуть бути лише тоді ефективними, якщо відома їх популяційна структура та особливості функціонування.

Залежно від своїх біологічних властивостей та специфіки середовища місцезростань той чи інший вид може бути сформований із популяцій різних просторових та вікових типів. За просторовим типом популяції можуть бути континуальні (великі за площею оселищ і чисельністю особин) та ізольовані (малі за площею та чисельністю особин). У свою чергу, ізольовані популяції можна розділити на локальні і стрічкові (Малиновський, Царик, 1993). За віковим складом популяції діляться на молоді, зрілі й старі.

Види, які сформовані з континуальних популяцій, менш вразливі до дії екзогенних чинників. Основним фактором загрози існування таких видів є антропогенна фрагментація (розділення) їх популяцій.

Більшу тривогу щодо майбутнього існування викликають види, які сформовані з ізольованих популяцій. Загроза існуванню таких видів пов'язана з демографічними, генетичними, середовищними та антропічними факторами. Збереження ізольованих популяцій тісно пов'язане з проблемою існування «мінімальних життєздатних популяцій», що забезпечується специфічною для кожного виду ефективною чисельністю, тобто числом особин, які беруть участь у репродукції, та мінімальною динамічною площею. Зменшення цих величин призводить до вимирання популяції. Так само вразливі до дії різних чинників молоді та старі популяції.

© Царик Й. В., Кияк В. Г., 2005

Останнім часом екологи значну увагу почали приділяти видам, для яких притаманна метапопуляційна організація і в функціонуванні яких є ще багато невідомого.

Слід указати, що концепція метапопуляційної організації видів у вітчизняній популяційній біології майже не розглядається. У той же час в англійських популяційних публікаціях метапопуляційної організації тварин і рослин приділяється значна увага (Hanski, 1999).

Метою нашої публікації є привернути увагу дослідників до проблеми метапопуляційної організації видів рослин і подати деякі результати власних натурних досліджень, отриманих у високогір'ї Українських Карпат протягом останніх 20 років.

Термін «метапопуляція» в популяційну біологію запровадив Р. Левінс (Levins, 1970). Згідно з розумінням Р. Левінса, «метапопуляція» – це популяція популяцій. У подальшому метапопуляцію почали розглядати як сукупність багатьох не цілком ізольованих популяцій одного виду. М. Райх і Ф. Грімм (Reich, Grimm, 1996) дають розширене визначення поняття: метапопуляція – це (регіональна) популяція (локальних) популяцій, яка характеризується такими ознаками:

- 1) локальні популяції мають свою динаміку, тобто кожна з них відмежована від інших локальних популяцій;
- 2) щонайменше кілька локальних популяцій є настільки малими, що рано чи пізно треба рахуватися з їх відмиранням;
- 3) локальні популяції обмінюються між собою особинами;
- 4) відмерлі популяції потенційно можуть відновлюватися внаслідок банків насіння, а нові місця – заселятися.

На нашу думку, задля того щоб уникнути неоднозначного трактування терміну «локальна популяція», для означення складових метапопуляції краще вживати термін «часткова популяція». Адже в українській термінології в галузі популяційної біології та екології термін «локальна популяція» – усталене поняття, яке є синонімом ізольованої популяції (Злобін, 1998) або, якщо детальніше, то це категорія просторового типу ізольованих популяцій, які чітко відмежовані одна від одної і збереглися на окремих вершинах гір, виходах скель, болотах тощо (Малиновський, Царик, 1993). Крім того, у терміні «часткова популяція» закладається зміст неповної ізольованості, що є необхідною умовою складових частин метапопуляції.

Вважаємо за доцільне розглянути також досить поширене трактування метапопуляції як сукупності субпопуляцій, котрі хоч ізольовані географічно, проте взаємопов'язані потоком генів, процесами відмирання і реколонізацією (Алтухов, 2003; Hanski, 1999; Falińska, 2002). Як буде показано нижче, ознака географічної ізоляції не завжди є обов'язкова, адже ізоляція може бути також фенологічною, яка в гірських умовах зумовлена нерівномірним сезонним розвитком видів на ділянках з різною тривалістю залягання снігу (Малиновський та ін., 1998) або на різних гіпсометричних рівнях (Петрова, Санников, 2001). Поряд з тим постає питання: а чим тоді відрізняється така «метапопуляція» від континуальної популяції? Адже до складу багатьох континуальних популяцій, наприклад *Rhododendron myrtifolium*, *Pinus mugo*, *Juncus trifidus* тощо, входять субпопуляції, які ізольовані між собою великими відстанями і обмін генетичною інформацією між якими здійснюється через проміжні субпопуляції естафетно або завдяки часовим різницям фенофаз між субпопуляціями, і тоді потік генів між ними відбувається завдяки їх частковій трансгресії (Малиновський та ін., 1998). Тому, повертаючись ще раз до терміну «метапопуляція», вважаємо, що метапопуляція – це система часткових популяцій.

На практиці можуть виникати труднощі у встановленні наявності ознак, притаманних метапопуляціям, тому розглянемо їх детальніше.

1. Розмежованість часткових популяцій. Ця ознака зумовлена передусім розташуванням місцезростань часткових популяцій, які повинні мати острівну структуру. Проте розмежованість не повинна призводити до їх ізоляції. Повинен відбуватися незначний обмін особинами (діаспорами) між частковими популяціями.

Обмін не може бути дуже істотним, бо тоді мова йтиме про просторову гетерогенну популяцію, а не про метапопуляцію (Hanski, Gilpin, 1991).

2. Відмирання або загроза відмирання часткових популяцій. У випадку якщо жодній частковій популяції не загрожує відмирання, немає сенсу вести мову про метапопуляцію (Reich, Grimm, 1995).

3. Обмін особинами. Якщо між частковими популяціями немає обміну особинами, то мова йде не про метапопуляцію (і часткові популяції), а про групу ізольованих окремих популяцій. У цьому випадку відсутній процес повторного заселення ділянок, які опустіли чи заново утворилися.

4. Повторне заселення і колонізація. Наступною умовою метапопуляційної структури є наявність потоку особин, які підтримують виживання **загрожених** часткових популяцій, або наявність потенційних особин-колонізаторів, які здатні засновувати популяції в нових місцях або відновлювати їх на місці відмерлих.

Необхідно відзначити методичну складність визначення часткової ізольованості на практиці, адже для видів різних життєвих форм властиві різні відстані поширення діаспор. Крім того, границі популяції часто є динамічні, а їх устанавлення – проблематичним. Відстані, на які поширюються діаспори, залежать також від багатьох інших чинників біотичного й абіотичного характеру: величини популяцій, їх чисельності і площі оселищ, особливостей генеративного і вегетативного розмноження, дії різноманітних факторів середовища та антропогенного впливу, які можуть сприяти поширенню діаспор або, навпаки, бути бар'єрами на їх шляху. Окремо необхідно враховувати біологічну здатність окремих видів до освоєння нових або звільнених площ і наявність місць, придатних для цього в радіусі, досяжному для поширення діаспор, а також здатність до формування банку насіння.

Важливою ознакою метапопуляції є автономність динаміки часткових популяцій. Адже за умови однакових їх реакцій на дію факторів середовища на всій площі місцезнаходження метапопуляції (наприклад, в екстремальних умовах росту) може розпочатися спряжене відмирання часткових популяцій, що може скласти загрозу для виживання метапопуляції загалом (Harrison, Quin, 1989; Gilpin, 1990; Lahaye et al., 1994; Frank et al., 1994). На нашу думку, у природних умовах рідко можна спостерігати синхронізацію динаміки часткових популяцій. Натомість антропогенні чинники – випасання, заготівля, збирання, які мають інтенсивний і регулярний характер, можуть призводити до елімінації як часткових популяцій, так і метапопуляцій взагалі, як, наприклад, знищення *Pinus mugo*, *Rhododendron myrtifolium* та багатьох видів трав на великих площах високогір'я Карпат унаслідок інтенсивного пасторального використання площ.

За розмірами зайнятої частковими популяціями площі можна виділити два типові варіанти просторової структури метапопуляцій: перший – часткові популяції порівнювальної величини, другий – метапопуляція складається з великої «материкової» і малих «острівних» популяцій (рис. 1)

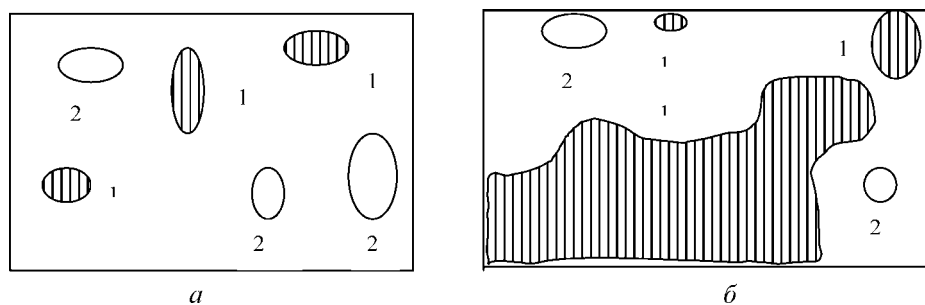


Рис. 1. Просторова структура метапопуляцій:

a – приклад розподілу, коли часткові популяції порівнювальної величини; *б* – коли метапопуляція складається з великої «материкової» і малих «острівних» популяцій; 1 – існуючі часткові популяції; 2 – відмерлі або популяції, яким загрожує відмирання

У високогір'ї найбільш поширеним є такий просторовий тип метапопуляцій, коли на одному гісометричному рівні, екологічні умови якого є сприятливіші, розташовані великі «материкові популяції», а на сусідніх рівнях, де умови більш віддалені від оптимуму, — малі «острівні». Прикладами таких просторових типів є метапопуляції видів *Campanula serrata*, *Pinus mugo*, *Sesleria coeruleans*, *Rhododendron myrtifolium*, *Juncus trifidus*, *Carex curvula* тощо (рис. 2).

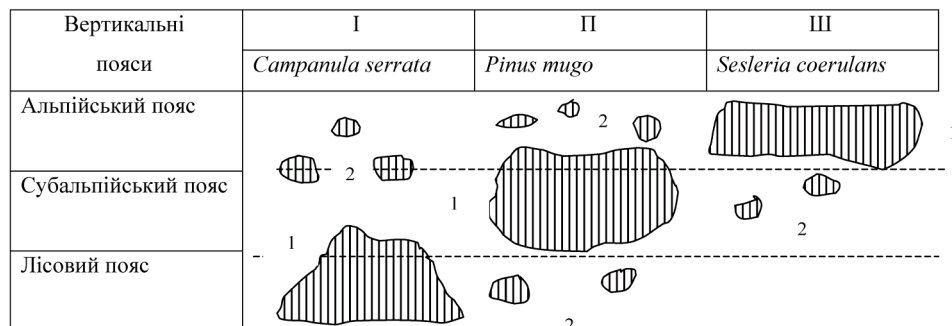


Рис. 2. Типи просторового розташування «материкових» та «острівних» популяцій у високогір'ї Карпат (у діапазоні умов від екстремальних до оптимальних): I — «знизу вгору»; II — проміжний тип; III — «зверху вниз»; 1 — «материкові» популяції; 2 — «острівні» популяції

Інший тип просторової організації метапопуляцій на площі можна виділити на основі зміни умов в оселищах часткових популяцій в діапазоні від сприятливих на значній площі до мінімально достатніх на малих площах (рис. 3).

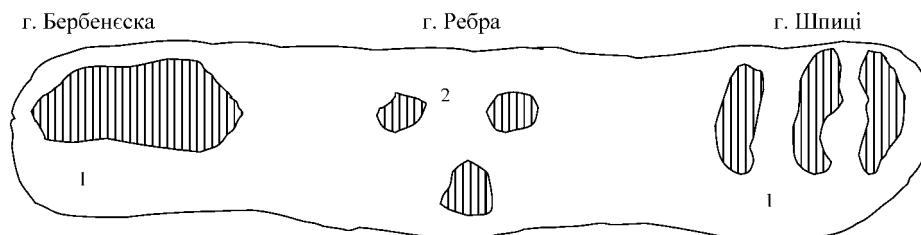


Рис. 3. Тип просторового розташування часткових популяцій метапопуляції *Saxifraga paniculata* в діапазоні умов оселищ від сприятливих на значних площах (1) до мінімально достатніх на малих площах (2)

Такий розподіл характерний переважно для стенотопних видів, наприклад петрофільних *Ranunculus thora*, *Saxifraga paniculata* та ін.

Метапопуляції можуть формуватися також на невеликих просторових ділянках. Такий варіант характерний, зокрема, на площах з різною тривалістю залягання снігу. У таких випадках часткова ізоляція зумовлюється різними термінами цвітіння генеративних особин у часткових популяціях на ділянках з глибоким снігом.

Даний розподіл особливо характерний для хіонофілів — *Soldanella hungarica*, *Ligusticum mutellina*, *Luzula spadicea* тощо. У високогір'ї Карпат, зокрема в районах Чорногори і Свидовця, нами виявлені альпійські і субнівальні ділянки, на яких тривалість залягання снігу варіює від 7 до 33 місяців. На таких площах, очевидно, відбувається періодичне відмирання й поновлення часткових популяцій (рис. 4)

Метапопуляції видів у високогір'ї можуть бути сформовані з часткових популяцій, різних за розмірами, різної життєвості й життєздатності. Прикладом може бути метапопуляція *Ranunculus thora* на ділянці Чорногори — від схилу за оз. Несамовитим до г. Туркул (рис. 5).

Найбільш типова метапопуляційна структура властива видам, які поширені вздовж потоків і річок: *Chrysosplenium alpinum*, *Angelica archangelica*, *Ranunculus carpaticus*, видам роду *Petasites* та ін. Завдяки періодичному руйнуванню паводками часткових популяцій і одночасно створенню умов для їх заселення в нових (або й тих самих) місцях забезпечується динамічна конструкція метапопуляції (рис. 6).

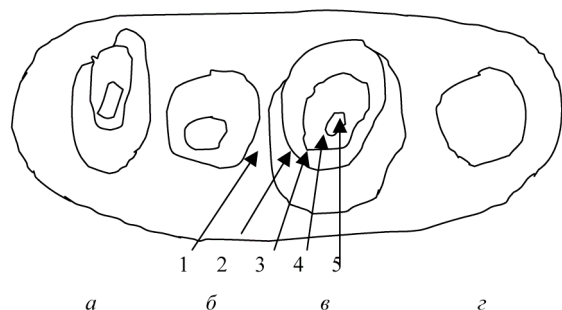


Рис. 4. Тип просторової організації метапопуляцій *Soldanella hungarica* з частковою ритмологічною ізоляцією складових (а, б, в, з) за умов різної глибини снігу: 1–5 – тривалість залягання снігу від 7 до 33 місяців (г. Бербенеска)

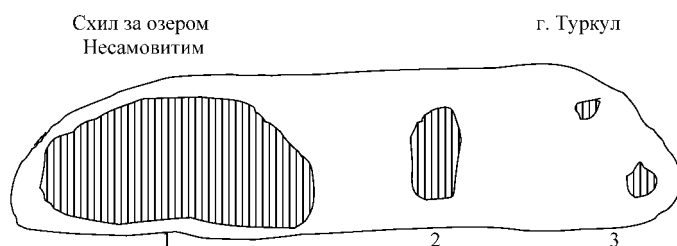


Рис. 5. Тип метапопуляцій, які складаються з часткових популяцій різної життєздатності: 1 – велика життєздатна часткова популяція; 2 – мала життєздатна часткова популяція; 3 – малі часткові популяції низької життєвості й життєздатності

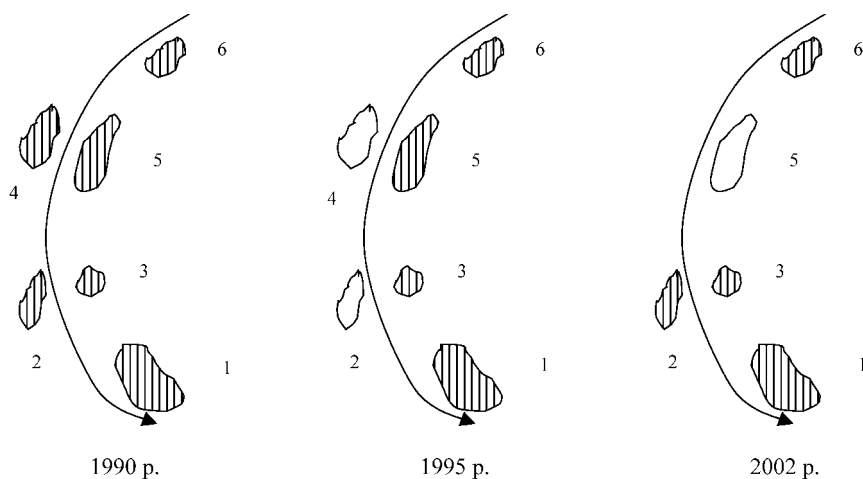


Рис. 6. Динаміка метапопуляції виду, поширеного вздовж потоку: 1–7 – часткові популяції *Chrysosplenium alpinum* (потік Орендарчик у Чорногорі), заштриховані ділянки – наявні часткові популяції; незаштриховані – відмерлі часткові популяції

Наведені вище схеми організації метапопуляцій мають місце в природних умовах (без суттєвого антропогенного впливу). Під час впливу антропогенних чинників можна виділити ще один досить типовий варіант метапопуляційної структури й динаміки (рис. 7).

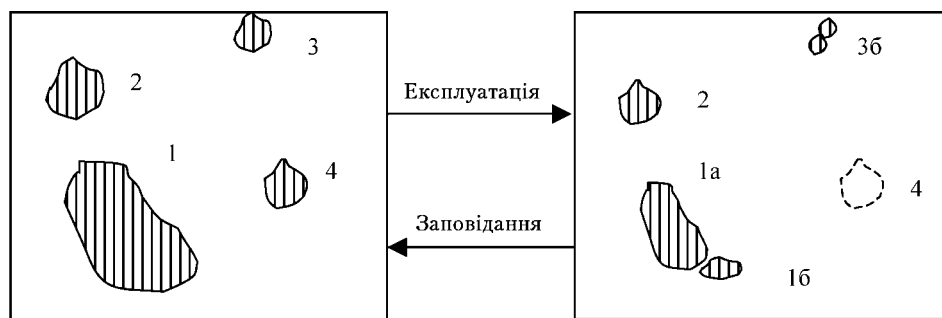


Рис. 7. Схема динаміки метапопуляцій у випадку експлуатації або заповідання

Унаслідок інтенсивного випасу, заготівлі чи збирання рослин, косіння, вирубування дерев, рекреації тощо відбуваються процеси інсуляризації часткових популяцій, порушення зв'язків між ними, зниження їх життєвості та відмирання (Царик, 1997). І навпаки, внаслідок заповідання сукцесивні зміни проходять у зворотному напрямку і стають демутаційними. На рис. 7 зображені типові зміни метапопуляцій видів *Ranunculus thora*, *Rhodiola rosea*, *Pinus mugo* під впливом антропогенних чинників і після призупинення їх дії.

Задля збереження метапопуляції в умовах антропогенного впливу важливо, щоб не була перейдена межа, за котрою контакт між частковими популяціями буде втрачений. Очевидно, в ідеальному випадку відстань між інсуляризованими популяціями повинна бути не більшою від відстані поширення діаспор.

Метапопуляційна структура видів рослин є достатньо вразлива до дії екзогенних чинників. Адже зв'язки між частковими популяціями досягаються завдяки гранично малим кількостям особин чи діаспор, які поширюються на максимально великі відстані. Тому ці зв'язки з різних причин можуть бути досить легко порушені.

Антропогенні порушення місцезростань можуть призводити до розбалансовування стійкості метапопуляції. Особливо вразливими є метапопуляції, які складаються переважно з малих популяцій, котрі найменше толерантні до дії різноманітних стохастичних факторів середовища та антропогенного впливу. Найвразливішою ланкою метапопуляційної конструкції є умова незначного обміну особинами між частковими популяціями. Так, випасання, косіння, збір лікарських або декоративних видів рослин, рекреація через незначний проміжок часу призводять до істотних змін щільності і просторової структури популяцій, їх інсуляризації й порушення контактів між ними. У деяких видів, наприклад *Campanula serrata*, *Arnica montana*, такі процеси відбуваються внаслідок припинення використання площ (заповідання).

Важливою передумовою стабільності метапопуляцій є величина площ їх місцезростань. На великих площах завдяки значній кількості часткових популяцій досягається висока стабільність метапопуляцій (Воєг, 1981). Крім того, важливим фактором стабільності є різноманітність факторів середовища в різних оселищах часткових популяцій. Чим вища внутрішньопопуляційна різноманітність, тим вища життєздатність популяцій, тим вони є стабільніші (Царик та ін., 2001; Кияк, 2002). Завдяки високому різноманіттю часткових популяцій життєздатність метапопуляцій забезпечується навіть за низької чисельності особин. Тому широкий діапазон факторів середовища місцезростань, зумовлюючи високе різноманіття часткових популяцій, спричиняє в результаті вищу стабільність метапопуляцій. Постає питання, що є більш важливим для існування метапопуляцій: наявність невеликого числа

часткових популяцій, які ростуть на великих площах, чи велика кількість часткових популяцій на малих площах? Це питання необхідно вирішувати залежно від конкретного випадку. Загалом, у малопорушених умовах слід надавати перевагу більшим площам, а в сильноокультурених ландшафтах – численності дрібних площ.

Під час планування природоохоронних заходів щодо збереження метапопуляцій основною умовою є збереження зв'язків між оселищами (Dieterich, 1995).

Слід указати, що вивчення у природних умовах структури метапопуляцій є проблематичним з багатьох причин. По-перше, пізнання зв'язків між частковими популяціями є важким методично і малодоказовим (Falińska, 1999; Falińska, 2002). Зокрема, багато труднощів пов'язано з необхідністю дотримання у метапопуляційній моделі одночасно декількох умов, про які йшла мова на початку статті. Доведення того, що ми маємо справу з метапопуляцією, потребує багаторічних досліджень, бо доказовою має бути реколонізація відмерлих структур та автономність динаміки часткових популяцій. Дуже хисткою є межа між просторовою структурою метапопуляції, континуальної популяції і низкою ізольованих популяцій. Метапопуляційна конструкція розташована посередині між цілісністю взаємозв'язків субпопуляцій всередині континуальної популяції і відсутністю їх між окремими ізольованими популяціями (рис. 8).

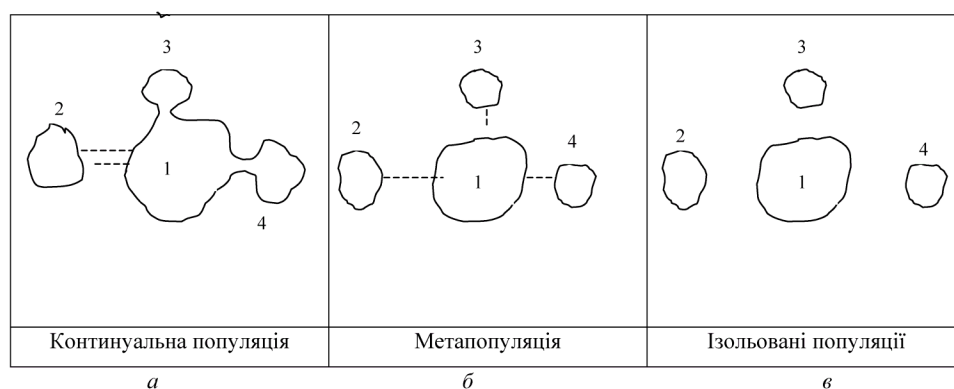


Рис. 8. Типи популяцій: *a* – у континуальній популяції наявні істотні зв'язки між субпопуляціями 1–4; *б* – у метапопуляції наявний частковий контакт між частковими популяціями 1–4; *в* – між ізольованими популяціями 1–4 зв'язки відсутні

Можна думати, що найбільш яскраво метапопуляційна організація видів проявляється під час дигресивних або демутаційних сукцесій і тому метапопуляційна фаза в історії багатьох видів є короткочасною. Для клімаксових умов, очевидно, метапопуляційна структура видів не так характерна і є скоріше виняток, ніж правило.

Від існування метапопуляційної фази часто залежить те, чи дана система часткових популяцій збережеться в майбутньому в конкретному оселищі, чи вона перейде в стадію розвитку малих ізольованих популяцій, яким загрожує відмирання (Primack, 1995).

Підсумовуючи, можемо констатувати, що концепція метапопуляційної організації є вкрай необхідною для розробки ефективних способів збереження видів та «конструювання» умов, необхідних для підтримання високого рівня їх життєздатності.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

- Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях: Учеб. пособие. – 3-е изд., перераб. и доп. / Отв. ред. Л. А. Животовский. – М.: ИКУ «Академкнига», 2003. – 431 с.
 Злобин Ю. А. Основы экологии. – К.: Лібра, 1998. – 248 с.

- Кияк В. Г. Особливості структури й життєздатності малих популяцій рідкісних та ендемічних видів рослин високогір'я Карпат // Вісник Львів. ун-ту. Серія біол. – 2002. – Вип. 29. – С. 93-101.
- Малиновський К. А., Царик Й. В. Роль популяційної екології в ботанічному ресурсознавстві // Укр. ботан. журн. – 1993. – Т. 50, № 5. – С. 5-12.
- Малиновський К. А., Царик Й. В., Жиляев Г. Г., Дмитрах Р. І. Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат. – К.: Наук. думка, 1998. – 176 с.
- Петрова И. В., Санников С. Н. Изоляция и фенотипическая дифференциация равнинных и горных популяций сосны обыкновенной в Северной Евразии // Экологические исследования в лесных экосистемах: Сб. науч. тр. – Екатеринбург: УрОРАН, 2001. – С. 4-72.
- Царик Й. В. Інсуляризація популяцій рослин та деякі її наслідки // Укр. ботан. журн. – 1997. – Т. 54, № 4. – С. 323-327.
- Царик Й., Кияк В., Кобів Ю., Дмитрах Р. Внутрішньопопуляційна мінливість як основа адаптації до умов зростання рідкісних, реліктових та ендемічних видів рослин Карпат // Праці наук. тов-ва ім. Шевченка. – Л.: НТШ, 2001. – Т. 7. – С. 188-197.
- Boer P. J. On the survival of populations in a heterogeneous and variable environment // *Oecologia*. – 1981. – Vol 50. – P. 39-53.
- Dieterich M. Variabilität von Lebenszyklen und Metapopulationsstruktur – Überlebensstrategien von Arten in einer dynamischen Umwelt // *Akad. Naturzch. Landschaftspl.* – 1995. – Vol. 3/95. – S. 9-15.
- Falińska K. *Ekologia roślin*. – Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWW, 1999. – 453 s.
- Falińska K. *Przewodnik do badań biologii populacji roślin*. – Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWW, 2002. – 347 s.
- Frank K., Drechsler M., Wissel C. Überleben in fragmentierten Lebensräumen — Stochastische Modelle zu Metapopulationen // *Z. Ökologie u. Naturschutz*. – 1994. – № 3. – S. 167-178.
- Gilpin M.E. Extinction of finite metapopulations in correlated environments / B. Shorrocks, J.R. Swingland // *Living in a patchy environment*. – Oxford: Univer. Press, 1990. – P. 177-186.
- Hanski J. *Metapopulation Ecology*. – Oxford: Univer. Press, 1999. – 313 p.
- Hanski J., Gilpin M. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain // *Biol. J. Linn. Soc.* – 1991. – № 42. – P. 3-16.
- Harrison S., Qinn J. Correlated environments and the persistence of metapopulations // *Oikos*. – 1989. – № 56. – P. 293-298.
- Lahaye W. S., Gutierrez R. J., Akcakaya H. R. Spotted owl metapopulation dynamics in Southern California / *J. Anim. Ecol.* – 1994. – Vol. 63. – P. 775-785.
- Levins R. Extinction / M. Gestenhaber // *Some mathematical problems in biology*. – American Mathematical Society. – 1970. – P. 77-107.
- Primack R. *Naturschutzbiologie*. – Heidelberg; Berlin; Oxford: Spektrum: Akad. Verl. – 1995. – 243 s.
- Reich M., Grimm V. Das Metapopulationskonzept in Ökologie und Naturschutz: Eine kritische Bestandsaufnahme // *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz*. – 1996. – № 5. – S. 123-139.

Надійшла до редколегії 31.01.04