

**МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
СУМСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ АГРАРНИЙ УНІВЕРСИТЕТ**

Кваліфікаційна наукова праця
на правах рукопису

АРТЕМЕНКО ДЕНИС ВІКТОРОВИЧ

УДК 581.9:574.3 (477.44)

ДИСЕРТАЦІЯ

**СТАН І ДИНАМІКА ПОПУЛЯЦІЙ РІДКІСНИХ ВИДІВ РОСЛИН
ДЕСНЯНСЬКОГО БІОСФЕРНОГО РЕЗЕРВАТУ**

Спеціальність 101 – Екологія
(10 – Природничі науки)

Подається на здобуття наукового ступеня доктора філософії в галузі екології.

Дисертація містить результати власних досліджень.

Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на

відповідне джерело.



Д.В. Артеменко

Науковий керівник: Клименко Ганна Олександрівна, кандидат біологічних наук, доцент

Суми – 2026

АНОТАЦІЯ

Артеменко Д.В. Стан і динаміка популяцій рідкісних видів рослин Деснянського біосферного резервату. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора філософії в галузі екології, зі спеціальності: 101 – Екологія. – Сумський національний аграрний університет, м. Суми, 2026.

В умовах посилення глобальних екологічних змін, що супроводжуються трансформацією природних екосистем, фрагментацією середовищ існування, кліматичними зрушеннями та зростанням антропогенного навантаження, проблема збереження біорізноманіття набуває особливої актуальності. Найбільш уразливими компонентами флори є рідкісні види рослин, існування яких пов'язане з обмеженими ареалами, невеликою чисельністю популяцій і високою залежністю від умов середовища. Одним із ключових осередків збереження раритетного фіторізноманіття Українського Полісся є Деснянський біосферний резерват, природні комплекси якого зазнають впливу природних, антропогенних і воєнно зумовлених чинників, що ускладнює збереження рідкісних видів рослин.

У дисертаційній роботі наведено результати комплексного популяційного аналізу *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó, *Lilium martagon* L. та *Pulsatilla patens* (L.) Mill., виконаного в межах Деснянського біосферного резервату. Дослідження ґрунтується на інтегрованому використанні демографічного, морфометричного, онтогенетичного та віталітетного аналізів у поєднанні з довготривалим популяційним моніторингом. Це дозволило оцінити сучасний стан популяцій, виявити закономірності їх функціонування, встановити особливості реалізації життєвих стратегій,

простежити довготривалі зміни популяційних параметрів і обґрунтувати наукові засади їх ефективного збереження.

Встановлено еколого-ценотичну приуроченість, просторову організацію та демографічні особливості популяцій *D. incarnata*, *L. martagon* і *P. patens* у різних типах оселищ Деснянського біосферного резервату. Для *D. incarnata* найсприятливіші умови сформувалися у лучно-болотних екотопах зі стабільним гідрологічним режимом, де площа популяційного поля досягала 3716 м², а щільність – 3,6 особ./м², тоді як сукцесійне заростання супроводжувалося їх різким скороченням. Для *L. martagon* визначальними чинниками є світловий режим і сукцесійний стан лісових фітоценозів: в екотонних умовах популяції характеризувалися найбільшою чисельністю та щільністю, тоді як у зімкнутих деревостанах спостерігалось скорочення площі й чисельності. Популяції *P. patens* виявили найвищу чутливість до змін умов середовища; після пожежі, спричиненої воєнними діями, у 2025 році під час польових обстежень на одній з дослідних ділянок рослини виду не зареєстровано, що потребує подальшого моніторингу для оцінювання можливостей відновлення популяції. Для всіх досліджуваних видів встановлено контагіозний тип просторової організації популяцій. Показано, що оптимальні умови їх функціонування забезпечуються збереженням відкритих або напіввідкритих екотопів, стабільного гідрологічного режиму та помірної ценотичної конкуренції.

Морфометричний аналіз популяцій *D. incarnata*, *L. martagon* і *P. patens*, виконаний із застосуванням неущкоджуючої морфометрії, виявив різний рівень їх морфологічної диференціації. Популяції *D. incarnata* характеризувалися відносною морфологічною вирівняністю, тоді як у *L. martagon* і *P. patens* встановлено статистично достовірні міжпопуляційні відмінності за вегетативними та генеративними ознаками. Рівень морфологічної інтеграції варіював у межах 28,9–86,1 % і відображав функціональний стан популяцій. Встановлено, що для *D. incarnata* характерна відносна стабільність морфометричних параметрів, тоді як у

L. martagon і *P. patens* адаптація до локальних умов реалізується переважно через зміни асиміляційного апарату та генеративної сфери, що підтверджує високу інформативність морфометричних показників для оцінювання стану популяцій.

Аналіз онтогенетичної структури популяцій показав, що їх сучасний стан визначається поєднанням біологічних особливостей видів і специфіки екологічних умов місцезростання. Для *D. incarnata* встановлено градієнт стану популяцій від інвазійного до регресивного типу, для *L. martagon* характерні повночленні онтогенетичні спектри з переважанням прегенеративних особин, тоді як популяції *P. patens* варіюють від прогресивних до критично порушених. Встановлено, що відкриті або напіввідкриті екотопи зі сприятливим світловим і гідрологічним режимом забезпечують підтримання стабільної онтогенетичної структури, тоді як посилення затінення, сукцесійні зміни й антропогенні порушення супроводжуються ослабленням відновлювальних процесів і переходом популяцій до регресивного стану. Комплексне використання онтогенетичних спектрів, індексів та Δ – ω -характеристики забезпечило об'єктивне оцінювання функціонального стану популяцій.

Віталітетний аналіз засвідчив суттєві міжвидові відмінності у життєздатності популяцій. Популяції *D. incarnata* і *L. martagon* переважно належать до процвітаючого типу, тоді як для *P. patens* встановлено повний градієнт станів – від процвітаючих до депресивних. Показано, що високі значення індексу якості не завжди супроводжуються ефективним природним поновленням, тому оцінювання життєздатності потребує комплексного врахування віталітетних, онтогенетичних і демографічних показників.

На основі узагальнення результатів обґрунтовано модель функціонування популяцій досліджуваних видів, відповідно до якої *D. incarnata* реалізує стрес-толерантно-рудеральну (S–R), *L. martagon* – стрес-толерантно-конкурентну (S–C), а *P. patens* – переважно стрес-толерантну (S) життєву стратегію. Встановлено, що життєві стратегії

визначають особливості популяційної динаміки, інтенсивність відновлення та стійкість видів до природних і антропогенних порушень.

Довготривалий популяційний моніторинг (понад 10 років) дозволив виявити стійкі напрями трансформації популяцій. Для *L. martagon* встановлено скорочення площі популяційного поля майже удвічі, зменшення щільності та різке послаблення природного поновлення (індекс відновлення – $77,8 \rightarrow 8,01$ %). У *P. patens* зафіксовано скорочення площі й щільності популяцій, зниження індексу відновлення ($67,6 \rightarrow 0,75$ %), перебудову онтогенетичної структури у напрямі старіння та втрату наземного прояву однієї з популяцій після пожежі. Показано, що довготривалий моніторинг є необхідною умовою об'єктивного оцінювання життєздатності популяцій і прогнозування їх подальшої динаміки.

На основі комплексного популяційного аналізу та довготривалого моніторингу розроблено диференційовані рекомендації щодо збереження популяцій *D. incarnata*, *L. martagon* і *P. patens*. Обґрунтовано необхідність збереження природного гідрологічного режиму місцезростань *D. incarnata*, підтримання оптимального світлового режиму для *L. martagon*, контролю сукцесійного заростання та післяпожежного моніторингу популяцій *P. patens*. Доведено доцільність удосконалення системи управління біосферними резерватами України, ефективність якої визначається не лише природоохоронним статусом території, а й функціонуванням дієвої системи довготривалого моніторингу, науково обґрунтованого планування природоохоронних заходів і використання результатів досліджень під час прийняття управлінських рішень. Запропоновані підходи можуть бути використані для вдосконалення управління територіями природно-заповідного фонду та гармонізації національної системи охорони біорізноманіття із сучасними європейськими принципами адаптивного управління.

Отримані результати розширюють сучасні уявлення про закономірності функціонування популяцій рідкісних видів рослин в умовах природних,

антропогенних та воєнно зумовлених трансформацій середовища, формують наукове підґрунтя для вдосконалення їх моніторингу, охорони та управління і можуть бути використані під час розроблення природоохоронних програм та стратегій збереження біорізноманіття.

Матеріали дисертаційної роботи використовуються у навчальному процесі кафедри екології та ботаніки Сумського національного аграрного університету при викладанні профільних дисциплін екологічного спрямування.

Результати роботи включені до «Літопису природи» Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» (2023–2025 рр., розділ «Рослинний світ»).

Ключові слова: природно-заповідний фонд, біосферний резерват, біорізноманіття, червонокнижні рослини, рідкісні та зникаючі види, морфометрія, вікова структура, індекс відновлення, рідкісні види рослин, комплексні популяційні дослідження, довгостроковий моніторинг, популяція, популяційний аналіз, популяційна структура, морфометричний аналіз, морфопараметри, моніторинг популяцій, віталітетна структура, онтогенетична структура, збереження біорізноманіття.

SUMMARY

Artemenko D.V. State and Dynamics of Populations of Rare Plant Species in the Desnianskyi Biosphere Reserve. – Qualifying scientific work submitted as a manuscript.

Dissertation submitted for the degree of Doctor of Philosophy in Ecology, specialty 101 Ecology. – Sumy National Agrarian University, Sumy, 2026.

Against the background of intensifying global environmental changes, including the transformation of natural ecosystems, habitat fragmentation, climate change, and increasing anthropogenic pressure, biodiversity conservation has become an issue of particular importance. Rare plant species represent the most vulnerable component of the flora because their persistence depends on restricted distribution ranges, small population sizes, and high sensitivity to environmental conditions. One of the principal centres for the conservation of rare phytodiversity in the Ukrainian Polissia is the Desnianskyi Biosphere Reserve, whose natural ecosystems are affected by natural, anthropogenic, and war-related factors, substantially complicating the conservation of rare plant species.

The dissertation presents the results of a comprehensive population analysis of *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó, *Lilium martagon* L., and *Pulsatilla patens* (L.) Mill. conducted within the Desnianskyi Biosphere Reserve. The study is based on the integrated application of demographic, morphometric, ontogenetic, and vitality analyses combined with long-term population monitoring. This approach made it possible to assess the current state of populations, identify patterns of their functioning, reveal species-specific life-history strategies, trace long-term changes in population parameters, and substantiate scientific principles for their effective conservation.

The ecological and coenotic affiliation, spatial organization, and demographic characteristics of populations of *D. incarnata*, *L. martagon*, and

P. patens were determined across different habitat types of the Desnianskyi Biosphere Reserve. The most favourable conditions for *D. incarnata* were recorded in wet meadow habitats with a stable hydrological regime, where the population area reached 3,716 m² and population density attained 3.6 individuals m⁻², whereas successional overgrowth resulted in a pronounced decline in these parameters. In *L. martagon*, population performance was primarily determined by the light regime and the successional stage of forest communities: ecotonal populations exhibited the highest abundance and density, whereas populations in closed forest stands showed a marked reduction in both population area and abundance. Populations of *P. patens* demonstrated the highest sensitivity to environmental changes. Following a wildfire caused by military activities, no plants of the species were recorded during field surveys at one of the study sites in 2025, indicating the need for continued monitoring to assess the prospects for population recovery. All studied species exhibited a clumped spatial distribution pattern. Optimal population performance was associated with open or semi-open habitats, a stable hydrological regime, and moderate coenotic competition.

Morphometric analysis of populations of *D. incarnata*, *L. martagon*, and *P. patens*, based on non-destructive morphometric methods, revealed different levels of morphological differentiation among the studied species. Populations of *D. incarnata* were characterized by relative morphological uniformity, whereas statistically significant interpopulation differences in both vegetative and generative traits were identified in *L. martagon* and *P. patens*. The level of morphological integration ranged from 28.9 to 86.1% and reflected the functional status of populations. *D. incarnata* exhibited relatively stable morphometric parameters, whereas adaptation of *L. martagon* and *P. patens* to local environmental conditions was primarily associated with variation in assimilatory and reproductive traits, confirming the high diagnostic value of morphometric characteristics for population assessment.

Analysis of the ontogenetic structure demonstrated that the current state of populations was determined by the interaction between species-specific biological

characteristics and local environmental conditions. Populations of *D. incarnata* formed a gradient ranging from invasive to regressive types, *L. martagon* was characterized by complete ontogenetic spectra with the predominance of pre-generative individuals, whereas populations of *P. patens* varied from progressive to critically disturbed. Open and semi-open habitats with favourable light and hydrological conditions were found to support stable ontogenetic structure, while increased shading, successional changes, and anthropogenic disturbance resulted in weakened regeneration and a shift of populations towards regressive development. The integrated use of ontogenetic spectra, population indices, and the $\Delta-\omega$ criterion enabled an objective assessment of the functional status of the studied populations.

Vitality analysis revealed pronounced interspecific differences in population viability. Populations of *D. incarnata* and *L. martagon* were predominantly classified as thriving, whereas *P. patens* exhibited the full range of vitality states, from thriving to depressive. High values of the population quality index were shown not always to correspond to effective natural regeneration, indicating that population viability should be assessed through the integrated consideration of vitality, ontogenetic, and demographic characteristics.

Based on the integrated analysis, a conceptual model of population functioning was developed, according to which *D. incarnata* exhibits a stress-tolerant–ruderal (S–R) strategy, *L. martagon* a stress-tolerant–competitive (S–C) strategy, and *P. patens* predominantly a stress-tolerant (S) strategy. These life-history strategies were found to determine species-specific patterns of population dynamics, regeneration intensity, and resistance to natural and anthropogenic disturbances.

Long-term population monitoring (over a period exceeding ten years) revealed persistent trends in population transformation. In *L. martagon*, the population area decreased almost twofold, accompanied by a decline in population density and a sharp reduction in natural regeneration (regeneration index: 77.8 → 8.01%). In *P. patens*, population area and density decreased, the regeneration index

declined markedly ($67.6 \rightarrow 0.75\%$), the ontogenetic structure shifted towards population ageing, and the aboveground manifestation of one population disappeared following a wildfire. The study demonstrated that long-term monitoring is an essential prerequisite for the objective assessment of population viability and reliable prediction of future population dynamics.

Based on the integrated population analysis and long-term monitoring, species-specific conservation recommendations were developed for populations of *D. incarnata*, *L. martagon*, and *P. patens*. The results substantiate the necessity of preserving the natural hydrological regime of *D. incarnata* habitats, maintaining optimal light conditions for *L. martagon*, controlling successional overgrowth, and implementing post-fire monitoring of *P. patens* populations. The study also demonstrates the need to improve the management system of biosphere reserves in Ukraine. Effective conservation depends not only on the protected status of a territory but also on the implementation of an efficient management framework integrating long-term ecological monitoring, science-based conservation planning, and the incorporation of research findings into management decision-making. The proposed approaches can be applied to improve the management of protected areas and to harmonize the national biodiversity conservation system with contemporary European principles of adaptive management.

The obtained results expand current knowledge of the patterns governing the functioning of rare plant populations under natural, anthropogenic, and war-related environmental transformations. They provide a scientific basis for improving population monitoring, conservation, and management and may serve as a foundation for the development of biodiversity conservation programmes and strategies.

The materials of the dissertation are used in the educational process of the Department of Ecology and Botany at Sumy National Agrarian University in teaching specialized ecological disciplines.

The results of the study have been included in the “Chronicle of Nature” of the Desniansko-Starohutskyi National Nature Park (2023–2025, section “Flora”).

Keywords: protected areas, biosphere reserve, biodiversity, Red Data Book plant species, rare and threatened plant species, morphometry, age structure, recovery index, comprehensive population studies, long-term monitoring, population, population analysis, population structure, morphometric analysis, morphometric parameters, population monitoring, vitality structure, ontogenetic structure, biodiversity conservation.

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті у наукових фахових виданнях України категорії «Б»:

1. **Артеменко Д.В.**, Клименко Г.О. Дослідження популяції *Lilium martagon* L. в урочищі «Радгоспний бір» біосферного резервату Деснянський. *Вісник Сумського національного аграрного університету. Серія: Агрономія і біологія*, 2025, 1(59), С. 8-13. DOI:10.32782/agrobio.2023.4.3
2. Клименко, Г. О., **Артеменко, Д. В.**, & Клименко, І. М. (2023). Оцінка стану популяцій рідкісних видів рослин *Circaea alpina* L. та *Lilium martagon* L. В НПП «Деснянсько-старогутський». *Вісник Сумського національного аграрного університету. Серія: Агрономія і біологія*, 54(4), 15-21. <https://doi.org/10.32782/agrobio.2023.4.3>
3. **Артеменко Д.В.**, Клименко Г.О. (2026). Динаміка та онтогенетична структура популяцій *Pulsatilla patens* у Деснянському біосферному резерваті. *Вісник Сумського національного аграрного університету. Серія Агрономія і біологія*, 1(63), 2026. С. 48-54. DOI: <https://doi.org/10.32782/agrobio.2026.1.5>

Наукові праці, опубліковані у виданнях, що індексуються у міжнародній наукометричній базі даних Web of Science:

4. Klymenko H., **Artemenko D.**, Klymenko I., Kovalenko N., Butenko S., Melnyk A., Horbas S., Tovstukha O. (2023). Criteria for evaluating the state of rare plant species populations. *Modern Phytomorphology*. 17: 98-106. DOI: 10.5281/zenodo.200121

Розділи монографії:

5. **Артеменко Д.В.**, Клименко Г.О. Особливості репродуктивних стратегій рідкісних видів рослин деснянського біосферного резервату (на прикладі *Lilium martagon* L. та *Pulsatilla patens* (L.). Mill.). *Scientific*

multidisciplinary monograph «Scientific research: current issues, achievements, and innovations in the modern world». International Center for Science and Social Transformation, 2026. P. 12-17.

Авторські свідоцтва та патенти

6. **Артеменко Д.В., Клименко Г.О.** *Свідоцтво про право власності на твір № 142075 від 28 січня 2026 року на наукову статтю «Дослідження популяції *Lilium martagon* L. в урочищі «Радгоспний бір» Біосферного резервату “Деснянський”».*

Тези наукових доповідей

1. **Артеменко Д.В., Клименко Г.О.** Рідкісні рослини у лісових фітоценозах. *Матеріали науково-практичної конференції викладачів, аспірантів та студентів Сумського НАУ (25-28 квітня 2023 року).* Суми, 2023. С. 15.
2. **Артеменко Д. В., Артеменко Д. Д., Клименко Г. О.** Оцінки впливу воєнних злочинів на території НПП "Деснянсько-Старогутський". *Матеріали всеукраїнської наукової конференції студентів та аспірантів, присвяченої міжнародному дню студента (14-16 травня 2024 року).* Суми, 2024. С. 29.
3. **Артеменко Д. В.** Оцінки стану популяції рідкісного виду *Pulsatilla patens* (L.) Mill. на території НПП «Деснянсько-Старогутський». *Матеріали Всеукраїнської наукової конференції студентів і аспірантів, присвяченої Міжнародному дню студента (18-22 листопада 2024 р.).* – Суми, 2024. – С. 55.
4. **Артеменко Д.В., Клименко І.М.** Морфометричний аналіз популяції рідкісного виду *Circaea alpina* L. в умовах НПП «Деснянсько-Старогутський». *Екологічні дослідження XXI ст.: проблематика та*

перспективи: збірник матеріалів Міжнародної конференції студентів та молодих вчених, (10 червня 2024 р.). Суми, 2024. С. 53-55.

5. **Артеменко Д.В.**, Клименко І.М., Клименко Г.О. Особливості охорони рідкісних видів рослин в умовах обмеженого доступу до природних територій: досвід національних парків та урбанізованих зон. *Матеріали НПК викладачів, аспірантів та студентів Сумського НАУ (14-18 квітня 2025 р.). м. Суми, 2025. С. 29.*
6. Клименко І.М., **Артеменко Д.В.** Вплив сучасних екологічних і воєнних факторів на рідкісні орхідні Сумської області (на прикладі *Dactylorhiza incarnata*). *Матеріали Всеукраїнської наукової конференції студентів та аспірантів, присвяченої Міжнародному дню студента (17-21 листопада 2025 р.). м. Суми, 2025. С. 56.*

ЗМІСТ

ВСТУП.....	17
РОЗДІЛ 1. ТЕОРЕТИКО-МЕТОДОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ДОСЛІДЖЕННЯ ПОПУЛЯЦІЙ РІДКІСНИХ ВИДІВ РОСЛИН.....	23
1.1. Рідкісні види рослин як об'єкт популяційно-екологічних досліджень.....	23
1.2. Особливості структури та динаміки популяцій рідкісних видів рослин	29
1.3. Чинники формування та трансформації популяцій рідкісних видів рослин у природних і антропогенно змінених умовах	36
РОЗДІЛ 2. ПРИРОДНІ УМОВИ РЕГІОНУ ДОСЛІДЖЕН	41
РОЗДІЛ 3. ОБ'ЄКТИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ	53
РОЗДІЛ 4. МОРФОМЕТРИЧНІ ПОКАЗНИКИ ТА СТРУКТУРНО- ФУНКЦІОНАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ ПОПУЛЯЦІЙ ДОСЛІДЖУВАНИХ ВИДІВ	71
4.1. Просторова організація та популяційно-ценотичні особливості популяцій	71
4.2. Морфометрична структура та рівень морфологічної інтеграції популяцій рідкісних видів рослин	81
РОЗДІЛ 5. ОНТОГЕНЕТИЧНА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ РІДКІСНИХ ВИДІВ РОСЛИН	103
5.1. Особливості онтогенезу досліджуваних видів	104
5.2 Онтогенетична структура популяцій та її кількісна оцінка	114
5.2.1. Онтогенетична структура популяцій <i>D. incarnata</i> та її кількісна оцінка	114
5.2.2. Онтогенетична структура популяцій <i>L. martagon</i> та її кількісна оцінка	118
5.2.3. Онтогенетична структура популяцій <i>P. patens</i> та її кількісна оцінка	123

РОЗДІЛ 6. ВІТАЛІТЕТНА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ	128
6.1. Віталітетна структура популяцій рідкісного виду <i>D. incarnata</i>	129
6.2. Віталітетна структура популяцій рідкісного виду <i>L. martagon</i>	132
6.3. Віталітетна структура популяцій рідкісного виду <i>P. patens</i>	134
РОЗДІЛ 7. КОМПЛЕКСНА ОЦІНКА СТАНУ ПОПУЛЯЦІЙ РІДКІСНИХ ВИДІВ РОСЛИН	138
7.1. Комплексна оцінка стану популяцій	138
7.2. Порівняльна характеристика популяцій досліджуваних видів за основними популяційними індексами	144
7.3. Узагальнююча модель функціонування популяцій рідкісних видів рослин на основі комплексного популяційного аналізу	146
РОЗДІЛ 8. ОЦІНКА СТАНУ ТА ДИНАМІКИ ПОПУЛЯЦІЙ РІДКІСНИХ ВИДІВ РОСЛИН ЗА ДАНИМИ ДОВГОТРИВАЛОГО МОНІТОРИНГУ	151
8.1. Популяційна динаміка <i>L. martagon</i> у системі довготривалого моніторингу	152
8.2. Популяційна динаміка <i>P. patens</i> у системі довготривалого моніторингу	157
РОЗДІЛ 9. УДОСКОНАЛЕННЯ ПІДХОДІВ ДО ЗБЕРЕЖЕННЯ РІДКІСНИХ ВИДІВ РОСЛИН У МЕЖАХ ДЕСНЯНСЬКОГО БІОСФЕРНОГО РЕЗЕРВАТУ	164
9.1. Аналіз ефективності режимів охорони рідкісних видів рослин у межах Деснянського біосферного резервату	164
9.2. Рекомендації щодо охорони та збереження популяцій рідкісних видів рослин в умовах Деснянського біосферного резервату	171
ВИСНОВКИ	175
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ЛІТЕРАТУРНИХ ДЖЕРЕЛ	178
ДОДАТКИ	203

ВСТУП

Актуальність теми. У сучасних умовах посилення антропогенного впливу, трансформації природних екосистем, фрагментації оселищ і кліматичних змін проблема збереження біорізноманіття набуває особливого значення. Найбільш уразливими компонентами флори є рідкісні види рослин, стан яких значною мірою визначається особливостями функціонування їх популяцій. Саме тому оцінювання сучасного стану популяцій і виявлення тенденцій їх змін є одним із пріоритетних напрямів сучасної популяційної екології (Дідух, 2009; Franklin et al., 2016; Gaston, 1994; IPBES, 2019).

Важливим напрямом сучасних популяційно-екологічних досліджень є комплексний аналіз популяцій, що поєднує морфометричні, онтогенетичні, віталітетні та демографічні характеристики. Інтегральне використання цих показників забезпечує комплексне оцінювання сучасного стану популяцій, їх життєздатності та напрямів розвитку, що є значно інформативнішим порівняно з аналізом окремих параметрів (Злобін, 2009; Злобін та ін., 2022). Особливого значення такий підхід набуває при дослідженні рідкісних видів рослин, популяції яких характеризуються невеликою чисельністю, просторовою ізольованістю та високою чутливістю до змін умов середовища (Brigham & Schwartz, 2003; Lienert, 2004).

Водночас достовірне оцінювання стану популяцій неможливе без довготривалого популяційного моніторингу, який дозволяє відокремити природні флуктуації від стійких тенденцій стабілізації чи деградації популяцій. Поєднання структурного аналізу з повторними обстеженнями значно підвищує надійність оцінювання життєздатності популяцій та прогнозування їх подальшої динаміки (Brigham & Schwartz, 2003; Ehrlén & Morris, 2015; Lindenmayer & Likens, 2018; Murray et al., 2024). Саме інтеграція комплексного популяційного аналізу та довготривалого популяційного моніторингу є сучасною методологічною основою оцінювання стану, життєздатності та прогнозування динаміки популяцій рідкісних видів рослин.

Деснянський біосферний резерват є одним із найцінніших природоохоронних комплексів Українського Полісся, у межах якого зосереджені популяції численних рідкісних видів рослин, занесених до Червоної книги України (Лукаш, 2008; Лукаш, Андрієнко, 2011; Панченко, 2014). Збереження різноманіття оселищ на територіях природно-заповідного фонду є необхідною умовою підтримання біорізноманіття та довготривалого існування популяцій рідкісних видів (Дідух та ін., 2017; Онищенко, 2016; Продромус..., 2019; IPBES, 2019). Водночас для цієї території досі відсутні комплексні дослідження, які б поєднували морфометричний, онтогенетичний, віталітетний і популяційно-демографічний аналіз із результатами довготривалого популяційного моніторингу. Унаслідок цього залишаються недостатньо з'ясованими закономірності функціонування популяцій рідкісних видів, напрями їх часових змін та вплив особливостей природоохоронного режиму на їх сучасний стан.

Отже, існуюча наукова прогалина зумовлює необхідність проведення комплексного дослідження популяцій рідкісних видів рослин із використанням довготривалого популяційного моніторингу. У зв'язку з цим актуальним є дослідження популяцій *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó, *Lilium martagon* L. та *Pulsatilla patens* (L.) Mill. у межах Деснянського біосферного резервату, зокрема на території Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський», що поєднує аналіз їх структурно-функціональної організації з результатами довготривалого популяційного моніторингу та спрямоване на наукове обґрунтування ефективних заходів їх охорони.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційне дослідження виконано в межах науково-дослідної роботи кафедри екології та ботаніки Сумського національного аграрного університету «Інвентаризація біорізноманіття та комплексний популяційний аналіз рослинного покриву Північно-Східної України» (номер державної

реєстрації 0121U113245), спрямованої на вивчення структури, динаміки та функціонування популяцій рослин.

Мета дослідження полягає у з'ясуванні специфіки функціонування популяцій трьох рідкісних видів рослин у фітоценозах різного типу в межах Деснянського біосферного резервату, визначенні напрямів їх змін у часі за результатами довготривалих спостережень (long-term monitoring) із використанням комплексного популяційного підходу, а також у формуванні науково обґрунтованих підходів до їх охорони.

Для реалізації мети передбачено виконання таких **завдань**:

- проаналізувати варіабельність морфометричних параметрів особин у популяціях *D. incarnata*, *L. martagon* та *P. patens* залежно від умов місцезростання;
- охарактеризувати онтогенетичну структуру популяцій зазначених видів у різних ценотичних ситуаціях;
- встановити особливості віталітетної організації популяцій та з'ясувати чинники її формування;
- дослідити динаміку популяцій на основі порівняння сучасних обстежень (2023–2025 рр.) із даними попередніх досліджень (2009–2011 рр.) у межах довготривалого популяційного моніторингу, реалізовано для *L. martagon* та *P. patens*;
- здійснити інтегральну оцінку сучасного стану та змін популяцій на основі сукупності популяційних показників;
- обґрунтувати рекомендації щодо збереження популяцій досліджуваних видів та підвищення ефективності функціонування природоохоронних територій, у межах яких вони охороняються.

Об'єкт дослідження – популяції *D. incarnata*, *L. martagon* та *P. patens* у фітоценозах Деснянського біосферного резервату.

Предмет дослідження – структурно-функціональна організація популяцій *D. incarnata*, *L. martagon* та *P. patens*, їх морфометричні, онтогенетичні, віталітетні й просторово-демографічні параметри, а також

часові зміни цих показників у межах довготривалого популяційного моніторингу.

Методи дослідження. У роботі використано комплекс популяційно-екологічних і геоботанічних методів, неущкоджуючі підходи до морфометричної оцінки особин, а також методи математико-статистичної обробки даних.

Наукова новизна одержаних результатів. У роботі вперше для території Деснянського біосферного резервату:

- проведено комплексний популяційний аналіз рідкісних видів *D. incarnata*, *L. martagon* та *P. patens* й здійснено інтегральну оцінку стану їх популяцій у складі лісових фітоценозів різного типу;
- встановлено особливості формування та функціонування популяцій зазначених видів на основі поєднання морфометричних, онтогенетичних, віталітетних і популяційно-демографічних характеристик;
- здійснено довготривалий популяційний моніторинг *L. martagon* та *P. patens* із використанням повторних обстежень, що дозволило простежити динаміку їх популяцій у часовому аспекті та виявити тенденції до стабілізації або регресії;
- встановлено особливості динаміки популяцій рідкісних видів рослин залежно від умов їх охорони та режиму функціонування природоохоронних територій, що входять до складу Деснянського біосферного резервату;
- на основі результатів популяційного моніторингу обґрунтовано необхідність удосконалення системи управління біосферними резерватами шляхом запровадження регулярного моніторингу рідкісних видів, адаптивного управління оселищами та використання популяційних показників при плануванні природоохоронних заходів.

У дисертації набули подальшого розвитку:

- підходи до неущкоджуючої морфометричної оцінки стану особин рідкісних видів рослин;
- уявлення про роль довготривалого популяційного моніторингу у виявленні прихованих змін у популяціях;
- концепція комплексного популяційного аналізу як інтегрованої основи оцінювання їх життєздатності.

Практичне значення роботи. Матеріали дослідження використовуються у навчальному процесі кафедри екології та ботаніки Сумського національного аграрного університету при викладанні профільних дисциплін екологічного спрямування: «Біологія», «Екологія біологічних систем», «Моніторинг навколишнього середовища», «Заповідна справа», Природно-ресурсний потенціал України: стан, природоохоронні аспекти, екосистемні послуги» (Додаток Б). Результати роботи включені до «Літопису природи» Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» (2023–2025 рр., розділ «Рослинний світ») (Додаток В).

Особистий внесок здобувача. Дисертаційна робота є самостійним науковим дослідженням автора. Здобувачем особисто здійснено аналітичний огляд наукових джерел, проведено польові дослідження на території Деснянського біосферного резервату, зокрема в межах Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський», зібрано, систематизовано та опрацьовано фактичний матеріал, виконано його статистичний аналіз, інтерпретацію отриманих результатів і сформульовано висновки. Права співавторів у спільних публікаціях не порушені.

Апробація результатів дисертаційного дослідження. Основні положення та результати дисертаційного дослідження доповідалися та обговорювалися на міжнародних і всеукраїнських наукових конференціях, зокрема: на науково-практичній конференції викладачів, аспірантів та студентів Сумського національного аграрного університету (25–28 квітня 2023 р., м. Суми); Всеукраїнській науковій конференції студентів та аспірантів, присвяченій Міжнародному дню студента (14–16 травня 2024 р.,

м. Суми); Всеукраїнській науковій конференції студентів і аспірантів, присвяченій Міжнародному дню студента (18–22 листопада 2024 р., м. Суми); Міжнародній конференції студентів та молодих учених «Екологічні дослідження XXI ст.: проблематика та перспективи» (10 червня 2024 р.); науково-практичній конференції викладачів, аспірантів та студентів Сумського національного аграрного університету (14–18 квітня 2025 р., м. Суми); Всеукраїнській науковій конференції студентів та аспірантів, присвяченій Міжнародному дню студента (17–21 листопада 2025 р., м. Суми).

Публікації. Основні результати дисертаційного дослідження відображено у 5 наукових працях, з яких 3 статті опубліковано у наукових фахових виданнях України, 1 статтю – у міжнародному науковому виданні, що індексується у базі Web of Science, та 1 розділ – у колективній монографії. Крім того, результати дослідження апробовано у 6 публікаціях у матеріалах і тезах доповідей міжнародних та всеукраїнських наукових і науково-практичних конференцій та симпозіумів.

Структура та обсяг роботи. Матеріали дисертаційної роботи викладено на 221 сторінці, з яких основна частина займає 162 сторінки. Дисертація складається зі вступу, 9 розділів основної частини, висновків, списку використаних літературних джерел та додатків. Основна частина містить 23 рисунків, 26 таблиць. У роботі цитується 208 літературних джерел.

РОЗДІЛ 1

ТЕОРЕТИКО-МЕТОДОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ДОСЛІДЖЕННЯ ПОПУЛЯЦІЙ РІДКІСНИХ ВИДІВ РОСЛИН

1.1. Рідкісні види рослин як об'єкт популяційно-екологічних досліджень

Рідкісні види рослин привертають значну увагу дослідників у галузях ботаніки, екології та фітосозології, що зумовлено їхньою роллю у формуванні та підтриманні біорізноманіття, а також функціонуванні природних екосистем. Поняття рідкісності розглядається в межах різних наукових підходів, зокрема флористичного, популяційно-екологічного, біогеографічного, генетичного та еволюційного (Gaston, 1994; Murray et al., 2002; Rabinowitz, 1981; Violle et al., 2017).

У вітчизняній науці значний внесок у формування теоретичних засад дослідження рідкісних видів зробили С. М. Стойко, Я. П. Дідух, Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Т. Л. Андрієнко, Д. В. Дубина, А. А. Куземко. У їхніх роботах обґрунтовано необхідність комплексного підходу до оцінювання рідкісності з урахуванням флорогенетичних, хорологічних, екологічних і функціональних характеристик (Андрієнко, 2001; Дідух, 2009; Куземко та ін., 2020; Стойко, 2004; Стойко & Шеляг-Сосонко, 2005).

У світовій науці рідкісність розглядається як багатовимірна характеристика, що визначається поєднанням параметрів просторового поширення виду, широти його екологічної амплітуди та чисельності популяцій (Gaston, 1994; Rabinowitz, 1981). Подальший розвиток цих уявлень пов'язаний із включенням до аналізу показників функціональної унікальності, ступеня екологічної спеціалізації та ролі видів у структурі біоценозів (Cadotte et al., 2011; Leitão et al., 2016; Mouillot et al., 2013; Violle et al., 2017).

Окремий напрям сучасних досліджень присвячений вивченню ролі рідкісних видів у забезпеченні багатofункціональності екосистем,

підтриманні їх стійкості та здатності до відновлення після природних і антропогенних порушень (Mori et al., 2013; Soliveres et al., 2016; Tilman et al., 1997).

Сучасні підходи до оцінювання рідкісності передбачають врахування не лише кількісних показників, але й особливостей просторової організації популяцій, рівня їх ізольованості, специфіки екологічних вимог, а також динаміки чисельності у часі. Важливим аспектом є також визначення ступеня вразливості видів до дії природних і антропогенних чинників, що безпосередньо впливає на їх довготривале існування (Злобін та ін., 2013).

Рідкісність може мати різну природу – бути зумовленою природними еволюційними особливостями виду або формуватися внаслідок антропогенного впливу, що призводить до скорочення чисельності популяцій і фрагментації ареалу. Таким чином, рідкісність є комплексною характеристикою, що потребує інтеграції екологічних, біогеографічних і популяційних підходів для її повного розуміння.

У науковій літературі відсутня єдина універсальна система критеріїв, за якими вид може бути віднесений до категорії рідкісних, що зумовлено складністю та багатовимірністю цього явища. Одним із найбільш відомих підходів є концепція D. Rabinowitz, у межах якої рідкісність визначається на основі поєднання трьох характеристик: просторового поширення виду, широти його екологічної амплітуди та рівня локальної чисельності популяцій. Комбінації цих параметрів формують декілька типів рідкісності, тоді як лише їх поєднання у вигляді широкого ареалу, високої екологічної пластичності та значної чисельності відповідає звичайним видам (Gaston, 1994; Rabinowitz, 1981).

У вітчизняній науці розвиток уявлень про рідкісність пов'язаний із роботами С. М. Стойка, який обґрунтував необхідність комплексного підходу до її оцінювання. Запропонована ним система включає низку критеріїв, що охоплюють різні аспекти існування виду – від його походження та поширення до екологічних особливостей і практичного значення. Такий

підхід дозволяє враховувати як природні властивості виду, так і його функціональну роль у екосистемах (Стойко, 2004). Подальші дослідження українських учених підкреслюють важливість інтеграції популяційно-екологічного та фітосозологічного підходів із урахуванням динаміки популяцій і стану середовищ існування (Дідух, 2009).

Сучасні підходи до аналізу рідкісності розширюють класичні уявлення, включаючи оцінку конкурентоспроможності виду як здатності реалізовувати свою екологічну нішу в умовах біотичних взаємодій (Benayas et al., 2009; Letten et al., 2017). У цьому контексті рідкісність розглядається як результат складних взаємозв'язків між біотичними та абіотичними факторами, а не лише як наслідок обмеженості ресурсів або історичних умов формування ареалу.

Важливим напрямом сучасних екологічних досліджень є популяційна екологія рослин, у межах якої аналіз популяційної структури та динаміки рідкісних видів розглядається як основа оцінювання їхнього стану та прогнозування змін (Злобін та ін., 2022). У цьому контексті рідкісність трактується як інтегральний результат взаємодії демографічних процесів, умов середовища та антропогенного впливу (Eckert et al., 2008; Elzinga et al., 2001; Lesica & Allendorf, 1995; Menges, 2000).

Вагомий внесок у розвиток популяційно-екологічного напрямку зроблено представниками української наукової школи, зокрема працями Ю.А. Злобіна та його послідовників, у яких обґрунтовано концептуальні підходи до аналізу структури популяцій, їх віталітетної організації та оцінювання життєздатності рослинних популяцій (Злобін, 2009; Злобін та ін., 2009; Злобін та ін., 2022). У цих дослідженнях підкреслюється необхідність комплексного підходу, що передбачає поєднання онтогенетичного, віталітетного та популяційно-демографічного аналізу.

Українські дослідники також наголошують на доцільності врахування ценопопуляційних характеристик, життєвих форм, екологічних стратегій та особливостей природних оселищ при оцінюванні стану рідкісних видів, що

дозволяє більш повно відобразити особливості їх функціонування в конкретних екотопах (Злобін та ін., 2022; Онищенко, 2016; Якубенко та ін., 2017).

Окрему увагу привертає явище темпоральної рідкості, яке відображає зміну чисельності популяцій у часі. Такі коливання можуть бути зумовлені як природними процесами (зокрема сукцесійними змінами або кліматичними варіаціями), так і антропогенними впливами. Дослідження свідчать, що навіть у межах одного виду можливі значні флуктуації чисельності протягом відносно коротких періодів, що ускладнює оцінку його реального стану та охоронного статусу (Elzinga et al., 2001; Menges, 2000).

В умовах сучасних глобальних екологічних трансформацій проблема рідкості видів набуває особливого значення, що зумовлено впливом кліматичних змін, фрагментації середовищ існування та поширення інвазійних організмів. Сукупна дія цих факторів призводить до змін меж ареалів, порушення структури популяцій і зниження їх життєздатності. Для території України зазначені процеси ускладнюються тривалим антропогенним перетворенням ландшафтів, а також сучасними воєнними впливами, що додатково підсилює вразливість рідкісних видів рослин і обумовлює необхідність застосування комплексних підходів до їх збереження (Дідух, 2009; Franklin et al., 2016; IPBES, 2019). У зв'язку з цим оцінювання рідкості доцільно здійснювати на основі інтеграції популяційно-екологічних, біогеографічних і функціональних характеристик із урахуванням динаміки популяцій у змінному середовищі.

Рідкісні види, попри невисоку чисельність або обмежене поширення, можуть відігравати суттєву роль у функціонуванні екосистем. Їх значення пов'язане з виконанням специфічних функцій, які не завжди дублюються більш поширеними видами, що зумовлює їх внесок у підтримання структурної та функціональної різноманітності біоценозів (Leitão et al., 2016; Violle et al., 2017). Зокрема, такі види часто займають вузькі екологічні ніші та роблять унікальний внесок у функціонування екосистем, підтримуючи їх

функціональну різноманітність і забезпечуючи виконання окремих екосистемних функцій (Aizen et al., 2012; Brosi & Briggs, 2013).

Важливим аспектом ролі рідкісних видів є їх внесок у формування функціонального різноманіття екосистем. Показано, що такі види часто характеризуються унікальними поєднаннями морфологічних, фізіологічних і фенологічних ознак, що розширює спектр функціональних характеристик рослинних угруповань (Cooke et al., 2019). Збереження таких видів є важливою умовою підтримання екологічної цілісності оселищ, оскільки кліматичні зміни можуть призводити до втрати окремих типів оселищ і пов'язаного з ними біорізноманіття (Буджак & Дідух, 2020).

Крім того, рідкісні види можуть брати участь у підтриманні стабільності екосистем завдяки механізмам функціональної комплементарності та часткової взаємозамінності. Сучасні дослідження свідчать, що за умов змін середовища такі види можуть посилювати свою роль, частково компенсуючи функції домінантних компонентів угруповань (Mori et al., 2013; Walker et al., 1999). Подібна здатність набуває особливого значення в умовах кліматичних змін, коли відбувається перебудова структури угруповань і зміна ролей окремих видів.

Важливий внесок рідкісні види здійснюють у підтримання генетичного різноманіття. Вони нерідко зберігають унікальні генетичні варіанти, сформовані внаслідок тривалої ізоляції або адаптації до специфічних умов середовища. Це забезпечує збереження генетичного потенціалу біоти та підвищує її здатність реагувати на зміни довкілля (Allendorf et al., 2013; Noban et al., 2020). Особливу роль у цьому відіграють невеликі ізольовані популяції, які, незважаючи на ризики інбридингу, можуть бути носіями унікальних генетичних комбінацій, важливих для довготривалого існування виду.

У межах концепції екосистемних послуг рідкісні види рослин також мають вагоме, хоча часто недооцінене значення. Вони забезпечують низку підтримувальних і регулювальних функцій, зокрема беруть участь у

формуванні та стабілізації рослинного покриву, підтриманні ґрунтових процесів і збереженні біотичних взаємодій у межах екосистем (Kleijn et al., 2015; Winfree et al., 2015). Для видів із вузькою екологічною спеціалізацією характерна участь у специфічних трофічних і симбіотичних взаємодіях, що робить їх важливими елементами функціонування екосистем і підтримання біорізноманіття. Зокрема, для представників родини Orchidaceae, у тому числі *D. incarnata*, характерна тісна залежність від мікоризних грибів на ранніх етапах онтогенезу, що визначає успішність проростання насіння, подальший розвиток особин і підвищує чутливість популяцій до змін середовища (Jacquemyn et al., 2015; Rasmussen, 1995).

Рідкісні види також можуть виступати індикаторами стану екосистем, оскільки часто демонструють підвищену чутливість до змін середовища порівняно з масовими видами. Тому їхня динаміка здатна відображати ранні стадії деградаційних процесів (Lindenmayer et al., 2000; Siddig et al., 2016). У цьому аспекті вони є важливими компонентами систем біоіндикації та екологічного моніторингу.

Вагомим є також внесок рідкісних видів у збереження еволюційного потенціалу біоти (Конвенція..., 2010). Часто вони представлені ендемічними або реліктовими формами, що репрезентують окремі філогенетичні лінії та відображають історичний розвиток флори і фауни (Faith, 1992; Forest et al., 2007). Втрата таких видів призводить до скорочення еволюційної різноманітності, що може мати довготривалі наслідки для функціонування екосистем.

В умовах сучасних глобальних змін роль рідкісних видів ще більше зростає. Кліматичні трансформації (Лукаш & Меркулов, 2023), фрагментація середовищ існування, поширення інвазійних видів і зростання антропогенного навантаження призводять до перебудови структури біоценозів (Маруха, 2024). У таких умовах рідкісні види можуть як зникати, так і набувати нових функціональних ролей (Blowes et al., 2019; Dornelas et al., 2014;). Для України ці процеси додатково ускладнюються

трансформацією ландшафтів і воєнними впливами (Маруха та ін.. 2023), що посилюють фрагментацію середовищ існування, порушують структуру екосистем і знижують стабільність популяцій (CEOBS, 2024; Устименко, Дубина, 2009; UNEP, 2022).

Отже, рідкісні види є не лише складовою біорізноманіття, а й важливими носіями генетичної, функціональної та еволюційної різноманітності. Їх значення визначається не стільки чисельністю у складі угруповань, скільки участю у підтриманні адаптивних, регуляторних і відновлювальних властивостей екосистем. У зв'язку з цим їх збереження слід розглядати як один із пріоритетних напрямів сучасної природоохоронної діяльності.

1.2. Особливості структури та динаміки популяцій рідкісних видів рослин

Оцінювання стану популяцій рідкісних видів рослин і прогнозування їх подальшої динаміки ґрунтується на аналізі комплексу кількісних і якісних характеристик. До основних параметрів належать площа популяційного поля, чисельність і щільність особин, особливості їх просторової організації, а також структура популяції, зокрема онтогенетична, віталітетна, статева, генетична та функціональна. Важливе значення має співвідношення процесів поповнення популяції та відмирання особин, що визначає її динамічний тип – прогресивний, стабільний або регресивний (Charlesworth, 2001; Жилиєв, 2005; Harper, 1977; Silvertown & Hutchings, 2007; Злобін, 2009).

Одним із ключових показників стійкості популяцій є їх чисельність. Узагальнення сучасних досліджень свідчать про існування прямого зв'язку між розміром популяції та рівнем її життєздатності, причому для рідкісних видів ця залежність проявляється особливо чітко (Leimu et al., 2006; Ouborg et al., 2006). Невеликі популяції є більш вразливими до демографічних і генетичних коливань, що може призводити до зниження генетичної різноманітності, посилення інбридингу та втрати адаптивних можливостей

(Frankham, 2005; Жилияєв, 2005; Ouborg et al., 2006; Willi et al., 2006). У таких випадках спостерігається поступове виснаження генетичного потенціалу популяцій, навіть за відносної стабільності їх чисельності.

Просторова організація популяцій рідкісних видів зазвичай має агрегований або мозаїчний характер, що пов'язано з неоднорідністю екологічних умов, особливостями відтворення та обмеженим поширенням діаспор (Murrell, 2007; Perry et al., 2002). Для багатьох рідкісних видів флори України характерне формування ценопопуляцій із вираженою мікропросторовою диференціацією, що відображає специфіку їх екологічної ніші (Злобін, 2009).

Важливим показником стану популяцій є їх онтогенетична структура (Клименко та ін., 2023; Ярошенко & Скляр, 2023). Наявність у популяції особин усіх онтогенетичних станів свідчить про її повноцінне функціонування, тоді як випадання окремих вікових груп, особливо прегенеративних, є індикатором порушення процесів природного поновлення (Silvertown & Charlesworth, 2001; Злобін, 2009). У межах вітчизняної школи ценопопуляційних досліджень особлива увага приділяється аналізу вікових спектрів як показників стабільності популяцій.

Віталітетна структура характеризує рівень життєвості особин та їхню здатність реалізовувати ріст, розвиток і репродукцію в конкретних умовах середовища. Зменшення частки високовіталітетних особин навіть за відносно стабільної чисельності може свідчити про початкові ознаки погіршення стану популяції. Для рідкісних видів такі зміни часто пов'язані з обмеженням ресурсів, погіршенням екологічних умов або зміною конкурентних взаємодій у фітоценозах (Münzbergová, 2005; Sugiyama & Bazzaz, 1998; Злобін, 2009).

Репродуктивний потенціал популяцій рідкісних видів рослин належить до найбільш чутливих характеристик їх функціонування. У невеликих та ізольованих популяціях ентомофільних видів часто спостерігається зниження ефективності запилення, що призводить до скорочення кількості життєздатного насіння (Aguilar et al., 2006; Ashman et al., 2004). За

результатами експериментальних досліджень, у фрагментованих популяціях рівень запліднення може істотно знижуватися, що безпосередньо впливає на інтенсивність поповнення популяцій (рекрутингу) молодими особинами та їх темпи відновлення (Young et al., 1996). Вітчизняні дослідники також зазначають, що для рідкісних видів характерне порушення насінневого поновлення з одночасним посиленням ролі вегетативного розмноження, що обмежує генетичну різноманітність (Злобін, 2009; Злобін та ін., 2013; Злобін та ін., 2022; Царик, 2011;).

Динаміка популяцій рідкісних видів визначається взаємодією основних демографічних процесів – народжуваності та смертності. У багатьох випадках такі популяції характеризуються нестійкістю та значними міжрічними коливаннями чисельності (Ehrlén & Lehtilä, 2002). Для довгоживучих рослин властивий механізм демографічного буферування, за якого відносна стабільність популяцій підтримується завдяки тривалому існуванню генеративних особин навіть за низького рівня поповнення, що може маскувати регресивні тенденції (Ehrlén & Morris, 2015; Morris & Doak, 2002; Pfister, 1998). Сучасні підходи до дослідження популяцій рідкісних видів ґрунтуються, зокрема, на метапопуляційній концепції, яка розглядає їх як систему взаємопов'язаних локальних угруповань (Hanski, 1999; Hanski & Gaggiotti, 2004). У межах цього підходу ключову роль відіграють процеси заселення нових оселищ і локального вимирання, що визначають довгострокову стійкість виду.

За несприятливих умов середовища популяції можуть переходити у критичний стан, який супроводжується зниженням чисельності до рівня, недостатнього для підтримання процесів самовідновлення. У таких випадках зростає ризик незворотної деградації популяції. Ці уявлення пов'язані з концепцією мінімально життєздатної популяції (*minimum viable population*, MVP), яка визначає чисельність, необхідну для тривалого існування виду (Shaffer, 1981; Traill et al., 2007).

У популяційній генетиці широко обговорюється орієнтовне співвідношення чисельності, необхідної для збереження генетичної стабільності у коротко- та довгостроковій перспективі. Подальші дослідження показали, що ці порогові значення є варіабельними і значною мірою залежать від біологічних особливостей виду, його життєвої форми та екологічних умов існування (Flather et al., 2013; Jamieson & Allendorf, 2012; Traill et al., 2007).

Для видів із переважно генеративним типом відтворення критичні рівні чисельності зазвичай оцінюються у межах від десятків до сотень особин. У випадку клональних рослин ці показники можуть бути нижчими завдяки здатності підтримувати популяцію за рахунок вегетативного розростання (Eriksson, 1993; Silvertown & Charlesworth, 2001). Водночас встановлено, що такі популяції можуть тривалий час існувати без явного скорочення чисельності, перебуваючи у стані прихованої деградації, що проявляється у зниженні генетичного різноманіття та обмеженні потенціалу відновлення.

Для представників родини Orchidaceae критичними індикаторами стану популяцій є не лише загальна чисельність, а й наявність ефективного рекрутингу, частка прегенеративних особин та здатність популяції до самопідтримання. Зниження частки молодих вікових груп свідчить про порушення процесів відновлення і може розглядатися як ознака регресивного стану популяції (Rasmussen, 1995; Shefferson et al., 2020; Злобін та ін., 2022).

Застосування універсальних порогових значень є обмеженим, оскільки вони значною мірою залежать від життєвої стратегії, тривалості онтогенезу, способу розмноження та екологічних умов існування виду. Додатковим обмеженням є те, що такі оцінки нерідко ґрунтуються на короткострокових або разових спостереженнях, які не відображають природної динаміки популяцій (Morris & Doak, 2002).

Дослідження показали (Клименко та ін., 2017; Кравчук, 2020; Шавріна & Ткач, 2018;), що чисельність популяцій багатьох рідкісних видів характеризується хвилеподібною динамікою з чергуванням фаз підвищення

та зниження, тривалість яких може варіювати від кількох років до десятиліть. Такі зміни зумовлені як кліматичними факторами, так і внутрішніми популяційними процесами (Клименко та ін., 2024).

Для багаторічних трав'янистих рослин типовими є періоди тимчасової відсутності надземних пагонів, коли особини зберігаються у вигляді підземних органів (кореневищ, бульб або цибулин), перебуваючи у стані вторинного спокою (Клименко, 2011). Це явище необхідно враховувати під час оцінювання чисельності та демографічної структури популяцій (Kamenetsky & Okubo, 2013; Raunkiaer, 1934; Shefferson, 2009;). Подібні особливості особливо характерні для ефемероїдів і геофітів, у яких формування надземної частини може бути нерегулярним і залежати від погодних умов та екологічних факторів середовища. Це ускладнює облік чисельності популяцій і може призводити до помилкових оцінок їхнього стану. У разі короткострокових спостережень існує ризик недооцінки чисельності або хибної інтерпретації динаміки популяції як регресивної.

У зв'язку з цим об'єктивна оцінка стану популяцій рідкісних видів потребує проведення довготривалих моніторингових досліджень на постійних пробних ділянках. Саме багаторічні спостереження дозволяють визначити середні значення чисельності, оцінити варіабельність популяційних параметрів і встановити реальні тенденції розвитку популяцій (Кияк & Малиновський, 2020; Menges, 2000; Morris & Doak, 2002; Злобін, 2009; Злобін та ін., 2022; Злобін та ін., 2026).

Подальший розвиток уявлень про критичні стани популяцій пов'язаний із концепцією порогових значень чисельності (extinction threshold), відповідно до якої існує рівень, після досягнення якого різко зростає ризик зникнення популяції навіть за відсутності додаткового посилення негативних факторів (Lande, 1987; Ovaskainen & Meerson, 2010). Згідно із сучасними моделями, після перетину цього порогу популяція може ще певний час зберігатися, однак процес її зникнення стає практично незворотним. Це явище описується як «борг вимирання» (extinction debt), коли сучасний стан

популяції відображає наслідки попередніх змін середовища (Kuussaari et al., 2009; Tilman et al., 1994;).

Одним із ключових механізмів деградації малих популяцій є так званий «вихор вимирання» (extinction vortex), який характеризується самопідсилювальним процесом скорочення чисельності. Зменшення популяції супроводжується втратою генетичного різноманіття, що призводить до зниження життєздатності та репродуктивного успіху особин і, відповідно, подальшого зменшення чисельності (Fagan & Holmes, 2006; Gilpin & Soulé, 1986;). У рослин цей процес часто ускладнюється обмеженням запилення, особливо у видів із самонесумісністю або вузькою спеціалізацією щодо запилювачів (Aizen & Harder, 2007).

Для багатьох рідкісних видів характерним є також ефект Аллі (Allee effect), за якого зменшення щільності популяції призводить до зниження ефективності запилення, запліднення та утворення насіння (Courchamp et al., 2008; Stephens et al., 1999;). У таких умовах навіть за наявності життєздатних особин популяція може втрачати здатність до самопідтримання. Моделювання популяційної динаміки показує, що при досягненні критично низьких значень щільності навіть незначні зміни умов середовища здатні спричинити зникнення локальної популяції (Dennis, 2002).

Сучасні дослідження також підкреслюють значення генетичних факторів у процесах деградації малих популяцій. Зменшення ефективної чисельності призводить до втрати гетерозиготності, накопичення шкідливих мутацій і зниження загальної пристосованості особин (Reed & Frankham, 2003; Spielman et al., 2004). У результаті популяції стають більш чутливими до дії зовнішніх чинників, включаючи кліматичні зміни, інвазійні процеси та антропогенне навантаження.

Показовими є дослідження видів із надзвичайно малими популяціями (PSESP – plants with extremely small populations), для яких характерні обмежене поширення, низька чисельність і високий ризик зникнення (Ma et al., 2013; Ren et al., 2012). У таких випадках імовірність квазі-вимирання

протягом кількох поколінь є значною, що свідчить про їхню вкрай нестабільну динаміку (Menges, 2000; Morris & Doak, 2002).

Окремого розгляду потребує явище «функціонального вимирання», за якого популяція формально зберігається, однак її репродуктивний потенціал є недостатнім для забезпечення самопідтримання (Säterberg et al., 2013). У рослин це може бути пов'язано з порушенням онтогенетичної структури, відсутністю генеративних особин або генетичною несумісністю в процесі запилення. Разом із тим результати популяційно-екологічних досліджень свідчать про те, що оцінювання критичного стану популяцій не може ґрунтуватися лише на абсолютних показниках чисельності (Morris & Doak, 2002; Злобін, 2009). Важливим є врахування багаторічної динаміки, яка часто має хвилеподібний характер із чергуванням фаз підвищення та зниження чисельності. Такі коливання можуть маскувати довгострокові тенденції деградації або, навпаки, створювати уявлення про критичний стан у періоди тимчасового спаду.

Для багатьох багаторічних трав'янистих видів характерна наявність періодів підземної сплячки, коли рослини тимчасово не формують надземних пагонів і зберігаються у вигляді кореневищ, бульб або цибулин із бруньками відновлення. Це явище необхідно враховувати під час оцінювання чисельності та демографічної структури популяцій, оскільки воно може призводити до недооцінки їх реальної чисельності (Lesica & Steele, 1994; Shefferson et al., 2011). У таких випадках результати короткострокових обліків можуть суттєво занижувати реальну чисельність популяції. Сучасні підходи до дослідження популяцій рідкісних видів передбачають застосування інтегрованих багатокритеріальних методів, які поєднують аналіз онтогенетичної, віталітетної та просторової структури (Morris et al., 2008). Саме такий підхід забезпечує найбільш обґрунтовану оцінку стану популяцій і дозволяє прогнозувати їх подальшу динаміку.

Отже, сучасні уявлення про структуру та динаміку популяцій рідкісних видів свідчать, що їх об'єктивне оцінювання можливе лише на основі

комплексного аналізу, який поєднує дослідження чисельності, просторової організації, морфометричних характеристик, онтогенетичної та віталітетної структури, репродуктивних процесів і довготривалого моніторингу. Саме такий інтегрований підхід забезпечує можливість виявлення ранніх ознак деградації популяцій, прогнозування їх подальшої динаміки та наукового обґрунтування ефективних природоохоронних заходів.

1.3. Чинники формування та трансформації популяцій рідкісних видів рослин у природних і антропогенно змінених умовах

Формування, функціонування та зміни популяцій рідкісних видів рослин визначаються складною взаємодією природних, антропогенних і стохастичних чинників, що діють на різних рівнях організації біоти. Для таких видів характерні обмежене поширення, невелика чисельність, фрагментованість популяцій і вузька екологічна спеціалізація, що зумовлює їх підвищену чутливість до змін середовища існування (Gaston, 1994; Murray et al., 2002; Rabinowitz, 1981). У сучасних дослідженнях популяції рідкісних видів розглядаються не лише як ізольовані локальні утворення, а як елементи метапопуляційних систем, у межах яких визначальне значення мають зв'язність оселищ, інтенсивність дисперсії, рівень генетичного обміну та ризику локального зникнення (Brigham & Schwartz, 2003; Lienert, 2004; Tao et al., 2024; Snead et al., 2024). Сучасні підходи до оцінювання життєздатності популяцій дають змогу прогнозувати перспективи їх довготривалого існування та оцінювати стійкість до дії різних, у тому числі катастрофічних, чинників (Crain et al., 2019; Morris & Doak, 2002; Pascarella, 2025).

Серед природних чинників, що визначають існування популяцій рідкісних видів, ключову роль відіграють кліматичні умови, гідрологічний режим, властивості ґрунтів, особливості мікрорельєфу та біотичні взаємодії. Для багатьох видів вирішальними є локальні екологічні параметри, зокрема рівень зволоження, освітленість, кислотність ґрунту та глибина залягання ґрунтових вод, які обмежують їх поширення в межах вузьких екологічних

ніш (Дідух, 2009; Онищенко, 2016). Біотичні взаємодії, зокрема залежність від специфічних запилювачів і мікоризних симбіонтів, мають критичне значення для підтримання стабільності популяцій, а їх порушення може призводити до зниження репродуктивного успіху (Kearns et al., 1998; Rasmussen & Rasmussen, 2009).

Важливою складовою аналізу є внутрішньопопуляційна структура, що включає віковий склад, рівень віталітету та просторову організацію особин. Порушення онтогенетичних спектрів, зменшення частки молодих особин або відсутність насіннєвого поновлення розглядаються як ранні ознаки деградації популяцій (Menges, 2000; Злобін та ін., 2022). Отже, природні чинники формують базові умови існування популяцій, визначаючи їх стійкість і потенціал до самовідновлення.

У сучасних умовах провідну роль у трансформації популяцій рідкісних видів відіграє антропогенний вплив (Díaz et al., 2019; Pimm et al., 2014;). Його основними проявами є фрагментація та деградація середовищ існування, що виникають унаслідок урбанізації, сільськогосподарського освоєння, лісгосподарської діяльності та розвитку інфраструктури (Foley et al., 2005). Фрагментація призводить до ізоляції популяцій, зниження генетичного різноманіття та підвищення ризику їх локального зникнення (Ellstrand & Elam, 1993; Lienert, 2004; Snead et al., 2024).

Деснянський біосферний резерват, який охоплює значні площі заплавлених, болотних і лісових екосистем, характеризується високим рівнем біорізноманіття. За наявними даними, отриманими для його ключової складової – Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський», флора налічує понад 800 видів судинних рослин, серед яких щонайменше 20 занесені до Червоної книги України. В умовах обмеженого доступу до окремих ділянок резервату, зумовленого воєнними діями, саме ці дані наразі залишаються найбільш повними та достовірними для характеристики флористичного різноманіття території. Водночас навіть у межах відносно добре збережених ландшафтів у довоєнний період простежувався вплив

антропогенних факторів. У буферних і перехідних зонах здійснювалися традиційні види природокористування – лісокористування, сільське господарство та рекреація, що відповідає функціональному призначенню цих зон у біосферних резерватах (UNESCO, 2021). Тривале інтенсивне використання територій могло сприяти поступовому спрощенню структури екосистем, фрагментації оселищ і зниженню їх зв'язності (Дідух, 2017; Foley et al., 2005; Куземко та ін., 2020). У сучасних умовах ці процеси посилюються впливом воєнних дій, які призводять до додаткової фрагментації середовищ існування, порушення рослинного покриву та ускладнення процесів природного відновлення екосистем (UNEP, 2022). Особливо чутливими до таких змін є популяції гігрофільних і болотних видів, для яких навіть незначні порушення водного режиму можуть спричиняти деградаційні процеси.

Інвазійні види є важливим чинником трансформації рослинних угруповань і витіснення аборигенних компонентів флори (Najberek et al., 2024; Rušek et al., 2020;). Вони здатні формувати щільні угруповання, змінювати світловий режим, властивості ґрунту та характер алелопатичних взаємодій, що істотно обмежує можливості існування рідкісних видів. Окрім прямої конкуренції, інвазійні рослини можуть впливати на взаємодії з запилювачами та ґрунтовими мікроорганізмами, що додатково ускладнює функціонування популяцій аборигенних видів (Hejda et al., 2009; Traveset & Richardson, 2014).

Для території Деснянського біосферного резервату характерне поєднання природних і антропогенно трансформованих ландшафтів. Відповідно до рекомендацій UNESCO для біосферних резерватів, традиційне природокористування, зміни клімату та поширення інвазійних видів належать до основних чинників, які необхідно враховувати під час управління такими територіями та збереження їх біорізноманіття (UNESCO, 2021).

Кліматичні зміни виступають одним із визначальних глобальних факторів трансформації популяцій рідкісних видів (Parmesan & Yohe, 2003; Thuiller et al., 2005). Вони проявляються у зміні температурного режиму, перерозподілі опадів і зростанні частоти екстремальних погодних явищ, що спричиняє зміщення ареалів, порушення фенологічних ритмів і зміну конкурентних взаємодій у біоценозах (Walther et al., 2002).

У межах Деснянського біосферного резервату простежуються прояви сучасних кліматичних трансформацій, зокрема підвищення температурного режиму, зміни гідрологічних умов, зменшення водності та часткове пересихання водойм, а також зростання пожежної небезпеки. Аналіз сучасних літературних джерел і матеріалів міжнародних природоохоронних організацій свідчить, що в межах Деснянського біосферного резервату простежується тенденція до періодичного обміління водно-болотних угідь і поступового зневоднення лісових та лучних екосистем, що створює критичні умови для збереження популяцій гігрофільних видів (IPCC, 2023; UNEP, 2022).

Воєнні дії в Україні виступають новим потужним фактором трансформації популяцій рідкісних видів. Їхній вплив проявляється у механічному руйнуванні екосистем, виникненні пожеж, забрудненні довкілля, порушенні гідрологічного режиму та фрагментації природних оселищ (Міністерство захисту довкілля та природних ресурсів України, 2024; UNEP, 2022). Для рідкісних видів особливо небезпечними є катастрофічні порушення, які можуть спричинити повне знищення локальних популяцій, порушення процесів природного поновлення та розрив метапопуляційних зв'язків (Crain et al., 2019; Hanski, 1999; Menges, 2000).

На території Деснянського біосферного резервату воєнний вплив має безпосередній характер і проявляється у різних формах порушення природних екосистем. Особливо інтенсивно ці процеси спостерігаються в межах його ключової складової – Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський», який розташований у прикордонній зоні. За

даними Міністерства захисту довкілля України, територія парку зазнає обстрілів, що призвело до пошкодження інфраструктури та систем моніторингу пожеж (Міністерство захисту..., 2024). Унаслідок воєнних дій виникають масштабні пожежі, які через мінне забруднення територій часто не можуть бути своєчасно локалізовані, що призводить до значних втрат біорізноманіття, руйнування природних екосистем і деградації оселищ (UNEP, 2022; Міністерство захисту..., 2024). Для популяцій рідкісних видів це означає руйнування місць існування, втрату ґрунтового насінневого банку, деградацію ґрунтового покриву та зниження потенціалу природного відновлення (Crain et al., 2019).

Таким чином, сучасні уявлення свідчать, що формування та трансформація популяцій рідкісних видів визначаються одночасною дією природних, антропогенних і глобальних чинників, які проявляються через зміни чисельності, просторової організації, онтогенетичної структури, віталітету та репродуктивної здатності популяцій. Це обумовлює необхідність застосування комплексного популяційного аналізу, який дозволяє інтегрально оцінити сучасний стан популяцій, виявити ранні ознаки їх деградації та науково обґрунтувати заходи щодо їх охорони.

РОЗДІЛ 2

ПРИРОДНІ УМОВИ РЕГІОНУ ДОСЛІДЖЕННЯ

Дослідження виконувалися у 2023–2025 роках на території Деснянського біосферного резервату (рис. 2.1), зокрема в межах Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський». Деснянський біосферний резерват входить до міжнародної мережі біосферних резерватів ЮНЕСКО та охоплює значні площі природних екосистем басейну річки Десна (UNESCO, 2021). Територія резервату характеризується високим рівнем природної збереженості та різноманіттям ландшафтів, що створює сприятливі умови для підтримання біорізноманіття, збереження екологічної рівноваги та проведення довготривалих наукових досліджень. Національний природний парк «Деснянсько-Старогутський» є об'єктом природно-заповідного фонду загальнодержавного значення та входить до складу Деснянського біосферного резервату, включеного до Всесвітньої мережі біосферних резерватів ЮНЕСКО (Про затвердження положення..., 2020; UNESCO, 2021). Його територія відіграє важливу роль у збереженні природних екосистем Полісся України, підтриманні біорізноманіття та збереженні популяцій рідкісних видів рослин.

У межах Деснянського біосферного резервату польові дослідження проводилися на території Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський», який належить до об'єктів природно-заповідного фонду загальнодержавного значення. Парк створено відповідно до Указу Президента України від 23 лютого 1999 року № 203/99 з метою охорони типових і унікальних природних комплексів Українського Полісся. Загальна площа території становить близько 16 тис. га.

Досліджувана територія розташована в межах Шосткинського району Сумської області, переважно в басейні річки Десна. Вона характеризується високим ступенем збереженості природних екосистем, зокрема лісових, лучних і болотних угруповань. Значна частина обстежених ділянок

приурочена до Придеснянської частини парку, для якої характерні мозаїчність рослинного покриву, різноманіття умов зволоження та висока ценотична різноманітність.



Рис. 2.1. Розташування Деснянського біосферного резервату (з сайту <https://tinyurl.com/5fvv58c9>)

Геологія. Територія досліджень розташована в межах Дніпровсько-Донецької западини, переважно на її північному схилі. Кристалічний фундамент платформи має загальний нахил у південному та південно-західному напрямках у бік Дніпровського грабена – великої тектонічної структури, що є центральною частиною Дніпровсько-Донецької западини, що супроводжується поступовим збільшенням глибини його залягання і значною потужністю осадового чохла (Маринич, Шищенко, 2003; Фізико-географічне..., 1968).

У геологічній будові беруть участь породи докембрійського фундаменту, перекриті осадовими відкладами палеозойського, мезозойського та кайнозойського віку. На сучасній поверхні переважають четвертинні відклади, які визначають морфологію рельєфу (Маринич, Шищенко, 2003; Національний атлас України, 2007). Вони представлені алювіальними, водно-

льодовиковими та еоловими відкладами – пісками, супісками і суглинками, сформованими внаслідок діяльності льодовикових і флювіальних процесів (Веклич, 2019; Гродзинський, 2005).

Для долини річки Десна характерне поширення алювіальних відкладів різного гранулометричного складу, серед яких домінують піски та супіски, що формують заплавні й надзаплавні тераси (Маринич, Шищенко, 2003; Національний атлас України, 2007). На підвищених ділянках рельєфу поширені дерново-піщані та супіщані утворення, тоді як у пониженнях формуються торфові й болотні відклади. Це зумовлює значну просторову неоднорідність екотопів і різноманіття умов існування рослинного покриву (Гродзинський, 2005; Національний каталог біотопів України, 2018).

Таким чином, геологічна будова території визначає формування різноманітних за походженням і гранулометричним складом відкладів, які є основою розвитку різних типів ґрунтів і екотопів. Саме поєднання алювіальних, водно-льодовикових та болотних відкладів створює передумови для формування оселищ, у межах яких поширені популяції *D. incarnata*, *L. martagon* і *P. patens*, що зумовлює високу просторову неоднорідність умов їх існування.

Геоморфологія. Відповідно до геоморфологічного районування України, територія Деснянського біосферного резервату належить до Східноєвропейської полігенної рівнини та входить до складу Поліської геоморфологічної області низинних акумулятивно-денудаційних рівнин (Маринич, Шищенко, 2003; Національний атлас України, 2007). У більш деталізованому поділі вона приурочена до Новгород-Сіверської (Деснянської) терасової низовини, сформованої в межах долини річки Десна.

В орографічному відношенні досліджувана територія охоплює заплаву та надзаплавні тераси річки Десна, що зумовлює переважно рівнинний характер рельєфу з незначними перепадами висот. Абсолютні відмітки поверхні змінюються в межах 120–160 м над рівнем моря, що відповідає умовам слаборозчленованої низовинної рівнини (Маринич, Шищенко, 2003).

Формування основних морфологічних рис рельєфу пов'язане з дією алювіальних процесів, зумовлених діяльністю річки Десна та її приток. У межах території чітко простежуються заплава, перша і друга надзаплавні тераси, а також ділянки водно-льодовикового походження (Гродзинський, 2005; Національний атлас України, 2007). Заплава характеризується відносно вирівняним мікрорельєфом із наявністю грав, понижень, старичних форм і заболочених ділянок.

На терасових поверхнях сформовані слабохвилясті рівнини з ознаками еолового переформування, тоді як у пониженнях елементах рельєфу активізуються процеси заболочування. Важливу роль у сучасному рельєфоутворенні відіграють також біогенні та гідрогенні процеси, пов'язані з накопиченням органічної речовини та формуванням торфових масивів (Веклич, 2019; Гродзинський, 2005; Національний атлас України, 2007).

У цілому територія характеризується як акумулятивно-ерозійна рівнина, сформована в межах четвертинних алювіальних і водно-льодовикових відкладів. За морфогенетичними ознаками це переважно слабохвиляста, місцями плоска або гривиста рівнина з добре вираженими заплавно-терасовими комплексами (Маринич, Шищенко, 2003; Національний каталог біотопів України, 2018).

Отже, особливості рельєфу та заплавно-терасової будови території формують широкий спектр екологічних умов, що визначають просторовий розподіл рослинних угруповань. Саме різноманіття геоморфологічних комплексів забезпечує існування як заболочених екотопів, характерних для *D. incarnata*, так і добре дренованих лісових і піщаних ділянок, де формуються популяції *L. martagon* та *P. patens*.

Ґрунти. Відповідно до агроґрунтового районування України, територія Деснянського біосферного резервату належить до Поліської агроґрунтової провінції, для якої характерне поширення дерново-підзолистих, лучних і болотних ґрунтів різного ступеня гідроморфності (Маринич, Шищенко, 2003; Національний атлас України, 2007).

У межах досліджуваної території переважають дерново-підзолисті ґрунти, сформовані на піщаних і супіщаних відкладах. Вони характеризуються низьким вмістом гумусу, кислою реакцією ґрунтового розчину та невисокою природною родючістю (Балюк та ін., 2021; Гродзинський, 2005). На підвищених елементах рельєфу, зокрема терасах, поширені дерново-слабопідзолисті та дерново-середньопідзолисті ґрунти легкого гранулометричного складу.

У понижених ділянках рельєфу – заплавах і міжгиривних пониженнях – широко представлені лучні та лучно-болотні ґрунти. Для них характерне оглеєння профілю, зумовлене високим рівнем ґрунтових вод і періодичним перезволоженням (Маринич, Шищенко, 2003). В умовах надмірного зволоження формуються болотні та торфово-болотні ґрунти, які відзначаються високим вмістом органічної речовини, розвитком глейових горизонтів і специфічним водно-повітряним режимом (Балюк та ін., 2021; Полупан та ін., 2005).

Ґрунтоутворюючими породами переважно виступають алювіальні піски, супіски та водно-льодовикові відклади, що визначає легкий механічний склад ґрунтів і їх підвищену водопроникність (Національний атлас України, 2007). У заплаві річки Десна сформовані алювіально-лучні та алювіально-болотні ґрунти, розвиток яких пов'язаний із періодичними паводками.

Реакція ґрунтового розчину варіює від слабокислої до кислої (рН 4,5–6,5), що є характерним для дерново-підзолистих ґрунтів Полісся. Вміст гумусу зазвичай є низьким у дерново-підзолистих ґрунтах і значно вищим у лучно-болотних та торфових різновидах (Балюк та ін., 2021; Полупан та ін., 2005).

Отже, різноманітність ґрунтового покриву визначає широкий спектр едафічних умов, що є одним із ключових чинників просторової диференціації популяцій досліджуваних видів. Лучно-болотні й торфові ґрунти створюють оптимальні умови для існування *D. incarnata*, тоді як дерново-підзолисті

піщані та супіщані ґрунти забезпечують розвиток популяцій *P. patens* і *L. martagon* у відповідних типах лісових фітоценозів.

Клімат. Територія Деснянського біосферного резервату розташована в межах помірного кліматичного поясу і, відповідно до кліматичного районування України, належить до Північно-Східного кліматичного району Північної атлантико-континентальної кліматичної області (Національний атлас України, 2007). За сучасною класифікацією Köppen–Geiger клімат території належить до типу Dfb – вологого континентального клімату з теплим літом, холодною зимою та відсутністю вираженого сухого сезону (Peel et al., 2007).

Клімат регіону характеризується помірною континентальністю, що проявляється у відносно значній річній амплітуді температур повітря (близько 26–28°C) і чітко вираженій сезонності (Маринич, Шищенко, 2003). Переважаючим типом атмосферної циркуляції є західне перенесення повітряних мас, яке забезпечує надходження вологого атлантичного повітря.

Зимовий період є помірно холодним і нестійким, із частими відлигами, зумовленими циклонічною діяльністю. Середні температури січня змінюються в межах –4,5...–6,0°C. Періодично спостерігаються вторгнення арктичних повітряних мас, що супроводжуються короткочасними різкими похолоданнями (Національний атлас України, 2007).

Літній період характеризується помірно теплими умовами, із середніми температурами липня +18,5...+20,5°C. У цей час переважає циклонічна циркуляція, яка зумовлює випадання опадів і тимчасові зниження температури. Водночас під впливом антициклонів можливі короткочасні періоди спекотної та посушливої погоди (Маринич, Шищенко, 2003).

Середньорічна температура повітря на території Деснянського біосферного резервату становить близько 7,5–8,5 °C (рис. 2.2). Аналіз багаторічних метеорологічних спостережень свідчить про тенденцію до її підвищення, що відповідає сучасним проявам регіональних і глобальних кліматичних змін (IPCC, 2021). Абсолютні максимуми температури

перевищують $+38^{\circ}\text{C}$, тоді як мінімальні значення можуть опускатися нижче -30°C (Національний атлас України, 2007).

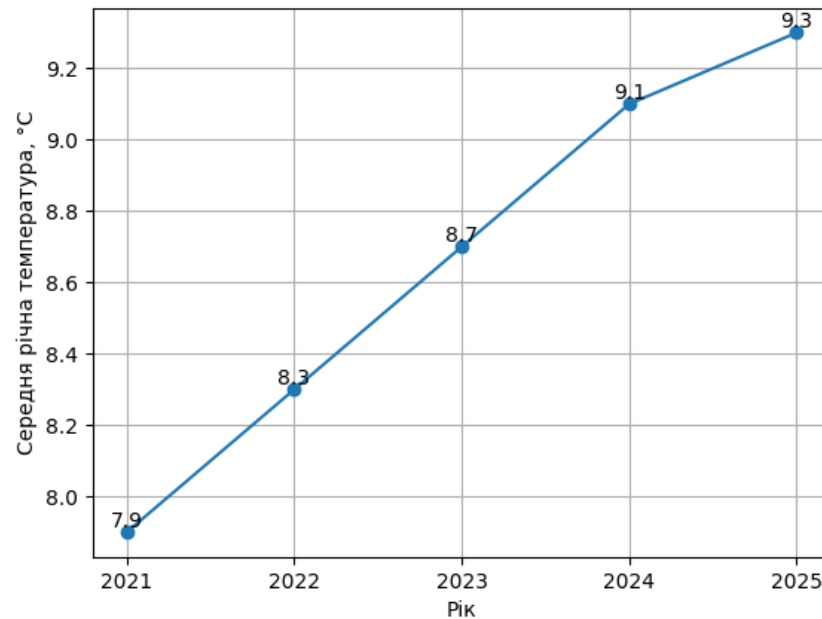


Рис. 2.2. Середня річна температура повітря в регіоні досліджень за 2021–2025 рр. (за даними з <https://meteostat.net>)

Річна кількість опадів становить 550–650 мм, із максимумом у літній період (Рис. 2.3). У холодну пору року опади випадають переважно у вигляді снігу, формуючи стійкий сніговий покрив тривалістю до 90–100 днів (Національний атлас України, 2007). Середня висота снігу становить 15–25 см.

Тривалість вегетаційного періоду сягає 190–210 днів, а сума активних температур (вище $+10^{\circ}\text{C}$) – 2200–2400 $^{\circ}\text{C}$, що створює сприятливі умови для розвитку рослинності (Маринич, Шищенко, 2003). Вітровий режим характеризується переважанням західних і північно-західних вітрів у теплий період року та північно-східних – у холодний. Середня швидкість вітру становить 3–5 м/с (Національний атлас України, 2007).

До несприятливих кліматичних явищ належать пізні весняні та ранні осінні заморозки, періодичні посухи, ожеледь і тумани в холодний період

року, які можуть впливати на функціонування природних екосистем і стан популяцій рослин (Гродзинський, 2005).

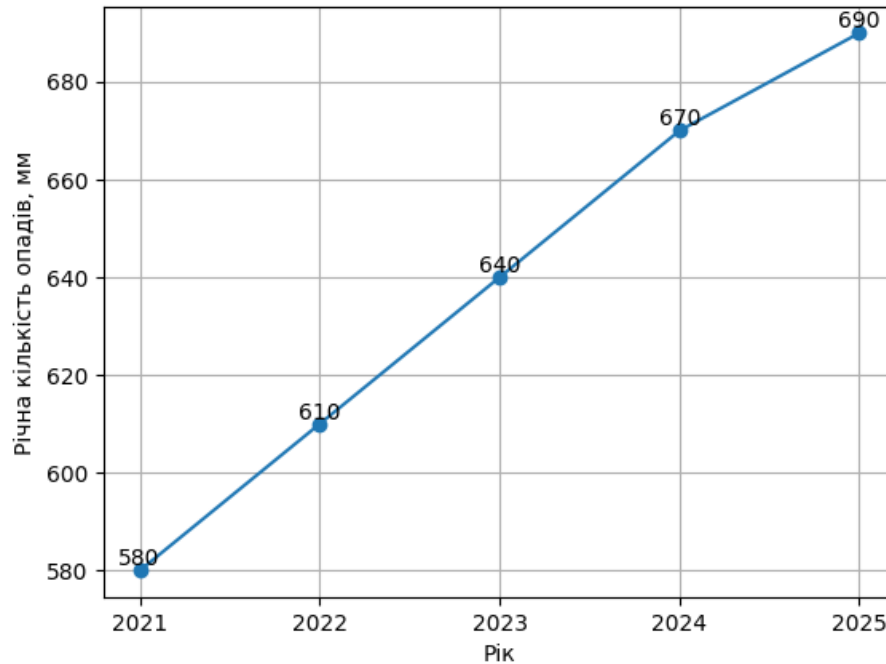


Рис. 2.3. Річна кількість опадів у регіоні досліджень за 2021–2025 рр. (за даними з <https://meteostat.net>)

Таким чином, сучасні кліматичні умови регіону загалом є сприятливими для існування досліджуваних видів, однак тенденції до підвищення температури повітря та зміни режиму зволоження можуть суттєво впливати на структуру й функціонування їх популяцій. Найбільш чутливими до таких змін є популяції *D. incarnata*, тоді як для *L. martagon* і *P. patens* визначальне значення мають зміни мікрокліматичних умов лісових екосистем і сукцесійні процеси.

Гідрологія. Територія Деснянського біосферного резервату розташована в межах Деснянської гідрологічної підобласті басейну річки Дніпро та належить до зони достатньої водності (Національний атлас України, 2007). Основною водною артерією є річка Десна – одна з найбільших лівих приток Дніпра, яка визначає гідрологічний режим і особливості водного балансу території.

Гідрографічна мережа включає заплаву річки Десна, її численні притоки, стариці, протоки, а також систему заплавних озер і заболочених понижень. Значна частина досліджуваної території приурочена до заплавно-терасового комплексу, де поверхневі та ґрунтові води перебувають у тісному взаємозв'язку (Маринич, Шищенко, 2003; Національний атлас України, 2007). Густота річкової мережі становить близько 0,4–0,6 км/км², що є характерним для поліських регіонів. Важливу роль у формуванні гідрологічного режиму відіграють алювіальні процеси та сезонні паводки, які сприяють перезволоженню заплав і формуванню специфічних гідрологічних екотопів (Гродзинський, 2005).

Поверхневий стік має виражену сезонну динаміку, основна його частка (до 60–65%) припадає на весняний період і пов'язана зі сніготаненням. У літній період формується близько 15–20% стоку, восени – 10–15%, тоді як узимку його обсяги є мінімальними (Національний атлас України, 2007).

У межах заплави річки Десна широко розвинені процеси заболочування, що зумовлено близьким заляганням ґрунтових вод і недостатнім природним дренажуванням. Глибина залягання ґрунтових вод зазвичай становить 0,5–2,0 м, що сприяє формуванню лучних, лучно-болотних і болотних ґрунтів (Маринич, Шищенко, 2003; Національний атлас України, 2007).

В останні десятиліття простежуються зміни гідрологічного режиму, пов'язані з кліматичними трансформаціями, зокрема підвищенням температури повітря та зміною режиму опадів. Це впливає на коливання рівня ґрунтових вод і посилення процесів перезволоження в понижених елементах рельєфу. Середньобагаторічні показники випаровування з водної поверхні становлять близько 500–550 мм, що відповідає умовам помірно вологого клімату (Національний атлас України, 2007).

Отже, гідрологічний режим території є одним із провідних екологічних чинників, що визначає умови формування рослинного покриву та просторовий розподіл популяцій рідкісних видів. Особливого значення він

набуває для *D. incarnata*, популяції якої безпосередньо залежать від стабільності рівня ґрунтових вод і режиму зволоження, тоді як для *L. martagon* і *P. patens* гідрологічні умови мають переважно опосередкований вплив через формування відповідних лісових екотопів.

Рослинність. Територія Деснянського біосферного резервату, в межах якої проводилися дослідження, відзначається значним різноманіттям рослинного покриву, що зумовлено поєднанням лісових, лучних і болотних екосистем, а також мозаїчністю гідрологічних і едафічних умов. У геоботанічному відношенні вона належить до Поліського округу Українського Полісся, де переважають соснові, дубово-соснові та мішані ліси, заплавні луки й болотні угруповання (Маринич, Шищенко, 2003; Національний атлас України, 2007).

Рослинність Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» є достатньо добре вивченою і характеризується високою ценотичною різноманітністю. Парк є ключовою складовою Деснянського біосферного резервату, що забезпечує репрезентативність отриманих даних для ширшої території. У його межах сформовані лісові, лучні, болотні та водні рослинні угруповання, які відображають природну структуру поліських ландшафтів (Панченко, 2005; Панченко, 2013; Панченко, 2014; Фіторізноманіття заповідників..., 2012).

Лісова рослинність представлена переважно сосновими (*Pinus sylvestris* L.), дубово-сосновими та широколистяними угрупованнями з участю *Quercus robur* L., *Betula pendula* Roth, *Tilia cordata* Mill., *Acer platanoides* L. Важливе місце займають також похідні та вторинні ліси, сформовані під впливом господарської діяльності (Григора & Соломаха, 2005; Панченко, 2005).

Лучна рослинність приурочена переважно до заплави річки Десна і представлена мезофітними та гігрофітними луками з домінуванням злаків і різнотрав'я. У понижених елементах рельєфу поширені вологі й заболочені луки, тоді як на підвищених ділянках формуються остепнені лучні

угруповання (Національний каталог біотопів України, 2018; Панченко, 2013; Фіторізноманіття заповідників..., 2012).

Болотна рослинність представлена евтрофними та мезотрофними болотами з домінуванням осоки (*Carex* spp.), очерету звичайного (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) та інших гігрофітів. У заплавних умовах широко поширені торфово-болотні угруповання, що формуються за умов постійного або періодичного перезволоження (Національний каталог біотопів України, 2018; Панченко, 2005; Фіторізноманіття заповідників..., 2012;).

Значна частина території перебуває під впливом природних сукцесійних процесів, зокрема заростання відкритих ділянок деревно-чагарниковою рослинністю. Це сприяє поступовій трансформації лучних і болотних угруповань у лісові. В умовах заповідного режиму такі процеси мають природний характер і відображають динаміку рослинного покриву (Панченко, 2013).

Таким чином, поєднання лісових, лучних і болотних угруповань формує широкий спектр оселищ, у межах яких локалізовані популяції досліджуваних видів. *D. incarnata* приурочена переважно до вологих лучних і болотних фітоценозів, *L. martagon* – до широколистяних і мішаних лісів, тоді як *P. patens* зростає у світлих соснових та дубово-соснових угрупованнях. Саме різноманітність рослинного покриву Деснянського біосферного резервату забезпечує можливість порівняльного дослідження популяцій цих видів у різних екологічних умовах.

Проведений аналіз природних умов Деснянського біосферного резервату свідчить, що формування популяцій рідкісних видів рослин визначається комплексною взаємодією геологічних, геоморфологічних, ґрунтових, кліматичних, гідрологічних і фітоценотичних чинників. Висока просторова неоднорідність території, сформована поєднанням заплавних, терасових, болотних і лісових ландшафтів, забезпечує існування широкого спектра екологічних ніш, у межах яких підтримуються популяції видів із різними екологічними вимогами.

Досліджувані види характеризуються різною екологічною приуроченістю, що визначає особливості їх просторового поширення та структури популяцій. *D. incarnata* приурочена переважно до вологих лучних і болотних екотопів із близьким заляганням ґрунтових вод, де вирішальне значення мають стабільність гідрологічного режиму, високий рівень зволоження та збереженість відкритих або слабо зарослих рослинних угруповань. Натомість *L. martagon* поширена у широколистяних і мішаних лісах із відносно стабільними едафічними та мікрокліматичними умовами, тоді як *P. patens* пов'язана зі світлими сосновими та дубово-сосновими лісами на добре дренованих піщаних ґрунтах, де визначальними факторами є достатня освітленість і помірний розвиток підліску.

Незважаючи на відмінності екологічних вимог, для всіх трьох видів спільним є висока чутливість до змін середовища існування. Трансформація гідрологічного режиму, зміна світлових умов унаслідок природних сукцесій або господарської діяльності, фрагментація оселищ, поширення інвазійних видів і сучасні кліматичні зміни можуть істотно впливати на чисельність, онтогенетичну структуру, просторову організацію та життєздатність їх популяцій. Додатковим чинником сучасного періоду є воєнний вплив, який призводить до порушення природних екосистем, виникнення пожеж, зміни гідрологічних умов і обмеження можливостей здійснення природоохоронних заходів.

Таким чином, Деснянський біосферний резерват характеризується значною екологічною різноманітністю, що створює сприятливі умови для дослідження популяцій рідкісних видів рослин у різних типах оселищ. Комплекс природних і антропогенних чинників визначає особливості їх функціонування, що обумовлює необхідність застосування комплексного популяційного аналізу. Такий підхід дозволяє об'єктивно оцінити сучасний стан популяцій, виявити основні тенденції їх змін та науково обґрунтувати ефективні заходи щодо їх збереження.

РОЗДІЛ 3

ОБ'ЄКТИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Об'єкт дослідження – популяції рідкісних видів рослин *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó, *Lilium martagon* L. та *Pulsatilla patens* (L.) Mill. у складі фітоценозів Деснянського біосферного резервату.

Предмет дослідження – структурно-функціональні особливості популяцій зазначених видів, зокрема їх морфометричні показники, онтогенетична та віталітетна структура, просторова організація, а також динаміка популяцій у межах довготривалого моніторингу (long-term monitoring) в умовах природних і антропогенно трансформованих екосистем.

Емпіричну основу роботи становлять матеріали польових досліджень, проведених у 2023–2025 рр. на території Деснянського біосферного резервату, зокрема в межах Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський».

Вивченням було охоплено популяції трьох рідкісних видів рослин, що належать до родин Orchidaceae, Ranunculaceae та Liliaceae.

Усього було проаналізовано 8 популяцій таких видів:

D. incarnata – 3 популяції;

L. martagon – 2 популяції;

P. patens – 3 популяції.

Усі досліджувані види (*D. incarnata*, *P. patens*, *L. martagon*) є трав'янистими багаторічними рослинами, приуроченими до лісових і узлісно-лучних біотопів Полісся та Лісостепу України. У межах Деснянського біосферного резервату вони зростають переважно у світлих соснових і мішаних лісах, на узліссях і галявинах, характеризуються обмеженою чисельністю та високою чутливістю до змін умов середовища.

Вибір цих видів зумовлений їх рідкісністю, природоохоронним статусом і репрезентативністю для різних типів екотопів лісових екосистем регіону. Важливим критерієм відбору була також наявність популяцій,

доступних для повторних обстежень у межах довготривалого моніторингу (long-term monitoring), що забезпечує можливість аналізу динаміки їх функціонування в часі. При формуванні вибірки локалітетів враховувалися особливості безпекової ситуації в регіоні, зокрема обмеження доступу до окремих ділянок у зв'язку з прикордонним розташуванням території та наслідками воєнних дій. У зв'язку з цим дослідження проводилися на відносно безпечних і доступних ділянках, які водночас забезпечують достатню репрезентативність для оцінки стану популяцій.

Обрані популяції стали основою для проведення комплексного популяційного аналізу, що включав оцінювання морфометричних показників особин, дослідження онтогенетичної та віталітетної структури, а також застосування неущкоджуючих методів морфометричного аналізу з подальшим визначенням життєвого стану популяцій.

D. incarnata – рідкісний вид, занесений до Червоної книги України (Про затвердження переліків..., 2021; Червона книга..., 2009;), представник родини Orchidaceae Juss (Рис.3.1). Це багаторічна трав'яниста рослина з бульбоподібними пальчасто-роздільними тубероїдами, які виконують функції запасання поживних речовин і забезпечують вегетативне відновлення (Барбарич та ін., 1965; Naczek et al., 2018).

Стебло прямостояче, нерозгалужене, заввишки 20–60 см. Листки лінійно-ланцетні або широко-ланцетні, розташовані чергово, іноді з характерними темними плямами. Суцвіття представлене щільним багатоквітковим колосом (Лукаш & Андрієнко, 2011; Червона книга України, 2009). Квітки зигоморфні, рожево-пурпурові або червонуваті; губа трилопатева, часто з темнішим крапчастим візерунком. Запилення здійснюється комахами (ентомофілія), що є типовим для представників родини Orchidaceae. Період цвітіння припадає на травень–червень. Плід – багатонасінна коробочка, що містить численне дрібне пилоподібне насіння, яке поширюється переважно анемохорно (Mattila & Kuitunen, 2000; Naczek et al., 2018).



Рис. 3.1. *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó (фото автора)

Ареал виду охоплює значну частину Європи, а також Західний і Центральний Сибір. В Україні *D. incarnata* поширена переважно в межах Полісся та Лісостепу, рідше трапляється в інших регіонах. Вид приурочений до вологих і перезвожених екотипів – луків, боліт, заплав і сирих узлісь, де зростає на торф’янистих і глейових ґрунтах. Характеризується гігрофітністю, високою чутливістю до змін гідрологічного режиму та порушення місцезростань (Червона книга..., 2009).

Популяції *D. incarnata* зазвичай формуються у вигляді локальних мозаїчних угруповань, чітко пов’язаних із специфічними гідрологічними умовами. Їх структура значною мірою визначається рівнем зволоження, типом субстрату та станом рослинного покриву (Клименко та ін., 2023; Schrautzer et al., 2011).

Онтогенетична структура популяцій варіює від повночленної до неповночленної, що відображає нестабільність процесів відновлення. Для

виду характерна значна варіабельність співвідношення вікових груп, яка залежить від умов середовища. Важливою біологічною особливістю є залежність ранніх стадій розвитку від симбіозу з мікоризними грибами, що обмежує ефективність насіннєвого поновлення і зумовлює нерівномірність поповнення популяцій (Pedersen, 1998; Sarasan et al., 2021).

Щільність популяцій може змінюватися від розрідженої до відносно високої, проте у більшості випадків характерним є агрегований тип просторового розміщення особин. Така структура пов'язана з мікрогетерогенністю екотопів і локальним характером відновлення виду (Vallius et al., 2008).

L. martagon – рідкісний вид, занесений до Червоної книги України (Карпенко & Свердлов, 2024; Червона книга..., 2009), представник родини Liliaceae Juss (Рис. 3.2). Це багаторічна трав'яниста рослина з підземною цибулиною (Барбарич та ін., 1965; Доброчаєва та ін., 1987), яка забезпечує тривале існування особин і їх здатність до вегетативного відновлення (Kamenetsky & Okubo, 2013).



Рис. 3.2. *Lilium martagon* L. (фото автора)

Стебло прямостояче, нерозгалужене, заввишки 50–150 см, рівномірно вкрите листками. Листки видовжено-ланцетні або вузьколанцетні, розміщені переважно мутовками, рідше – чергово. Квітки пониклі, актиноморфні, з характерною будовою оцвітини: її листочки рожево-пурпурові, з темними цятками, сильно відігнуті назад. Андроцей представлений шістьма тичинками, гінецей – однією маточкою. Суцвіття китицеподібне, зазвичай містить 5–10, іноді до 20 квіток (Лукаш, Андрієнко, 2011). Цвітіння відбувається у червні–липні. Плід – коробочка з численним насінням (Dhiman et al., 2021).

Ареал виду охоплює значну частину Європи, Малу Азію, Кавказ і Західний Сибір. В Україні *L. martagon* поширена переважно в Карпатах, Поліссі та Лісостепу, рідше трапляється в степовій зоні. Вид приурочений до листяних, мішаних і хвойних лісів, узлісь та галявин, де зростає на свіжих або помірно вологих, добре дренованих і відносно родючих ґрунтах. Характеризується тіньовитривалістю та мезофітністю, водночас виявляє високу чутливість до порушення лісового середовища й рекреаційного навантаження (Дідух, 2009; Червона книга..., 2009).

Популяції *L. martagon* зазвичай формуються у вигляді локальних розріджених угруповань із невисокою щільністю особин. Їх просторове розміщення має мозаїчний характер, що зумовлено неоднорідністю лісових екотопів, особливостями насінневого поновлення та обмеженим поширенням діаспор (Ouborg et al., 2006; Truchan & Sobisz, 2012).

Онтогенетична структура популяцій варіює від повночленної до неповночленної, причому в багатьох випадках спостерігається зменшення частки прегенеративних особин. Це пов'язано зі складністю проростання насіння, тривалим ювенільним періодом і високою залежністю ранніх стадій розвитку від мікроекологічних умов (Dhiman et al., 2021; Kamenetsky & Okubo, 2013;).

Для виду характерна відносно низька частка генеративних особин і значна роль вегетативного відновлення, що сприяє збереженню популяцій у

несприятливих умовах, але водночас обмежує їх просторове розширення (Dhiman et al., 2021).

P. patens – рідкісний вид, занесений до Червоної книги України (Про затвердження переліків..., 2021), представник родини Ranunculaceae Juss (Рис. 3.3). Це багаторічна трав'яниста рослина з добре розвиненим вертикальним кореневищем (Барбарич та ін., 1965), яке забезпечує тривале існування особин і їх стабільність у ценопопуляціях (Дідух, 2009).



Рис. 3.3. *Pulsatilla patens* (L.) Mill. (фото автора)

Генеративні пагони прямостоячі, заввишки 10–40 см, густо опушені довгими сріблястими волосками (трихомами). Листки прикореневі, з'являються після цвітіння, тричі перисторозсічені на вузькі лінійні частки; стеблові листки редуковані, формують кільчасту обгортку під квіткою. Квітки поодинокі, великі, актиноморфні; оцвітина проста, віночкоподібна, складається з шести фіолетово-синіх або лілових листочків, зовні опушених. Андроцей багатотичинковий, гінецей апокарпний. Цвітіння відбувається у ранньовесняний період (березень–квітень). Плід – багатогорішок; плодики з

видовженими опушеними стовпчиками, що забезпечують анемохорне поширення (Дідух, 2009; Парнікоза та ін.. 2008).

Ареал виду є євразійським; в Україні *P. patens* поширена переважно в межах Полісся та північної частини Лісостепу. Вид приурочений до світлих соснових і мішаних лісів, узлісь, галявин, піщаних арен і терас із добре дренованими ґрунтами. Характеризується світлолюбністю, ксеромезофітністю та високою чутливістю до затінення й антропогенних порушень (Дідух, 2009; Лукаш, 2009).

Популяції *P. patens* зазвичай мають невисоку чисельність і фрагментований характер, що зумовлено як природною вузькістю екологічної ніші, так і посиленням антропогенного впливу (Kalliovirta et al., 2006; Szczecińska et al., 2016). У межах ареалу формуються переважно локальні ізольовані ценопопуляції, приурочені до специфічних екотопів, зокрема світлих борів і піщаних підвищень (Kalliovirta et al., 2006).

Онтогенетична структура популяцій варіює від повночленної до неповночленної, з можливим випадінням окремих вікових груп, що свідчить про порушення процесів відновлення. У сприятливих умовах формуються популяції з участю всіх онтогенетичних станів, однак для більшості сучасних ценопопуляцій характерне зменшення частки прегенеративних особин, що розглядається як індикатор зниження репродуктивної здатності (Kalamees et al., 2012; Kļaviņa et al., 2025).

Просторова структура популяцій має переважно агрегований (куртинний) характер, що зумовлено обмеженим поширенням насіння та мікрогетерогенністю умов середовища (Kalamees et al., 2012; Szczecińska et al., 2016).

Зазначені особливості свідчать про високу чутливість популяцій *P. patens* до змін умов середовища та підкреслюють необхідність їх дослідження з використанням комплексного популяційного аналізу і довготривалого моніторингу.

Дослідження проводилися на території Деснянського біосферного резервату, зокрема в межах Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський». Для аналізу були обрані популяції рідкісних видів, приурочені до природних фітоценозів, що характеризуються відносною збереженістю та низьким рівнем антропогенного трансформування. Особливу увагу приділено ділянкам, вилученим із господарського використання з моменту створення національного природного парку та переведеним у режим заповідання. Такі території відзначаються стабілізованими еколого-ценотичними умовами, що створює передумови для формування природних, малопорушених ценопопуляцій досліджуваних видів.

Частина популяцій була включена до програми довготривалого моніторингу (long-term monitoring), який передбачає проведення повторних обстежень (repeated surveys) через значні часові інтервали. Зокрема, для окремих популяцій *L. martagon* та *P. patens* наявні дані спостережень з інтервалом близько 10 років, що дозволило оцінити динаміку їх чисельності, щільності та онтогенетичної структури в часовому аспекті.

Польові дослідження здійснювалися в умовах обмеженого доступу до частини територій резервату, що зумовлено його прикордонним розташуванням і впливом воєнних дій. У зв'язку з цим обстеження проводилися переважно на відносно безпечних ділянках, що також визначило вибір конкретних локалітетів для довготривалого моніторингу.

Просторове розміщення досліджуваних популяцій (рис. 3.4) охоплює ділянки з різною екологічною неоднорідністю, зумовленою варіаціями умов зволоження, освітленості, ґрунтового покриття та структури рослинного угруповання. Це забезпечило можливість оцінювання стану та динаміки популяцій рідкісних видів у різних екотопах у межах природоохоронної території з обмеженим антропогенним впливом.

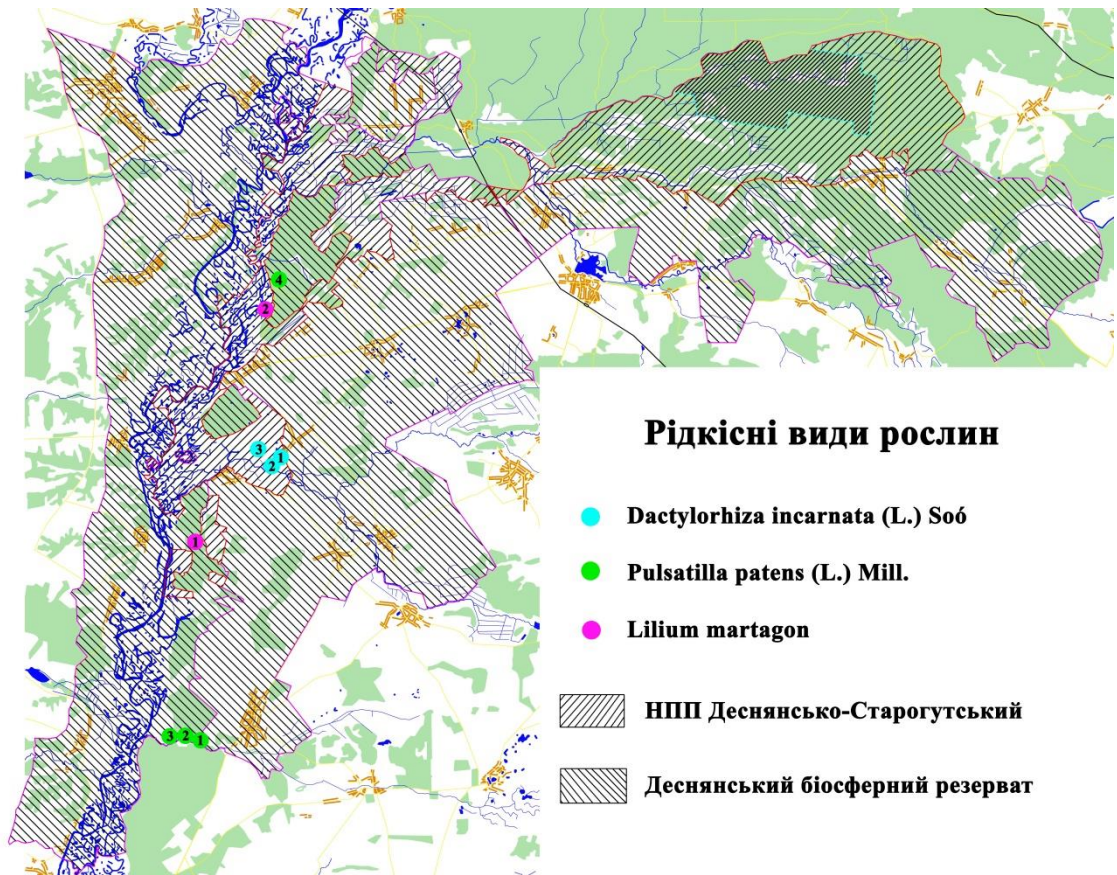


Рис. 3.4. Карта розміщення досліджуваних популяцій рідкісних видів рослин у межах Деснянського біосферного резервату

У таблиці 3.1 наведено узагальнену еколого-ценотичну характеристику досліджуваних видів на основі аналізу літературних даних та власних польових спостережень (Дідух, 2009; Екофлора України, 2000–2010).

Фітоценози, у складі яких зростають популяції *D. incarnata*, представлені типовими осоково-злаково-різнотравними лучно-болотними та вологими лучними угрупованнями Полісся, що формуються в умовах різного ступеня зволоження (Лукаш, 2008). За еколого-ценотичними характеристиками вони переважно належать до класу *Molinio–Arrhenatheretea*, а окремі ценози – до класу *Phragmito–Magnocaricetea*, характерних для заплавних і приболотних екосистем (Національний каталог біотопів України, 2018; Продромус..., 2019).

Угруповання типів *Caricetum nigrae–Poetum pratensis* і *Caricetum acutae–Poetum pratensis* формуються на перезволожених луках із нестійким або

періодично надлишковим зволоженням і характеризуються домінуванням осок (*Carex nigra* (L.) Reichard, *Carex acuta* L.) та злаків (*Poa pratensis* L.). Вони належать до мезогігрофітних лучних ценозів і є типовими для заплав річок і периферійних частин боліт. Такі угруповання відзначаються відносно високою продуктивністю та значною флористичною насиченістю, створюючи сприятливі умови для існування популяцій орхідних, зокрема *D. incarnata*, яка виступає характерним компонентом цих угруповань.

Таблиця 3.1

Характеристика умов зростання популяцій досліджуваних видів

№ популяції	Приналежність території до об'єктів ПЗФ		Фітоценоз	Тип оселища	Екологіч на група
	ДБР	НППДС			
Dactylorhiza incarnata					
1 – с. Журавка	+	+	Caricetum nigrae–Poetum pratensis	Лучно- болотні угруповання	Гігрофіт
2 – с. Журавка	+	+	Caricetum acutae–Poetum pratensis		
3 – с. Журавка	+	+	Caricetum vesicariae		
Lilium martagon					
1 – база «Боровичи»	+	-	Querceto–Tilieto–Aceretum pteridioso–convallariosum	Широколистя ні та мішані ліси	Мезофіт
2 – урочище «Уборок»	+	+	Fraxinetum coryloso–convallariosum		
Pulsatilla patens					
1 – база «Бирино»	+	-	Pinetum callunoso–hylocomiosum	Світлі соснові ліси	Ксероме зофіт
2 – база «Бирино»	+	-	Querceto–Pinetum coryloso–luzulosum		
3 – база «Бирино»	+	-	Querceto–Pinetum franguloso–festucosum		
4 – база «Деснянка»	+	-	Pinetum callunoso–hylocomiosum		

Більш гігрофільні угруповання типу *Caricetum vesicariae* належать до болотної рослинності класу *Phragmito–Magnocaricetea* і формуються в умовах постійного перезволоження та високого рівня ґрунтових вод. Вони характеризуються домінуванням високорослих осок і зменшенням участі

мезофітних видів. У межах таких ценозів *D. incarnata* трапляється рідше і перебуває у більш вразливому стані, що пов'язано з посиленням конкуренції та обмеженням світлового режиму внаслідок формування щільного травостою і сукцесійного заростання (Панченко, 2005).

Угруповання, у складі яких зростає *L. martagon*, належать до лісових мезофітних ценозів класу *Quercus–Fagetea*, що формуються в умовах помірного зволоження та різного ступеня зімкнутості деревного ярусу (Продромус..., 2019). Зокрема, угруповання типу *Querceto–Tilieto–Aceretum convallarioso–pteridiosum* є типовими для широколистяних і мішаних лісів Полісся і характеризуються добре розвиненим трав'яним покривом із участю мезофітного різнотрав'я. У таких умовах *L. martagon* виступає типовим елементом неморальної флори, приуроченим до екотонних або напіввідкритих ділянок із підвищеною освітленістю.

Натомість угруповання типу *Fraxinetum coryloso–convallariosum* характеризуються більшою зімкнутістю деревного та чагарникового ярусів і відповідають пізнішим стадіям сукцесійного розвитку лісових екосистем. У таких умовах посилення затінення негативно впливає на популяції *L. martagon* і призводить до їх скорочення, що узгоджується з даними щодо чутливості виду до світлового режиму (Панченко, 2013).

Угруповання за участю *P. patens* приурочені до світлих соснових лісів класу *Vaccinio–Piceetea*, а також до відкритих піщаних галявин і узлісь із розрідженим рослинним покривом. Найчастіше вид трапляється у соснових угрупованнях типу *Pinetum sylvestris hylocomioso–callunosum*, що формуються на добре дренованих бідних піщаних ґрунтах із низьким рівнем зволоження. Такі фітоценози характеризуються високою освітленістю, слаборозвиненим трав'яним ярусом і низьким проективним покриттям, що створює оптимальні умови для росту, цвітіння та поновлення популяцій виду (Панченко, 2005; Продромус..., 2019).

Ці ценози характеризуються розрідженим деревним ярусом, значною участю мохово-лишайникового покриву та наявністю псамофітного

різнотрав'я. *P. patens* часто приурочена до екотонних ділянок уздовж лісових доріг, просік і узлісь, де поєднуються достатня освітленість і знижений рівень конкуренції. За еколого-ценотичними характеристиками такі угруповання відповідають раннім або середнім стадіям сукцесії світлохвойних лісів, тоді як їх подальша трансформація внаслідок заростання призводить до зникнення виду, що узгоджується з даними польових спостережень і літератури (Панченко, 2013).

Таким чином, угруповання, у яких зростають досліджувані рідкісні види, відображають градієнт екологічних умов – від перезволожених лучно-болотних екосистем (*D. incarnata*) через мезофітні лісові ценози (*L. martagon*) до сухіших світлохвойних і псамофітних угруповань (*P. patens*). Це свідчить про різну екологічну приуроченість видів і визначає специфіку їх популяційної організації.

У дослідженні застосовано комплекс польових (маршрутно-експедиційний, напівстаціонарний) і камеральних методів, зокрема методи математико-статистичного аналізу. Оцінювання стану та аналіз структури рослинних угруповань здійснювали з використанням загальноприйнятих геоботанічних підходів (Kent, 2012; Злобін та ін., 2026). Геоботанічні описи виконували на облікових ділянках площею 100 м² (10 × 10 м), що відповідає класичним підходам до дослідження лісових і лучних фітоценозів (Braun-Blanquet, 1964; Якубенко та ін., 2017).

Для оцінювання стану особин у популяціях рідкісних видів застосовували метод неущкоджуючої морфометрії, який передбачає вимірювання комплексу морфометричних показників рослин (висоти пагонів, кількості листків, генеративних органів, розмірів листкових пластинок та інших параметрів) без вилучення особин із природного середовища, що дає змогу отримати репрезентативні дані без порушення цілісності популяцій (Pérez-Harguindeguy et al., 2013; Злобін та ін., 2022).

Дослідження ценопопуляцій *D. incarnata*, *L. martagon* та *P. patens* здійснювали з використанням підходів популяційної екології, які

передбачають аналіз чисельності, щільності, просторової, онтогенетичної та віталітетної структури популяцій. Оцінювання стану ценопопуляцій проводили на основі комплексного популяційного аналізу з урахуванням морфометричних показників особин, вікової структури та особливостей їх просторового розміщення (Злобін, 2009; Злобін та ін., 2009; Злобін та ін., 2013; Злобін та ін., 2022; Злобін та ін., 2026; Кияк, 2015; Morris & Doak, 2002).

Особливу увагу приділено застосуванню підходів довготривалого моніторингу (*long-term monitoring*) і повторних обстежень (*repeated surveys*), що передбачають аналіз змін популяцій у часі шляхом зіставлення даних, отриманих у різні періоди досліджень. Такий підхід дозволяє виявляти довгострокові тенденції динаміки чисельності, трансформації онтогенетичної структури та зміни життєздатності популяцій, що є особливо важливим для оцінювання стану рідкісних видів у природних екосистемах (Ehrlén & Morris, 2015; Lindenmayer & Likens, 2018). Поєднання підходів *long-term monitoring*, нешкодливої морфометрії та геоботанічних описів забезпечує можливість комплексної оцінки функціонування ценопопуляцій у природних умовах Деснянського біосферного резервату та дозволяє виявляти як явні, так і приховані тенденції їх стабілізації або деградації.

Для встановлення віталітетної структури популяцій використано методику Ю. А. Злобіна (Злобін, 2009; Злобін та ін., 2013; Злобін та ін., 2022; Злобін та ін., 2026). Віталітетний аналіз передбачає визначення ключових морфометричних параметрів – показників, що кількісно відображають рівень життєвості особин. У ході дослідження встановлювали рівень і характер кореляційних зв'язків між морфометричними ознаками, проводили факторний аналіз із метою виокремлення найбільш інформативних параметрів, а також здійснювали порівняння результатів кореляційного та факторного аналізів. Отримані дані інтерпретували з урахуванням біологічних особливостей видів і умов їх місцезростання.

На заключному етапі віталітетного аналізу на основі відібраних ключових морфопараметрів визначали частку особин різних класів віталітету: високого (a), середнього (b) та низького (c). На цій основі розраховували інтегральний показник – індекс якості популяції (Q):

$$Q = 1/2 (a+b), \text{ де}$$

a – частка рослин найвищого класу віталітету (у частках одиниці),

b – частка рослин проміжного класу віталітету (у частках одиниці).

У підсумку було встановлено належність популяції до одного з якісних типів: депресивного ($Q < 0,16667$), врівноваженого (Q від $0,16667$ до $0,3333$), процвітаючого ($Q > 0,3333$).

Віталітетний аналіз був проведений з використанням комп'ютерних програм VITAL, STATISTICA та Excel.

Оцінювання онтогенетичної структури ценопопуляцій досліджуваних рідкісних видів здійснювали шляхом обліку особин на пробних ділянках площею $0,5 \text{ м}^2$. Визначення онтогенетичного стану рослин проводили без вилучення особин із природного середовища із застосуванням неущкоджуючих підходів, що є принципово важливим при дослідженні рідкісних і охоронюваних видів.

Ідентифікацію онтогенетичних станів здійснювали за морфологічними ознаками відповідно до загальноприйнятих методичних підходів (Злобін та ін., 2022). У структурі популяцій виділяли такі вікові стани: проростки (p), ювенільні (j), іматурні (im), віргінільні (v), генеративні (g_1 – молоді, g_2 – середньовікові, g_3 – старі), а також субсенільні (ss) і сенільні (s) особини.

Аналіз кількісного співвідношення особин різних онтогенетичних станів дозволив визначити онтогенетичну структуру популяцій і сформувати їх онтогенетичні спектри. Повноту спектрів оцінювали за наявністю всіх вікових груп: популяції з повним набором онтогенетичних станів розглядали як повночленні, за відсутності окремих груп – як неповночленні.

Додатково здійснювали аналіз конфігурації онтогенетичних спектрів, що дозволило виділити їх основні типи: лівобічні (з переважанням

прегенеративних особин), центровані (з домінуванням генеративної фракції), правобічні (з високою часткою постгенеративних особин) та бімодальні (з двома максимумами). Такий підхід забезпечує більш повну оцінку стану і тенденцій розвитку популяцій у природних умовах.

Для кількісної характеристики онтогенетичної структури ценопопуляцій застосовано систему індексів, запропоновану І. М. Коваленком (Коваленко, 2005). Зокрема, популяції типізували залежно від співвідношення вікових груп: за переважання догенеративних особин їх відносили до інвазійного типу, за домінування генеративних – до нормального, а при високій частці постгенеративних – до регресивного типу.

Для поглибленого аналізу вікової структури (Злобін та ін., 2022; Злобін та ін., 2026) визначали індекс віковості (Δ) та індекс ефективності (ω), які відображають співвідношення онтогенетичних груп і функціональний стан популяції (Рис. 3.5).

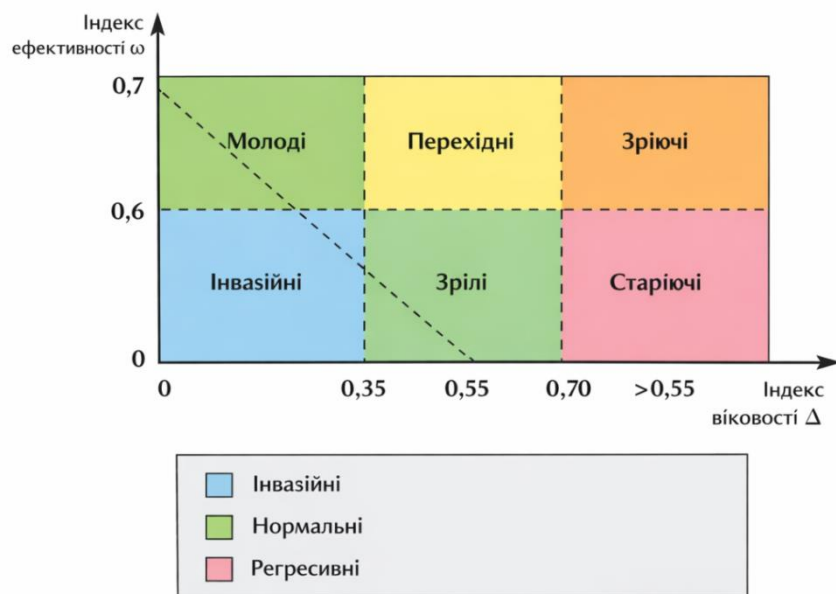


Рис. 3.5. Схема класифікації ценопопуляцій за співвідношенням індексів віковості (Δ) та ефективності (ω)

Для проведення морфометричного аналізу в межах кожної популяції за випадковим принципом відбирали 25–30 особин, або, у випадку обмеженої

чисельності популяцій рідкісних видів, здійснювали облік усіх наявних особин. Оцінювання морфологічних параметрів здійснювали із застосуванням неущкоджуючих методів, що передбачають вимірювання рослин без їх вилучення з природного середовища, що є особливо важливим при дослідженні рідкісних і охоронюваних видів.

Для кожної особини визначали комплекс морфометричних показників, який включав статичні метричні ознаки (кількісні параметри, отримані шляхом прямих вимірювань – розміри, кількість органів) та статичні алометричні показники, що відображають співвідношення між окремими морфологічними характеристиками рослин (Злобін та ін., 2022).

Таблиця 3.2

Перелік морфопараметрів для оцінки стану особин популяцій

Назва морфопараметра	Умовне позначення	Одиниці виміру
Висота рослини	h	см
Кількість листків	NL	шт
Кількість мутовок	Nm	шт
Кількість квіток	NFL	шт
Кількість плодів	NFR	шт
Довжина черешка	Lp	см
Довжина суцвіття	Lfl	см
Довжина листкової пластинки	LL	см
Ширина листкової пластинки	HL	см
Площа одного листка	$aL = LL \cdot HL \cdot k$	см ²
Репродуктивне зусилля	$RE = (NG/A) \cdot 100$	%

Площу листкової пластинки визначали неущкоджуючим методом на основі лінійних розмірів листка. З урахуванням особливостей форми листкової пластинки орхідних, площу одного листка обчислювали за формулою:

$$aL = k \cdot L \cdot W$$

де Ll – довжина листка, Sl – його максимальна ширина, k – коригувальний коефіцієнт.

За результатами вимірювання площі листової поверхні та відповідного визначення коефіцієнтів для *D. incarnata* значення коефіцієнта становило 0,698, що узгоджується з літературними даними. Відомо, що добуток довжини та ширини листка ($L \times W$) зазвичай переоцінює його фактичну площу приблизно на 25–35 %, тому для розрахунків застосовують коригувальні коефіцієнти, величина яких залежить від форми листової пластинки (Jonckheere et al., 2004; Злобін та ін., 2022); для *L. martagon* значення коефіцієнта дорівнювало 0,688; для *P. patens* значення коефіцієнта дорівнювало 0,312.

Щільність популяцій досліджуваних видів визначали шляхом обліку кількості особин на пробних ділянках площею 1 м², які розміщували випадковим чином у межах популяції. Для кожної ділянки проводили підрахунок усіх особин, після чого обчислювали середнє значення чисельності та визначали щільність у перерахунку на 1 м².

Оцінювання стану особин здійснювали із застосуванням індексу морфоінтеграції, який характеризує ступінь узгодженості морфологічних ознак рослин (Злобін та ін., 2022; Злобін та ін., 2026). Розрахунок індексу базувався на аналізі кореляційних зв'язків між морфометричними параметрами.

$$I = B / [0,5(n^2 - n)] \times 100\%,$$

де I – індекс морфоінтеграції (%), B – кількість статистично достовірних коефіцієнтів кореляції ($p \leq 0,05$), n – кількість досліджуваних ознак.

З урахуванням симетричності кореляційної матриці до розрахунків включали лише коефіцієнти, розташовані нижче головної діагоналі.

Отримані значення індексу морфоінтеграції інтерпретували як показник рівня морфологічної інтегрованості особин. Низькі значення індексу свідчать про слабку узгодженість морфометричних параметрів і,

відповідно, про нестабільний або пригнічений стан рослин. Натомість високі значення індексу вказують на високий рівень інтеграції ознак, що є ознакою сприятливих умов існування та доброго життєвого стану особин у популяції.

Отже, застосований комплекс польових, морфометричних, геоботанічних, онтогенетичних, віталітетних та статистичних методів забезпечує всебічне оцінювання сучасного стану популяцій досліджуваних видів. Поєднання неущкоджуючих методів дослідження з довготривалим популяційним моніторингом створює методологічну основу для аналізу структурно-функціональної організації популяцій, оцінювання їх життєздатності та виявлення основних тенденцій змін у сучасних умовах.

РОЗДІЛ 4

МОРФОМЕТРИЧНІ ПОКАЗНИКИ ТА СТРУКТУРНО- ФУНКЦІОНАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ ПОПУЛЯЦІЙ ДОСЛІДЖУВАНИХ ВИДІВ

Розмірні ознаки рослин у популяціях становлять систему кількісних показників, що відображають морфологічну організацію та функціональний стан особин у межах ценопопуляцій. Вони виступають інтегральними характеристиками індивідуального розвитку, які формуються під впливом комплексу екологічних факторів, і можуть розглядатися як індикатори адаптаційних реакцій рослин на умови середовища. Морфометричний аналіз забезпечує отримання об'єктивних кількісних даних щодо варіабельності розмірів і пропорцій особин, що є основою для оцінювання їх життєвого стану, стійкості популяцій і потенціалу до самопідтримання (Cornelissen et al., 2003; Pérez-Harguindeguy et al., 2013; Злобін та ін., 2022; Злобін та ін., 2026).

Популяційні параметри характеризують популяцію як цілісну біологічну систему та відображають закономірності її просторової організації, функціонування і динаміки в конкретних екологічних умовах. Аналіз цих показників дає змогу оцінити особливості просторової структури популяцій, ступінь освоєння придатних місцезростань і потенційну стійкість до впливу факторів середовища. До основних параметрів, що досліджувалися, належали площа популяційного поля та щільність особин як базові характеристики просторової організації й чисельного стану популяцій (Krebs, 2009; Morris & Doak, 2002; Злобін та ін., 2026)

Комплексне використання морфометричних і популяційних показників забезпечує можливість всебічної оцінки стану популяцій рідкісних видів рослин, дозволяє виявити тенденції їх функціонування та трансформації в часі, а також формує методичну основу для проведення довготривалого моніторингу й розроблення науково обґрунтованих заходів їх збереження.

4.1. Просторова організація та популяційно-ценотичні особливості популяцій

Важливими характеристиками стану популяцій рідкісних видів рослин є показники їх чисельності та щільності, які відображають особливості просторового розміщення особин, ступінь освоєння придатних місцезростань і загальну життєздатність популяцій. Аналіз цих параметрів дозволяє оцінити сучасний стан популяцій, виявити тенденції їх розвитку та встановити вплив екологічних чинників на формування популяційної структури. Показники чисельності та щільності є важливими критеріями оцінки стабільності популяцій, їх здатності до самопідтримання та збереження в умовах змінного середовища. У зв'язку з цим наступним етапом дослідження було проведено аналіз чисельності особин і щільності популяцій досліджуваних видів у різних умовах місцезростання, результати якого наведено нижче.

***D. incarnata*.** Популяція 1, яка займала площу 427 м², формувалася у складі фітоценозу – *Caricetum nigrae*–*Poetum pratensis* (осоково-злаково-різнотравні сирі луки). Щільність особин становила 2,2 особини/м², що відповідає сприятливим умовам існування виду. Популяція характеризувалася наявністю як генеративних, так і вегетативних особин різних онтогенетичних станів, включаючи молоді рослини, що свідчить про активні процеси поновлення та підтримання її чисельності. В угрупованні відзначена поодинокі деревно-чагарникова рослинність (*Salix cinerea* L. та *Frangula alnus* Mill.), однак її вплив є обмеженим і не призводить до істотного затінення чи зміни умов середовища. Загалом така структура популяції свідчить про її відносну екологічну стабільність, збалансованість онтогенетичної структури та відсутність інтенсивних сукцесійних змін у межах досліджуваного біотопу (табл.4.1).

Найвищими показниками площі популяційного поля (3716 м²) характеризувалася популяція 2 *D. incarnata*, яка зростала в межах Деснянського біосферного резервату (територія НПП «Деснянсько-Старогутський») у складі лучно-болотного угруповання *Caricetum acutae*–

Poetum pratensis (осоково-злакові вологі луки). Популяція відзначалася найбільшою щільністю (3,6 особини/м²) і значною чисельністю як генеративних, так і вегетативних особин, включаючи ювенільні рослини, що свідчить про активні процеси поновлення та високий рівень життєздатності.

Таблиця 4.1

Основні популяційні параметри *D. incarnata* у різних фітоценозах

№ популяції	Приналежність території до об'єктів ПЗФ	Рослинне угруповання	Площа популяційного поля, м ²	Щільність популяції, шт/м ²	Тип розміщення особин у популяції
1	ДБР/НППДС	<i>Caricetum nigrae-Poetum pratensis</i>	427	2,2	Контагіозне
2	ДБР/НППДС	<i>Caricetum acutae-Poetum pratensis</i>	3716	3,6	Контагіозне
3	ДБР/НППДС	<i>Caricetum vesicariae</i>	48	0,4	Контагіозне

Примітка: ДБР – Деснянський біосферний резерват, НППДС – Національний природний парк «Деснянсько-Старогутський»

По периферії ділянки відмічено поодинокі деревно-чагарникову рослинність, представлену переважно *S. cinerea* та *F. alnus*, однак її поширення не має суцільного характеру і не призводить до витіснення виду. Це вказує на відносно стабільний стан популяції та відповідність умов місцезростання екологічним вимогам виду, що узгоджується з даними літератури щодо приуроченості *D. incarnata* до відкритих вологих луків і слабо зарослих болотних окраїн.

Найменшою за площею популяційного поля (48 м²) була популяція 3, приурочена до перезволоженої ділянки колишнього русла струмка, де формуються більш гігрофільні умови. Вона входить до складу угруповання *Caricetum vesicariae* і характеризується найнижчою щільністю (0,4 особини/м²) та мінімальною чисельністю як генеративних, так і вегетативних особин. Популяція розташована на відкритій ділянці, однак спостерігається активне поширення деревно-чагарникової рослинності (*Salix cinerea* L.,

Populus tremula L., *Frangula alnus* Mill.), що свідчить про розвиток сукцесійних процесів у напрямку чагарникових і деревних угруповань. Це призводить до поступового зниження освітленості, зміни гідрологічного режиму і, як наслідок, пригнічення світлолюбних видів, до яких належить *D. incarnata*.

Дослідження показали, що найбільш сприятливі умови для функціонування популяцій *D. incarnata* сформувалися у популяції 2, яка характеризується найбільшою площею популяційного поля та найвищою щільністю особин. Натомість популяція 3 демонструє ознаки погіршення стану, що проявляється у зменшенні площі, низькій щільності та розвитку сукцесійних процесів.

Відомо, що для лучно-болотних екосистем характерна сукцесія типу «відкрите угруповання → чагарникові зарості → ліс», і орхідні, зокрема *D. incarnata*, досягають оптимального розвитку на ранніх і середніх стадіях цього процесу. Отже, зниження щільності та чисельності особин у популяції 3 можна розглядати як наслідок сукцесійної трансформації екотопу.

Для всіх трьох популяцій *D. incarnata* характерний контагіозний (плямистий) тип просторового розміщення особин, що узгоджується з літературними даними про мозаїчну структуру популяцій орхідних у вологих луках і болотних екотопах. Таким чином, встановлено чіткий зв'язок між параметрами популяцій *D. incarnata* та умовами місцезростання: максимальні показники площі та щільності характерні для популяцій, що функціонують у стабільних лучно-болотних екотопах на ранніх і середніх стадіях сукцесії, тоді як у міру заростання та зміни гідрологічного режиму відбувається зниження чисельності й деградація популяцій.

***L. martagon*.** Популяція 1 зростає у складі фітоценозу Querceto–Tilieto–Aceretum pteridioso–convallariosum (широколистяно-змішані ліси з домінуванням орляка та конвалії), займаючи екотонне положення між стиглим сосновим лісом і розрідженими ділянками мішаного лісу. Таке розташування зумовлює формування специфічних умов середовища, зокрема

помірно підвищеного рівня освітленості, мозаїчності рослинного покриву та зниження конкуренції з боку деревного ярусу (табл. 4.2).

Популяція 1 займає площу 41 м², має витягнуту конфігурацію і характеризується загальною чисельністю 38 особин, що відповідає щільності 0,93 особини/м². У її складі представлені особини різних онтогенетичних станів, включаючи генеративні. Зафіксовано збільшення чисельності особин упродовж періоду спостережень, що свідчить про сприятливі умови існування та відносно стабільний стан популяції. Екотонний характер місцезростання забезпечує оптимальний світловий режим для виду, який тяжіє до напівзатінених умов.

Таблиця 4.2

Основні популяційні параметри *L. martagon* у різних фітоценозах

№ популяції	Приналежність території до об'єктів ПЗФ	Рослинне угруповання	Площа популяційного поля, м ²	Щільність популяції, шт/м ²	Тип розміщення особин у популяції
1	ДБР	<i>Querceto-Tilieto-Aceretum pteridoso-convallariosum</i>	41	0,93	Контагіозне
2	ДБР/НППДС	<i>Fraxinetum coryloso-convallariosum</i>	17	0,82	Контагіозне

Примітка: ДБР – Деснянський біосферний резерват, НППДС – Національний природний парк «Деснянсько-Старогутський»

Популяція 2 *L. martagon* розташована в урочищі «Уборок» (Придеснянська частина НПП «Деснянсько-Старогутський») у складі фітоценозу *Fraxinetum coryloso-convallariosum* (ясенево-ліщинові ліси з домінуванням конвалії), що характеризується високою зімкнутістю деревного та добре розвиненим чагарниковим ярусами. Сучасна площа популяційного поля становить 17 м², а щільність близько 0,82 особини/м². У складі популяції відмічено обмежену кількість генеративних особин (3–7 рослин), що свідчить про зниження репродуктивної активності.

Порівняння з результатами досліджень десятирічної давнини виявило суттєве скорочення як площі популяційного поля (з 32 м² до 17 м²), так і чисельності особин (з 42–65 до 14), а також зменшення кількості генеративних рослин (з до 17 до 3–7). Масштаб цих змін перевищує межі природних міжрічних флуктуацій, характерних для виду, і свідчить про наявність стійкої негативної динаміки популяції.

Порівняння основних популяційних параметрів двох популяцій свідчить, що більш сприятливі умови для існування *L. martagon* формуються в екотонних лісових угрупованнях із помірним рівнем освітленості. Зменшення площі популяційного поля та щільності особин у популяції 2 відображає негативний вплив сукцесійного заростання та посилення ценотичної конкуренції.

Ймовірною причиною таких змін є розвиток сукцесійних процесів, зокрема ущільнення деревного та чагарникового ярусів (розвиток *Corylus avellana* L., підріст деревних порід), що призводить до зниження освітленості та посилення конкурентного тиску. Відомо, що *L. martagon* є видом, чутливим до змін світлового режиму і найкраще розвивається в умовах помірного затінення, тоді як надмірне затінення спричиняє пригнічення особин і зниження їх репродуктивної здатності.

Таким чином, для популяції 2 характерні ознаки поступової деградації, що проявляється у зменшенні чисельності, звуженні популяційного поля та зниженні частки генеративних особин. Виявлена динаміка, ймовірно, пов'язана із сукцесійною трансформацією фітоценозу і може свідчити про процеси витіснення виду. Водночас не виключається певний внесок природних флуктуацій, однак загальна тенденція вказує на погіршення стану популяції.

Для обох популяцій характерний контагіозний (плямистий) тип просторового розміщення особин, за якого навколо генеративних рослин формуються локальні скупчення вегетативних особин. У складі обох популяцій відмічено наявність кагорти предгенеративних рослин, що

свідчить про збереження процесів поновлення. Водночас у популяції 1 частка молодих особин є вищою, що вказує на більш інтенсивне відновлення та стабільніші умови існування. У популяції 2 такі скупчення виражені слабше, що, ймовірно, пов'язано з погіршенням умов середовища внаслідок сукцесійних змін. Така просторова структура є типовою для виду і відображає локальний характер насінневого відновлення та обмежене поширення діаспор у межах фітоценозу.

Отримані результати узгоджуються із сучасними уявленнями про екологічну стратегію *L. martagon* як виду, приуроченого до напівзатінених лісових екотонів і проміжних стадій сукцесії. За класифікацією життєвих стратегій рослин (Grime, 2001) для виду характерне переважання ознак стрес-толерантної (S) стратегії у поєднанні з окремими рисами конкурентної (C) стратегії. Це проявляється здатністю тривалий час існувати в умовах відносно стабільних лісових екосистем, водночас підтримуючи високий рівень життєздатності лише за сприятливого світлового режиму. Оптимальні умови для функціонування популяцій формуються за помірного рівня затінення, характерного для екотонів або розріджених лісових угруповань, де забезпечується баланс між доступністю світла та захистом від екстремальних абіотичних факторів. Саме в таких умовах, як показано на прикладі популяції 1, підтримується стабільна чисельність, зберігається повночленна онтогенетична структура та відбувається ефективно природне поновлення популяції.

Натомість у процесі сукцесійного розвитку лісових угруповань, що супроводжується зростанням зімкнутості деревного і чагарникового ярусів, відбувається поступове зниження освітленості, що призводить до пригнічення особин, зменшення частки генеративних рослин і звуження популяційного поля. Виявлена негативна динаміка популяції 2 відображає саме цей процес і може розглядатися як типовий приклад витіснення виду внаслідок автогенної сукцесії.

Таким чином, популяції *L. martagon* у межах досліджуваної території демонструють чітку залежність від світлового градієнта та сукцесійного стану фітоценозу. Екотонні та помірно розріджені ліси виступають як оптимальні екотопи для виду, тоді як подальше зімкнення деревостану створює умови, несприятливі для його існування, що визначає динаміку популяцій і ризики їх деградації у довгостроковій перспективі.

***P. patens*.** Популяція 1 приурочена до узлісся вздовж лісової дороги та входить до складу фітоценозу *Pinetum callunoso–hylocomiosum*, характерного для сухих світлохвойних соснових лісів на піщаних ґрунтах. Це псамофітне угруповання з розрідженим деревним ярусом, добре розвиненим мохово-лишайниковим покривом і участю вересових видів (Табл. 4.3).

Таблиця 4.3

Основні популяційні параметри *P. patens* у різних фітоценозах

№ популяції	Приналежність території до об'єктів ПЗФ	Рослинне угруповання	Площа популяційного поля, м ²	Щільність популяції, шт/м ²	Тип розміщення особин у популяції
1	ДБР	<i>Pinetum callunoso–hylocomiosum</i>	72	0,5	Контагіозне
2	ДБР	<i>Querceto–Pinetum coryloso–luzulosum</i>	23	0,3	Контагіозне
3	ДБР	<i>Querceto–Pinetum franguloso–festucosum</i>	36	0,7	Контагіозне
4	ДБР	<i>Pinetum callunoso–hylocomiosum</i>	170	0,3	Контагіозне

Примітка: ДБР – Деснянський біосферний резерват, НППДС – Національний природний парк «Деснянсько-Старогутський»

Чисельність популяції становить 36 особин, серед яких понад 10 генеративних; також зафіксовано віргінільні рослини. За середньої щільності 0,5 особини/м² площа популяційного поля сягає близько 72 м². Розміщення

особин має контагіозний характер. Поєднання високої освітленості та низького рівня ценотичної конкуренції створює сприятливі умови для існування виду, що відображається у відносно стабільному стані популяції та наявності поновлення.

Популяція 2 сформована у складі фітоценозу *Querceto–Pinetum coryloso–luzulosum*, для якого характерні більша зімкнутість деревного і чагарникового ярусів та підвищений рівень затінення. Популяція є малочисельною, представлена генеративними та дорослими вегетативними особинами. За щільності близько 0,3 особини/м² площа популяційного поля становить орієнтовно 20–25 м².

У 2024 році ділянка зазнала суттєвого антропогенного впливу – часткового розорювання та висадження молодих сосен, що призвело до різкої трансформації умов місцезростання. Такі зміни можуть мати подвійний ефект: тимчасове зниження конкуренції, але водночас – формування передумов для подальшого витіснення виду внаслідок заростання. Загалом стан популяції слід оцінювати як нестабільний із тенденцією до деградації.

Популяція 3 локалізована вздовж лісової дороги у складі фітоценозу *Querceto–Pinetum franguloso–festucosum*, який поєднує риси світлохвойних і мішаних лісів із участю ксеромезофітного різнотрав'я. Угрупування формується за умов помірної освітленості та відносно сухих ґрунтів. Популяція має лінійно витягнуту структуру; її чисельність становить 24 особини, серед яких представлені як генеративні, так і молоді вегетативні рослини. За щільності 0,7 особини/м² площа популяційного поля оцінюється у 34–36 м². Просторове розміщення поєднує лінійний і контагіозний типи. Помірна освітленість і відносно слабка конкуренція забезпечують стабільне функціонування популяції.

Популяція 4 приурочена до світлохвойного угрупування *Pinetum callunoso–hylocomiosum* на піщаних ґрунтах. Ділянка характеризується гривистим рельєфом, типовим для надзаплавних терас річки Десна.

Популяція розміщена на одній із грав, що зумовлює добре дренажні умови, підвищену освітленість і формування специфічного псамофітного покриву.

За матеріалами попередніх досліджень (2009–2011 рр.), площа популяційного поля становила близько 230 м², а щільність – 0,4–0,5 особини/м², що відповідало стабільному стану популяції (Клименко, 2012). Надалі зафіксовано негативну динаміку: у 2023 році чисельність зменшилася до 52 особин, а щільність – до 0,2–0,4 особини/м², що супроводжувалося скороченням площі.

У 2024 році ділянка постраждала від пожежі, спричиненої воєнними діями, внаслідок чого відбулося повне вигорання рослинного покриву. Під час обстеження у 2025 році особини *P. patens* не виявлені. Це може свідчити як про тимчасову відсутність надземних пагонів, так і про часткову або повну втрату популяції.

Відомо, що *P. patens* є чутливою до змін середовища, проте здатна витримувати пожежі завдяки наявності підземних органів і відновлюватися за сприятливих умов (Kalamees et al., 2012; Kalliovirta et al., 2016; Wróblewska, 2008;). У світлохвойних лісах пожежі можуть мати подвійний вплив на популяції *P. patens*. Пожежі низької інтенсивності сприяють зменшенню конкуренції з боку деревної та чагарникової рослинності й підтримують відкритість оселищ, тоді як інтенсивні пожежі призводять до деградації ґрунтового покриву, руйнування рослинних угруповань і втрати локальних популяцій виду (Certini, 2005; Keeley et al., 2011; UNEP, 2022).

Отже, сучасний стан популяції 4 доцільно розглядати як критичний або невизначений. Необхідні подальші багаторічні спостереження для оцінки її відновлювального потенціалу після пожежі. Особливий інтерес становить аналіз постпірогенної динаміки, який може бути використаний для оцінювання стійкості виду до екстремальних факторів.

Отримані результати свідчать про істотну неоднорідність просторової організації популяцій *P. patens*, що визначається насамперед умовами місцезростання та ступенем порушення екотопів. Найсприятливіші умови

характерні для відкритих або напіввідкритих світлохвойних угруповань, тоді як антропогенний вплив і порушення природного режиму призводять до погіршення стану популяцій.

У цілому популяції *P. patens* у дослідженому регіоні чітко реагують на умови освітленості та ступінь порушеності екотопу. Найбільш стабільними є популяції, пов'язані з відкритими або напіввідкритими ділянками (1 і 3), тоді як популяції, що зазнають антропогенного або екстремального впливу (2 і 4), характеризуються нестабільним або критичним станом.

Порівняльний аналіз просторової організації популяцій досліджуваних видів показав, що їх сучасний стан визначається насамперед екологічною специфікою оселищ. Для *D. incarnata* провідним чинником є стабільність гідрологічного режиму, для *L. martagon* – оптимальний світловий режим і ступінь зімкнутості деревостану, тоді як для *P. patens* – відкритість екотопів і рівень природних та антропогенних порушень. Незважаючи на відмінності екологічних вимог, для всіх досліджених видів характерне контагіозне розміщення особин, що відображає мозаїчність умов середовища та локальний характер природного поновлення.

4.2. Морфометрична структура та рівень морфологічної інтеграції популяцій рідкісних видів рослин

***D. incarnata*.** Для оцінювання стану особин *D. incarnata* у кожній із трьох досліджуваних популяцій застосовано підхід неущкоджуючої морфометрії, що зумовлено рідкісним статусом виду та необхідністю мінімізації впливу на природні ценопопуляції.

У межах дослідження проаналізовано комплекс із 9 морфометричних показників, які характеризують розміри, пропорції та функціональний стан особин. Для кожного параметра визначено середні значення (Рис. 4.1), стандартне відхилення, коефіцієнт варіації, а також мінімальні та максимальні величини (Додаток Г1). Це дозволило оцінити рівень внутрішньопопуляційної мінливості морфологічних ознак, встановити

ступінь їх стабільності та провести порівняльний аналіз між досліджуваними популяціями (табл. 4.4).

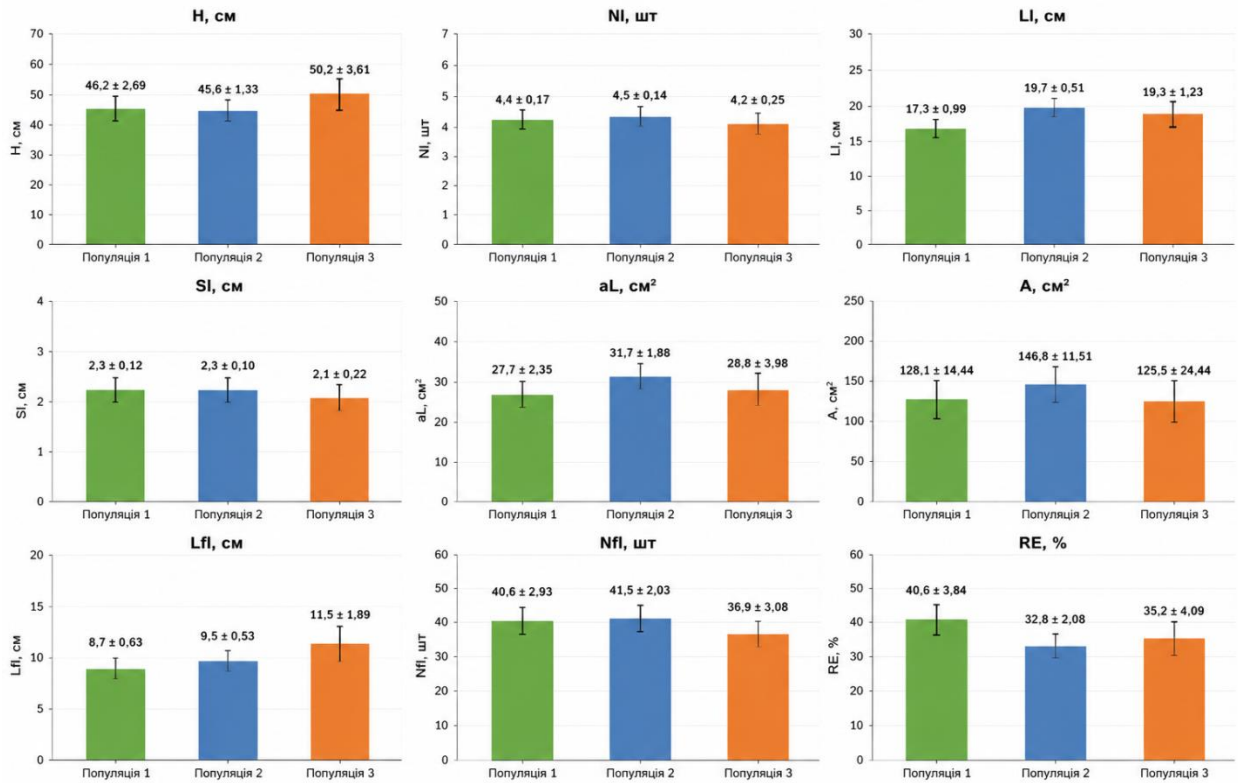


Рис. 4.1. Середні показники морфопараметрів особин популяцій *D. incarnata* різних місцезростань Деснянського біосферного резервату

Застосування нешкодуючих методів морфометрії забезпечило отримання репрезентативних кількісних характеристик без порушення цілісності особин, що є особливо важливим під час дослідження представників родини Orchidaceae. Це зумовлено високою чутливістю орхідних до порушення ґрунтового покриву та пошкодження підземних органів, а також специфічними особливостями їхнього онтогенезу, тісно пов'язаними з облігатними мікоризними взаємодіями (Jasquetun et al., 2015; McCormick et al., 2018). Крім того, використання стандартизованих підходів до вимірювання функціональних ознак рослин забезпечує можливість отримання порівнюваних результатів і коректної інтерпретації варіабельності

морфометричних параметрів як у межах популяцій, так і між ними (Cornelissen et al., 2003; Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

Таблиця 4.4

Результати статистичної оцінки достовірності відмінностей
морфометричних показників *D. incarnata* між популяціями

Морфопараметри	Значення довірчого рівня, р
H, см	0,5309
Nl, шт	0,6833
Ll, см	0,0566
Sl, см	0,7520
aL, см ²	0,3935
A, см ²	0,5218
Hfl, см	0,1575
Nfl, шт	0,6646
RE, %	0,1473

Примітка: * позначено показники, для яких встановлено статистично значущі відмінності при довірчій імовірності не менше 95%.

Графічне представлення середніх значень підтверджує відсутність різко вираженої морфометричної диференціації між популяціями *D. incarnata*, що узгоджується з результатами подальшого статистичного аналізу.

Аналіз морфометричних показників *D. incarnata* свідчить про загальну подібність досліджуваних популяцій за більшістю розмірних ознак, що вказує на відносну однорідність їх морфологічної структури. Висота рослин (H) у всіх трьох популяціях є близькою за середніми значеннями (46,2; 45,6 та 50,2 см), однак найбільша варіабельність характерна для популяції 1, що може бути зумовлено більшою гетерогенністю умов місцезростання. Кількість листків (Nl) у досліджуваних популяціях практично не

відрізняється, що свідчить про стабільність цього показника та його відносно низьку чутливість до локальних екологічних умов.

Показники, що характеризують розміри листків, демонструють незначні відмінності між досліджуваними популяціями. Довжина листка (Ll) є дещо більшою у популяціях 2 і 3 порівняно з популяцією 1, однак ці відмінності не мають чітко вираженого характеру. Ширина листка (Sl) залишається практично сталою в усіх популяціях. Відповідно, площа одного листка (aL) та загальна площа листкової поверхні (A) варіюють у певних межах, але без вираженої тенденції.

Високі значення коефіцієнта варіації для цих показників (до 62,8 %) свідчать про значну індивідуальну мінливість, що є типовою для природних популяцій і відображає реакцію особин на мікрогетерогенність умов середовища.

Генеративні показники також характеризуються загальною подібністю. Довжина суцвіття (Lfl) має тенденцію до збільшення у популяції 3, однак відзначається значною варіабельністю. Кількість генеративних структур (Nfl) у всіх популяціях є близькою (36,9–41,5), що свідчить про подібний рівень репродуктивного потенціалу. Репродуктивне зусилля (RE) змінюється в межах 32,8–40,6 %, досягаючи максимальних значень у популяції 1, що може вказувати на дещо вищу інтенсивність генеративного функціонування за умов цієї популяції.

Результати статистичного аналізу (табл. 4.2) підтверджують відсутність достовірних відмінностей між популяціями за всіма дослідженими морфометричними показниками ($p > 0,05$), що свідчить про їх морфологічну вирівняність у межах досліджуваної території.

Відсутність статистично значущих відмінностей має комплексне пояснення. По-перше, досліджувані популяції приурочені до подібних за екологічними характеристиками біотопів (вологі луки, болотні та прибережні екотопи), що формують близькі умови водного режиму, трофності та освітлення. Саме гідрологічний фактор є одним із ключових для *D. incarnata*,

і його відносна стабільність сприяє формуванню вирівняних морфометричних характеристик особин.

По-друге, для представників родини Orchidaceae характерна висока залежність від симбіотичних мікоризних грибів, які регулюють процеси проростання насіння та подальший розвиток рослин. Така залежність обмежує варіабельність ранніх етапів онтогенезу і сприяє формуванню відносно стабільних морфологічних параметрів у подібних умовах середовища (Jasquemyn et al., 2015; McCormick et al., 2018).

По-третє, отримані результати можуть свідчити про стабільний стан популяцій і відсутність вираженого екологічного стресу. Відповідно до концепції функціональних ознак рослин, у стабільних екотопах спостерігається конвергенція морфометричних параметрів, що відображає оптимізацію використання ресурсів (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). За відсутності різких градієнтів середовища або значного антропогенного навантаження рівень морфологічної диференціації між популяціями знижується. Крім того, значна внутрішньопопуляційна мінливість (високі значення коефіцієнтів варіації) може «маскувати» міжпопуляційні відмінності, що зумовлює статистично недостовірні результати при порівнянні середніх значень.

Таким чином, досліджувані популяції *D. incarnata* характеризуються морфологічною однорідністю та відсутністю статистично значущої диференціації, що свідчить про їх функціонування в умовах екологічної стабільності та подібності факторів середовища. Морфометричні показники *D. incarnata* характеризуються високою консервативністю, тоді як основні відмінності між популяціями проявляються не стільки у розмірах особин, скільки у рівні їх внутрішньої морфологічної інтеграції.

Комплексний аналіз кореляційних зв'язків (Додаток Д1) між морфометричними показниками та індексу морфологічної інтеграції дозволив виявити закономірності організації морфофункціональної структури виду в межах Деснянського біосферного резервату (Рис. 4.2.)

Встановлено, що рівень морфологічної інтеграції суттєво варіює між популяціями: у популяції 2 він є найвищим (86,1 %), у популяції 1 – середнім (52,8 %), тоді як у популяції 3 – найнижчим (33,3 %). Відповідно змінюється і кількість статистично достовірних кореляційних зв'язків (31, 19 та 12 відповідно), що свідчить про різний ступінь узгодженості морфогенетичних процесів і рівень морфофункціональної цілісності популяцій.

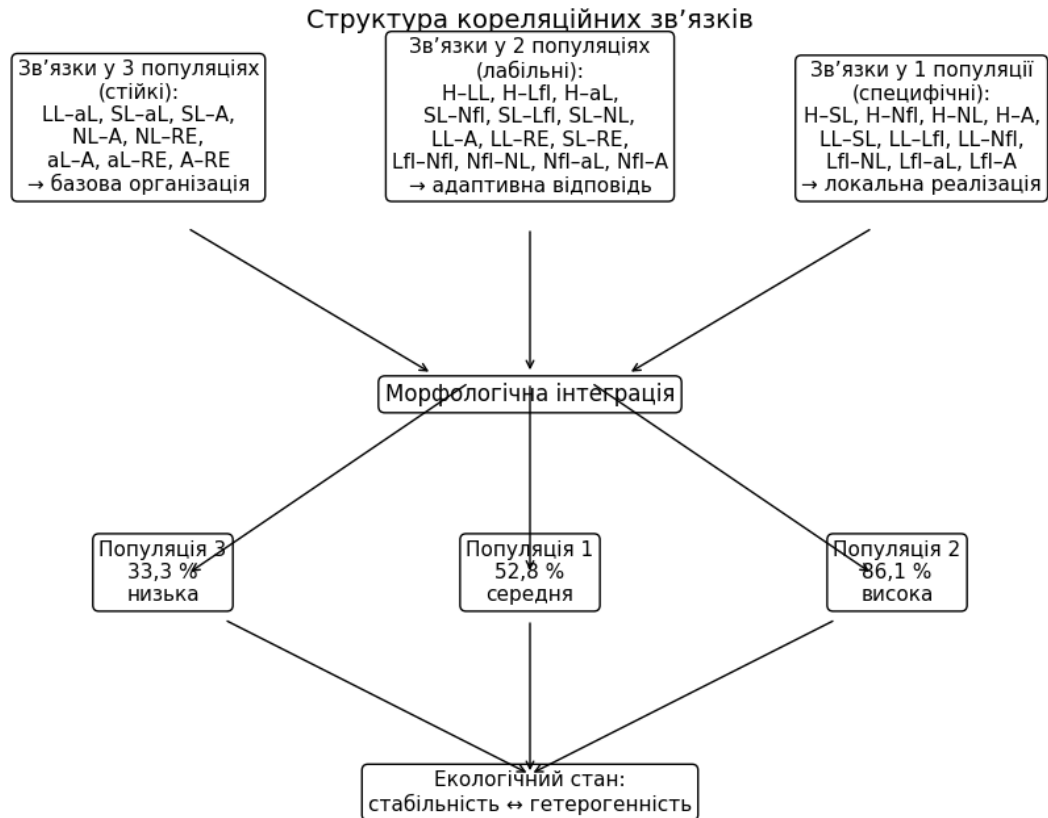


Рис. 4.2. Градієнт поширеності кореляційних зв'язків та їх роль у формуванні морфологічної інтеграції й екологічного стану популяцій *D. incarnata*

Аналіз структури кореляційних зв'язків дозволив виділити три їх типи: консервативні, лабільні та специфічні. До консервативних належать зв'язки, які простежуються у всіх трьох популяціях, зокрема між показниками листової поверхні (aL – A), а також між асиміляційною поверхнею і репродуктивним зусиллям (A – RE, aL – RE) та кількістю листків (NL – RE, NL – A). Такі залежності відображають базову морфофункціональну організацію виду та його ресурсну стратегію, за якої величина асиміляційної поверхні

визначає рівень генеративної активності. Стійкість цих зв'язків незалежно від умов середовища свідчить про їх генетично та функціонально детермінований характер.

Лабільні (контекст-залежні) зв'язки проявляються у двох популяціях або варіюють між ними. До цієї групи належать залежності між вегетативними та генеративними параметрами, зокрема між довжиною листка (Ll), довжиною суцвіття (Lfl), кількістю генеративних структур (Nfl) та іншими показниками. Їх варіабельність свідчить про високу чутливість морфогенетичних процесів до умов середовища. Саме ці зв'язки забезпечують пластичність популяцій і відображають адаптивну відповідь виду на зміни екологічних факторів.

Специфічні зв'язки, виявлені лише в окремих популяціях (зокрема H–Sl, H–Nfl, H–Nl, H–A, Ll–Sl, Ll–Lfl, Ll–Nfl, Lfl–Nl, Lfl–aL, Lfl–A), відображають локальні особливості функціонування популяцій і, ймовірно, пов'язані з унікальними умовами конкретних мікроекотопів. Вони характеризують індивідуалізовану реалізацію морфогенетичних програм і можуть слугувати індикаторами специфічних екологічних впливів.

Зіставлення структури кореляційних зв'язків із рівнем морфологічної інтеграції показало, що популяція 2, яка має найвищий індекс інтеграції, характеризується максимальною кількістю узгоджених зв'язків між ознаками. Це свідчить про високий рівень морфофункціональної цілісності та функціонування в умовах відносної екологічної стабільності. Популяція 1 займає проміжне положення і відображає стан помірної гетерогенності середовища. Популяція 3, для якої характерний низький рівень інтеграції та мінімальна кількість кореляційних зв'язків, відзначається ослабленням узгодженості між морфологічними ознаками. Це може бути наслідком підвищеної просторової неоднорідності умов або дії стресових факторів, що порушують координацію морфогенетичних процесів.

Таким чином, у популяціях *D. incarnata* одночасно проявляються як стабільні, функціонально детерміновані зв'язки між морфометричними

ознаками, так і варіабельні, екологічно чутливі залежності. Рівень морфологічної інтеграції та структура кореляційних зв'язків відображають ступінь узгодженості морфогенетичних процесів і можуть розглядатися як інформативні індикатори функціонального стану популяцій та умов їх існування.

Поєднання високої морфологічної вирівняності популяцій із диференціацією рівня морфологічної інтеграції свідчить про їх стабільність на макрорівні та функціональну неоднорідність на мікрорівні, що відображає високий рівень морфофункціональної пластичності виду в умовах просторової неоднорідності середовища.

***L. martagon*.** Для оцінювання стану особин *L. martagon* у кожній із досліджуваних популяцій застосовано підхід неущкоджуючої морфометрії, що зумовлено рідкісним статусом виду та необхідністю мінімізації антропогенного впливу на природні ценопопуляції.

У межах дослідження проаналізовано комплекс із 10 морфометричних показників, які відображають розміри, пропорції та функціональний стан особин (Рис. 4.3). Для кожного параметра визначено середні значення, стандартне відхилення, коефіцієнт варіації, а також мінімальні та максимальні величини (Додаток Г2). Це дозволило оцінити рівень варіабельності розмірних ознак, ступінь їх стабільності та провести порівняльний аналіз між досліджуваними популяціями.

На відміну від *D. incarnata*, популяції *L. martagon* демонструють більш виражену міжпопуляційну морфометричну диференціацію, особливо за показниками розвитку листкового апарату. Аналіз морфометричних показників *L. martagon* свідчить про наявність як спільних рис, так і суттєвих відмінностей між досліджуваними популяціями. Висота рослин (Н) у популяціях є близькою за середніми значеннями (89,3 та 91,8 см), однак у популяції 2 відзначається більша варіабельність цього показника, що підтверджується вищими значеннями стандартного відхилення та коефіцієнта варіації. Це може свідчити про більшу неоднорідність

мікроекологічних умов, насамперед освітленості, а також про різний віковий склад особин.

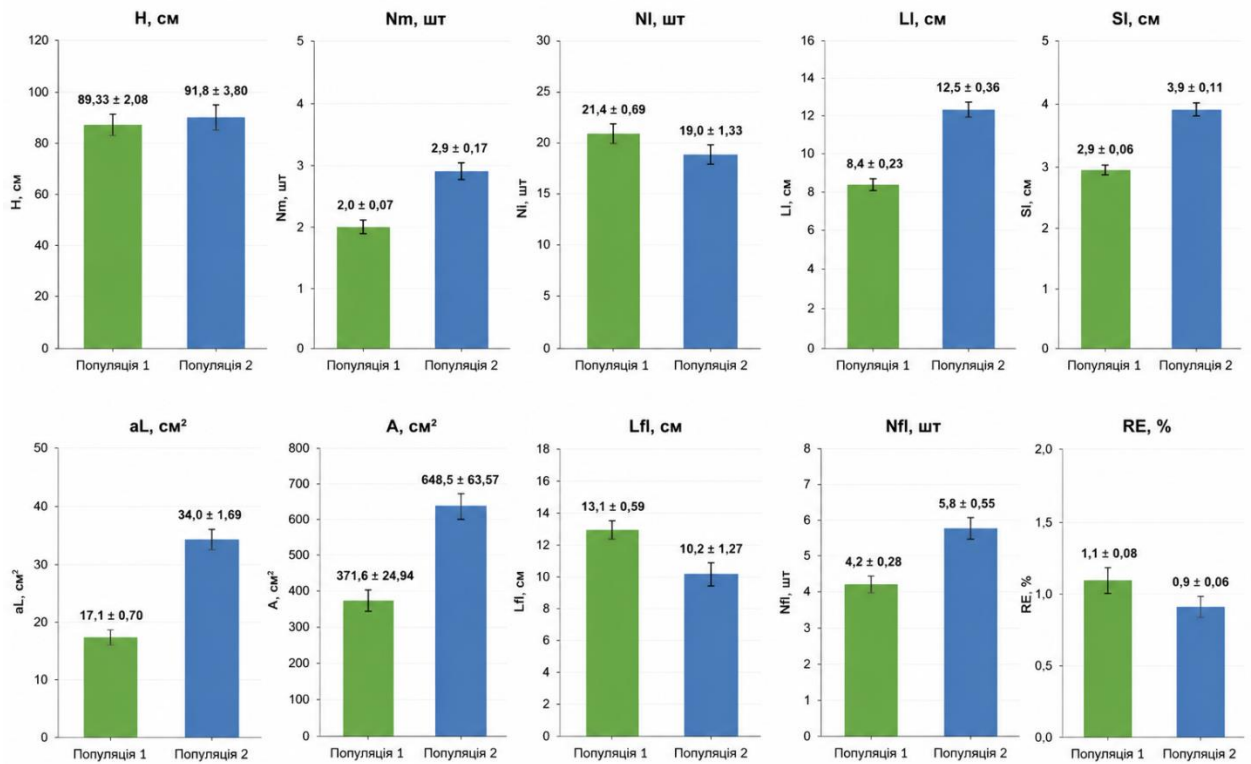


Рис. 4.3. Середні показники морфопараметрів особин популяцій *L. martagon* різних місцезростань Деснянського біосферного резервату

Кількість мутовок листя (Nm) у популяції 2 є вищою (2,9 проти 2,0), що разом із більшими розмірами листків вказує на більш сприятливі умови зростання, зокрема достатній рівень ресурсного забезпечення. Водночас кількість листків (NI) є дещо більшою у популяції 1, що може розглядатися як адаптивна реакція на менш сприятливі умови, зокрема знижену освітленість, коли рослини компенсують дефіцит світла збільшенням кількості листкових пластинок.

Показники, що характеризують розміри листків, демонструють чітко виражену диференціацію між популяціями. Довжина (LI) і ширина листка (SI) істотно більші у популяції 2, що зумовлює і значно більшу площу одного листка (aL) (34,0 проти 17,1) та загальну площу листової поверхні (A). Це

свідчить про більш оптимальні світлові умови (ймовірно, узлісся або розріджений деревостан), за яких формування великої асиміляційної поверхні є ефективною стратегією використання ресурсів. У популяції 1 менші розміри листків можуть бути пов'язані з більш затіненими умовами або посиленою конкуренцією у трав'яному ярусі.

Довжина суцвіття (L_{fl}) є більшою у популяції 1, що може відображати компенсаторну стратегію, спрямовану на підвищення ефективності запилення в умовах менш сприятливого середовища, зокрема за підвищеного затінення. Водночас у популяції 2 цей показник характеризується високою варіабельністю, що може бути зумовлено неоднорідністю умов формування генеративних органів і різною ресурсною забезпеченістю окремих особин.

Кількість генеративних структур (N_{fl}) є більшою у популяції 2 (5,8 проти 4,2), що свідчить про вищий рівень репродуктивної активності та, ймовірно, пов'язано з кращими умовами освітлення і живлення. Репродуктивне зусилля (RE) дещо вище у популяції 1, що може вказувати на перерозподіл ресурсів на користь генеративної функції в умовах обмеженості ресурсів або дії стресових факторів.

Загалом, популяція 2 *L. martagon* характеризується більш розвиненими вегетативними параметрами, що свідчить про більш сприятливі екологічні умови, зокрема оптимальне поєднання освітлення, вологості та трофності ґрунтів.

Популяція 1 функціонує в умовах більшого екологічного напруження (підвищене затінення, конкуренція, мікроекологічна неоднорідність), що зумовлює формування компенсаторних морфологічних і репродуктивних стратегій. Високі значення коефіцієнта варіації для більшості показників свідчать про значну внутрішньопопуляційну неоднорідність, що є типовою ознакою природних популяцій рідкісних видів, особливо в умовах екотонів і просторово мінливого середовища.

Достовірність відмінностей між досліджуваними популяціями *L. martagon* за морфометричними показниками підтверджується

результатами статистичного аналізу (табл. 4.5). Встановлено, що статистично значущі відмінності ($p < 0,05$) характерні для більшості досліджених параметрів. Зокрема, достовірні відмінності виявлено для кількості мутовок листа (Nm), довжини (Ll) і ширини листка (Sl), площі одного листка (aL), загальної площі листкової поверхні (A), довжини суцвіття (Lfl) та кількості генеративних структур (Nfl). Це свідчить про істотну диференціацію популяцій за показниками як вегетативного росту, так і генеративної сфери. Натомість для висоти рослин (H), кількості листків (Nl) та репродуктивного зусилля (RE) статистично достовірних відмінностей не встановлено ($p > 0,05$), що вказує на відносну стабільність цих параметрів і їх меншу чутливість до варіацій умов середовища.

Таблиця 4.5

Результати статистичної оцінки достовірності відмінностей
морфометричних показників *L. martagon* між популяціями

Морфопараметри	Значення довірчого рівня, p
H, см	0,5391
Nm, шт	0,0000*
Nl, шт	0,0784
Ll, см	0,0000*
Sl, см	0,0000*
aL, см ²	0,0000*
A, см ²	0,0000*
Lfl, см	0,0200*
Nfl, шт	0,0048*
RE, %	0,1778

Примітка: * позначено показники, для яких встановлено статистично значущі відмінності при довірчій імовірності не менше 95%.

Отримані результати узгоджуються з попереднім аналізом морфометричних показників і підтверджують, що міжпопуляційні відмінності *L. martagon* зумовлені насамперед особливостями умов місцезростання, які впливають на формування асиміляційного апарату та рівень генеративної продуктивності особин. Таким чином, міжпопуляційна диференціація виду реалізується переважно через зміну параметрів асиміляційної та генеративної сфер, тоді як базові розмірні характеристики залишаються відносно стабільними.

Кореляційний аналіз (Додаток Д2) морфометричних показників у популяціях *L. martagon* виявив суттєві відмінності у структурі взаємозв'язків між ознаками, що відображає різний рівень узгодженості морфогенетичних процесів і специфіку екологічних умов функціонування популяцій (Рис. 4.4).

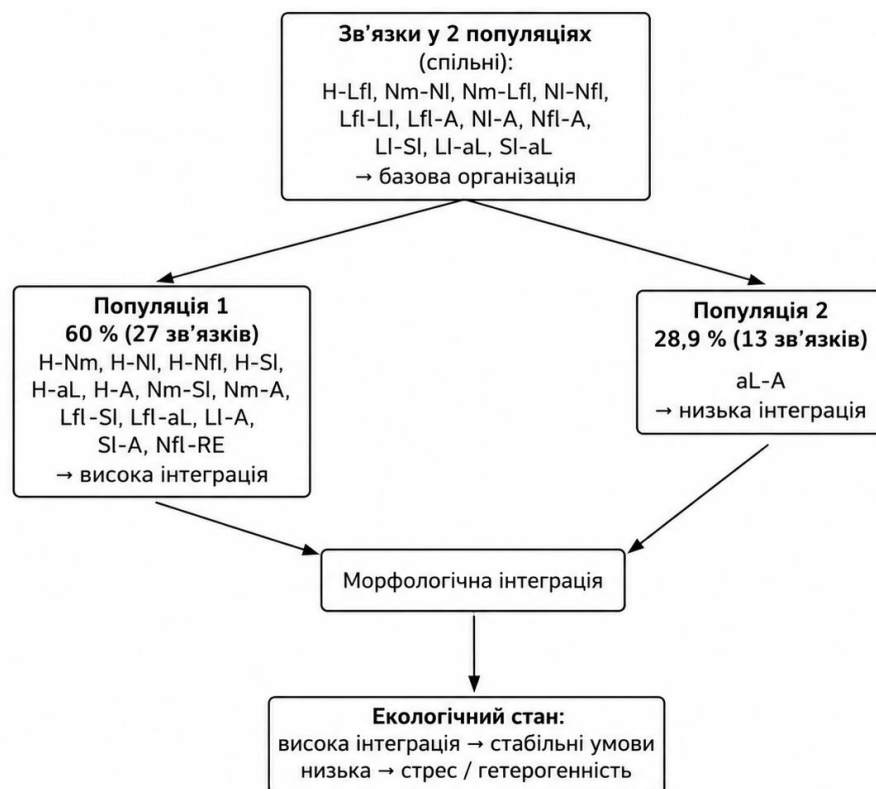


Рис. 4.4. Градієнт поширеності кореляційних зв'язків та їх роль у формуванні морфологічної інтеграції й екологічного стану популяцій *L. martagon*

Індекс морфологічної інтеграції у популяції 1 становить 60 %, що відповідає високому рівню узгодженості морфологічних ознак і підтверджується значною кількістю статистично достовірних кореляційних зв'язків (27). Натомість у популяції 2 цей показник є суттєво нижчим – 28,9 % (13 достовірних кореляцій), що свідчить про зниження рівня інтегрованості морфоструктури та більшу дискретність взаємозв'язків між морфометричними параметрами.

До групи консервативних зв'язків, які зберігаються в обох популяціях, належать взаємозв'язки між висотою рослин і довжиною суцвіття ($H - Lfl$), кількістю мутовок і кількістю листків ($Nm - Nl$), кількістю мутовок і довжиною суцвіття ($Nm - Lfl$), кількістю листків і кількістю генеративних структур ($Nl - Nfl$), довжиною суцвіття і довжиною листка ($Lfl - Ll$), довжиною суцвіття і площею листової поверхні ($Lfl - A$), кількістю листків і площею листової поверхні ($Nl - A$), кількістю генеративних структур і площею листової поверхні ($Nfl - A$), а також між параметрами листової пластинки ($Ll - Sl$, $Ll - aL$, $Sl - aL$).

Зазначені залежності відображають базову морфофункціональну організацію виду, що забезпечує узгоджений розвиток вегетативних і генеративних органів незалежно від варіацій умов середовища. Водночас значна частина зв'язків виявлена лише в межах окремих популяцій, що свідчить про їх екологічну детермінованість. Для популяції 1 характерна розгалужена система додаткових кореляцій, зокрема за участю висоти рослин ($H - Nm$, $H - Nl$, $H - Nfl$, $H - Sl$, $H - aL$, $H - A$), кількості мутовок ($Nm - Sl$, $Nm - A$), а також зв'язки між генеративними та асиміляційними параметрами ($Lfl - Sl$, $Lfl - aL$, $Ll - A$, $Sl - A$, $Nfl - RE$). Наявність значної кількості додаткових зв'язків свідчить про високий рівень інтегрованості морфоструктури, за якого більшість ознак функціонують узгоджено як єдина система. Натомість у популяції 2 встановлено лише один специфічний зв'язок ($aL - A$), що відображає спрощення кореляційної структури. Це

свідчить про зниження рівня взаємозалежності між морфологічними ознаками та більшу автономність їх розвитку.

Зіставлення отриманих результатів показує, що популяція 1 характеризується високим рівнем морфологічної інтеграції, що, ймовірно, пов'язано з більш стабільними умовами середовища. У таких умовах формуються численні узгоджені зв'язки між ознаками, що забезпечує цілісність морфогенетичних процесів. Натомість популяція 2, для якої характерний низький рівень інтеграції, відзначається редукцією кореляційних зв'язків, що може бути зумовлено підвищеною екологічною гетерогенністю або дією стресових факторів.

Таким чином, встановлено, що структура кореляційних зв'язків у популяціях *L. martagon* має ієрархічну організацію та відображає баланс між стабільними (консервативними) і екологічно зумовленими (специфічними) залежностями. Рівень морфологічної інтеграції виступає інформативним індикатором узгодженості морфогенетичних процесів і може використовуватися для оцінки екологічного стану популяцій виду.

***P. patens*.** Для оцінювання стану особин *P. patens* у кожній із досліджуваних популяцій застосовано підхід неущкоджуючої морфометрії, що зумовлено рідкісним статусом виду та необхідністю мінімізації впливу на природні ценопопуляції.

У межах дослідження проаналізовано комплекс із 9 морфометричних показників, які характеризують розміри та пропорції особин. Для кожного параметра визначено середні значення (Рис. 4.5), а також розраховано основні статистичні показники – стандартне відхилення, коефіцієнт варіації, мінімальні та максимальні значення (Додаток Г3). Це дозволило оцінити рівень варіабельності морфологічних ознак, ступінь їх стабільності та виявити відмінності між досліджуваними популяціями.

Візуальний аналіз середніх значень свідчить про значну неоднорідність морфометричної структури популяцій *P. patens*, що відображає широкий спектр екологічних умов їх функціонування.

Аналіз морфометричних показників *P. patens* у чотирьох досліджуваних популяціях свідчить про поєднання спільних рис морфологічної організації з вираженою диференціацією за окремими параметрами, що відображає вплив локальних екологічних умов на формування морфофункціональної структури виду.

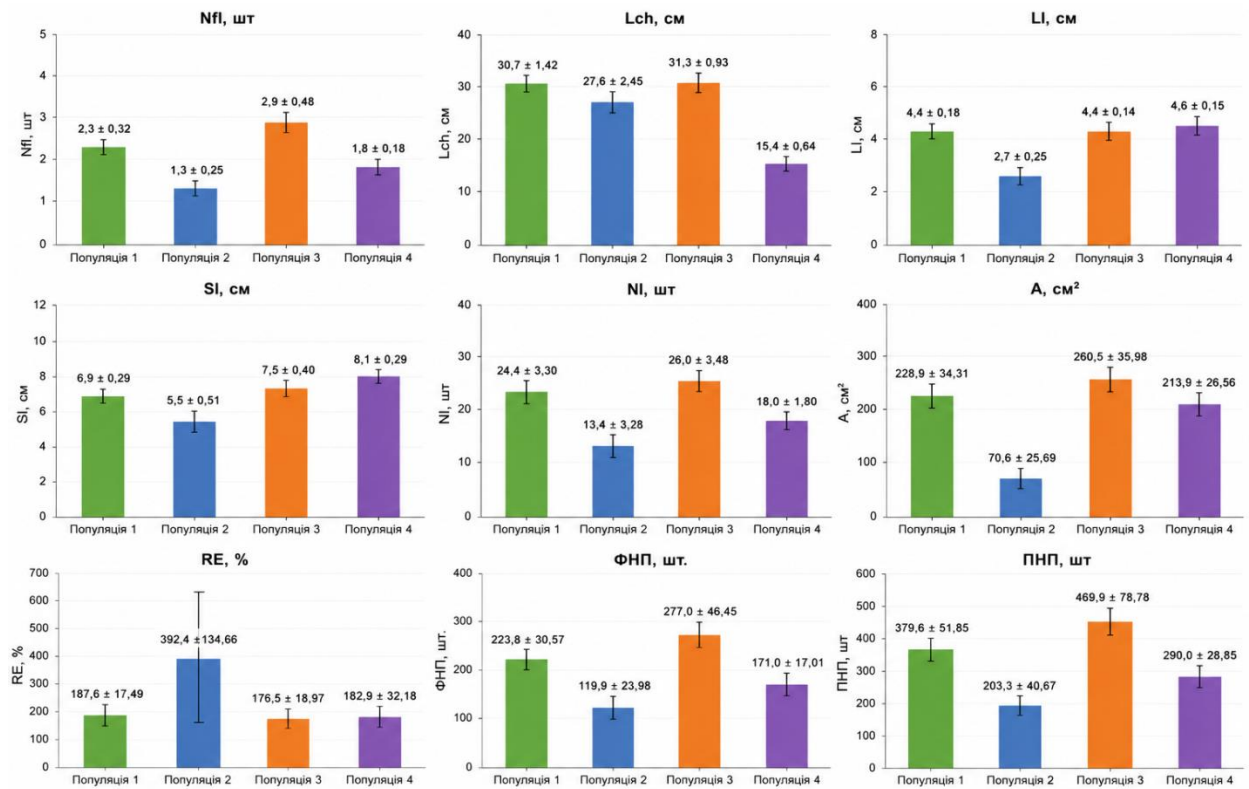


Рис. 4. 5. Середні показники морфопараметрів особин популяцій *P. patens* різних місцезростань Деснянського біосферного резервату

Кількість генеративних структур (Nfl) варіює від 1,3 у популяції 2 до 2,9 у популяції 3, що свідчить про різний рівень реалізації генеративного потенціалу особин у межах досліджуваних популяцій. Довжина квітконосів (Lch) має максимальні значення у популяціях 1 і 3 (30,7 та 31,3 відповідно) і мінімальні у популяції 4 (15,4), що, ймовірно, пов'язано з відмінностями у світловому режимі та щільності рослинного покриву. Відомо, що в умовах недостатнього освітлення або підвищеної конкуренції за ресурси

формується менш розвинені генеративні пагони. Параметри листкової пластинки (Ll, Sl) і кількість листків (Nl) також демонструють виражену варіабельність, причому найменші значення характерні для популяції 2, що відображає пригнічення вегетативного розвитку та, ймовірно, пов'язано з несприятливими умовами місцезростання.

Площа листкової поверхні (A) є найменшою у популяції 2 (70,6) і досягає максимальних значень у популяції 3 (260,5), що відображає істотні відмінності у розвитку асиміляційного апарату. Водночас показники репродуктивного зусилля (RE) демонструють протилежну тенденцію: найвищі значення зафіксовані у популяції 2 (392,4), тоді як у популяціях 1, 3 і 4 вони залишаються на значно нижчому рівні (176,5–187,6). Така невідповідність між розвитком вегетативної та генеративної сфер вказує на різні напрями розподілу ресурсів у межах популяцій.

Інтерпретація отриманих результатів у контексті концепції життєвих стратегій рослин (Grime, 2001) свідчить про варіабельність функціональних типів популяцій *P. patens*, які розміщуються вздовж континууму між конкурентним і стрес-толерантним типами з окремими проявами рудеральної реакції.

Популяція 3 характеризується високими значеннями показників, що визначають розвиток вегетативної маси та генеративної продуктивності (A, Nl, Nfl, ФНП, ПНП), що дозволяє розглядати її як таку, що функціонує за умов достатнього ресурсного забезпечення. За таких умов формування розвиненого асиміляційного апарату супроводжується стабільною генеративною активністю. Популяція 1 демонструє подібні закономірності, однак із менш вираженими показниками, що дає підстави трактувати її як проміжний варіант, у якому поєднуються ознаки конкурентного та стрес-толерантного типів функціонування.

Для популяції 4 характерне поєднання укорочених квітконосів із відносно розвиненими листками та помірним рівнем репродуктивного зусилля, що свідчить про адаптацію до локальних умов середовища через

перебудову морфологічних параметрів. Така комбінація ознак може бути пов'язана з обмеженням окремих ресурсів за збереження достатнього рівня асиміляційної діяльності.

Найбільш контрастною є популяція 2, у якій пригнічений розвиток вегетативних структур (Ll, Sl, Nl, A) поєднується з різким зростанням репродуктивного зусилля. Подібна організація може свідчити про компенсаторний характер функціонування, за якого в умовах обмеженого ресурсного забезпечення відбувається переорієнтація на генеративну сферу. Високі значення коефіцієнта варіації для RE (68,6 %) додатково вказують на нестабільність середовища існування цієї популяції.

Узагальнення отриманих результатів дозволяє констатувати, що популяції *P. patens* у межах досліджуваної території демонструють широкий спектр функціональних станів, які відображають різні варіанти адаптації до умов середовища. Зміна співвідношення між вегетативними та генеративними характеристиками виступає одним із ключових механізмів такої адаптації.

Результати статистичного аналізу достовірності відмінностей морфометричних показників між популяціями підтверджують, що диференціація ознак має вибіркового характер і визначається різною чутливістю окремих параметрів до впливу екологічних факторів (табл. 4.6).

Встановлено, що між досліджуваними популяціями наявні статистично значущі відмінності за рядом морфометричних показників. Зокрема, достовірна диференціація зафіксована для кількості генеративних структур (Nfl; $p = 0,0277$), довжини квітконоса (Lch; $p < 0,001$), довжини листка (Ll; $p = 0,0001$), ширини листка (Sl; $p = 0,0010$), репродуктивного зусилля (RE; $p = 0,0375$), а також показників насінневої продуктивності – фактичної (ФНП; $p = 0,0277$) і потенційної (ПНП; $p = 0,0277$). Це вказує на те, що саме ці параметри найбільш чутливо реагують на зміну умов середовища і формують міжпопуляційні відмінності.

Таблиця 4.6

Результати статистичної оцінки достовірності відмінностей
морфометричних показників між популяціями *P. patens*

Морфопараметри	Значення довірчого рівня, p
Nfl, шт	0,0277*
Lch, см	0,0000*
Ll, см	0,0001*
Sl, см	0,0010*
Nl, шт	0,0623
A, см ²	0,0863
RE, %	0,0375*
ФНП, шт.	0,0277*
ПНП, шт	0,0277*

Примітка: * позначено показники, для яких встановлено статистично значущі відмінності при довірчій імовірності не менше 95%.

Водночас для кількості листків (Nl; $p = 0,0623$) і площі листкової поверхні (A; $p = 0,0863$) статистично значущих відмінностей не виявлено. Це дозволяє розглядати їх як відносно стабільні характеристики, які меншою мірою залежать від локальних екологічних умов. Імовірно, такі ознаки визначаються більш жорсткими морфогенетичними механізмами або мають ширший діапазон реакції, що забезпечує їх збереження за умов середовищної мінливості.

Порівняння результатів дисперсійного аналізу з морфометричними даними показує, що найбільша варіабельність властива ознакам генеративної сфери (Nfl, RE, ФНП, ПНП) та розмірним параметрам органів (Lch, Ll, Sl). Натомість показники вегетативного розвитку, зокрема кількість листків і сумарна площа листкової поверхні, характеризуються більшою стабільністю.

Отже, диференціація популяцій *P. patens* у межах досліджуваної території зумовлена насамперед варіабельністю генеративних і розмірних

характеристик, тоді як частина вегетативних ознак зберігає відносну сталість і виконує консервативну функцію у структурі виду. Отримані результати свідчать, що саме генеративні ознаки є найбільш чутливими до локальних екологічних умов і найбільшою мірою відображають міжпопуляційну диференціацію виду.

Разом із тим аналіз середніх значень і показників варіації не дає повного уявлення про узгодженість морфогенетичних процесів та взаємодію між окремими ознаками. Для поглибленого розуміння структурно-функціональної організації популяцій доцільним є використання кореляційного підходу.

Дослідження взаємозв'язків між морфометричними параметрами дозволяє оцінити ступінь їх взаємозалежності, виокремити функціонально пов'язані блоки ознак і визначити рівень їх узгодженості, який інтегрально відображається показником морфологічної інтеграції. Такий підхід забезпечує перехід від аналізу окремих характеристик до розгляду популяції як цілісної системи, функціонування якої визначається поєднанням внутрішніх морфогенетичних і зовнішніх екологічних чинників.

У зв'язку з цим наступним етапом дослідження стало проведення кореляційного аналізу морфометричних показників *P. patens* з метою виявлення структури взаємозв'язків між ознаками та оцінювання рівня морфологічної інтеграції в межах популяцій (Додаток ДЗ). Отримані результати свідчать про наявність ієрархічно організованої системи зв'язків між морфологічними параметрами (рис. 4.6), формування якої обумовлене комплексом екологічних факторів – насамперед освітленістю, рівнем зволоження ґрунту, його трофністю та інтенсивністю ценотичної конкуренції.

До консервативних, тобто стабільних для всіх досліджуваних популяцій, належать зв'язки між кількістю генеративних структур (Nfl) і показниками насінневої продуктивності (ФНП, ПНП), між довжиною (Ll) і шириною листка (Sl), кількістю листків (Nl) і площею листової поверхні

(А), а також між фактичною і потенційною насінневою продуктивністю. Такі залежності відображають базові морфофункціональні співвідношення, що визначають узгодження між асиміляційною та генеративною сферами і залишаються відносно інваріантними щодо умов середовища. Саме вони формують структурне “ядро” популяцій і забезпечують підтримання їх життєздатності.

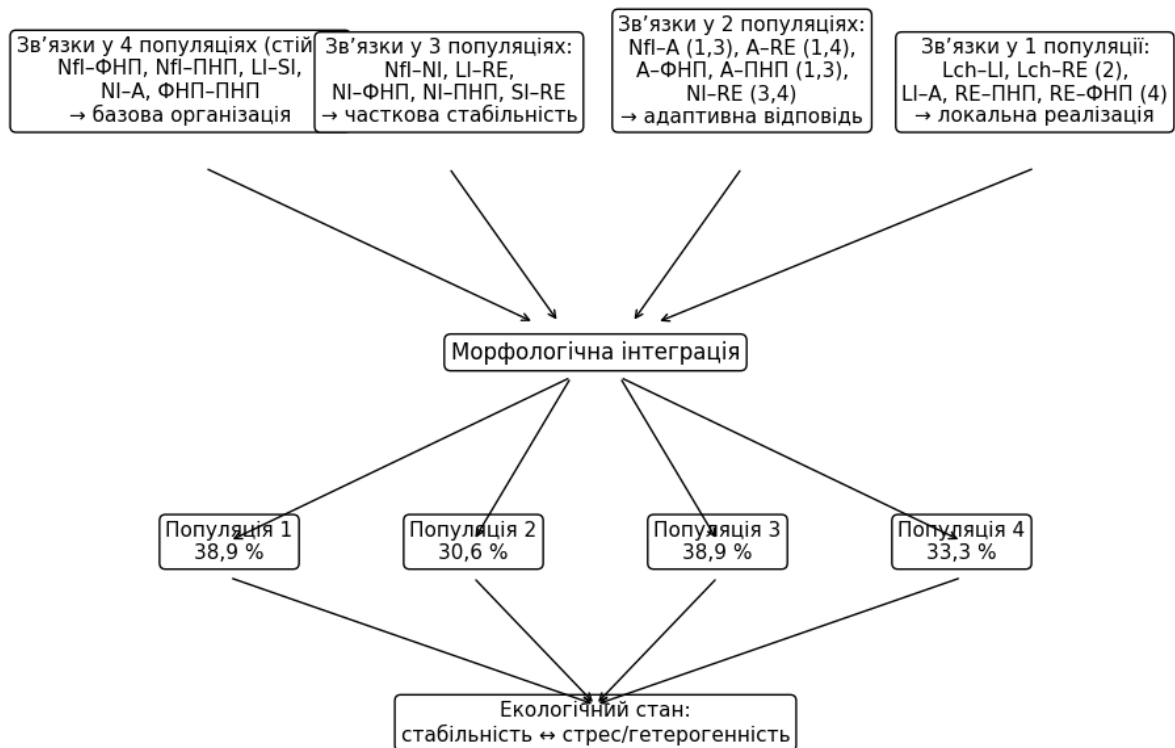


Рис.4.6 Градієнт поширеності кореляційних зв'язків та їх роль у формуванні морфологічної інтеграції й екологічного стану популяцій *P. patens*

У трьох досліджуваних популяціях виявлено статистично значущі кореляції між кількістю генеративних структур і кількістю листків (Nfl – NI), довжиною листка та репродуктивним зусиллям (LI – RE), кількістю листків і показниками насінневої продуктивності (NI – ФНП, NI – ПНП), а також між шириною листка і репродуктивним зусиллям (SI – RE). Зазначені залежності мають нестійкий (контекст-залежний) характер і відображають високу

чутливість морфогенетичних процесів до умов середовища. Їх мінливість, імовірно, зумовлена коливаннями водного режиму та освітленості: за дефіциту ресурсів відбувається перерозподіл асимілятів між вегетативною та генеративною сферами, що трансформує структуру взаємозв'язків між ознаками.

У двох популяціях встановлено додаткові залежності, зокрема між кількістю генеративних структур і площею листкової поверхні ($N_{fl} - A$; популяції 1 і 3), між площею листкової поверхні та репродуктивним зусиллям ($A - RE$; популяції 1 і 4), а також між площею листкової поверхні і насінневою продуктивністю ($A - \text{ФНП}$, $A - \text{ПНП}$; популяції 1 і 3) і між кількістю листків та репродуктивним зусиллям ($Nl - RE$; популяції 3 і 4). Такі взаємозв'язки відображають відмінності у рівні ресурсного забезпечення популяцій. За більш сприятливих умов (достатнє освітлення, оптимальне зволоження та трофність) підвищується роль асиміляційної поверхні у формуванні генеративної продуктивності, тоді як у менш оптимальних умовах ці залежності послаблюються або втрачають стабільність.

Специфічні зв'язки, притаманні окремим популяціям – зокрема $Lch - Ll$ і $Lch - RE$ (популяція 2), $Ll - A$, $RE - \text{ПНП}$ і $RE - \text{ФНП}$ (популяція 4) – відображають локальну специфіку екоотопів. Їх формування, ймовірно, пов'язане з особливостями мікросередовища: неоднорідністю ґрунтового покриву, варіаціями зволоження або впливом ценотичної конкуренції. Такі залежності свідчать про перебудову морфогенетичних процесів у відповідь на локальні екологічні обмеження.

Оцінка індексу морфологічної інтеграції показала, що популяції *P. patens* характеризуються помірним рівнем узгодженості морфологічних ознак: 38,9 % у популяціях 1 і 3 (по 14 достовірних зв'язків), 33,3 % у популяції 4 (12 зв'язків) та 30,6 % у популяції 2 (11 зв'язків). Вищі значення цього показника у популяціях 1 і 3 вказують на більш цілісну організацію морфоструктури, що, ймовірно, відповідає відносно стабільним умовам середовища. Зниження інтеграції у популяціях 2 і 4, навпаки, свідчить про

посилення впливу екологічних факторів, які призводять до фрагментації системи кореляційних зв'язків.

У цілому, структура кореляцій у популяціях *P. patens* формується під впливом екологічних градієнтів і відображає співвідношення між стабільними функціональними залежностями та адаптивними перебудовами. Рівень морфологічної інтеграції може розглядатися як узагальнений індикатор екологічного стану популяцій: його зниження пов'язане з підвищеною гетерогенністю середовища або дією стресових факторів, тоді як більш високі значення відповідають стабільнішим умовам існування.

Узагальнення отриманих результатів свідчить, що популяції *D. incarnata*, *L. martagon* та *P. patens* у межах Деснянського біосферного резервату функціонують як динамічні системи, стан яких визначається поєднанням екологічних умов, сукцесійних процесів і впливу природних та антропогенних факторів. Показано, що найбільш інформативними для оцінки стану популяцій є показники генеративної сфери. Рівень морфологічної інтеграції змінюється залежно від умов середовища і відображає ступінь узгодженості морфогенетичних процесів: його підвищення характерне для екологічно стабільних екотопів, тоді як зниження супроводжує дію стресових факторів і просторову неоднорідність середовища. Показано, що найбільш сприятливими для досліджуваних видів є відкриті або напіввідкриті біотопи з достатнім рівнем освітленості та помірною конкуренцією, тоді як затінення, сукцесійне заростання, трансформація середовища та екстремальні порушення, зокрема пожежі, призводять до зниження чисельності, порушення структури популяцій і формування ознак їх нестабільності або деградації. Отримані результати підтверджують високу інформативність комплексного морфометричного аналізу та морфологічної інтеграції як інструментів оцінювання функціонального стану популяцій рідкісних видів рослин і прогнозування напрямів їх подальшої трансформації в умовах сучасних екологічних змін.

РОЗДІЛ 5

ОНТОГЕНЕТИЧНА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ РІДКІСНИХ ВИДІВ РОСЛИН

Оцінювання онтогенетичної структури ценопопуляцій досліджуваних рідкісних видів здійснювали шляхом обліку особин на пробних ділянках площею 1 м². Визначення онтогенетичного стану проводили *in situ*, без вилучення рослин із природного середовища, із застосуванням неущкоджуючих підходів, що є принципово важливим при дослідженні рідкісних і охоронюваних видів.

Ідентифікацію онтогенетичних станів здійснювали за сукупністю морфологічних ознак відповідно до загальноприйнятих методичних підходів (Злобін та ін., 2022). У структурі популяцій виділяли такі вікові групи: проростки (р), ювенільні (j), іматурні (im), віргінільні (v), генеративні (g₁ – молоді, g₂ – середньовікові, g₃ – старі), а також субсенільні (ss) і сенільні (s) особини.

Кількісний розподіл особин за онтогенетичними станами використовували для встановлення онтогенетичної структури та побудови онтогенетичних спектрів популяцій. Повноту спектра оцінювали за наявністю всіх вікових груп: популяції, у яких представлені всі стадії онтогенезу, розглядали як повночленні, тоді як за відсутності окремих ланок – як неповночленні. Додатково аналізували форму онтогенетичних спектрів, що дозволило виокремити їх основні типи: лівобічні (з домінуванням догенеративних особин), центровані (із переважанням генеративної фракції), правобічні (з високою часткою постгенеративних особин) та бімодальні (із двома вираженими максимумами). Такий підхід дає змогу більш обґрунтовано оцінити стан популяцій і тенденції їх розвитку у природних умовах.

Для кількісної характеристики онтогенетичної структури застосовано систему індексів, запропоновану І.М. Коваленком (Коваленко, 2005).

Додатково проводили типізацію популяцій залежно від співвідношення вікових груп: за переважання догенеративних особин популяції відносили до інвазійного типу, за домінування генеративних – до нормального, а при значній частці постгенеративних особин – до регресивного.

З метою поглибленої оцінки вікової структури розраховували індекс віковості (Δ) та індекс ефективності (ω), які характеризують співвідношення онтогенетичних груп і функціональний стан популяції. Інтерпретацію отриманих значень здійснювали на основі їх співвідношення (Δ/ω), що дозволяло визначити стадію розвитку кожної популяції (Злобін та ін., 2022).

Відповідно до прийнятих критеріїв, до молодих відносили популяції зі значеннями $\Delta < 0,35$ та $\omega < 0,60$; перехідні характеризувалися Δ у межах $0,35\text{--}0,55$ за $\omega < 0,70$; зріючі – $\Delta < 0,35$ при $\omega > 0,60$; зрілі – Δ у межах $0,35\text{--}0,55$ та $\omega > 0,70$; старіючі – $\Delta > 0,55$ при $\omega > 0,60$; старі популяції визначали за поєднанням $\Delta > 0,55$ та $\omega < 0,60$.

5.1. Особливості онтогенезу досліджуваних видів

Дослідження онтогенезу рослин є важливою складовою вивчення їх біологічних і екологічних особливостей, оскільки дає змогу простежити закономірності індивідуального розвитку, оцінити тривалість і специфіку окремих онтогенетичних стадій, а також виявити механізми адаптації видів до умов середовища. Аналіз онтогенетичної структури популяцій дозволяє охарактеризувати їх сучасний стан, визначити рівень стабільності, здатність до самопідтримання та ефективність відновлення, що підтверджено численними дослідженнями популяцій рідкісних видів рослин України (Злобін, 2009; Злобін та ін., 2022; Dubliak et al., 2024). Співвідношення особин різних вікових груп виступає важливим показником популяційної динаміки і дає можливість встановити напрям її розвитку – прогресивний, стабільний або регресивний. Одним із ключових інструментів такого аналізу є побудова онтогенетичних спектрів, що відображають розподіл особин за віковими станами.

За конфігурацією спектрів можна оцінити особливості функціонування популяцій:

- спектри з переважанням прегенеративних особин (лівобічні) свідчать про інтенсивне відновлення та активний розвиток популяції;
- центровані (повночленні) спектри характерні для відносно стабільних популяцій із збалансованим представленням вікових груп;
- спектри з домінуванням генеративних і постгенеративних особин (правобічні) вказують на зниження відновлювальної здатності та ознаки регресивних процесів.

У ході дослідження встановлено особливості онтогенетичної організації популяцій видів *L. martagon*, *P. patens* та *D. incarnata*. Ідентифікацію онтогенетичних станів здійснювали на основі власних польових спостережень і морфологічного аналізу особин із урахуванням сучасних підходів до вивчення онтогенезу рослин і літературних джерел (Злобін та ін., 2022; Клименко, 2012; Парнікоза та ін., 2008).

Особливості онтогенезу *D. incarnata*. В онтогенезі *D. incarnata* виділяють послідовність онтогенетичних станів – проростки (p), ювенільні (j), іматурні (im), віргінільні (v), генеративні (g) та субсенільні (ss), що відображають специфіку розвитку представників родини Orchidaceae та їх тісну залежність від мікоризних взаємодій (Злобін та ін., 2022; Rasmussen, 1995). Розроблені нами діагностичні критерії дозволяють надійно ідентифікувати особини різних вікових груп без їх вилучення з природного середовища (табл. 5.1).

Проростки (p). Початкові етапи розвитку виду проходять у підземних умовах і характеризуються облігатною мікоризною залежністю. На цій стадії рослини позбавлені хлорофілу та не утворюють надземних органів. Живлення забезпечується виключно за рахунок симбіозу з грибами. Тривалість цього етапу є варіабельною та визначається умовами середовища, передусім вологістю ґрунту і наявністю відповідних мікоризних партнерів.

Ювенільні рослини (j). Перехід до ювенільного стану супроводжується появою першого асимілюючого листка, що свідчить про частковий перехід до автотрофного типу живлення. Особини мають невеликі розміри, їх підземні органи ще слабо диференційовані, а коренева система перебуває на початкових етапах формування.

Таблиця 5.1

Діагностичні ознаки онтогенетичних станів *D. incarnata*

Онтогенетичний стан	Діагностичні ознаки	Ключова ознака
p (проросток)	Підземний розвиток; відсутні зелені органи	Не видно надземно (не визначали)
j (ювенільний)	1 вузький листок; слабкий розвиток	Один листок
im (іматурний)	2–3 листки; невеликі розміри	2–3 листки
v (віргінільний)	3–5 листків; розетка; без суцвіття	Є розетка, немає квітки
g (генеративний)	Квітконос із суцвіттям	Наявність суцвіття
ss (субсенільний)	Зменшення листків; відсутність генерації	Немає квіток

Іматурні рослини (im). На цьому етапі формуються 2–3 листки, розташовані розетково або почергово. Листкові пластинки вузькі, ланцетні. Відбувається інтенсивний розвиток підземної частини, зокрема формування бульбоподібних тубероїдів і розгалуження кореневої системи. Генеративна функція ще не реалізується.

Віргінільні рослини (v). Віргінільні особини характеризуються добре сформованим вегетативним апаратом: наявні 3–5 розвинених листків, формується типовий для виду комплекс підземних органів, представлений двома бульбами. Рослини досягають значних розмірів, проте генеративні органи ще відсутні.

Генеративні рослини (g). У генеративному стані формується квітконосний пагін із багатоквітковим суцвіттям. Листки добре розвинені,

розміщені вздовж стебла. У цей період особини досягають максимальних морфометричних показників. За сприятливих умов генеративна фаза може повторюватися протягом кількох років.

Субсенільні рослини (ss). Субсенільний етап супроводжується поступовим зниженням життєвості: зменшуються розміри і кількість листків, генеративні органи не формуються. Порущується функціонування підземних структур, що в подальшому призводить до відмирання особини.

З огляду на специфіку онтогенезу орхідних, зокрема підземний характер ранніх стадій і залежність від мікоризи, визначення онтогенетичних станів у польових умовах здійснювали за комплексом морфологічних ознак надземних органів. Запропонована система діагностичних ознак забезпечує надійне визначення онтогенетичних станів *D. incarnata* у польових умовах без порушення цілісності особин, що має принципове значення під час дослідження рідкісних видів.

Особливості онтогенезу *L. martagon*. В онтогенезі *L. martagon* виділяють послідовний ряд онтогенетичних станів – насіння (se), проростки (p), ювенільні (j), іматурні (im), віргінільні (v), генеративні (g) та субсенільні (ss), що відображають поетапний перехід від латентної фази до завершення життєвого циклу особини (Злобін та ін., 2022).

Насіння (se). Насіння *L. martagon* є пласким, з півчастими краями, світло- або темно-коричневого забарвлення. Воно містить добре розвинений ендосперм і слабкодіференційований видовжений зародок. Для нього характерний морфофізіологічний тип спокою, зумовлений поєднанням внутрішніх біохімічних механізмів і особливостей насінневих оболонок. За сприятливих умов зберігання життєздатність насіння може зберігатися протягом кількох років (Kew Botanical Gardens, 2020).

Проростки (p). Формування проростка пов'язане з розвитком первинного кореня, короткого гіпокотилія та сім'ядолі, біля основи якої закладається зародкова брунька. Уже на ранніх етапах починає формуватися

зачаткова цибулина, представлена кількома лусками та апікальною точкою росту. Тривалість цієї стадії варіює залежно від екологічних умов.

Ювенільні рослини (j). Ювенільний етап характеризується появою першого асимілюючого листка і переходом до автотрофного живлення. Листок невеликий, яйцеподібний або ланцетний, розміщений на довгому черешку. Водночас відбувається редукція первинних структур проростка і активний розвиток підземної частини – цибулини та додаткових, зокрема контрактильних, коренів, які забезпечують оптимальне заглиблення рослини у ґрунт. У природних умовах ця стадія може тривати кілька років (Dhiman et al., 2021; Kamenetsky & Okubo, 2013).

Іматурні рослини (it). Для іматурних особин характерне формування надземного пагона з однією мутовкою листків. Листки можуть варіювати за формою – від овальних до лінійних, що відображає індивідуальні особливості розвитку. У цей період відбувається інтенсивне нарощування підземних органів, що створює передумови для переходу до наступних стадій онтогенезу.

Віргінільні рослини (v). Віргінільний стан характеризується добре розвиненим пагоном із двома або більше мутовками листків. Між ними розташовуються дрібніші чергові листки. Значно посилюється розвиток кореневої системи, включаючи контрактильні та надцибулинні корені. Рослини досягають значних розмірів і можуть тривалий час залишатися у цьому стані, акумулюючи ресурси для переходу до генеративної фази.

Генеративні рослини (g). У генеративному стані формується квітконосний пагін із суцвіттям, яке зазвичай містить 2–10 квіток. Збільшується висота рослин і кількість мутовок листків. Квітки мають характерне пурпурове забарвлення з темним крапом. Після завершення цвітіння утворюється тригранна коробочка, що забезпечує насіннєве відновлення популяції.

Субсенільні рослини (ss). Субсенільна стадія супроводжується поступовим зниженням життєвості та втратою здатності до генеративного

розмноження. Незважаючи на збереження вегетативних органів, у цибулині відсутня брунька відновлення, що свідчить про завершення активної фази життєвого циклу особини.

Для узагальнення морфологічних особливостей онтогенетичних станів *L. martagon* та забезпечення їх чіткого розмежування в польових умовах сформовано систему діагностичних ознак. Запропоновані критерії дозволяють ідентифікувати вікові стани на основі будови пагона, листкової системи та наявності генеративних структур (табл. 5.2).

Таблиця 5.2

Діагностичні ознаки онтогенетичних станів *L. martagon*

Онтогенетичний стан	Діагностичні ознаки	Ключова ознака
p (проросток)	Проросток із первинним коренем; гіпогеальне проростання; закладається цибулина	Сімядольний листок
j (ювенільний)	Один листок; початок автотрофного живлення; формування цибулини і контрактильних коренів	Один справжній листок
im (іматурний)	Пагін із однією мутовкою листків (до 5–7)	Одна мутовка листя
v (віргінільний)	Дві і більше мутовок; добре розвинений пагін; відсутні квітки	≥ 2 мутовки листя, без квіток
g (генеративний)	Суцвіття з 2–10 квітками; розвинений пагін	Наявність квіток
ss (субсенільний)	Відсутність генерації; деградація; відсутня брунька відновлення	Немає квіток + пригнічення

Використання наведених діагностичних критеріїв дозволяє однозначно розмежовувати онтогенетичні стани *L. martagon* у природних популяціях та забезпечує порівнянність результатів довготривалого моніторингу.

Особливості онтогенезу *P. patens*. В онтогенезі *P. patens* виділяють послідовні онтогенетичні стани – проростки (p), ювенільні (j), іматурні (im), віргінільні (v), генеративні (g₁–g₃, gn) та субсенільні (ss), які відображають поступову перебудову морфологічної організації рослини впродовж її життєвого циклу (Злобін та ін., 2022; Juśkiewicz-Swaczyna, 2010; Wróblewska, 2008).

Проростки (p). Проростання насіння має надземний характер: сім'ядолі виносяться на поверхню ґрунту внаслідок активного подовження гіпокотилія. На початкових етапах формується слаборозвинений головний корінь із незначним галуженням. Перехід до наступного стану пов'язаний із появою першого трилопатевого листка.

Ювенільні рослини (j). Ювенільні особини характеризуються наявністю 3–4 листків, які мають спрощену будову порівняно з листками дорослих рослин: вони трилопатеві та менш розсічені. У цей період ще можуть зберігатися сім'ядолі. Коренева система залишається відносно слабо розвиненою і представлена головним коренем із обмеженим галуженням.

Іматурні рослини (im). Для іматурного стану характерне формування розеткового пагона з 5–7 листками на довгих черешках. Листки набувають трійчастої будови і поступово переходять до типово дорослого морфотипу. Одночасно активізується розвиток підземної частини: головний корінь подовжується, у нижній частині каудексу з'являються придаткові корені, хоча їх розвиток ще не досягає рівня зрілих особин.

Віргінільні рослини (v). Віргінільні особини мають добре сформовану прикореневу розетку з великих пальчасто-розсічених листків. Коренева система розвинена, з численними придатковими коренями, що відходять від каудексу. Рослини досягають значних розмірів, проте генеративні органи ще не формуються.

Генеративні рослини (g). Генеративний стан представлений кількома функціональними підгрупами. *Молоді генеративні особини (g_1)* формують перші квітконосні пагони (зазвичай 1–3) і характеризуються початком галуження каудексу. *Середньовікові генеративні рослини (g_2)* відзначаються максимальним розвитком – добре розгалуженим каудексом і найбільшою кількістю квітконосів; за сприятливих умов їх кількість може істотно зростати. Для цієї стадії характерна здатність до партикуляції. *Старі генеративні особини (g_3)* демонструють ознаки деградації: руйнування каудексу та зменшення кількості квітконосних пагонів. У складі популяцій також трапляються *тимчасово неквітучі особини (gn)*, які за морфологічними ознаками відповідають генеративному стану, але не утворюють квіток у певний рік.

Субсенільні рослини (ss). Субсенільний етап супроводжується зниженням життєвого стану рослин. Формуються листки, подібні до іматурних або віргінільних, однак генеративні органи відсутні. Каудекс значною мірою руйнується, зменшується кількість придаткових коренів, що свідчить про завершення життєвого циклу особини.

З урахуванням морфологічної специфіки *P. patens* та залежності її розвитку від умов освітлення і формування листової розетки, для виду було визначено систему діагностичних ознак. Вони дозволяють розмежовувати онтогенетичні стани за характеристиками розетки, ступенем розсіченості листків і наявністю генеративних структур (табл. 5.3).

Порівняльний аналіз перебігу онтогенезу досліджуваних видів (*D. incarnata*, *L. martagon* та *P. patens*) засвідчив як спільні закономірності їх індивідуального розвитку, так і суттєві відмінності, зумовлені біологічними особливостями та екологічною приуроченістю видів (Рис. 5.1).

Запропонована система діагностичних ознак відображає специфіку онтогенезу *P. patens* і може бути використана для стандартизованої оцінки вікової структури популяцій у різних екологічних умовах.

Схематичне порівняння онтогенезу наочно демонструє відмінності у тривалості окремих вікових станів та критичних етапах розвитку досліджуваних видів. Найбільш складний ранній онтогенез характерний для *D. incarnata*, тоді як *L. martagon* і *P. patens* відрізняються переважно тривалістю прегенеративного періоду та особливостями переходу до генеративного стану.

Таблиця 5.3

Діагностичні ознаки онтогенетичних станів *P. patens*

Онтогенетичний стан	Діагностичні ознаки	Ключова ознака
p (проросток)	Проросток із сім'ядолями; слабо розвинений корінь	Дуже дрібна рослина
j (ювенільний)	1–2 прості листки; слабо розсічені	Мало листків
im (іматурний)	Кілька листків; листки розсічені, але невеликі	Збільшення листків
v (віргінільний)	Розвинена розетка; сильно розсічені листки; відсутні квітки	Розетка без квіток
g (генеративний)	Квітконос; одна велика квітка	Наявність квітки
ss (субсенільний)	Зменшення розмірів; відсутність цвітіння	Немає цвітіння

Для всіх трьох видів характерна наявність послідовних онтогенетичних станів, що охоплюють прегенеративний, генеративний і постгенеративний періоди, однак тривалість і морфологічний зміст цих стадій істотно відрізняються. Найбільш специфічним є онтогенез *D. incarnata*, для якого характерний тривалий підземний початковий розвиток і облігатна залежність від мікоризних грибів, що обмежує швидкість переходу до автотрофного живлення та визначає високу вразливість ранніх стадій. У *L. martagon* онтогенез відзначається тривалою ювенільною та віргінільною фазами,

протягом яких відбувається накопичення ресурсів у підземній цибулині, що забезпечує стабільність генеративного функціонування, але зумовлює повільні темпи відновлення популяцій. Натомість *P. patens* характеризується відносно швидшим переходом до генеративного стану та вираженою диференціацією генеративних особин за віком і функціональним станом, включаючи наявність тимчасово нектівуючих рослин, що відображає високу чутливість виду до коливань умов середовища.

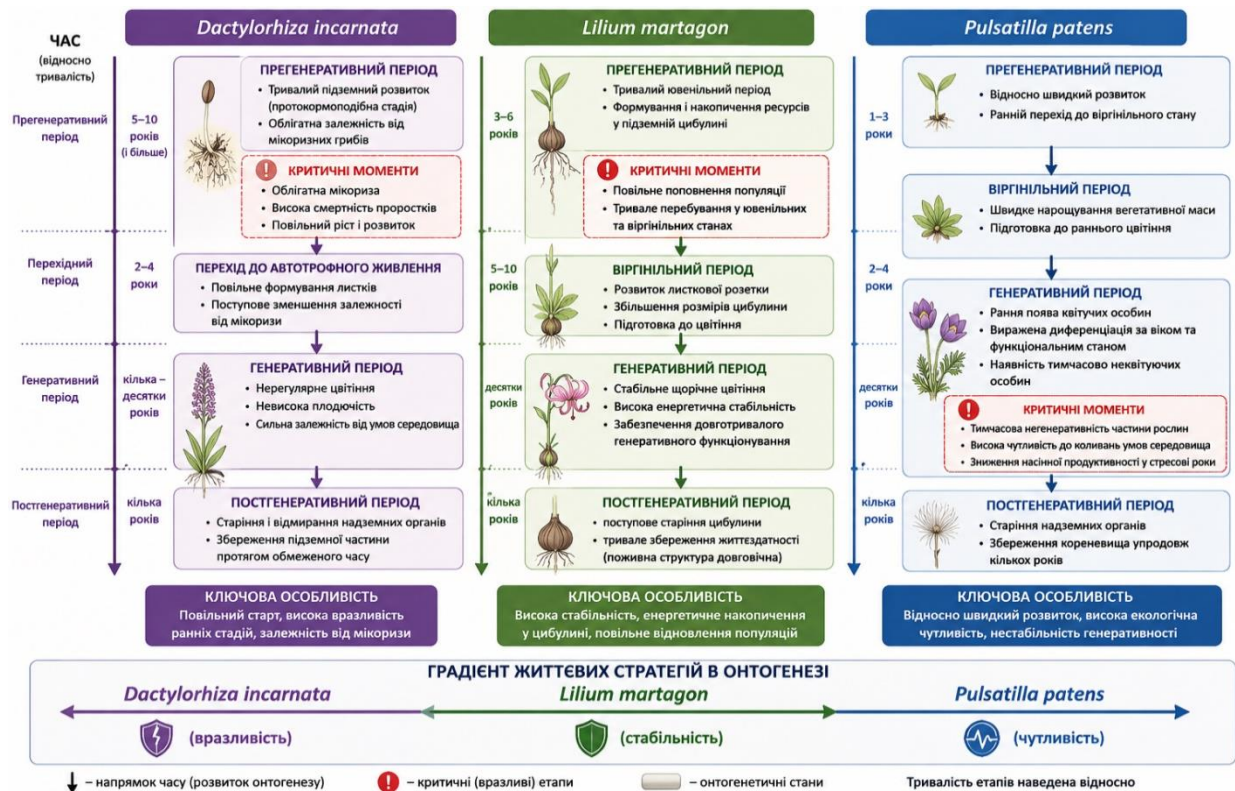


Рис. 5.1. Порівняльна характеристика перебігу онтогенезу *D. incarnata*, *L. martagon* та *P. patens* із виділенням критичних етапів та часових особливостей розвитку

Таким чином, відмінності в онтогенезі відображають різні адаптаційні стратегії видів і визначають особливості їх популяційної динаміки, що має важливе значення для оцінки стану популяцій та розробки заходів їх збереження.

Отримані результати свідчать, що особливості онтогенезу кожного з досліджуваних видів визначають специфіку формування їх онтогенетичної структури та реакцію популяцій на зміни умов середовища. Саме тому аналіз онтогенетичних спектрів є одним із найбільш інформативних підходів до оцінювання сучасного стану популяцій, їх здатності до самопідтримання та прогнозування напрямів подальшого розвитку.

5.2. Онтогенетична структура популяцій та її кількісна оцінка

5.2.1. Онтогенетична структура популяцій *D. incarnata* та її кількісна оцінка

Результати аналізу онтогенетичної структури популяцій наведено в табл. 5.4., рис. 5.2. Дослідження трьох популяцій *D. incarnata* показало їх чітку диференціацію як за повнотою онтогенетичних спектрів, так і за співвідношенням вікових груп, що відображає відмінності екологічних умов місцезростання.

Таблиця 5.4

Онтогенетична структура популяцій *D. incarnata*

	Частка рослин відповідних онтогенетичних станів, %				
	j	im	v	g	ss
П1	51,4	13,5	16,2	18,9	0,0
П2	5,0	15,0	32,5	40,0	7,5
П3	5,7	11,4	25,7	20,0	37,2

Популяція 1 (П1), приурочена до відносно відкритої перезволоженої ділянки поблизу болотного масиву, формується в умовах стабільного водного режиму та достатньої освітленості. У її структурі домінують ювенільні особини (51,4%), що є найвищим показником серед усіх досліджених популяцій. Частки іматурних, віргінільних і генеративних рослин перебувають у межах 13,5–18,9% і є відносно вирівняними, тоді як субсенільні особини не зафіксовані. Такий розподіл вікових груп вказує на

інтенсивне поновлення і спрямованість популяції до подальшого розвитку, що пов'язано зі сприятливим поєднанням гідрологічних і світлових умов та відсутністю суттєвого сукцесійного тиску.

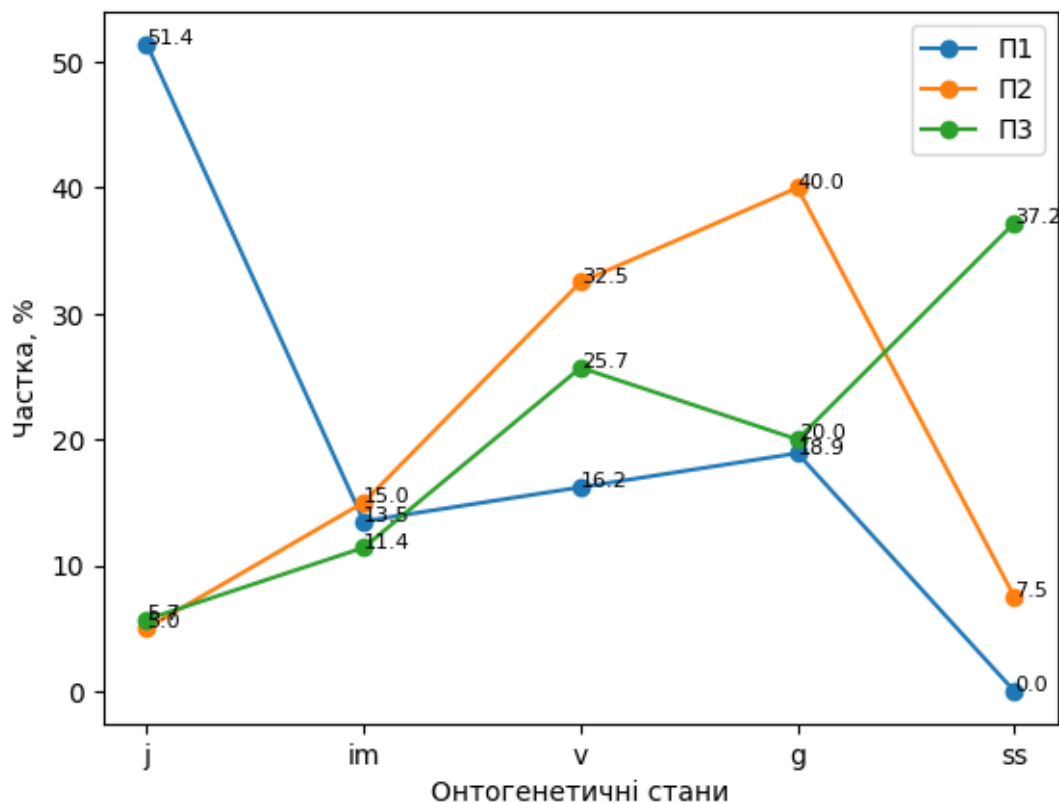


Рис. 5.1. Онтогенетичні спектри популяцій *D. incarnata*

Популяція 2 (П2) займає більшу за площею ділянку з мозаїчною структурою рослинного покриву в межах перезволоженого екотопу, однак характеризується вищим рівнем ценотичної конкуренції. У її онтогенетичному спектрі спостерігається максимум генеративних особин (40,0%) та значна частка віргінільних (32,5%), тоді як ювенільні рослини представлені лише 5,0%. Наявність субсенільних особин (7,5%) свідчить про накопичення старших вікових груп. Така структура відображає відносно стабільний стан популяції, проте вказує на тенденцію до її старіння, що, ймовірно, пов'язано з посиленням конкуренції та частковим затіненням.

Популяція 3 (П3) приурочена до невеликої за площею перезволоженої ділянки, пов'язаної з колишнім руслом струмка, де відбувається активне

заростання деревно-чагарниковою рослинністю (зокрема *Salix cinerea*, *Frangula alnus*). Це призводить до зниження освітленості та посилення сукцесійних процесів. У її структурі переважають субсенільні особини (37,2%), тоді як частка ювенільних та іматурних рослин є низькою. Віргінільні (25,7%) і генеративні (20,0%) особини представлені помірно. Такий онтогенетичний спектр свідчить про порушення процесів поновлення і деградаційні тенденції у розвитку популяції, що зумовлено несприятливими умовами середовища та прогресуючою сукцесією.

Порівняння онтогенетичних спектрів свідчить про послідовну зміну стану популяцій від інтенсивного поновлення (П1) через структурну стабілізацію (П2) до переважання процесів старіння та регресії (П3).

Досліджені популяції *D. incarnata* демонструють виражену диференціацію за значеннями онтогенетичних індексів (табл. 5.5–5.6), що відображає відмінності у їх функціональному стані та інтенсивності перебігу популяційних процесів. Комплексне використання індексів за І.М. Коваленком у поєднанні з параметрами Δ – ω дозволило не лише кількісно оцінити вікову структуру, а й визначити напрям онтогенетичних змін у межах кожної популяції. Поєднання якісного аналізу онтогенетичних спектрів із кількісною оцінкою індексів дозволяє суттєво підвищити об'єктивність оцінювання сучасного стану популяцій.

Таблиця 5.5

Онтогенетичні індекси популяцій *D. incarnata*

№ популяції	Онтогенетичні індекси за І.М. Коваленко, %				Переважаючі процеси в популяціях
	відновлюваності	старіння	генеративності	віковості	
П1	4,29	0,00	18,92	0,00	інвазійні
П2	1,31	0,19	40,00	0,15	стабілізації
П3	2,14	1,86	20,00	0,87	деградації

Таблиця 5.6

Онтогенетичні типи популяцій *D. incarnata*

№ популяції	Онтогенетичні індекси		Тип популяції	
	віковості, Δ	ефективності, ω	за Т.О. Работновим	за співвідношенням значень Δ/ω
П1	0,81	0,19	інвазійна	молода
П2	0,45	0,40	нормальна	зріла
П3	0,06	0,20	регресивна	старіюча

Найвище значення індексу відновлення (4,29) зафіксовано у популяції №1, що формується в умовах відкритого перезволоженого екотопу з достатнім рівнем освітлення. Для цієї популяції не виявлено постгенеративних особин ($I_c = 0$; $I_{\text{вік}} = 0,00$), що вказує на домінування молодших вікових груп. Поєднання високого значення Δ із відносно низьким ω свідчить про переважання прегенеративної фракції у структурі популяції. Таким чином, тут інтенсивно реалізуються процеси насіннєвого поновлення, омолодження та збільшення чисельності, що відповідає прогресивному (інвазійному) типу розвитку популяції.

Популяція №2 вирізняється максимальним значенням індексу генеративності (40,0), помірним рівнем відновлення (1,31) та відносно низькими значеннями індексів старіння (0,19) і віковості (0,14). За співвідношенням Δ і ω вона займає проміжне положення з відносно збалансованими параметрами. Така структура відображає переважання процесів підтримання чисельності, стабілізації вікового складу та ефективного функціонування генеративної сфери. У цілому популяція відповідає нормальному (зрілому) типу та характеризується відносною стабільністю.

Для популяції №3 властиві максимальні значення індексу старіння (1,86) і віковості (0,87), що свідчить про накопичення постгенеративних особин. Δ – ω -параметри характеризуються зниженим значенням Δ і помірним ω , що відповідає правобічному онтогенетичному спектру. У таких умовах

переважають процеси старіння, послаблення поновлення та поступова деградація популяції, що пов'язано з несприятливими умовами місцезростання та розвитком сукцесійних змін.

Проведений аналіз вікової структури трьох популяцій *D. incarnata* засвідчив, що всі вони є неповночленими через відсутність проростків, що пов'язано з біологічними особливостями виду – підземним характером проростання та тривалим мікоризозалежним етапом розвитку. Водночас популяції чітко диференціюються за конфігурацією онтогенетичних спектрів: популяція 1 характеризується лівобічним спектром із переважанням ювенільних особин і активним поновленням, популяція 2 – центрованим спектром із домінуванням генеративної фракції та ознаками структурної стабілізації, тоді як популяція 3 має правобічний спектр із переважанням субсенільних особин, що свідчить про пригнічення процесів відновлення.

Отримані значення онтогенетичних індексів та Δ - ω -параметрів повністю узгоджуються з конфігурацією онтогенетичних спектрів і підтверджують чіткий градієнт стану популяцій: від інвазійної (П1), через нормальну (П2), до регресивної (П3). Виявлені закономірності безпосередньо пов'язані з умовами місцезростання та відображають вплив гідрологічного режиму, рівня ценотичної конкуренції й сукцесійних процесів на формування вікової структури. Таким чином, поєднання аналізу онтогенетичних спектрів, популяційних індексів і Δ - ω -характеристик дозволяє розглядати вікову структуру як інтегральний індикатор сучасного стану популяцій та прогнозувати напрями їх подальшої динаміки.

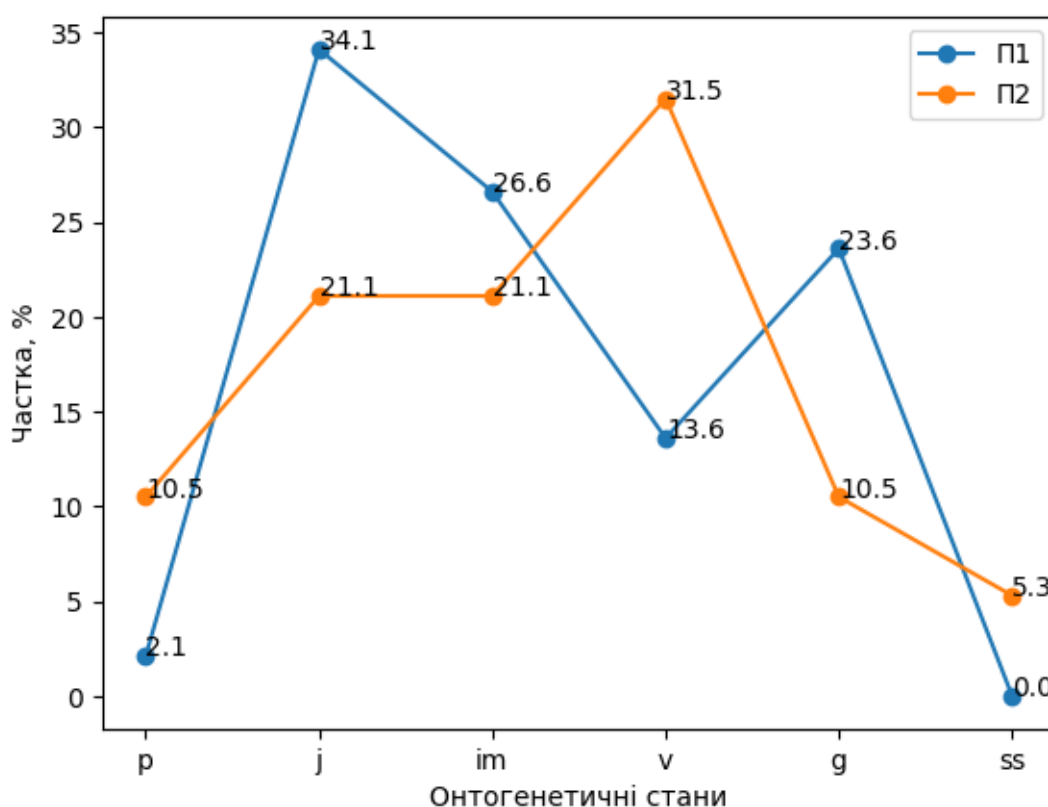
5.2.2. Онтогенетична структура популяцій *L. martagon* та її кількісна оцінка

Аналіз онтогенетичної структури популяцій *L. martagon* (табл. 5.7.; рис. 5.3) засвідчив, що вони відрізняються як за повнотою спектрів, так і за співвідношенням вікових груп, що відображає вплив екологічних умов на їх функціонування.

Таблиця 5.7

Онтогенетична структура популяцій *L. martagon*

№ популяції	Частка рослин відповідних онтогенетичних станів, %					
	p	j	im	v	g	ss
П1	2,1	34,1	26,6	13,6	23,6	0,0
П2	10,5	21,1	21,1	31,5	10,5	5,3

Рис. 5.3 Онтогенетичні спектри популяцій *L. martagon*

Популяція 1 (П1) характеризується повночленим онтогенетичним спектром із наявністю всіх вікових станів, включаючи проростки (2,1%). У її складі переважають ювенільні (34,1%) та іматурні особини (26,6%), які формують основу прегенеративного блоку. Частка генеративних рослин становить 23,6%, тоді як субсенільні особини відсутні. Така конфігурація відповідає лівобічному спектру та вказує на інтенсивне поновлення і прогресивний характер розвитку. Фіксація проростків і значна представленість молодших вікових груп свідчать про ефективне насіннєве

відновлення, що можливе за умов достатнього освітлення та оптимального водного режиму. Ймовірно, дана популяція приурочена до екотонних або напіввідкритих ділянок, де рівень конкуренції є помірним і створюються сприятливі умови для рекрутингу.

Популяція 2 (П2) також є повночленною, однак відрізняється за внутрішньою організацією. Максимум припадає на віргінільні особини (31,5%), тоді як ювенільні та іматурні представлені у близьких частках (по 21,1%). Частка генеративних рослин є відносно низькою (10,5%), а субсенільні становлять 5,3%. Наявність проростків (10,5%) підтверджує збереження відновлення, проте його інтенсивність нижча, ніж у П1. Такий розподіл відповідає центровано-лівобічному спектру з домінуванням передгенеративної фракції. Це вказує на накопичення особин, що ще не перейшли до генеративної стадії, і може свідчити про обмеження репродуктивної реалізації. Найімовірніше, популяція функціонує в умовах підвищеної ценотичної конкуренції або часткового затінення, характерного для більш зімкнутих лісових угруповань.

Результати аналізу онтогенетичних індексів (табл. 5.8–5.9) підтверджують встановлені відмінності та відображають різний баланс між процесами відновлення, росту та генеративного функціонування у досліджуваних популяціях *L. martagon*.

Таблиця 5.8

Онтогенетичні індекси популяцій *L. martagon*

№ популяції	Онтогенетичні індекси за І.М. Коваленко, %				Переважаючі процеси в популяціях
	відновлюваності	старіння	генеративності	віковості	
П1	3,23	0,00	23,6	0,00	інвазійні
П2	8,01	0,05	10,5	0,01	інвазійна

Популяція 1 характеризується високим індексом відновлення ($I_v = 3,24$), відсутністю проявів старіння ($I_s = 0$; $I_{вк} = 0,00$) та відносно значною часткою генеративних особин ($I_{ген} = 23,6$). Поєднання високого значення Δ (0,76) і помірного ω (0,24) відображає домінування прегенеративного блоку

за достатньої участі генеративної фракції. Така структура свідчить про інтенсивне насіннєве поновлення, ефективну реалізацію генеративної функції та відсутність накопичення старіючих особин. Виявлені закономірності узгоджуються з екотонними умовами місцезростання, де підвищена освітленість і помірна конкуренція створюють сприятливе середовище для рекрутингу та переходу особин у молодші онтогенетичні стани.

Таблиця 5.9

Онтогенетичні типи популяцій *L. martagon*

№ популяції	Онтогенетичні індекси		Тип популяції	
	віковості, Δ	ефективності, ω	за Т.О. Работновим	за співвідношенням значень Δ/ω
П1	0,76	0,24	інвазійна	молода
П2	0,79	0,11	інвазійна	молода

Популяція 2 відзначається дуже високим індексом відновлення ($I_v = 8,02$), що зумовлено значною часткою прегенеративних особин, насамперед віргінільних. Водночас індекс генеративності є низьким ($I_{ген} = 10,5$), а показники старіння перевищують відповідні значення для П1 ($I_c = 0,50$; $I_{вік} = 0,01$). За високого Δ (0,79) і зниженого ω (0,11) фіксується недостатня реалізація генеративної функції на тлі накопичення передгенеративних особин. Такий тип структури свідчить про уповільнення переходу до генеративної фази та появу початкових ознак вікового зсуву. Ймовірно, це пов'язано з умовами більш зімкнутого лісового фітоценозу, де затінення і підвищена конкуренція обмежують генеративний розвиток.

Зіставлення отриманих показників показує, що обидві популяції *L. martagon* характеризуються домінуванням прегенеративного блоку, однак істотно відрізняються за рівнем генеративного функціонування та ступенем вікової трансформації. Популяція 1 характеризується активним поновленням і збалансованою участю генеративних особин, тоді як популяція 2 зберігає

потенціал розвитку, але демонструє ознаки функціонального обмеження, що проявляється у накопиченні віргінільних особин і зниженні генеративної активності.

Популяція 1 *L. martagon*, приурочена до екотонного контакту соснового та мішаного лісу, функціонує в умовах підвищеної освітленості та просторової мозаїчності рослинного покриву, що знижує інтенсивність ценотичної конкуренції. За таких умов формуються найбільш сприятливі передумови для розвитку виду. Популяція має повночленну онтогенетичну структуру з наявністю проростків, значною представленістю прегенеративних станів і відсутністю постгенеративних особин. Домінування молодших вікових груп у поєднанні з позитивною динамікою чисельності та відносно високою щільністю відповідає прогресивному типу функціонування.

Популяція 2 розвивається у складі більш зімкнутого лісового угруповання, де обмежений світловий режим і посилена ценотична конкуренція супроводжуються скороченням площі популяційного поля та зменшенням чисельності особин. Попри збереження повночленного онтогенетичного спектра, його структура зміщена у бік віргінільних особин, тоді як частка генеративних рослин є невисокою, а поява субсенільних особин свідчить про початок вікової трансформації. Високі значення індексу відновлення у цьому випадку відображають накопичення прегенеративних особин, а не ефективне проходження повного життєвого циклу, що вказує на часткове блокування генеративної фази розвитку.

Таким чином, онтогенетична структура популяцій *L. martagon* визначається насамперед умовами освітленості та рівнем ценотичної конкуренції. Відкритіші екотопи забезпечують реалізацію повного життєвого циклу з активним насінневим поновленням, тоді як у зімкнутих лісових угрупованнях порушується генеративна ланка розвитку, що супроводжується накопиченням передгенеративних і постгенеративних особин та поступовим погіршенням функціонального стану популяцій.

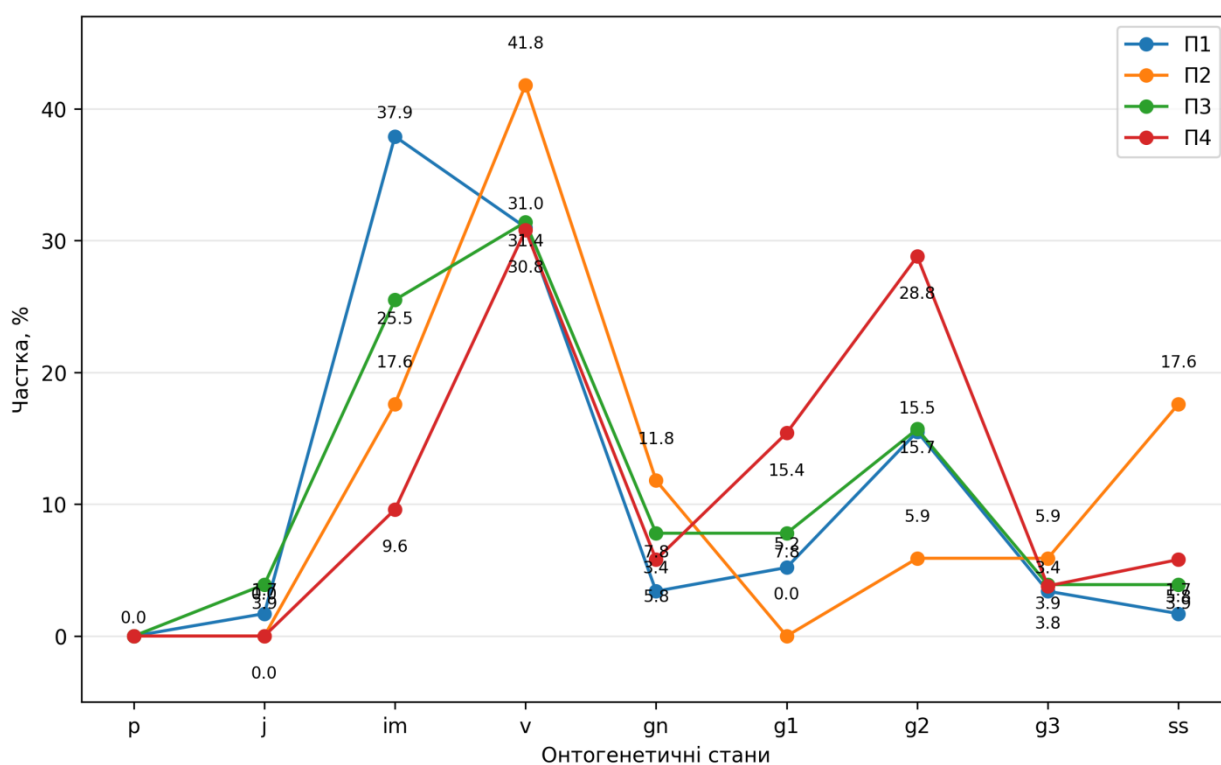
5.2.3. Онтогенетична структура популяцій *P. patens* та її кількісна оцінка

Аналіз онтогенетичної структури популяцій *P. patens* (табл. 5.10, рис. 5.4) засвідчив, що всі досліджувані ценопопуляції є неповночленними у зв'язку з відсутністю проростків. Така особливість є типовою для виду і зумовлена нестійкістю насіннєвого банку, а також залежністю проростання від специфічних мікоризних взаємодій (Wróblewska, 2008).

Таблиця 5.10

Онтогенетична структура популяцій *P. patens*

№ популяції	Частка рослин відповідних онтогенетичних станів, %								
	p	j	im	v	gn	g1	g2	g3	ss
П1	0,0	1,7	37,9	31,0	3,4	5,2	15,5	3,4	1,7
П2	0,0	0,0	17,6	41,8	11,8	0,0	5,9	5,9	17,6
П3	0,0	3,9	25,5	31,4	7,8	7,8	15,7	3,9	3,9
П4	0,0	0,0	9,6	30,8	5,8	15,4	28,8	3,8	5,8

Рис. 5.4 Онтогенетичні спектри популяцій *P. patens*

Популяція 1 приурочена до узлісної ділянки вздовж лісової дороги та сформована у складі фітоценозу *Pinetum callunoso-hylocomiosum*, характерного для сухих світлохвойних лісів на піщаних субстратах. Екотоп вирізняється підвищеною освітленістю, розрідженим деревним ярусом і порушеним ґрунтовим покривом, що знижує рівень конкуренції та створює сприятливі умови для рекрутингу виду.

Вікова структура цієї популяції визначається значною часткою іматурних (37,9%) і віргінільних (31,0%) особин за достатньої представленості генеративної фракції (27,5%). Частка постгенеративних рослин є мінімальною (1,7%). Такий розподіл формує центровано-лівобічний спектр і відображає активне поновлення та стабільне функціонування популяції.

Значення індексу відновлення ($I_v = 2,57$) у поєднанні з низьким індексом старіння ($I_s = 0,06$) підтверджують її прогресивний стан. Співвідношення Δ (0,69) і ω (0,28) вказує на переважання прегенеративного блоку за достатньої участі генеративних особин, що забезпечує підтримання чисельності та подальший розвиток популяції (табл. 5.11-5.12).

Таблиця 5.11

Онтогенетичні індекси популяцій *P. patens*

№ популяції	Онтогенетичні індекси за І.М. Коваленко, %				Переважуючі процеси в популяціях
	відновлюваності	старіння	генеративності	віковості	
П1	2,57	0,06	27,5	0,02	інвазійні
П2	2,52	0,75	23,6	0,30	нестабільна
П3	1,73	0,11	35,2	0,06	стабільна
П4	0,75	0,11	53,8	0,15	деградації

Разом із тим, у межах популяції 1 неодноразово фіксувалися випадки вилучення генеративних особин, що вказує на наявність антропогенного впливу. Це створює ризик порушення генеративного відновлення, оскільки зменшення кількості квітучих рослин призводить до зниження насіннєвої продуктивності та потенційного скорочення чисельності в перспективі.

Таблиця 5.12

Онтогенетичні типи популяцій *P. patens*

№ популяції	Онтогенетичні індекси		Тип популяції	
	віковості, Δ	ефективності, ω	за Т.О. Работновим	за співвідношенням значень Δ/ω
П1	0,69	0,28	інвазійна	молода
П2	0,42	0,24	перехідна	перехідна
П3	0,57	0,35	нормальна	зріла
П4	0,35	0,54	регресивна	старіюча

Популяція 2 сформована у складі фітоценозу *Querceto–Pinetum coryloso–luzulosum*, для якого характерні висока зімкнутість деревного і чагарникового ярусів, затінення та посилена конкуренція. Додатковим дестабілізуючим фактором є антропогенне порушення території (розорювання, лісокультурні заходи), що спричиняє трансформацію екотопу.

Вікова структура цієї популяції визначається домінуванням віргінільних (41,8%) та значною часткою іматурних (17,6%) особин, що формує розвинений прегенеративний блок. Частка генеративних рослин є відносно низькою (23,6%), тоді як субсенільні досягають 17,6%; ювенільні особини відсутні. Така конфігурація відповідає центрованому спектру зі зміщенням у бік прегенеративної частини за помітної участі постгенеративного блоку.

Незважаючи на формально достатній індекс відновлення ($I_v = 2,52$), підвищені значення індексу старіння ($I_s = 0,75$) та віковості ($I_{\text{вік}} = 0,30$) відображають одночасне накопичення старіючих особин. За співвідношенням Δ (0,42) і ω (0,24) переважає прегенеративна фракція, однак ефективність переходу до генеративного стану залишається обмеженою. У цілому це свідчить про дисбаланс між процесами відновлення і генерації та вказує на нестабільний, перехідний стан популяції з тенденцією до регресії.

Популяція 3 приурочена до узлісної ділянки вздовж лісової дороги у складі фітоценозу *Querceto–Pinetum franguloso–festucosum*, де поєднуються

підвищена освітленість і часткове порушення дернини. Такі умови сприяють підтриманню відновлювальних процесів.

Онтогенетична структура є відносно збалансованою: значні частки припадають на віргінільні (31,4%) та іматурні (25,5%) особини, при достатній представленості генеративних (35,2%) і незначній участі субсенільних (3,9%). Це відповідає центровано-лівобічному спектру і відображає стабільний стан популяції. Індекс відновлення ($I_v = 1,73$) перевищує одиницю, тоді як індекс старіння залишається низьким ($I_s = 0,11$); співвідношення Δ (0,57) і ω (0,35) вказує на збалансованість відновлювальних і генеративних процесів. Водночас і тут зафіксовано випадки вилучення генеративних особин, що створює потенційні ризики порушення насіннєвого поновлення, хоча наразі це не призводить до дестабілізації структури.

Популяція 4 приурочена до гривастого рельєфу у складі світлого соснового фітоценозу *Pinetum callunoso-hylocomiosum*. До екстремального порушення її онтогенетична структура характеризувалася домінуванням генеративних особин ($g_2 = 28,8\%$; $g_1 = 15,4\%$) при відносно низькій частці прегенеративних рослин, що відповідає центрованому спектру зі зміщенням у генеративну частину та свідчить про ослаблене поновлення. Низький індекс відновлення ($I_v = 0,75$) у поєднанні з високим індексом генеративності ($I_{ген} = 53,8$) і підвищеним значенням ω (0,54) підтверджують функціональну нестабільність ще до порушення. У 2024 році територія зазнала впливу пожежі, спричиненої воєнними діями, що призвело до повного вигорання рослинного покриву. Під час обстежень 2025 року особини *P. patens* не були виявлені, що може свідчити як про тимчасову відсутність надземних органів, так і про локальну втрату популяції. З огляду на наявність підземних бруньок і потенційний насіннєвий банк не виключається можливість відновлення, однак це потребує подальшого моніторингу.

Таким чином, популяції *P. patens* у межах дослідженої території формують чіткий градієнт стану: від прогресивних (П1), через стабільні (П3)

і перехідні (П2), до критично порушеної популяції (П4). Визначальними чинниками формування онтогенетичної структури є освітленість, ступінь порушення ґрунтового покриву та антропогенний вплив. У відкритих екотопах забезпечується ефективне поновлення, тоді як у зімкнутих або трансформованих умовах порушується баланс між відновленням і генерацією, що сприяє старінню та деградації популяцій.

Порівняльний аналіз онтогенетичної структури популяцій *D. incarnata*, *L. martagon* та *P. patens* засвідчив, що їх сучасний стан визначається комплексною дією екологічних чинників, серед яких провідне значення мають гідрологічний режим, освітленість, ступінь зімкнутості рослинного покриву, характер трансформації оселищ і антропогенний вплив. Водночас повнота онтогенетичних спектрів значною мірою залежить від біологічних особливостей видів: для *D. incarnata* та *P. patens* характерна відсутність наймолодших онтогенетичних станів, тоді як популяції *L. martagon* мають повночленні спектри.

Незважаючи на видові відмінності, для всіх досліджених видів простежується спільна закономірність – популяції відкритих або слабо порушених екотопів характеризуються високою часткою прегенеративних особин, інтенсивним поновленням і прогресивним типом розвитку, тоді як у зімкнутих або трансформованих угрупованнях відбувається накопичення старших вікових груп, ослаблення генеративного відновлення та формування регресивних тенденцій.

Таким чином, онтогенетична структура популяцій є інтегральним показником їх функціонального стану, а комплексне використання онтогенетичних спектрів, індексів за І. М. Коваленком та Δ - ω -характеристик забезпечує об'єктивне оцінювання життєздатності популяцій, дозволяє прогнозувати напрями їх подальшої динаміки та є надійною основою для розроблення природоохоронних заходів.

РОЗДІЛ 6

ВІТАЛІТЕТНА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ

Віталітет розглядається як інтегральна морфоструктурна характеристика життєвого стану рослин, що відображає особливості їх росту, розвитку та функціонування в межах популяцій. Теоретичні основи аналізу віталітетної структури популяцій були сформульовані Ю. А. Злобіним (Злобін, 1989) і надалі розвинуті в працях із популяційної екології рослин (Harper, 1977; Silvertown & Charlesworth, 2001; Young & Clarke, 2000; Злобін, 2009; Злобін та ін., 2022). В основі цього підходу лежить уявлення про внутрішню неоднорідність популяцій, у межах яких особини відрізняються за темпами росту, морфологічними характеристиками та рівнем життєздатності. Співвідношення особин різних віталітетних класів розглядається як інтегральний показник стану популяції, її стійкості та потенціалу до самопідтримання.

Застосування віталітетного аналізу є особливо актуальним для рідкісних видів рослин, популяції яких характеризуються низькою чисельністю, просторовою ізольованістю та підвищеною чутливістю до змін умов середовища. У таких системах навіть незначні зсуви у співвідношенні особин різного життєвого стану можуть свідчити про суттєві зміни функціонування популяцій. Крім того, обмеженість прямих даних про динаміку чисельності для рідкісних видів зумовлює використання віталітетної структури як непрямого, але інформативного індикатора їх життєздатності та перспектив існування.

Ключовим етапом віталітетного аналізу є визначення інформативних морфометричних параметрів. Їх відбір здійснюється на основі статистичного опрацювання даних із застосуванням кореляційного та факторного аналізів (Злобін та ін., 2022). Перевага надається показникам, що характеризуються високими факторними навантаженнями, значною мінливістю та чутливістю до змін екологічних умов. Саме такі ознаки найбільш адекватно

відображають рівень життєвості особин і можуть бути використані для їх класифікації за віталітетними класами.

У межах даного дослідження віталітетну структуру проаналізовано для популяцій *D. incarnata*, *L. martagon* та *P. patens*, які приурочені до різних типів фітоценозів у межах досліджуваної території. Широкий спектр екологічних умов – від вологих лучно-болотних до сухих світлохвойних і мішаних лісових екотопів – дозволяє розглядати ці види як модельні об'єкти для оцінки впливу середовищних факторів на формування віталітетної структури популяцій.

Оцінювання віталітету особин здійснювали на основі комплексу морфометричних показників, що характеризують їх розмірні параметри та ступінь розвитку. Відбір ознак проводили з урахуванням їх інформативності, варіабельності та екологічної чутливості. Подальший розподіл особин за віталітетними класами дав змогу охарактеризувати структуру популяцій і інтерпретувати її у зв'язку з умовами місцезростання, рівнем антропогенного впливу та сучасним станом рослинних угруповань.

6.1. Віталітетна структура популяцій рідкісного виду *D. incarnata*

Для оцінювання віталітету особин *D. incarnata* було залучено сукупність морфометричних параметрів, що характеризують як вегетативну, так і генеративну складові розвитку рослин. До аналізу включено показники висоти особин, довжини листової пластинки та кількості генеративних структур, які відображають рівень морфофункціональної організації і життєздатності рослин. Зазначені ознаки належать до найбільш інформативних у популяційних дослідженнях і широко використовуються для віталітетної оцінки рослинних популяцій (Злобін, 2009, Злобін та ін., 2022; Злобін та ін., 2026).

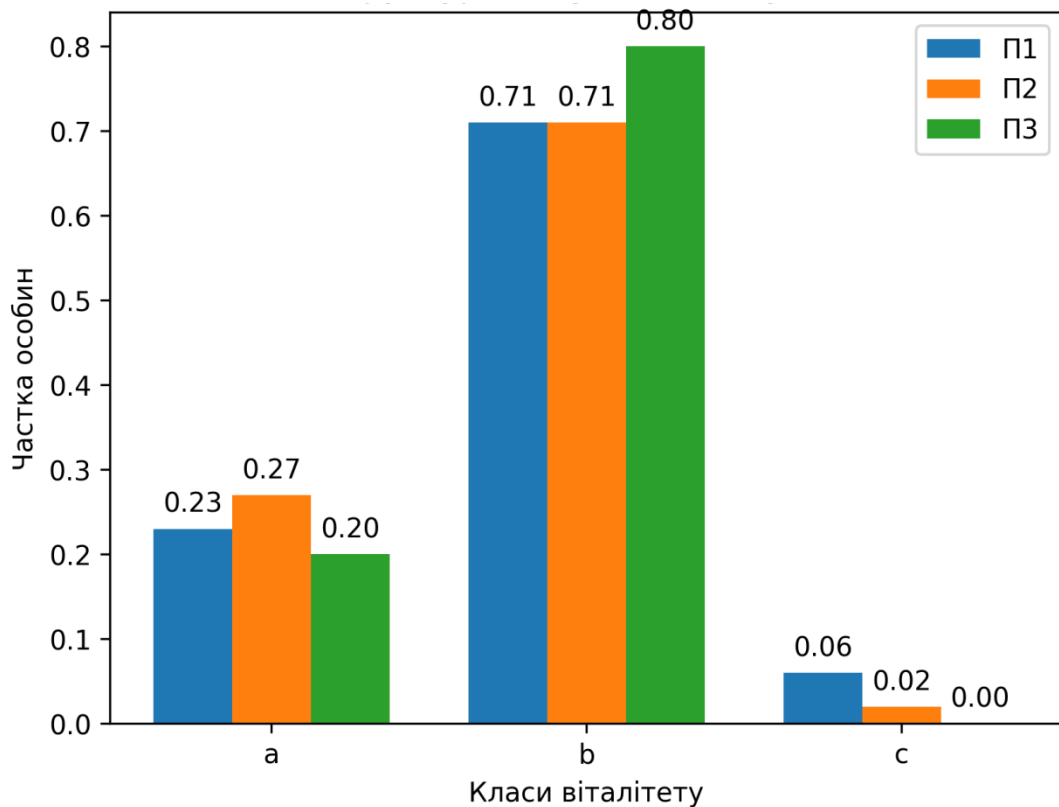
Результати класифікації особин за віталітетними класами та обчислення індексу якості популяцій (Q) показали, що всі три досліджувані ценопопуляції *D. incarnata* характеризуються високим рівнем життєздатності

і можуть бути віднесені до процвітаючого типу ($Q = 0,468-0,500$) (табл. 6.1; рис. 6.1).

Таблиця 6.1

Віталітетна структура популяцій *D. incarnata*

Номер популяції	Частка особин різних класів			Індекс якості популяції Q	Віталітетний тип популяції
	a – вищий	b – проміжний	c – нижчий		
П1	0,23	0,71	0,06	0,468	процвітаюча
П2	0,27	0,71	0,02	0,490	процвітаюча
П3	0,20	0,80	0,00	0,500	процвітаюча

Рис.6.1. Віталітетна структура популяцій *D. incarnata*

Популяція 1 відзначається домінуванням особин проміжного віталітетного класу ($b = 0,71$) за наявності помітної частки особин вищого рівня життєздатності ($a = 0,23$) та невеликої кількості пригнічених рослин ($c = 0,06$). Індекс якості ($Q = 0,468$) загалом відповідає сприятливому стану популяції, однак присутність особин нижчого класу може вказувати на

локальні обмеження умов середовища. Ймовірно, це пов'язано з варіабельністю гідрологічного режиму або впливом антропогенних чинників.

Для популяції 2 характерне подібне співвідношення з переважанням особин класу b (0,71), але із дещо більшою часткою високовітальних рослин ($a = 0,27$) та мінімальною представленістю пригнічених особин ($c = 0,02$). Значення індексу якості ($Q = 0,490$) свідчить про високий рівень життєздатності та більш урівноважений функціональний стан у порівнянні з популяцією 1.

Найбільш оптимальна віталітетна структура притаманна популяції 3, де повністю відсутні особини нижчого класу ($c = 0,00$), а співвідношення високовітальних ($a = 0,20$) і проміжних ($b = 0,80$) рослин забезпечує максимальне значення індексу якості ($Q = 0,500$). Такий розподіл відображає високий рівень узгодженості розвитку особин і сприятливі умови існування популяції.

Порівняння досліджуваних популяцій дозволяє виявити чітку тенденцію: від популяції 1 до популяції 3 зменшується частка пригнічених особин і зростає інтегральний показник якості. Це свідчить про послаблення дії стресових факторів і покращення умов середовища вздовж досліджуваного екологічного градієнта.

Отже, усі досліджувані популяції *D. incarnata* характеризуються високим рівнем віталітету, проте відрізняються ступенем його реалізації. Найбільш стабільною є популяція 3, тоді як популяція 1 демонструє ознаки помірного функціонального напруження. Узгодженість отриманих результатів із даними онтогенетичного аналізу підтверджує інформативність віталітетної структури як чутливого індикатора стану популяцій та умов їх існування.

6.2. Віталітетна структура популяцій рідкісного виду *L. martagon*

Для оцінювання віталітету особин *L. martagon* було використано систему морфометричних показників, що відображають як вегетативний, так і генеративний розвиток рослин. До аналізу залучено морфопараметри: висота особин (Н), площа листової поверхні одного листка (А) та кількість генеративних структур (NG), які інтегрально характеризують рівень росту, асиміляційний потенціал і репродуктивну активність. Сукупне використання цих параметрів забезпечує можливість комплексної оцінки життєздатності особин у межах популяцій.

Результати класифікації особин за віталітетними класами та обчислення індексу якості (Q) показали, що обидві досліджувані популяції *L. martagon* належать до процвітаючого типу, про що свідчать максимальні значення індексу ($Q = 0,500$) (табл. 6.2; рис. 6.2).

Таблиця 6.2

Віталітетна структура популяцій *L. martagon*

Номер популяції	Частка особин різних класів			Індекс якості популяції	Віталітетний тип популяції
	а – вищий	б – проміжний	с – нижчий	Q	
П1	0,13	0,87	0,00	0,500	процвітпюча
П2	0,40	0,60	0,00	0,500	процвітпюча

Популяція 1 відзначається різким переважанням особин проміжного віталітетного класу (б – 0,87) за незначної частки високовітальних рослин (а – 0,13) і повної відсутності пригнічених особин (с – 0,00). Такий розподіл відображає стабільний функціональний стан популяції, у якому більшість особин підтримує оптимальний рівень розвитку без проявів депресивності. Формування подібної структури, ймовірно, пов'язане з умовами екотонного фітоценозу, де поєднання достатньої освітленості та помірної конкуренції створює сприятливе середовище для існування виду.

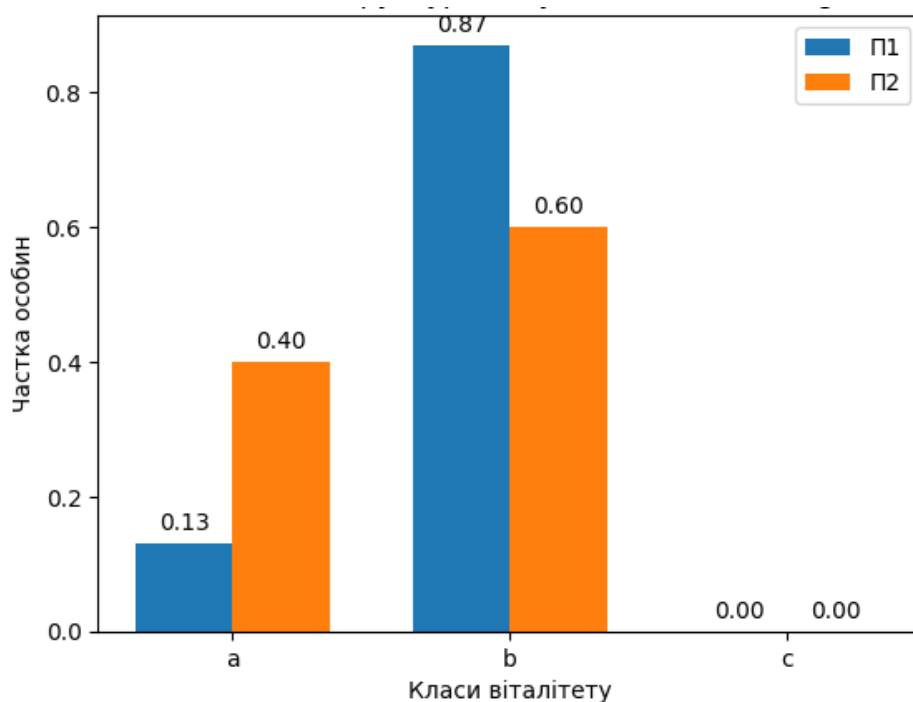


Рис.6.2. Віталітетна структура популяцій *L. martagon*

Популяція 2 також належить до процвітаючих, проте її віталітетна структура має інші риси: частка особин вищого класу є суттєво більшою (а – 0,40), тоді як частка проміжного класу зменшується до 0,60. Відсутність особин нижчого класу (с – 0,00) свідчить про відсутність пригнічених рослин, однак зміщення структури у бік високовітальних особин може бути результатом селективного впливу середовища. В умовах більш зімкнутого лісового фітоценозу, де підвищена конкуренція і обмежена освітленість, виживають переважно найбільш життєздатні особини, що й зумовлює зростання частки класу а. Разом із тим, такі умови можуть стримувати збільшення чисельності та просторове розширення популяції, що узгоджується з даними інших популяційних показників.

Порівняння досліджуваних популяцій свідчить, що обидві вони характеризуються високим рівнем віталітету, про що вказує повна відсутність депресивного класу. Водночас відмінності у співвідношенні класів відображають специфіку екологічних умов: у відкритіших екотопах формується переважання стабільного (проміжного) рівня життєздатності,

тоді як у більш зімкнутих угрупованнях зростає роль селекційного відбору, що призводить до накопичення високовітальних особин.

Отже, обидві популяції *L. martagon* перебувають у сприятливому функціональному стані, однак їх віталітетна структура відображає різні механізми адаптації до умов середовища. Узгодженість цих результатів із даними онтогенетичного аналізу підтверджує, що формування популяційної структури виду визначається комплексною дією екологічних факторів і проявляється як на рівні вікових, так і віталітетних характеристик.

6.3. Віталітетна структура популяцій рідкісного виду *P. patens*

Для оцінювання віталітету особин *P. patens* використано комплекс морфометричних показників, що відображають як генеративну, так і вегетативну складові розвитку рослин. До реалізації віталітетного аналізу залучено морфопараметри: кількість квіток (NG), довжина листка (Ll) та кількість листків (NL), які характеризують репродуктивну активність і ступінь сформованості асиміляційного апарату. Поєднання цих параметрів дає змогу інтегрально оцінити рівень життєздатності особин у межах популяцій.

Аналіз розподілу особин за віталітетними класами (табл. 6.3; рис. 6.3) у поєднанні з розрахунком індексу якості (Q) показав суттєву диференціацію популяцій за рівнем життєздатності. Зокрема, три з чотирьох досліджуваних популяцій (П1, П3, П4) характеризуються максимальними значеннями індексу ($Q = 0,500$) і належать до процвітаючого типу, тоді як популяція П2 різко відрізняється і класифікується як депресивна ($Q = 0,125$).

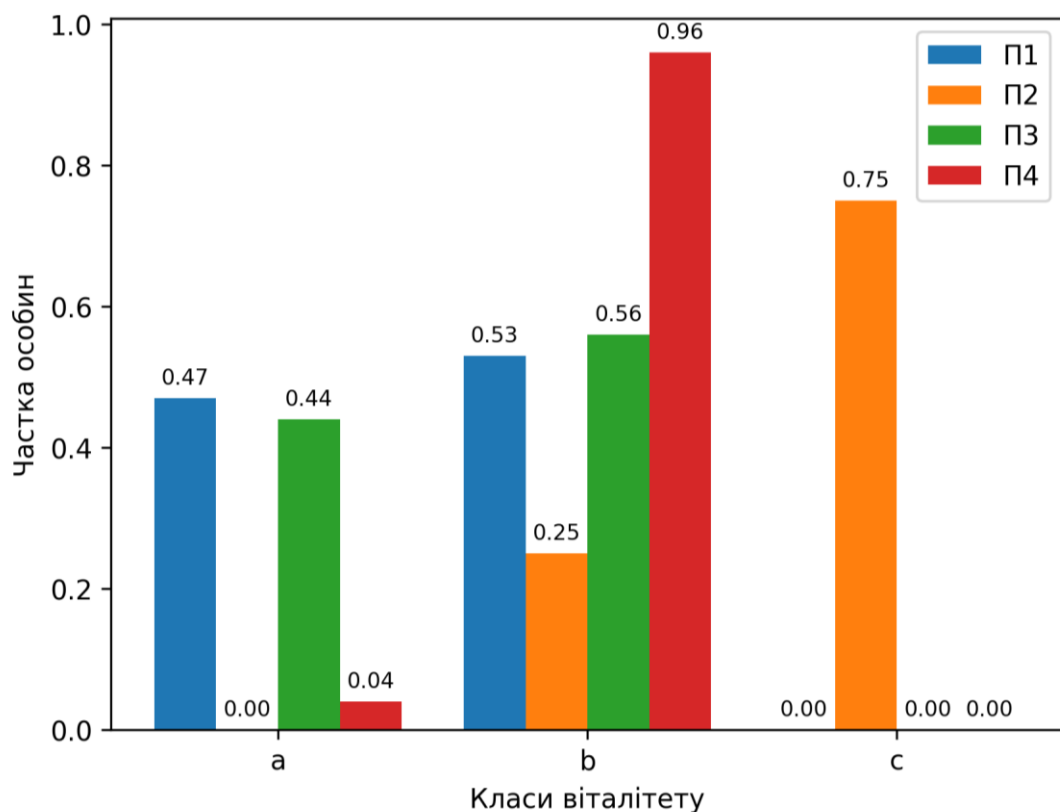
Популяція 1 відзначається близьким до рівноважного співвідношення особин вищого ($a = 0,47$) та проміжного ($b = 0,53$) віталітетних класів за повної відсутності пригнічених рослин ($c = 0,00$). Такий розподіл відображає високий рівень життєздатності та стабільне функціонування популяції. Формування подібної структури пов'язане з умовами добре освітленого екотопу вздовж лісової дороги, де поєднання підвищеної освітленості та

зниженої конкуренції сприяє розвитку як вегетативних, так і генеративних органів. Водночас фіксація випадків зривання генеративних особин вказує на потенційні ризики порушення насіннєвого відновлення.

Таблиця 6.3

Віталітетна структура популяцій *P. patens*

Номер популяції	Частка особин різних класів			Індекс якості популяції	Віталітетний тип популяції
	а – вищий	б – проміжний	с – нижчий	Q	
П1	0,47	0,53	0,00	0,500	процвітаюча
П2	0,00	0,25	0,75	0,125	депресивна
П3	0,44	0,56	0,00	0,500	процвітаюча
П4	0,04	0,96	0,00	0,500	процвітаюча

Рис.6.3. Віталітетна структура популяцій *P. patens*

Популяція 2 демонструє принципово інший тип організації: повна відсутність високовіталітетних особин (а – 0,00) поєднується з домінуванням

пригнічених рослин ($c = 0,75$) та незначною часткою проміжного класу ($b = 0,25$). Така структура свідчить про виражений депресивний стан і зниження загального рівня життєздатності. Формування подібної популяції зумовлене сукупною дією обмеженої освітленості в умовах зімкнутого фітоценозу, посиленої конкуренції та антропогенного порушення екотопу, що разом призводить до пригнічення більшості особин.

Популяція 3, подібно до популяції 1, характеризується високим рівнем віталітету: співвідношення класів ($a = 0,44$; $b = 0,56$; $c = 0,00$) свідчить про стабільне функціонування та відсутність депресивних форм. Її приуроченість до узбіччя дороги у складі світлого лісового угруповання забезпечує сприятливий світловий режим і помірний рівень конкуренції. Разом із тим, наявність антропогенного впливу (відмічене зривання генеративних особин) створює латентні ризики для підтримання відновлювальних процесів.

Популяція 4, незважаючи на формально високий індекс якості ($Q = 0,500$), має специфічну віталітетну структуру з різким переважанням особин проміжного класу ($b = 0,96$) та мінімальною часткою високовітальних рослин ($a = 0,04$). Відсутність пригнічених особин забезпечує високе значення Q , однак зменшення частки найбільш життєздатних індивідів може свідчити про функціональне напруження популяції. З урахуванням впливу пожежі можна припустити, що ще до екстремального порушення популяція перебувала у стані зниженої стійкості.

Таким чином, віталітетна структура популяцій *P. patens* чітко відображає екологічний градієнт умов місцезростання. У відкритих або помірно порушених екотопах формуються процвітаючі популяції з високим рівнем життєздатності, тоді як у зімкнутих або трансформованих угрупованнях спостерігається різке зниження віталітету аж до формування депресивних станів. Додатковими дестабілізуючими чинниками виступають антропогенне вилучення генеративних особин та екстремальні порушення, які можуть змінювати траєкторію розвитку популяцій.

Порівняльний аналіз віталітетної структури популяцій *D. incarnata*, *L. martagon* та *P. patens* засвідчив, що рівень життєздатності популяцій визначається комплексною дією екологічних чинників, серед яких провідне значення мають гідрологічний режим, освітленість, ступінь ценотичної конкуренції та антропогенний вплив. Незважаючи на видові особливості, для всіх досліджуваних видів простежується спільна закономірність: найвищий рівень віталітету формується в екотопах із оптимальним поєднанням освітленості, зволоження та помірної конкуренції, тоді як погіршення умов середовища супроводжується накопиченням пригнічених особин і зниженням функціонального стану популяцій.

Отримані результати узгоджуються з даними морфометричного та онтогенетичного аналізів і підтверджують високу інформативність віталітетної структури як інтегрального показника життєздатності популяцій. Комплексне використання морфометричних, онтогенетичних і віталітетних характеристик забезпечує об'єктивне оцінювання сучасного стану популяцій, дозволяє виявляти ранні ознаки їх дестабілізації та створює наукове підґрунтя для прогнозування подальшої динаміки й розроблення ефективних заходів охорони рідкісних видів рослин.

РОЗДІЛ 7

КОМПЛЕКСНА ОЦІНКА СТАНУ ПОПУЛЯЦІЙ РІДКІСНИХ ВИДІВ РОСЛИН

7.1. Комплексна оцінка стану популяцій

***D. incarnata*.** Проведений аналіз популяцій *D. incarnata* засвідчив, що їх сучасний стан визначається сукупною дією екологічних чинників і проявляється у взаємопов'язаних характеристиках щільності, онтогенетичної організації та віталітетної структури. Вид приурочений до вологих лучних і лучно-болотних екотопів та демонструє високу чутливість до змін гідрологічного режиму, рівня зволоження і ступеня антропогенного впливу.

Популяція 1 формується в умовах, загалом сприятливих для існування виду, що проявляється у переважанні прегенеративних особин, зокрема значній частці ювенільних рослин, і свідчить про інтенсивне поновлення. Водночас віталітетна структура виявляє наявність невеликої частки особин нижчого класу ($c = 0,06$) за домінування проміжного ($b = 0,71$) та помітної участі вищого класу ($a = 0,23$); індекс якості становить $Q = 0,468$. Це дає підстави розглядати популяцію як процвітаючу, однак із ознаками початкового функціонального напруження, імовірно зумовленого коливаннями водного режиму або локальними порушеннями середовища. Загалом її стан можна визначити як прогресивний із елементами нестабільності.

Популяція 2 функціонує за умов, близьких до оптимальних, що узгоджується з її онтогенетичною структурою, у якій значну частку становлять віргінільні та генеративні особини. Це свідчить про збалансоване відтворення і підтримання чисельності. Віталітетна структура характеризується високою часткою особин вищого ($a = 0,27$) і проміжного ($b = 0,71$) класів при мінімальній представленості нижчого ($c = 0,02$); значення індексу якості $Q = 0,490$ відповідає високому рівню життєздатності. Така

сукупність ознак вказує на стабільний стан популяції та узгоджене протікання основних життєвих процесів.

Популяція 3 демонструє найбільш сприятливі умови існування серед досліджених. Її онтогенетична структура є збалансованою, із достатнім представленням різних вікових груп, що забезпечує безперервність поновлення. Віталітетна структура відзначається повною відсутністю особин нижчого класу ($c = 0,00$) та домінуванням проміжного ($b = 0,80$) за наявності частки вищого класу ($a = 0,20$). Максимальне значення індексу якості ($Q = 0,500$) свідчить про високий рівень життєздатності та екологічної відповідності умов середовища вимогам виду. Цю популяцію можна розглядати як найбільш стабільну.

Порівняння досліджених популяцій показало, що всі вони належать до процвітаючого типу, однак різняться ступенем реалізації життєздатності. У напрямку від популяції 1 до популяції 3 спостерігається зменшення частки особин нижчого віталітетного класу та зростання індексу якості, що відображає покращення екологічних умов і зниження впливу стресових факторів.

Встановлено узгодженість між онтогенетичною та віталітетною структурами – популяції з активним поновленням і високою часткою молодших вікових станів характеризуються підвищеною життєздатністю особин. Водночас навіть незначна присутність особин нижчого класу може розглядатися як ранній сигнал погіршення умов середовища.

Отже, популяції *D. incarnata* у межах досліджуваної території перебувають у загалом сприятливому стані, а їх функціонування визначається насамперед гідрологічним режимом, стабільністю екотопу та інтенсивністю антропогенного впливу. Найбільш оптимальні умови встановлено для популяції 3, тоді як популяція 1 демонструє ознаки початкового функціонального напруження. Поєднання онтогенетичного та віталітетного аналізів підтверджує їх високу діагностичну цінність і доцільність використання для прогнозування подальшої динаміки популяцій.

***L. martagon*.** Проведений аналіз популяцій *L. martagon* засвідчив, що їхній функціональний стан формується під впливом комплексу екологічних чинників і проявляється у взаємопов'язаних показниках щільності, просторової організації, онтогенетичної та віталітетної структури. Вид є характерним компонентом світлих широколистяних та мішаних лісів і чутливо реагує на зміни світлового режиму та ступеня зімкнутості деревного ярусу, що визначає успішність росту, розвитку й природного поновлення популяцій (Wójcik, 2026).

Популяція 1 формується в екотонному фітоценозі *Querceto–Tilieto–Aceretum pteridoso–convallariosum*, для якого характерне оптимальне поєднання освітленості та помірної конкуренції. Вона відзначається більшою площею популяційного поля (близько 41 м²), вищою чисельністю (38 особин) і підвищеною щільністю (0,93 особ./м²). Онтогенетична структура є повночленною з домінуванням прегенеративних станів, що формує лівосторонній спектр і вказує на інтенсивне насіннєве поновлення. Віталітетна структура представлена виключно особинами вищого та проміжного класів (a – 0,13; b – 0,87; c – 0,00), при індексі якості Q = 0,500, що відповідає процвітаючому типу. Нульове значення індексу віковості (Івік = 0,00) свідчить про відсутність накопичення старіючих особин. Сукупність цих ознак дозволяє оцінити популяцію як прогресивну, з високим рівнем відновлення та екологічної стійкості.

Популяція 2 приурочена до більш зімкнутого фітоценозу *Fraxinetum coryloso–convallariosum*, що характеризується підвищеним затіненням і посиленою конкуренцією. Вона має меншу площу (близько 17 м²), нижчу чисельність (14 особин) та дещо меншу щільність (0,82 особ./м²). Незважаючи на повночленність онтогенетичного спектра, його структура відрізняється: максимум припадає на віргінільні особини, а також фіксується поява субсенільних рослин, що вказує на уповільнення переходу до генеративної фази та початок процесів старіння. Віталітетна структура, як і в популяції 1, представлена лише вищим і проміжним класами (a – 0,40; b –

0,60; $s = 0,00$), при аналогічному значенні індексу якості $Q = 0,500$. Водночас дещо підвищене значення індексу віковості ($I_{\text{вік}} = 0,01$) відображає наявність старших онтогенетичних станів.

Попри однакові значення індексу якості, популяції суттєво різняться за структурною організацією. У популяції 1 високий рівень життєздатності поєднується з активним поновленням і більшою щільністю, тоді як у популяції 2 підтримання віталітету забезпечується меншою кількістю, але більш конкурентоздатних особин. Це свідчить про реалізацію різних стратегій функціонування: у першому випадку – відновлювально-прогресивної, у другому – компенсаторно-стабілізаційної в умовах обмежених ресурсів.

Отже, популяції *L. martagon* демонструють різний рівень екологічної стійкості. Популяція 1 характеризується як стабільна і прогресивна з високим відновлювальним потенціалом, тоді як популяція 2 перебуває у стані відносної рівноваги з ознаками функціонального напруження, що зумовлено впливом затінення та посиленням конкуренції. Узгодженість показників щільності, онтогенетичної та віталітетної структури підтверджує визначальну роль умов місцезростання у формуванні популяційних процесів і підкреслює ефективність їх комплексного аналізу для оцінки стану популяцій та прогнозування їх динаміки.

***P. patens*.** Проведений аналіз популяцій *P. patens* показав, що їхній сучасний стан формується під впливом комплексу екологічних чинників, антропогенного навантаження та внутрішньопопуляційних процесів, що відображається у показниках щільності, просторової організації, онтогенетичної та віталітетної структури. Вид приурочений до світлих соснових і мішаних лісів, зокрема угруповань типу *Pinetum callunoso-hylocomiosum*, і характеризується високою чутливістю до змін світлового режиму, ступеня зімкнутості деревного ярусу та структури рослинного покриву, що визначає успішність росту, генеративного розвитку й природного поновлення популяцій (Wróblewska, 2008).

Популяція 1 сформована в умовах узлісся вздовж лісової дороги, що забезпечує підвищену освітленість і знижену конкуренцію. Вона відзначається відносно високою щільністю (близько 0,5 особ./м²) та значною часткою прегенеративних особин (іматурні – 37,9%, віргінільні – 31,0%) за достатньої представленості генеративного блоку (понад 25%). Онтогенетичний спектр має центровано-лівосторонній характер, що вказує на активне поновлення. Віталітетна структура є збалансованою (a – 0,47; b – 0,53; c – 0,00), при індексі якості $Q = 0,500$. Такий комплекс ознак свідчить про прогресивний стан популяції. Водночас фіксація випадків зривання генеративних особин вказує на наявність антропогенного чинника, здатного в перспективі обмежувати насіннєве відновлення.

Популяція 2 приурочена до більш зімкнутого фітоценозу *Querceto–Pinetum coryloso–luzulosum*, де посилюються затінення та ценотична конкуренція. Її щільність є нижчою (близько 0,3 особ./м²), а онтогенетична структура зміщена у бік старших станів: переважають віргінільні (41,8%) та іматурні (17,6%) особини за значної частки субсенільних (17,6%). Це свідчить про уповільнення поновлення та накопичення старіючих рослин. Віталітетна структура різко відрізняється від інших популяцій: особини вищого класу відсутні (a – 0,00), домінують пригнічені (c – 0,75), індекс якості становить $Q = 0,125$, що відповідає депресивному типу. Така структура відображає порушення балансу між процесами відновлення і виживання та вказує на несприятливі умови існування.

Популяція 3 формується в умовах помірно освітленого екотопу вздовж лісової дороги у складі *Querceto–Pinetum franguloso–festucosum*. Вона характеризується підвищеною щільністю (близько 0,7 особ./м²) і збалансованою онтогенетичною структурою з достатньою представленістю як прегенеративних (іматурні – 25,5%, віргінільні – 31,4%), так і генеративних особин (понад 35%). Онтогенетичний спектр є центрованим із тенденцією до лівостороннього. Віталітетна структура є сприятливою (a – 0,44; b – 0,56; c – 0,00; $Q = 0,500$), що дозволяє оцінити популяцію як

стабільну. Разом із тим антропогенний вплив у вигляді зривання квітучих особин може виступати фактором ризику для довгострокової динаміки.

Популяція 4 приурочена до сухого світлого соснового угруповання *Pinetum callunoso-hylocomiosum* у межах гривастого рельєфу. До порушення її структура відзначалася домінуванням генеративних особин ($g_2 = 28,8\%$, $g_1 = 15,4\%$) при обмеженій частці прегенеративних (іматурні – $9,6\%$), що вказувало на ослаблене поновлення. Незважаючи на формально високий індекс якості ($Q = 0,500$), у віталітетній структурі майже повністю переважали особини проміжного класу ($b = 0,96$) за мінімальної участі високовіталітетних ($a = 0,04$). Це свідчило про приховане функціональне напруження популяції ще до порушення. Після впливу пожежі у 2024 р. особини виду на ділянці не виявлені, що дозволяє оцінити її стан як критичний і підкреслює низьку стійкість до екстремальних факторів за попередньо ослабленої структури.

Узагальнення результатів показує, що популяції *P. patens* формують чіткий градієнт станів – від прогресивних (П1) і стабільних (П3) до депресивних (П2) та порушених екстремальними впливами (П4). Встановлено, що ключовими факторами є рівень освітленості, ступінь порушення ґрунтового покриву та характер антропогенного навантаження. У відкритих або помірно порушених екотопах забезпечується активне поновлення та високий рівень життєздатності, тоді як у зімкнутих або трансформованих умовах спостерігається зниження щільності, порушення вікової структури та формування депресивних популяцій.

Отже, поєднаний аналіз щільності, онтогенетичної та віталітетної структури дозволяє не лише оцінити сучасний стан популяцій *P. patens*, а й виявити приховані ознаки нестабільності, що визначають їхню стійкість до природних і антропогенних впливів та перспективи подальшого існування.

7.2. Порівняльна характеристика популяцій досліджуваних видів за основними популяційними індексами

Порівняльне узагальнення результатів (рис. 7.1) для популяцій *D. incarnata*, *L. martagon* та *P. patens*, виконане за показниками індексу якості (Q), індексу віковості (Ia) та індексу генеративності (Ig), виявило істотну диференціацію їх функціонального стану. Встановлені відмінності зумовлені поєднаною дією видоспецифічних біологічних властивостей і варіацій умов місцезростання, що визначають баланс між процесами відновлення, генерації та старіння в популяціях.

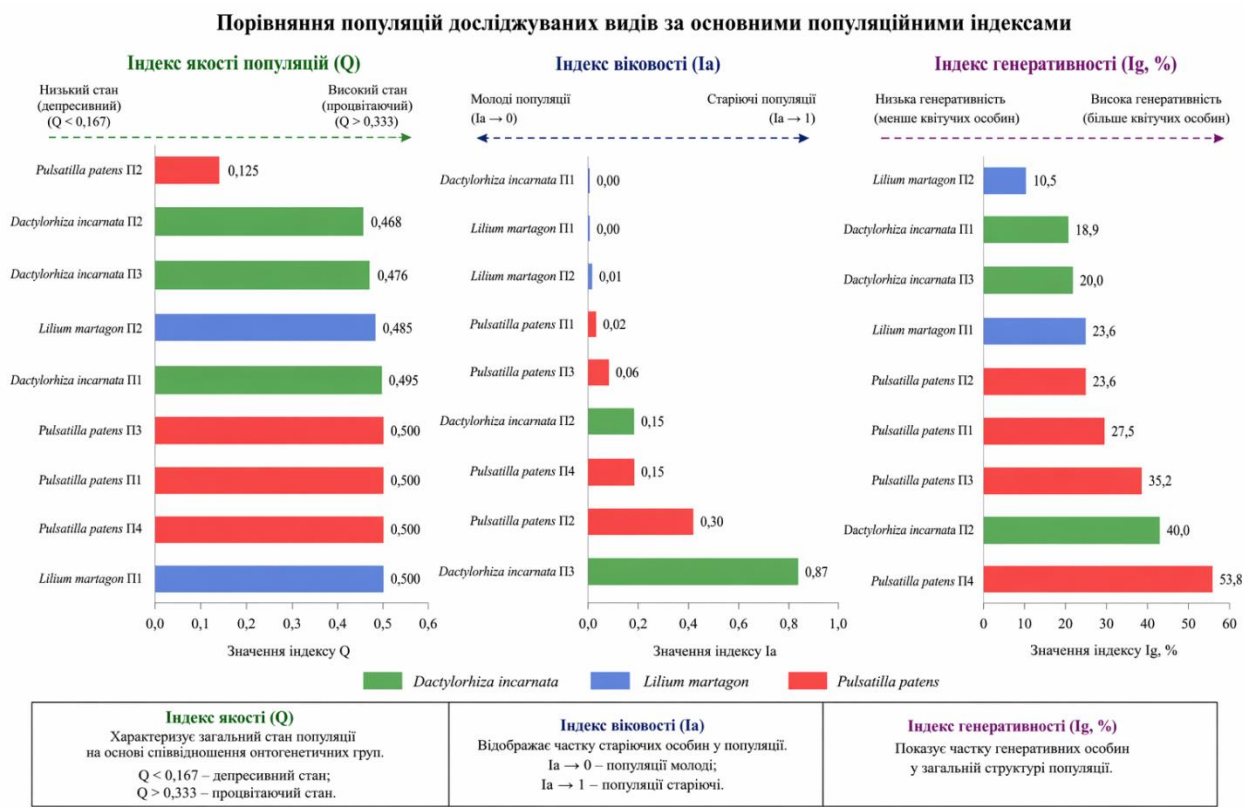


Рис. 7.1. Порівняльний аналіз досліджуваних видів за основними популяційними індексами

Популяції *D. incarnata* загалом відзначаються високими значеннями індексу якості (Q = 0,468–0,500), що відповідає процвітаючому типу. Разом із тим для виду характерна суттєва мінливість індексу віковості – від мінімальних значень (Ia = 0,00) до високих (Ia = 0,87), що відображає

співіснування як молодих, так і виражено старіючих популяцій. Значення індексу генеративності також змінюються у широких межах (18,9–40,0%), що вказує на різну інтенсивність репродуктивних процесів залежно від умов середовища. Отже, популяції *D. incarnata* поєднують високий рівень життєздатності з істотною внутрішньовидовою диференціацією за віковою структурою.

Для *L. martagon* характерна найбільша однорідність досліджених показників. В обох популяціях зафіксовано максимальні значення індексу якості ($Q = 0,500$), що свідчить про стабільний, процвітаючий стан. Індекс віковості залишається мінімальним ($I_a = 0,00–0,01$), що вказує на відсутність накопичення старіючих особин і домінування молодших вікових груп. Водночас індекс генеративності має порівняно невисокі значення (10,5–23,6%), що відображає обмежену участь генеративних рослин у структурі популяцій. Таким чином, популяції *L. martagon* вирізняються стабільністю та високою життєздатністю за відносно помірної інтенсивності генеративного відновлення.

Популяції *P. patens*, навпаки, демонструють найбільший діапазон варіації досліджених показників. Індекс якості змінюється від 0,125 (депресивний стан) до 0,500 (процвітаючий стан), що відображає значну неоднорідність умов існування. Індекс віковості варіює від низьких ($I_a = 0,02$) до помірно підвищених значень ($I_a = 0,30$), що свідчить про різний ступінь старіння популяцій. Водночас саме для цього виду характерні найвищі значення індексу генеративності (23,6–53,8%), що вказує на активне функціонування генеративної сфери навіть у популяціях із пониженим рівнем якості. Це дозволяє розглядати *P. patens* як вид із високою репродуктивною активністю, але нестабільною популяційною організацією.

Порівняльне узагальнення підкреслює чіткі міжвидові відмінності. Найбільш стабільними є популяції *L. martagon*, для яких характерне поєднання високого значення Q із «молодою» віковою структурою. Популяції *D. incarnata* також зберігають високий рівень життєздатності,

однак вирізняються значною різноманітністю вікових станів, включаючи старіючі варіанти. Найбільш контрастну картину формує *P. patens*, де поєднуються високі показники генеративності з різким варіюванням загального стану – від процвітаючого до депресивного.

Отже, встановлено функціональну диференціацію індексів: індекс якості (Q) відображає інтегральний стан популяції, індекс віковості (Ia) – спрямованість вікових процесів, а індекс генеративності (Ig) – інтенсивність відтворення. Їх комплексне використання забезпечує багатовимірну оцінку популяційного стану, дозволяє виявляти як стабільні, так і потенційно вразливі популяції та є ефективною основою для прогнозування їх динаміки і розробки заходів охорони.

7.3. Узагальнююча модель функціонування популяцій рідкісних видів рослин на основі комплексного популяційного аналізу

Особливості функціонування популяцій рідкісних видів значною мірою визначаються їх життєвими стратегіями, які відображають адаптацію до умов середовища та характер використання ресурсів. У межах концепції C–S–R (за Grime) досліджувані види демонструють різні поєднання стрес-толерантних, конкурентних і рудеральних властивостей, що безпосередньо впливає на їх популяційну організацію, відновлювальні процеси та динаміку.

Узагальнення результатів онтогенетичного, віталітетного та демографічного аналізу показало, що відмінності у структурі популяцій досліджуваних видів мають системний характер і відображають специфіку їх екологічної приуроченості та життєвих стратегій (табл. 7.1). З метою їх систематизації було здійснено порівняльний аналіз видів за ключовими структурно-функціональними характеристиками.

Представлені у таблиці узагальнені дані свідчать про принципові відмінності у функціонуванні популяцій досліджуваних видів, що проявляються у характері відновлення, стійкості до екологічних змін та напрямках популяційної динаміки.

Таблиця 7.1.

Порівняльна характеристика життєвих стратегій, структурно-функціональних особливостей і популяційної динаміки досліджуваних видів

	<i>P. patens</i>	<i>L. martagon</i>	<i>D. incarnata</i>
Тип стратегії (C–S–R)	S (стрес-толерантний)	S–C (стрес-толерантно-конкурентний)	S–R (стрес-толерантно-рудеральний)
Екологічна спеціалізація	Ксеромезофіт, світлолюбний, піщані субстрати	Мезофіт, тіньовитривалий, лісові фітоценози	Гігромезофіт, лучно-болотні екотопи
Особливості онтогенезу	Уповільнений розвиток, нерегулярне проходження онтогенетичних стадій	Тривалий онтогенез, уповільнений перехід до генеративної фази	Складний цикл, мікоризозалежні ранні стадії
Характер відновлення	Переважно насіннєве, нестабільне, залежне від мікроумов	Насіннєве обмежене, частково стабілізоване за рахунок довгоживучих особин	Насіннєве залежне від гідрології, потенційно інтенсивне за сприятливих умов
Тип популяційної динаміки	Регресивно-флуктуаційний	Стабільно-інерційний	Флуктуаційний
Основні обмежувальні фактори	Заростання, затінення, пожежі, антропогенне вилучення	Затінення, конкуренція, рекреаційний вплив	Осушення, зміна гідрологічного режиму, сукцесія
Ступінь екологічної чутливості	Висока	Середня	Середньо-висока
Узагальнений стан популяцій	Нестабільний, з тенденцією до деградації	Умовно стабільний, із ризиками ослаблення	Від стабільного до нестійкого (залежно від умов)

Аналіз літературних даних у поєднанні з результатами власних досліджень показав, що *D. incarnata* поєднує ознаки стрес-толерантної та рудеральної життєвих стратегій (Grime, 2001; McCormick & Jacquemyn, 2014; Rasmussen & Rasmussen, 2009;), що забезпечує виду здатність існувати в умовах мінливого гідрологічного режиму та періодичних порушень середовища. Водночас складний життєвий цикл, тривалий підземний етап розвитку та мікоризозалежність ранніх онтогенетичних стадій обмежують

ефективність насіннєвого поновлення. Популяції виду характеризуються значною варіабельністю структури й чисельності, що проявляється у формуванні як прогресивних, так і регресивних станів залежно від гідрологічних умов, характеру рослинного покриву та інтенсивності сукцесійних процесів.

Аналіз літературних джерел у поєднанні з результатами власних досліджень показав, що *L. martagon* поєднує ознаки стрес-толерантної та конкурентної життєвих стратегій і приурочений до лісових екосистем із відносно стабільними екологічними умовами (Grime, 2001; Kull & Kull, 2006; Wójcik, 2026). Вид здатний підтримувати існування популяцій завдяки довговічності генеративних особин, однак повільний темп онтогенетичного розвитку та обмежена інтенсивність насіннєвого поновлення знижують його здатність до швидкої адаптації в умовах змін світлового режиму та структури лісових угруповань. Популяції цього виду характеризуються інерційною динамікою: вони тривалий час можуть зберігати зовнішню стабільність, проте поступово виявляють ознаки погіршення функціонального стану, що проявляється у змінах онтогенетичної та віталітетної структури, зниженні чисельності й обмеженні природного поновлення.

За узагальненням літературних даних і результатами власних досліджень встановлено, що *P. patens* характеризується переважанням ознак стрес-толерантної (S) життєвої стратегії та пристосований до існування в умовах обмеженого ресурсного забезпечення, зокрема на сухих добре дренованих піщаних ґрунтах (Grime, 2001; Kalamees et al., 2012; Wróblewska, 2008). Водночас низька конкурентна здатність і залежність від стабільності світлового режиму зумовлюють високу чутливість популяцій до змін середовища. Для виду характерні уповільнений онтогенетичний розвиток, тривалий життєвий цикл і нестабільне насіннєве поновлення, що обмежує швидкість популяційного поповнення. У сучасних умовах це проявляється у скороченні чисельності, фрагментації популяцій та переході їх до

регресивного стану під впливом сукцесійних процесів і антропогенних чинників.

Порівняльний аналіз літературних даних і результатів власних досліджень свідчить, що, незважаючи на спільний соцологічний статус, досліджувані види характеризуються різними моделями популяційної динаміки та неоднаковою реакцією на зміни умов середовища. Найбільш залежними від гідрологічного режиму є популяції *D. incarnata*, для яких характерні флуктуаційні зміни чисельності та структури. Популяції *L. martagon* відзначаються відносною демографічною стабільністю, однак характеризуються низькими темпами природного поновлення та обмеженою здатністю до швидкого відновлення після порушень. Найбільш вразливими є популяції *P. patens*, які швидко реагують на зміни світлового режиму, заростання оселищ і сукцесійні процеси переходом до регресивного стану.

Встановлено, що для всіх трьох видів характерна обмежена ефективність природного поновлення, зумовлена поєднанням біологічних особливостей життєвого циклу та специфіки екологічних умов. Це визначає необхідність здійснення довготривалого популяційного моніторингу із застосуванням повторних комплексних обстежень, які дають змогу оцінювати не лише сучасний стан популяцій, а й виявляти довгострокові тенденції їх структурно-функціональних змін.

Таким чином, інтеграція результатів онтогенетичного, віталітетного, демографічного та морфометричного аналізів підтверджує, що лише комплексний підхід забезпечує об'єктивне оцінювання сучасного стану популяцій рідкісних видів рослин, дозволяє виявляти приховані процеси їх трансформації та визначати основні чинники, які зумовлюють їхню стійкість або деградацію. Отримані узагальнення формують наукове підґрунтя для інтерпретації популяційних процесів у природних екосистемах і можуть бути використані під час розроблення науково обґрунтованих заходів охорони та збереження рідкісних видів рослин.

Таким чином, комплексний популяційний аналіз підтвердив, що структурно-функціональна організація популяцій рідкісних видів формується внаслідок взаємодії їх біологічних особливостей та екологічних умов місцезростання. Інтеграція морфометричних, онтогенетичних, віталітетних і популяційно-демографічних характеристик дозволяє об'єктивно оцінити сучасний стан популяцій, виявити приховані тенденції їх трансформації та обґрунтувати диференційовані підходи до охорони кожного виду залежно від специфіки його життєвої стратегії та екологічних вимог.

РОЗДІЛ 8

ОЦІНКА СТАНУ ТА ДИНАМІКИ ПОПУЛЯЦІЙ РІДКІСНИХ ВИДІВ РОСЛИН ЗА ДАНИМИ ДОВГОТРИВАЛОГО МОНІТОРИНГУ

У сучасних умовах, коли трансформація традиційних підходів до природокористування та збереження біорізноманіття залишається одним із ключових викликів природоохоронної діяльності, особливої актуальності набувають дослідження популяцій рідкісних видів рослин (Dmytrash-Vatseba et al., 2020; Klymenko et al., 2023; Злобін та ін., 2022). Одним із найважливіших напрямів таких досліджень є довготривалий популяційний моніторинг, що ґрунтується на проведенні повторних обстежень популяцій через значні часові інтервали (близько 10 років). Застосування цього підходу дає змогу виявляти довгострокові зміни чисельності, онтогенетичної, віталітетної та просторової структури популяцій, а також оцінювати їхню стійкість до природних і антропогенних чинників (Elzinga et al., 2001; Lindenmayer & Likens, 2018; Murray et al., 2024). На відміну від короткотривалих спостережень, довготривалий моніторинг дозволяє встановлювати напрямки трансформації популяцій, виявляти приховані тенденції їх стабілізації або деградації та прогнозувати подальший розвиток популяційних процесів. У межах природно-заповідного фонду такі дослідження є важливим інструментом оцінювання стану біорізноманіття, обґрунтування природоохоронних заходів і підвищення ефективності управління природними територіями.

Для аналізу довготривалої динаміки було обрано популяції двох рідкісних видів – *L. martagon* (П2, фітоценоз *Fraxinetum coryloso–convallariosum*) та *P. patens* (П4, фітоценоз *Pinetum callunoso–hylocomiosum*), що зростають у межах Деснянського біосферного резервату. Розташування в умовах природоохоронної території дозволяє оцінювати їхній стан за мінімального прямого антропогенного впливу.

Базові дослідження цих популяцій були виконані у 2009–2011 рр. (Клименко, 2012), що сформувало базу для подальших порівнянь. Повторні обстеження, проведені в межах даної роботи, дали змогу простежити зміни їх щільності, онтогенетичної структури та інших популяційних характеристик у часовому аспекті.

Дослідження популяції *P. patens* здійснювалися на території Деснянського біосферного резервату в межах доступних для польових робіт ділянок. Вибір локалітетів був зумовлений необхідністю отримання репрезентативних даних за сучасних обмежень доступу до окремих територій.

Особливу увагу приділено аналізу онтогенетичної та віталітетної структури популяцій, який проводили відповідно до загальноприйнятих методичних підходів (Злобін та ін., 2022). Визначення онтогенетичних станів та побудова онтогенетичних спектрів дозволили оцінити рівень стабільності популяцій, їхній відновлювальний потенціал і спрямованість розвитку.

8.1. Популяційна динаміка *L. martagon* у системі довготривалого моніторингу

Для реалізації підходу довготривалого моніторингу об'єктом дослідження обрано популяцію *L. martagon*, розташовану в урочищі «Уборок» Придеснянської частини НПП «Деснянсько-Старогутський». Вона приурочена до фітоценозу *Fraxinetum coryloso-convallariosum* (ясенево-ліщинові ліси з домінуванням *Convallaria majalis*), для якого характерні висока зімкнутість деревного ярусу та добре розвинений чагарниковий підріст. Такі ценотичні умови зумовлюють специфічний світловий і мікрокліматичний режим, що безпосередньо впливає на функціонування популяції. Обмежена освітленість унаслідок зімкнутого деревостану та розвиненого підліску виступає одним із ключових факторів, які визначають інтенсивність росту, особливості генеративного розвитку та ефективність поновлення виду.

Первинні обстеження цієї популяції були проведені у 2009–2011 рр., що створило реперну базу для подальших порівнянь. Повторні дослідження, виконані у 2023–2025 рр., дали змогу простежити зміни її стану, зокрема трансформації просторової організації, щільності, онтогенетичної структури та віталітетних показників (табл. 8.1).

Таблиця 8.1

Динаміка популяції *L. martagon* за даними довготривалого моніторингу

Показники	2009-2011 рр.	2023-2025 рр.
Площа популяційного поля, м ²	32	17
Популяційна щільність, шт/м ²	1,6	0,8
Репродуктивне зусилля (RE), %	1,1±0,06	0,9±0,06
Індекс якості популяції (Q)	0,07	0,500
Тип віталітету	депресивна	процвітаюча
Онтогенетичні індекси:		
Відновлення, %	77,8	8,01
Старіння, %	0,6	0,05
Генеративності, %	21,6	10,5
Віковості	0,01	0,01
Δ	0,17	0,79
ω	0,41	0,11
Тип популяції за онтогенетичними індексами	Інвазійна/молода	Інвазійна/молода

Застосування підходу довготривалих повторних обстежень дає змогу не лише оцінити сучасний стан популяції, а й простежити напрямки її розвитку, визначити стабільність функціонування та виявити потенційні ризики деградації в умовах змін середовища. Отримані результати свідчать про наявність суттєвих змін просторово-демографічних, онтогенетичних і функціональних характеристик популяцій *L. martagon* упродовж періоду між 2009–2011 та 2023–2025 рр. (рис. 8.2), що узгоджується із сучасними

уявленнями про довготривалу динаміку популяцій рідкісних лісових видів (Kull & Kull, 2006; Lindenmayer & Likens, 2018; Злобін, 2009).

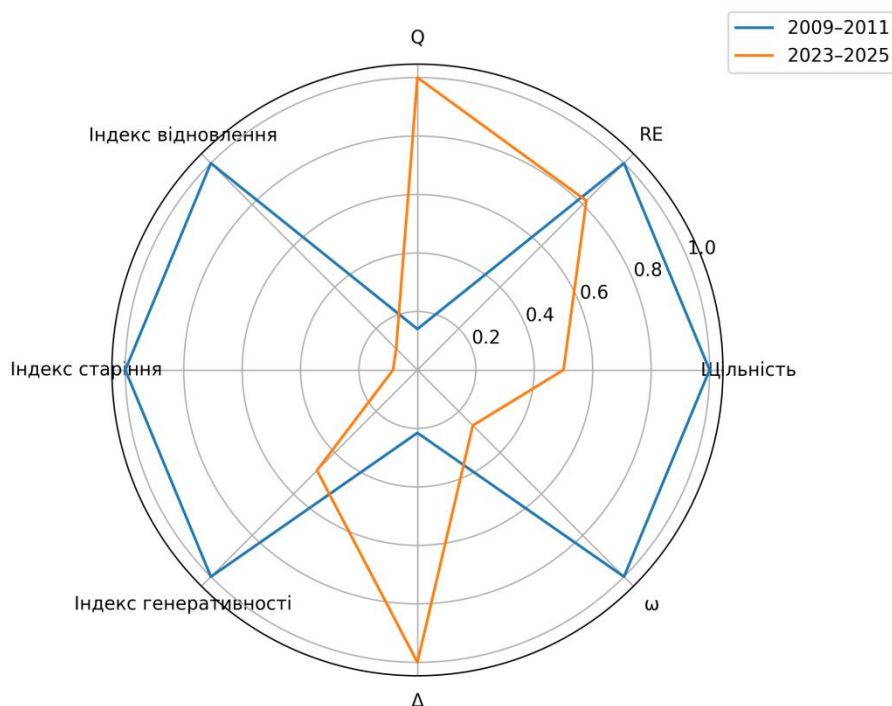


Рис. 8.2 Порівняння популяційних показників *L. martagon* за даними довготривалого моніторингу (нормалізовані значення)

Зокрема, встановлено скорочення площі популяційного поля з 32 до 17 м², що супроводжувалося майже двократним зниженням щільності популяції (з 1,6 до 0,8 особ./м²). Такі зміни, найімовірніше, пов'язані з трансформацією умов місцезростання, насамперед зі змінами світлового режиму та посиленням конкуренції з боку деревної й чагарникової рослинності, що є характерним для популяцій *L. martagon* у лісових екосистемах (De Frenne et al., 2019; Ellenberg & Leuschner, 2010; Kull & Kull, 2006).

Репродуктивне зусилля дещо зменшилося (з $1,1 \pm 0,06$ до $0,9 \pm 0,06$), що свідчить про зниження інтенсивності генеративного функціонування популяції. Одночасно індекс генеративності скоротився з 21,6 до 10,5 %, тобто частка генеративних особин у популяції істотно зменшилася. Враховуючи високу залежність генеративного розвитку *L. martagon* від

світлового режиму та мікрокліматичних умов під наметом лісу, виявлені зміни можуть бути пов'язані зі зростанням зімкнутості деревостану та погіршенням умов освітлення, що узгоджується з літературними даними (De Frenne et al., 2019; Kull & Kull, 2006).

Найбільш виразні трансформації простежуються за онтогенетичними індексами. Значення індексу відновлення різко знизилося (з 77,8 до 8,01 %), що свідчить про суттєве ослаблення процесів поповнення популяції молодими особинами. Для лісових геофітів, зокрема *L. martagon*, обмежене насіннєве поновлення, повільний онтогенетичний розвиток і залежність ранніх стадій розвитку від стабільних екологічних умов є характерними біологічними особливостями, які підвищують чутливість популяцій до змін середовища (De Frenne et al., 2019; Kamenetsky & Okubo, 2013; Kull & Kull, 2006).

Індекс старіння також зменшився (з 0,6 до 0,05 %), однак це не свідчить про омолодження популяції, а є наслідком спрощення її онтогенетичної структури та скорочення представленості старших вікових груп (Morris & Doak, 2002; Злобін, 2009). Водночас індекс віковості залишався стабільно низьким (0,01), що формально вказує на переважання молодших онтогенетичних станів, проте за умов різкого зниження індексу відновлення не відображає реального стану процесів поповнення популяції. Сукупність цих показників свідчить про порушення нормального перебігу онтогенетичних процесів і поступове спрощення вікової структури популяції.

Зміни інтегральних показників Δ та ω (Δ : 0,17 $\rightarrow$ 0,79; ω : 0,41 $\rightarrow$ 0,11) свідчать про суттєву перебудову онтогенетичної структури популяції та зміну співвідношення між її онтогенетичними групами. Такі зміни, найімовірніше, пов'язані з порушенням процесів природного поновлення і поступовою втратою структурно-функціональної збалансованості популяції під впливом змін умов середовища (Ehrlén & Morris, 2015; Злобін, 2009).

Особливо показовою є динаміка індексу якості популяції (Q), який зріс з 0,07 (депресивний стан) до 0,500 (процвітаючий стан). Така невідповідність

між віталітетними та демографічними характеристиками є типовою для довгоживучих рідкісних видів і пояснюється тим, що високий рівень життєвого стану окремих генеративних особин не компенсує недостатню інтенсивність природного поновлення та не забезпечує довготривалої демографічної стійкості популяції (Oostermeijer et al., 2003; Злобін, 2009). Цей приклад переконливо демонструє, що використання лише віталітетних показників без урахування демографічної та онтогенетичної структури може призводити до хибної інтерпретації сучасного стану популяції.

Просторова організація популяції має агрегований характер, що пов'язано з обмеженим поширенням діаспор, особливостями проростання насіння та мікрогетерогенністю лісового середовища (Ellenberg & Leuschner, 2010; Kull & Kull, 2006). Формування локальних груп відбувається в межах сприятливих мікрооселищ, які відрізняються за рівнем освітленості, зволоження та властивостями ґрунту. Така просторова структура сприяє локальному збереженню виду, однак водночас підвищує його чутливість до змін екотопу, насамперед до сукцесійних процесів, зростання зімкнутості деревостану та трансформації підліску.

З позицій еколого-ценотичних стратегій *L. martagon* поєднує ознаки стрес-толерантної та конкурентної життєвих стратегій, що забезпечує існування виду в умовах відносно стабільного лісового середовища з обмеженою доступністю ресурсів, але водночас зумовлює високу залежність від світлового режиму та структури деревостану (Ellenberg & Leuschner, 2010; Grime, 2001). За умов заростання оселищ і посилення конкуренції з боку деревної, чагарникової та високотравної рослинності вид поступово втрачає конкурентні переваги, що обмежує його природне поновлення та сприяє скороченню чисельності популяцій (Ellenberg & Leuschner, 2010; Kull & Kull, 2006).

Повільний онтогенетичний розвиток, тривалий життєвий цикл і нерегулярне насіннєве поновлення визначають низьку швидкість відновлення популяцій *L. martagon* після порушень (Kamenetsky & Okubo, 2013; Kull &

Kull, 2006). Крім того, проростання насіння та становлення молодих особин залежать від стабільності екологічних умов, зокрема властивостей ґрунту, рівня зволоження та освітленості, що підвищує чутливість виду до змін середовища.

Отже, популяція *L. martagon* характеризується скороченням чисельності, ослабленням процесів природного поновлення та трансформацією онтогенетичної структури. Незважаючи на формально високі значення індексу якості популяції, її сучасний стан слід оцінювати як нестабільний, із підвищеним ризиком подальшої деградації за збереження сучасних тенденцій. Отримані результати узгоджуються із сучасними уявленнями про динаміку популяцій довгоживучих лісових трав'янистих видів в умовах змін середовища та посилення сукцесійних процесів (De Frenne et al., 2019; Ehrlén & Morris, 2015; Kull & Kull, 2006).

8.2. Популяційна динаміка *P. patens* у системі довготривалого моніторингу

Для здійснення довготривалого моніторингу об'єктом дослідження обрано популяцію *P. patens*. Вона приурочена до фітоценозу *Pinetum callunoso-hylocomiosum* та локалізована в межах піщаної гриви гривистого рельєфу.

Екотоп характеризується бідними піщаними ґрунтами, високою освітленістю та вираженою мікрорельєфною неоднорідністю, що формує специфічний комплекс екологічних умов, сприятливих для існування виду. Разом із тим такі умови визначають підвищену чутливість до змін середовища, зокрема до трансформації світлового режиму, структури рослинного покриву та впливу зовнішніх чинників.

Первинні дослідження цієї популяції були виконані у 2009–2011 рр., що забезпечило базу для подальшого порівняльного аналізу. Повторні обстеження, проведені у 2023–2025 рр., дали змогу оцінити зміни її стану,

включаючи трансформації просторової організації, щільності, онтогенетичної структури та віталітетних характеристик (табл.8.2).

Застосування підходу довготривалих повторних спостережень дозволяє не лише описати сучасний стан популяції, але й простежити напрямки її розвитку, оцінити стабільність функціонування та виявити потенційні ризики деградації в умовах природних і антропогенних змін екосистем.

Таблиця 8.2.

Динаміка популяції *P. patens* за даними довготривалого моніторингу

Показники	2009-2011 рр.	2023-2024 рр.
Площа популяційного поля, м ²	231	170
Популяційна щільність, шт/м ²	0,4	0,3
Репродуктивне зусилля (RE), %	205,9±34,29	182,9±32,18
Індекс якості популяції (Q)	0,930	0,500
Тип віталітету	депресивна	процвітаюча
Онтогенетичні індекси:		
Відновлення, %	67,6	0,75
Старіння, %	10,9	0,11
Генеративності, %	21,9	53,8
Віковості	0,2	0,2
Δ	0,26	0,35
ω	0,51	0,54
Тип популяції за онтогенетичними індексами	інвазійна/молода	регресивна/старіюча

Порівняльний аналіз нормалізованих показників за періоди 2009–2011 та 2023–2024 рр. засвідчив істотні зміни просторової структури й функціонального стану популяції (рис. 8.2). Зокрема, площа популяційного поля скоротилася з 231 до 170 м², а щільність популяції зменшилася з 0,4 до 0,3 особ./м², що свідчить про скорочення просторової представленості та загальної чисельності виду в досліджуваному оселищі. Такі зміни

узгоджуються з літературними даними, згідно з якими для популяцій *P. patens* характерне поступове скорочення площі та чисельності внаслідок сукцесійних процесів, насамперед заростання відкритих ділянок, підвищення зімкнутості деревостану й посилення ценотичної конкуренції (Kalliovirta et al., 2016; Wróblewska, 2008).

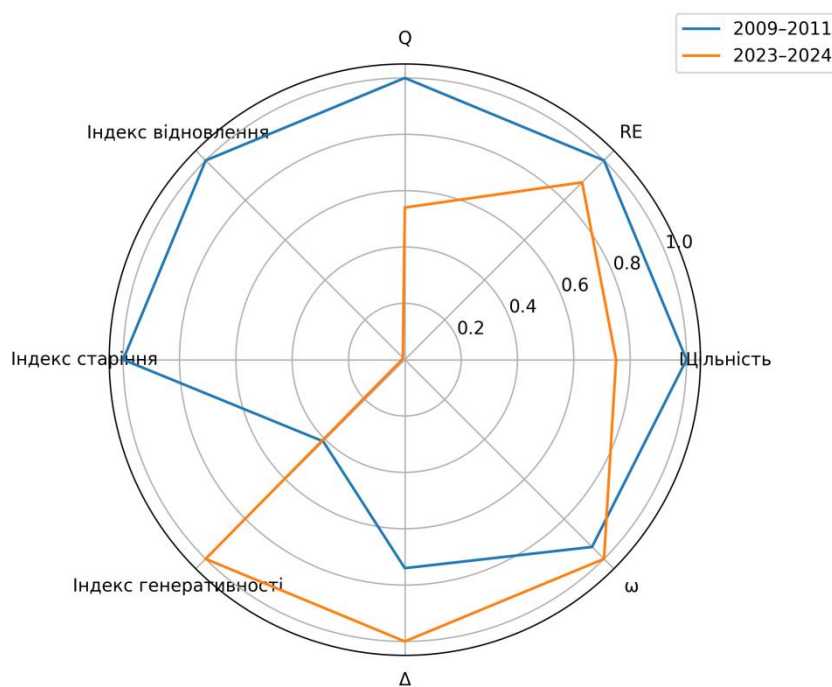


Рис. 8.2. Порівняння популяційних показників *P. patens* за даними довготривалого моніторингу (нормалізовані значення)

У популяції зафіксовано суттєві зміни репродуктивної структури: попри незначне зниження репродуктивного зусилля (з $205,9 \pm 34,29$ до $182,9 \pm 32,18$ %), індекс генеративності зріс більш ніж удвічі (з 21,9 до 53,8 %). Це свідчить не про підвищення ефективності репродукції, а про збільшення частки генеративних особин у структурі популяції внаслідок недостатнього поповнення прегенеративними особинами. Подібні зміни є характерною ознакою популяцій, у яких процеси природного поновлення порушені, а вікова структура поступово зміщується в бік генеративних станів (Злобін, 2009; Wróblewska, 2008).

Найбільш показовими є трансформації онтогенетичних індексів. Значення індексу відновлення різко зменшилося (з 67,6% до 0,75%), що фактично відображає майже повне припинення поповнення популяції молодими особинами. Одночасне зниження індексу старіння (з 10,9% до 0,11%) не свідчить про омолодження, а є наслідком перерозподілу вікових груп із домінуванням генеративних станів. Індекс віковості (0,2) залишився відносно стабільним, що вказує на його інерційність при структурних змінах популяції.

Динаміка інтегральних показників Δ та ω (Δ : 0,26 $\rightarrow$ 0,35; ω : 0,51 $\rightarrow$ 0,54) свідчить про поступове зміщення популяції у бік старіючого стану, що підтверджується переходом від інвазійного (молодого) до регресивного типу.

Окремої уваги потребує інтерпретація змін віталітетної структури. Формальне підвищення індексу якості популяції (Q) з 0,07 до 0,500 може створювати уявлення про покращення її стану, однак фактично відображає переважання життєздатних генеративних особин за умов різкого ослаблення процесів природного поновлення. Така невідповідність між віталітетними та демографічними показниками є характерною для довгоживучих рідкісних видів і розглядається як прояв прихованих регресивних процесів, коли високий життєвий стан окремих особин не забезпечує довготривалої стійкості популяції (Злобін, 2009; Wróblewska, 2008).

Просторова організація популяції має агрегований (куртинний) характер, що зумовлено обмеженим поширенням діаспор, низькою ефективністю насіннєвого поновлення та мікрогетерогенністю середовища (Nathan & Muller-Landau, 2000). Така структура сприяє локальному виживанню особин у межах сприятливих мікрооселищ, проте водночас підвищує чутливість популяції до локальних порушень і трансформації умов екотопу.

З позицій еколого-ценотичної стратегії *P. patens* належить до стрес-толерантних видів (S-стратегів за Grime), що забезпечує її існування в умовах обмежених ресурсів і низької конкурентної здатності інших видів, але

водночас зумовлює високу залежність від світлового режиму та відкритості екотопів (Ellenberg & Leuschner, 2010; Grime, 2001; Kalamees et al., 2012). Повільний онтогенетичний розвиток і нерегулярне насіннєве поновлення обмежують швидкість відновлення популяцій після порушень, що підвищує їхню вразливість до сукцесійних змін і трансформації оселищ (Menges, 2000).

Сукупність отриманих результатів свідчить, що популяція перебуває у стані нестабільної рівноваги з чітко вираженою тенденцією до регресії. Виявлені зміни узгоджуються із сучасними уявленнями про динаміку популяцій довгоживучих рідкісних рослин, для яких порушення процесів природного поновлення є одним із ключових чинників поступової деградації популяцій (Ehrlén & Morris, 2015; Oostermeijer et al., 2003).

Важливим є те, що оцінка стану популяції суттєво залежить від комплексу використаних показників. Використання лише окремих індексів, зокрема показників віталітетної структури, може призводити до неоднозначної або навіть хибної інтерпретації сучасного стану популяції. Лише комплексний аналіз, який поєднує онтогенетичні, демографічні та віталітетні характеристики, забезпечує об'єктивну оцінку її стану, дозволяє виявити приховані тенденції динаміки та прогнозувати напрями подальших популяційних змін (Ehrlén & Morris, 2015; Злобін, 2009; Злобін та ін., 2022).

За період понад 10 років популяція *P. patens* зазнала суттєвих структурно-функціональних змін, що проявляються у скороченні площі популяційного поля, зниженні щільності, різкому ослабленні природного поновлення та збільшенні частки генеративних особин. Така комбінація ознак відповідає переходу популяції до регресивного, старіючого стану, зумовленого насамперед сукцесійними процесами, заростанням оселища та дією зовнішніх чинників.

Додатковим дестабілізуючим фактором став вплив воєнних дій, унаслідок яких на досліджуваній ділянці виникла пожежа. Під час обстежень 2025 року особини *P. patens* не були виявлені, що може свідчити як про тимчасову відсутність надземних органів, так і про критичне скорочення

чисельності або втрату локальної популяції. Відомо, що пожежі можуть мати подвійний вплив на світлолюбні види: за низької інтенсивності вони здатні підтримувати відкритість оселищ, тоді як інтенсивні порушення призводять до деградації ґрунтово-рослинного покриву, ослаблення відновлювальних процесів і втрати популяцій (Certini, 2005; Keeley et al., 2011; Wróblewska, 2008).

У зв'язку з цим особливої актуальності набуває продовження довготривалого моніторингу, спрямованого на оцінювання постпірогенних змін, визначення відновлювального потенціалу популяції та меж її стійкості до екстремальних впливів. Такі дослідження є необхідною передумовою науково обґрунтованого планування природоохоронних заходів, оцінювання відновлювального потенціалу популяцій і збереження рідкісних видів в умовах сучасної трансформації природних екосистем. Особливого значення вони набувають у контексті постпірогенних змін і воєнного впливу на природні оселища, оскільки дають змогу своєчасно виявляти ознаки деградації, визначати пріоритети відновлення та коригувати заходи управління популяціями й екосистемами (Gann et al., 2019; UNEP, 2022).

Результати довготривалого моніторингу засвідчили, що популяція *P. patens* зазнала істотної трансформації просторово-демографічних і функціональних характеристик. Встановлено скорочення площі популяційного поля та зниження щільності, що супроводжується різким ослабленням процесів природного поновлення і збільшенням частки генеративних особин. Зміни онтогенетичних індексів і співвідношення $\Delta-\omega$ свідчать про зміщення популяції до старіючого регресивного стану. Водночас формальне підвищення індексу якості популяції (Q) не відображає її реального покращення, а є наслідком переважання життєздатних генеративних особин за умов обмеженого поповнення прегенеративними рослинами. Це підтверджує, що використання окремих популяційних індикаторів без їх комплексної інтерпретації може призводити до хибної оцінки сучасного стану популяції.

Додатковим чинником дестабілізації став вплив воєнних дій, унаслідок яких на досліджуваній території виникла пожежа. Відсутність особин *P. patens* під час польових обстежень 2025 року може свідчити про локальне зникнення популяції або її перехід у прихований стан, що потребує подальшої перевірки шляхом повторних обстежень. Це ще раз підтверджує необхідність подальших повторних обстежень для оцінювання її відновлення після пожежі.

Отримані результати доводять, що лише інтеграція онтогенетичного, демографічного та віталітетного аналізу в поєднанні з довготривалим моніторингом забезпечує об'єктивну оцінку сучасного стану популяцій рідкісних видів, дозволяє своєчасно виявляти тенденції їх регресії та формує наукове підґрунтя для розроблення ефективних заходів їх охорони в умовах зростаючого антропогенного й воєнного навантаження.

Таким чином, результати довготривалого моніторингу підтвердили, що короточасні обстеження не завжди дозволяють об'єктивно оцінити напрямки розвитку популяцій рідкісних видів. Повторні дослідження, виконані через понад десять років, дали змогу виявити приховані тенденції трансформації, які залишалися непомітними при аналізі окремих популяційних характеристик. Це підтверджує, що інтеграція довготривалого моніторингу з комплексним популяційним аналізом є необхідною умовою достовірного оцінювання життєздатності популяцій і розроблення ефективних природоохоронних заходів.

РОЗДІЛ 9

УДОСКОНАЛЕННЯ ПІДХОДІВ ДО ЗБЕРЕЖЕННЯ РІДКІСНИХ ВИДІВ РОСЛИН У МЕЖАХ ДЕСНЯНСЬКОГО БІОСФЕРНОГО РЕЗЕРВАТУ

9.1. Аналіз ефективності режимів охорони рідкісних видів рослин у межах Деснянського біосферного резервату

Результати проведених популяційних досліджень та багаторічного моніторингу свідчать, що ефективність збереження рідкісних видів рослин визначається не лише природними особливостями їх місцезростань, а насамперед характером природоохоронного режиму території та ефективністю її управління. Особливого значення це набуває для Деснянського біосферного резервату, який об'єднує території з різним правовим статусом, режимами охорони та системами управління. Проведені дослідження показали, що найбільш стабільний стан популяцій характерний для локалітетів, які перебувають під постійним природоохоронним супроводом Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський». Отримані результати створюють підстави для оцінювання ефективності сучасної системи охорони рідкісних видів та формулювання пропозицій щодо її вдосконалення.

Встановлені закономірності доцільно розглядати з урахуванням особливостей функціонування біосферних резерватів в Україні. Особливістю сучасної системи охорони біорізноманіття є функціонування різних категорій природоохоронних територій, правовий режим яких істотно відрізняється. Відповідно до Закону України «Про природно-заповідний фонд України» для територій природно-заповідного фонду визначено правові засади їх охорони, режими використання, порядок здійснення природоохоронної діяльності, повноваження служб державної охорони та механізми державного контролю за дотриманням заповідного режиму (Закон України «Про природно-заповідний фонд України», 1992).

Водночас біосферні резервати, створені в рамках програми ЮНЕСКО «Людина і біосфера» (Man and the Biosphere Programme, MAB), функціонують відповідно до міжнародних принципів, визначених Статутною рамкою Всесвітньої мережі біосферних резерватів та сучасними рекомендаціями ЮНЕСКО, однак не мають окремого законодавчо визначеного механізму управління, який би забезпечував реалізацію єдиної природоохоронної політики на всій території резервату (UNESCO, 1996; UNESCO, 2017; UNESCO, 2021). В Україні їх правовий режим фактично забезпечується режимами охорони окремих територій природно-заповідного фонду, що входять до складу біосферного резервату, тоді як значна частина його території перебуває у користуванні різних землевласників і землекористувачів, на яких поширюються інші режими використання земель відповідно до чинного законодавства (Закон України «Про природно-заповідний фонд України», 1992).

Отримані результати багаторічного моніторингу популяцій *D. incarnata*, *L. martagon* та *P. patens* (табл. 9.1) показали, що їхній сучасний стан значною мірою визначається не самим фактом включення території до складу біосферного резервату, а реальним режимом охорони конкретних місцезростань, наявністю систематичного моніторингу та можливістю здійснення своєчасних природоохоронних заходів. Саме ця закономірність стала основою для подальшого аналізу ефективності існуючих режимів охорони досліджуваних видів.

Аналіз розміщення досліджуваних популяцій показав, що всі вони знаходяться в межах Деснянського біосферного резервату, проте лише частина популяцій одночасно розташована в межах території Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський». Саме на цих ділянках реалізуються передбачені законодавством механізми охорони природно-заповідного фонду, зокрема забезпечується функціонування служби державної охорони, здійснюються наукові дослідження та моніторинг природних комплексів, а також контроль за дотриманням установленого

режиму охорони (Закон України «Про природно-заповідний фонд України», 1992).

Таблиця 9.1

Стан досліджуваних популяцій рідкісних видів рослин залежно від режиму охорони

Вид	ДБР	НППДС	Період спостережень	Тенденція
<i>D. incarnata</i>	+	+	2023–2025	стабільна
<i>L. martagon</i>	+	+/-	2009-2011; 2023–2025	стабільна або помірно негативна
<i>P. patens</i>	+	–	2009-2011; 2023–2025	регресивна

Примітка. Популяції *L. martagon* представлені як у межах Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський», так і поза його межами.

Порівняння сучасного стану досліджуваних популяцій показало, що вирішальним чинником їх довготривалої стабільності є не лише природоохоронний статус території, а ефективність практичного управління. Найбільш сприятливий стан популяцій встановлено в межах територій із постійним науковим супроводом, систематичним моніторингом та функціонуванням служби державної охорони. Натомість популяції, що перебувають поза межами таких територій, характеризуються погіршенням демографічних показників, ослабленням природного поновлення та ознаками регресії.

Найбільш стабільний стан характерний для популяцій *D. incarnata*, які знаходяться на території Національного природного парку. Для них характерні стабільні показники чисельності, щільності та морфометричної структури. Подібна ситуація спостерігається і для *L. martagon*, хоча окремі популяції демонструють певні ознаки погіршення стану, що може бути пов'язано як із природними сукцесійними процесами, так і зі зміною умов освітлення внаслідок розвитку деревного ярусу.

Натомість популяції *P. patens*, що розташовані поза межами Національного природного парку, демонструють найбільш виражені ознаки регресії. За період досліджень чисельність виду скоротилася зі 104 особин у 2009 році до 80 особин у 2011 році та до 52 особин у 2023 році. Відзначено також зміну онтогенетичної структури популяції, зникнення проростків і ювенільних особин, зменшення частки віргінільних рослин та погіршення показників природного поновлення. Отримані результати свідчать про поступове погіршення стану популяцій і необхідність впровадження спеціальних заходів щодо їх збереження.

Необхідність удосконалення системи природоохоронного управління в Україні підтверджується як результатами проведених досліджень, так і працями провідних українських ботаніків та фахівців у галузі охорони природи. Зокрема, Я. П. Дідух, Л. П. Вакаренко, Д. С. Винокуров та співавтори, аналізуючи репрезентативність мережі природно-заповідного фонду України, наголошують на необхідності її подальшої оптимізації відповідно до сучасних вимог збереження біорізноманіття, розвитку екологічної мережі та підвищення ефективності управління природними комплексами (Дідух та ін., 2016). Отримані нами результати підтверджують ці висновки і свідчать, що ефективність функціонування біосферних резерватів значною мірою залежить від узгодженості природоохоронних режимів окремих територій, координації діяльності землекористувачів та наявності систематичного екологічного моніторингу.

Виявлені закономірності свідчать не про неефективність біосферних резерватів як природоохоронної категорії, а про недостатню нормативну врегульованість механізмів їх функціонування в Україні. Відповідно до сучасної концепції ЮНЕСКО біосферний резерват виконує три взаємопов'язані функції – природоохоронну, логістичну та функцію сприяння сталому розвитку, а результати наукових досліджень і моніторингу повинні бути основою прийняття управлінських рішень (UNESCO, 1996; UNESCO,

2017). Саме такий підхід найбільшою мірою відповідає закономірностям, встановленим у ході наших досліджень.

Отримані результати також узгоджуються із сучасними уявленнями про причини трансформації раритетного фіторізноманіття України. За даними Д. В. Дубини та П. М. Устименка, основними чинниками деградації рідкісних видів і рослинних угруповань є зміни умов місцезростань, сукцесійні процеси, фрагментація оселищ, рекреаційне навантаження та інші антропогенні впливи, що поступово знижують інтенсивність природного поновлення популяцій (Устименко, Дубина, 2009). Наші дослідження показали, що навіть за наявності природоохоронного статусу території довготривале збереження популяцій визначається насамперед ефективністю системи управління, регулярністю моніторингу та своєчасністю природоохоронних заходів.

Останніми роками в Україні активно впроваджується оселищний підхід до охорони біорізноманіття, який розглядає природні оселища як основу природоохоронного планування. У працях Я. П. Дідуха, Д. В. Дубини, А. А. Куземко, О. О. Чусової та інших дослідників обґрунтовано, що оцінювання сучасного стану, екологічної диференціації та динаміки оселищ є необхідною передумовою ефективного збереження біорізноманіття, розвитку Смарагдової мережі та вдосконалення системи управління природоохоронними територіями (Дідух та ін., 2017; Дідух та ін., 2018; Куземко та ін., 2020; Продромус..., 2019). Практичне впровадження цього підходу пов'язане з адаптацією положень Бернської конвенції, Оселищної директиви Європейського Союзу, гармонізацією класифікації оселищ України із системою EUNIS та формуванням Смарагдової мережі (Дідух та ін., 2017; Дідух та ін., 2018; Онищенко, 2016; Куземко та ін., 2020).

Водночас результати наших досліджень свідчать, що ефективність оселищного підходу значною мірою визначається не лише класифікацією оселищ, а й розумінням популяційних процесів, які відбуваються в їх межах. Саме тому синтаксономічна класифікація рослинності, аналіз структури та

динаміки фітоценозів мають поєднуватися з комплексним популяційним аналізом, що дозволяє своєчасно виявляти зміни стану популяцій рідкісних видів і обґрунтовувати необхідні природоохоронні заходи (Budzhak & Didukh, 2020; Дідух та ін., 2017; Дідух та ін., 2018; Продромус..., 2019).

Важливим напрямом розвитку природоохоронної політики України є гармонізація із європейськими підходами до охорони біорізноманіття. В основі мережі Natura 2000 лежить не лише надання територіям природоохоронного статусу, а й визначення природоохоронних цілей, розроблення планів управління, здійснення систематичного моніторингу та оцінювання ефективності природоохоронних заходів (Council Directive 92/43/EEC, 1992; Directive 2009/147/EC, 2009; European Commission, 2019). Аналогічні принципи лежать в основі сучасного адаптивного управління, ефективність якого підтверджена міжнародними дослідженнями (Dudley, 2008; Hockings et al., 2006; Leverington et al., 2010) та результатами оцінювання природоохоронних територій України за методикою RAPRAM (Проць та ін., 2010).

Результати проведених досліджень свідчать, що саме поєднання довготривалого моніторингу, науково обґрунтованого планування та адаптивного управління є необхідною умовою ефективного збереження рідкісних видів рослин. Особливо актуальним це є для лучних, лісових і степових екосистем, де природні сукцесії, зміни гідрологічного режиму або антропогенний вплив можуть призводити до поступового погіршення стану популяцій навіть за наявності природоохоронного статусу території (Устименко, Дубина, 2014).

Результати комплексного популяційного аналізу та багаторічного моніторингу дозволили обґрунтувати доцільність адаптації окремих елементів європейського досвіду до системи функціонування біосферних резерватів України. З огляду на встановлені особливості організації охорони біорізноманіття запропоновано вдосконалити законодавче забезпечення діяльності біосферних резерватів шляхом внесення змін до Закону України

«Про природно-заповідний фонд України» та інших нормативно-правових актів. Зокрема, обґрунтовано доцільність:

- розроблення, затвердження та періодичне оновлення планів управління біосферними резерватами;
- створення єдиної системи довготривалого моніторингу рідкісних видів рослин, тварин, природних оселищ і рослинних угруповань;
- визначення уповноваженого координуючого органу, відповідального за управління біосферним резерватом та координацію діяльності всіх землекористувачів у його межах;
- запровадження механізмів координації природоохоронної діяльності між усіма суб'єктами господарювання та землекористувачами, території яких входять до складу біосферного резервату;
- використання результатів наукових досліджень і довготривалого екологічного моніторингу під час прийняття управлінських рішень;
- впровадження принципів адаптивного управління, що передбачають періодичне оцінювання ефективності природоохоронних заходів та їх коригування відповідно до результатів моніторингу;
- створення правових механізмів реалізації науково обґрунтованих заходів активного управління природними оселищами, рослинними угрупованнями та популяціями рідкісних видів у випадках, коли природні сукцесії, зміни середовища або антропогенний вплив призводять до погіршення їхнього стану.

Особливої актуальності запропоновані підходи набувають для лучних, степових і лісових екосистем, у яких сукцесійні процеси, зміни гідрологічного режиму та антропогенний вплив можуть зумовлювати поступове погіршення стану природних оселищ і деградацію популяцій рідкісних видів навіть за збереження природоохоронного статусу території. Це підтверджує необхідність переходу від переважно пасивної охорони до адаптивного управління, заснованого на результатах довготривалого

моніторингу та регулярного оцінювання ефективності природоохоронних заходів.

Таким чином, результати багаторічного моніторингу популяцій *D. incarnata*, *L. martagon* та *P. patens* обґрунтовують необхідність удосконалення системи управління біосферними резерватами України. Проведені дослідження показали, що ефективне збереження рідкісних видів визначається не лише природоохоронним статусом території, а й функціонуванням дієвої системи управління, яка поєднує довготривалий екологічний моніторинг, результати комплексного популяційного аналізу, науково обґрунтоване планування, координацію природоохоронної діяльності та використання результатів наукових досліджень під час прийняття управлінських рішень. Отримані результати узгоджуються із сучасними міжнародними підходами до охорони біорізноманіття та висновками провідних українських дослідників щодо необхідності вдосконалення системи природно-заповідного фонду, розвитку оселищного підходу й упровадження принципів адаптивного управління природоохоронними територіями (Дідух та ін., 2016; Дідух та ін., 2017; Дідух та ін., 2018; Куземко та ін., 2020; Устименко, Дубина, 2009). Запропоновані рекомендації можуть бути використані як наукове підґрунтя для вдосконалення законодавчого забезпечення діяльності біосферних резерватів, підвищення ефективності управління територіями природно-заповідного фонду та впровадження сучасних підходів до збереження рідкісних видів рослин в Україні.

9.2. Рекомендації щодо охорони та збереження популяцій рідкісних видів рослин в умовах Деснянського біосферного резервату

Результати комплексного популяційного аналізу та багаторічного моніторингу засвідчили, що ефективне збереження популяцій рідкісних видів рослин потребує реалізації комплексу взаємопов'язаних природоохоронних заходів, які враховують біологічні особливості видів, структуру їх популяцій,

специфіку природних оселищ і сучасні чинники трансформації природного середовища.

Запропоновані рекомендації сформовано на основі комплексної оцінки морфометричної, онтогенетичної, віталітетної та демографічної організації популяцій, а також результатів їх довготривалого моніторингу. Їх реалізація спрямована на підтримання природних механізмів самовідновлення популяцій, збереження довготривалої життєздатності рідкісних видів та вдосконалення природоохоронного управління Деснянським біосферним резерватом.

Для *D. incarnata* першочерговими заходами є збереження природного гідрологічного режиму, недопущення осушення місцезростань, підтримання оптимального рівня зволоження та стримування сукцесійного заростання лучно-болотних оселищ. Незважаючи на високі значення індексу якості популяцій ($Q = 0,468-0,500$), водночас значна варіабельність вікової структури ($I_{\text{вік}} = 0,00-0,87$) свідчить про необхідність диференційованого підходу до охорони окремих локалітетів залежно від їхнього сучасного стану.

Для *L. martagon* пріоритетним напрямом природоохоронних заходів є підтримання оптимального світлового режиму шляхом вибіркового розрідження деревостану зі збереженням екотонних ділянок, обмеження рекреаційного навантаження та запобігання надмірному заростанню підліску. Доцільність таких заходів підтверджується різким зниженням інтенсивності природного поновлення популяцій (з 77,8 % до 8,01 %), скороченням площі їх поширення та послабленням генеративної активності.

Для *P. patens* необхідним є підтримання відкритого світлового режиму шляхом контролю заростання деревно-чагарниковою рослинністю, своєчасного видалення підросту та збереження характерної структури псамофітних оселищ. Важливими складовими охорони є недопущення вилучення генеративних особин, післяпожежний моніторинг місцезростань і регулярне обстеження територій, що зазнали пірогенних порушень. Необхідність запропонованих заходів підтверджується поєднанням високої

генеративної активності виду (до 53,8 %) із низьким рівнем природного поновлення ($I_b = 0,75$ %), а також зафіксованими випадками втрати окремих локалітетів після пожеж.

Для всіх досліджених видів доцільним є впровадження системи довготривалого популяційного моніторингу з повторними обстеженнями через 8–10 років. Комплексне оцінювання стану популяцій повинно здійснюватися із застосуванням морфометричних, онтогенетичних, віталітетних і демографічних показників, оскільки лише їх інтегроване використання забезпечує об'єктивну оцінку сучасного стану популяцій, своєчасне виявлення несприятливих тенденцій та прогнозування напрямів їх подальшої динаміки. Запропонований підхід може бути використаний як універсальна методична основа для моніторингу інших рідкісних видів рослин Деснянського біосферного резервату, насамперед тих, що характеризуються тривалим життєвим циклом, низькою інтенсивністю природного поновлення та високою чутливістю до трансформації природних оселищ. Особливого значення такий підхід набуває для видів із тривалим життєвим циклом, складною онтогенетичною структурою та високою залежністю від стабільності природних оселищ.

З урахуванням сучасних екологічних викликів перспективним напрямом є вдосконалення системи управління Деснянським біосферним резерватом шляхом координації моніторингових досліджень між природоохоронними установами, створення єдиної системи накопичення й аналізу даних щодо рідкісних видів, природних оселищ і рослинних угруповань, упровадження оселищного підходу під час планування природоохоронних заходів, застосування принципів адаптивного управління та врахування наслідків воєнних дій при розробленні програм відновлення природних екосистем. Реалізація таких заходів сприятиме формуванню інтегрованої моделі управління раритетним фіторізноманіттям біосферного резервату, заснованої на результатах довготривалих наукових досліджень,

регулярного моніторингу та оцінювання ефективності природоохоронних заходів.

Проведені дослідження дозволили перейти від констатації сучасного стану популяцій рідкісних видів до наукового обґрунтування практичних механізмів їх збереження. Запропоновані рекомендації базуються на результатах комплексного популяційного аналізу та довготривалого моніторингу й можуть бути використані під час удосконалення системи управління біосферними резерватами, планування природоохоронних заходів та організації довготривалого моніторингу рідкісних видів рослин в Україні.

ВИСНОВКИ

У дисертаційній роботі на основі комплексного популяційного аналізу та результатів довготривалого моніторингу встановлено особливості формування, функціонування й динаміки популяцій рідкісних видів рослин *D. incarnata*, *L. martagon* та *P. patens* у різних типах екотопів Деснянського біосферного резервату та обґрунтовано наукові підходи до їх охорони.

1. Встановлено, що популяції досліджуваних видів істотно різняться за показниками щільності, площею популяційного поля та особливостями просторової організації, що відображає їх екологічну приуроченість до різних типів оселищ. Для *D. incarnata* характерні проміжні значення щільності (0,3–0,5 особ./м²) та площі популяцій (20–72 м²), причому максимальна щільність відмічена в екотонних умовах, а її зниження – у зімкнутих або трансформованих екотопах. *L. martagon* характеризується найвищою щільністю популяцій (0,82–0,93 особ./м²) за відносно невеликої площі популяційного поля (17–41 м²), тоді як популяції *P. patens* займають більші площі (34–231 м²), але мають нижчу щільність (0,3–0,7 особ./м²). Для всіх досліджуваних видів встановлено контагіозний тип просторової структури, зумовлений обмеженим поширенням діаспор і мікрогетерогенністю середовища, що сприяє збереженню популяцій у локальних сприятливих мікрооселищах, але водночас підвищує їх чутливість до локальних порушень.

2. Встановлено, що морфометричні показники особин варіюють залежно від умов місцезростання і узгоджуються з їх віталітетною структурою. У популяціях *D. incarnata* при $Q = 0,468–0,500$ переважають особини проміжного та вищого класів ($b = 0,71–0,80$; $a = 0,20–0,27$), що відповідає стабільному стану. Для *L. martagon* за $Q = 0,500$ співвідношення класів ($a = 0,13–0,40$; $b = 0,60–0,87$) відображає вплив освітленості. Найбільша варіабельність характерна для *P. patens* ($Q = 0,125–0,500$; c до 0,75), що свідчить про різний рівень життєздатності особин; рівень морфологічної інтеграції становить 30,6–38,9% і знижується у стресових

умовах. Таким чином, морфометричні параметри є чутливим індикатором стану популяцій.

3. Показано, що онтогенетична структура популяцій має чітко виражену видову специфіку. У *D. incarnata* зафіксовано широкий діапазон станів – від інвазійних до регресивних популяцій ($I_v = 4,29 \rightarrow I_c = 1,86$; $I_{vik} = 0,87$). Популяції *L. martagon* є повночленими з переважанням прегенеративних особин (до 60,7%), тоді як для *P. patens* характерна відсутність ранніх онтогенетичних станів і варіювання структури від прегенеративно-орієнтованих до генеративно-домінованих.

4. Встановлено суттєві міжвидові відмінності за індексом генеративності: для *L. martagon* – 10,5–23,6%, для *D. incarnata* – 18,9–40,0%, для *P. patens* – 23,6–53,8%. Це свідчить про найбільшу інтенсивність генеративного функціонування у *P. patens*, навіть за умов нестабільності популяцій.

5. Встановлено, що віталітетна структура та рівень морфологічної інтеграції є інформативними показниками функціонального стану популяцій. Для *D. incarnata* і *L. martagon* характерні високі значення індексу якості ($Q = 0,468–0,500$), тоді як у *P. patens* вони змінюються від 0,125 до 0,500. Зниження рівня морфологічної інтеграції та збільшення частки особин нижчого віталітетного класу свідчать про дестабілізацію розвитку особин і погіршення стану популяцій.

6. Встановлено, що для досліджуваних видів можливі ситуації, коли високі значення індексу якості поєднуються з ослабленням відновлювальних процесів. Зокрема, у *P. patens* зафіксовано поєднання $Q = 0,500$ з критично низьким індексом відновлення ($I_v = 0,75\%$), що відображає накопичення генеративних особин за недостатнього поповнення популяції молодими рослинами. Подібна тенденція виявлена і для *L. martagon*, де індекс відновлення знизився з 77,8% до 8,01%, що вказує на послаблення процесів оновлення популяцій.

7. За результатами довгострокового моніторингу встановлено довготривалу негативну динаміку популяційних параметрів. У *L. martagon* площа популяції скоротилася з 32 до 17 м², а щільність – з 1,6 до 0,8 особ./м². У *P. patens* відповідні показники зменшилися з 231 до 170 м² та з 0,4 до 0,3 особ./м², що свідчить про зниження просторової представленості та чисельності популяцій.

8. На основі результатів довготривалого моніторингу обґрунтовано необхідність удосконалення системи управління біосферними резерватами України. Встановлено, що ефективність збереження рідкісних видів визначається не лише природоохоронним статусом території, а й наявністю дієвої системи управління, яка забезпечує довготривалий екологічний моніторинг, науково обґрунтоване планування природоохоронних заходів, координацію природоохоронної діяльності між землекористувачами та використання результатів комплексного популяційного аналізу під час прийняття управлінських рішень.

Отримані результати підтверджують, що лише комплексне використання морфометричних, онтогенетичних, віталітетних, демографічних показників і довготривалого популяційного моніторингу забезпечує об'єктивне оцінювання стану популяцій рідкісних видів рослин, дозволяє прогнозувати напрями їх розвитку та формує наукову основу для прийняття ефективних природоохоронних рішень.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ЛІТЕРАТУРНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Андрієнко, Т. Л. (Ред.). (2001). Заповідні скарби Сумщини. Суми: Джерело.
2. Балюк, С. А., Кучер, А. В., & Максименко, Н. В. (2021). Ґрунтові ресурси України: стан, проблеми і стратегія сталого управління. Український географічний журнал, 2, 3–11. <https://doi.org/10.15407/ugz2021.02.003>
3. Барбарич, А. І., Брадїс, Є. М., Вісюлін, О. Д., & Котов, М. І. (Ред.). (1965). Визначник рослин України: навчальний посібник. Київ: Урожай.
4. Буджак, В. В., & Дїдух, Я. П. (2020). Синфітоїндикаційна оцінка оселищ рослин Червоної книги України та ризиків їхніх втрат під впливом кліматогенних змін. Український ботанічний журнал, 77(6), 434–453. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.06.434>
5. Григора, І. М., & Соломаха, В. А. (2005). Рослинність України: еколого-ценотичний, флористичний та географічний нарис. Київ: Фїтосоціоцентр.
6. Гродзинський, М. Д. (2005). Основи ландшафтної екології. Київ: Либїдь.
7. Дїдух, Я. П. (2009). Основи фїтосозології. Київ: Наукова думка.
8. Дїдух, Я. П. (2011). Фїтоїндикація екологічних факторів. Київ: Наукова думка.
9. Дїдух, Я. П., Альошкіна, У. М., Куземко, А. А., Чусова, О. О., & Фїцайло, Т. В. (2018). Оселища України: довідник Бернської конвенції. Київ: ТОВ «Макрос».
10. Дїдух, Я. П., Вакаренко, Л. П., & Винокуров, Д. С. (2016). Оцінка репрезентативності мережі природно-заповідних об'єктів України (ботанічний аспект). Український географічний журнал, 2, 13–19. <https://doi.org/10.15407/ugz2016.02.013>

- 11.Дідух, Я. П., Куземко, А. А., Устименко, П. М., Попович, С. Ю., & Шеляг-Сосонко, Ю. Р. (2017). Оселищна концепція збереження біорізноманіття: базові документи Європейського Союзу. Київ: ФОП Клименко Ю. Я.
- 12.Доброчаєва, Д. Н., Котов, М. І., Прокудін, Ю. Н., Барбарич, А. І., Вісюліна, О. Д., Дубовик, О. М., Єрмоленко, Е. Д., Заверуха, Б. В., Котова, Т. І., & Протопопова, В. В. (Ред.). (1987). Визначник вищих рослин України. Київ: Наукова думка.
- 13.Дубина, Д. В., Дзюба, Т. П., Смелянова, С. М., Ємець, О. А., Багрікова, Н. О., Бєлова, Н. А., Борсукевич, Л. М., Борисова, О. В., Бурда, Р. І., Винокуров, Д. С., Гапон, С. В., Гапон, Ю. В., Давидов, Д. А., Дворецький, Т. В., Дідух, Я. П., Дубина, А. А., Жижин, М. П., Жмуд, О. І., Куземко, А. А., ... Шеляг-Сосонко, Ю. Р. (2019). Прогномис рослинності України. Д. В. Дубина & Т. П. Дзюба (відп. ред.). Київ: Наукова думка.
- 14.Екофлора України. (2000–2010). У 6 т. / Відп. ред. Я. П. Дідух. Київ: Фітосоціоцентр.
- 15.Жиляєв, Г. Г. (2005). Життєздатність популяцій рослин. Львів: Інститут екології Карпат НАН України.
- 16.Закон України «Про природно-заповідний фонд України». (1992). Закон України від 16 червня 1992 р. № 2456-ХІІ (зі змінами). URL: <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/2456-12> (дата звернення: 16.06.2026).
- 17.Злобін Ю. А. (1989). Принципи і методи вивчення ценотичних популяцій рослин : навчально-методичний посібник. 147 с.
- 18.Злобін, Ю. А. (2009). Популяційна екологія рослин: сучасний стан, точки росту. Суми: Університетська книга.
- 19.Злобін, Ю. А., Скляр, В. Г., & Клименко, Г. О. (2013). Популяції рідкісних видів рослин: теоретичні засади та методика вивчення. Суми: Університетська книга.

- 20.Злобін, Ю. А., Скляр, В. Г., & Клименко, Г. О. (2022). Біологія та екологія фітопопуляцій. Суми: Університетська книга.
- 21.Злобін, Ю. А., Скляр, В. Г., Бондарєва, Л. М., & Кирильчук, К. С. (2009). Концепція морфометрії у сучасній ботаніці. Чорноморський ботанічний журнал, 5(1), 5–22.
- 22.Злобін, Ю.А., Скляр, В.Г., Коваленко, І.М., Клименко, Г.О., Бондарєва, Л.М., Скляр, Ю.Л., Зубцова, І.В. (2026). Екологія (Популяційна екологія рослин; Лісова екологія; Біометрія з основами моделювання та прогнозування популяційних процесів): підручник для аспірантів. Ю. А. Злобін (заг. ред.). Одеса: Олді+.
- 23.Карпенко, Ю., & Свердлов, В. (2024). Флора рідкісних видів судинних рослин територій регіональних ландшафтних парків Українського Полісся. Біологія та біохімія, 10(1), 49–58.
<https://doi.org/10.33989/2024.10.1.306009>
- 24.Кияк, В. Г. (2015). Вікова й онтогенетична структура популяції у рослин – необхідність диференціації. Вісник Львівського університету. Серія біологічна, 70, 162–172.
- 25.Кияк, В. Г., & Малиновський, А. К. (2020). Аспекти методології досліджень популяцій рослин (на прикладі рідкісних видів). Наукові записки Державного природознавчого музею, 36, 115–128.
<https://doi.org/10.36885/nzdpm.2020.36.115-128>
- 26.Клименко, Г. О. (2011). Онтогенетична структура ценопопуляцій рідкісних видів рослин на території Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський». Український ботанічний журнал, 68(5), 663–671.
- 27.Клименко, Г. О. (2012). Структура та динаміка популяцій рідкісних рослин Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» і прилеглих територій : дис. ... канд. біол. наук : 03.00.05 – ботаніка. Київ.

- 28.Клименко, Г. О., Кирильчук, К. С., Шерстюк, М. Ю., Зубцова, І. В., Клименко, І. М., & Демиденко, Ю. В. (2023). Оцінка стану та структури популяції *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó в урбанізованому середовищі (м. Суми). Вісник Сумського НАУ. Серія: Агрономія і біологія, 3, 16–24. <https://doi.org/10.32845/agrobio.2022.3.3>
- 29.Клименко, Г., Коваленко, І., Лихолат, Ю., Хромих, Н., Дідур, О., & Алексєєва, А. (2017). Інтегральна оцінка стану популяцій рідкісних видів рослин. *Ukrainian Journal of Ecology*, 7(2), 201–209. https://doi.org/10.15421/2017_37
- 30.Клименко, І. М., Лещенко, Д. О., Клименко, Г. О., & Тимощук, В. В. (2024). Оцінка стану популяцій регіонально-рідкісного виду рослин *Anemone sylvestris* в міському середовищі (м. Суми). Вісник Сумського національного аграрного університету. Серія: Агрономія і біологія, 56(2), 42–48. <https://doi.org/10.32782/agrobio.2024.2.6>
- 31.Коваленко, І. М. (2005). Структура популяцій домінантів трав'яно-чагарничкового ярусу лісових фітоценозів Деснянсько-Старогутського національного природного парку. Онтогенетична структура. *Український ботанічний журнал*, 62(5), 707–715.
- 32.Конвенція про біологічне різноманіття. Четверта національна доповідь України. (2010). Київ.
- 33.Кравчук, Л. В. (2020). Комплексний популяційний аналіз лікарських видів рослин в умовах Шосткинського геоботанічного району: дис. ... д-ра філософії: 091 – Біологія. Суми: Сумський національний аграрний університет.
- 34.Куземко, А. А., Дідух, Я. П., Василюк, О. В., Кузярін, О. Т., Онищенко, В. А., & Чорней, І. І. (2020). Смарагдова мережа України: принципи формування та перспективи розвитку. Чернівці: Друк Арт.
- 35.Лукаш, О. В. (2008). Флора судинних рослин Східного Полісся: історія дослідження, конспект. Київ: Фітосоціоцентр.

- 36.Лукаш, О. В. (2009). Систематична структура флори Східного Полісся. Український ботанічний журнал, 66(2), 162–170.
- 37.Лукаш, О. В., & Андрієнко, Т. Л. (2011). Рідкісні та охоронювані рослини Полісся. Київ: Фітосоціоцентр.
- 38.Лукаш, О. В., & Меркулов, Ю. М. (2023). Ялинники Придніпровської частини Східного Полісся в умовах зміни клімату. Biota. Human. Technology, 2, 8–20. <https://doi.org/10.58407/bht.2.23.1>
- 39.Маринич, О. М., & Шищенко, П. Г. (2003). Фізична географія України. Київ: Знання.
- 40.Маруха, Т. В. (2024). Проблема охорони лісових фітоценозів. Таврійський науковий вісник, 139(2), 276–283. <https://doi.org/10.32782/2226-0099.2024.139.2.34>
- 41.Маруха, Т. В., Аркушина, Г. Ф., & Кривохижа, Є. М. (2023). Актуальні проблеми збереження раритетного складника флори Полісся у зв'язку з військовими діями. Український журнал природничих наук, 4, 149–159. <https://doi.org/10.32782/naturaljournal.4.2023.16>
- 42.Міністерство захисту довкілля та природних ресурсів України. (2024). Дайджест щодо стану справ у сфері захисту довкілля, 17–23 червня 2024 р. URL: <https://mepr.gov.ua> (дата звернення: 16.06.2026).
- 43.Національний атлас України. (2007). Київ: ДНВП «Картографія».
- 44.Національний каталог біотопів України. (2018). А. А. Куземко, Я. П. Дідух, В. А. Онищенко, & Я. Шеффер (ред.). Київ: ФОП Клименко Ю.Я.
- 45.Онищенко, В. А. (2016). Оселища України за класифікацією EUNIS. Київ: Фітосоціоцентр.
- 46.Панченко, С. М. (2005). Флора національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» та проблеми охорони фіторізноманіття Новгород-Сіверського Полісся. Суми: Університетська книга.

- 47.Панченко, С. М. (2013). Лісова рослинність НПП «Деснянсько-Старогутський». В. А. Соломаха (заг. ред.). Суми: Університетська книга.
- 48.Парнікоза, І. Ю., Шевченко, М. С., Іноземцева, Д. М., Василюк, О. В., & Шевченко, О. С. (2008). Раритетна флора (охорона, вивчення, реінтродукція). Київ: Київський еколого-культурний центр.
- 49.Полупан, М. І., Соловей, В. Б., & Величко, В. А. (2005). Класифікація ґрунтів України. М. І. Полупан (ред.). Київ: Аграрна наука.
- 50.Про затвердження переліків видів рослин та грибів, що заносяться до Червоної книги України (рослинний світ), та видів рослин та грибів, що виключені з Червоної книги України (рослинний світ). (2021). Наказ Міністерства захисту довкілля та природних ресурсів України від 15 лютого 2021 р. № 111. URL: <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0370-21> (дата звернення: 25.03.2026).
- 51.Про затвердження Положення про Національний природний парк «Деснянсько-Старогутський». (2020). Наказ Міністерства захисту довкілля та природних ресурсів України від 31.08.2020 № 74. URL: <https://mepr.gov.ua/documents/pro-zatverdzhennya-polozhennya-pro-natsionalnyj-prirodnyj-park-desnyansko-starogutskyj/> (дата звернення: 16.06.2026).
- 52.Проць, Б. Г., Іваненко, І. А., Ямелинець, Т. С., & Stanciu, E. (2010). Швидка оцінка та визначення пріоритетів управління природоохоронними територіями України (RAPRAM). Львів: Гриф Фонд.
- 53.Стойко, С. М. (2004). Раритетний фітогенофонд західних регіонів України (созологічна оцінка й наукові засади охорони). Львів: Ліга-Прес.
- 54.Стойко, С. М., & Шеляг-Сосонко, Ю. Р. (2005). Раритетний фітоценофонд України та концепція національної Зеленої книги. Український ботанічний журнал, 62(5), 611–623.

55. Устименко, П. М. & Дубина, Д. В. (2009). Раритетний фітоценофонд України: структура та аналіз. Український ботанічний журнал, 67(2), 187-199.
56. Устименко, П. М., & Дубина, Д. В. (2014). Раритетний фітоценофонд Лісостепу України в аспекті формування екомережі. Chornomorski Botanical Journal, 10(3), 281–295. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/14.103/10>
57. Фізико-географічне районування Української РСР. (1968). В. П. Попов & А. М. Маринич (ред.). Київ: Наукова думка.
58. Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України. Ч. 2. Національні природні парки. (2012). В. А. Онищенко & Т. Л. Андрієнко (ред.). Київ: Фітосоціоцентр.
59. Царик, Й. В. (2011). Популяційна екологія – здобутки, перспективи. Studia Biologica, 5(3), 171–182. <https://doi.org/10.30970/sbi.0503.171>
60. Червона книга України. Рослинний світ. (2009). Я. П. Дідух (ред.). Київ: Глобалконсалтинг.
61. Шавріна, В. І., & Ткач, Є. Д. (2018). Онтогенетично-популяційний аналіз рідкісного виду *Lilium martagon* L. у структурі сполучних територій екомережі Вінницької області. Scientific Journal «ScienceRise: Biological Science», 2 (11), 25–29.
62. Якубенко, Б. Є., Попович, С. Ю., Устименко, П. М., Дубина, Д. В., & Чурілов, А. М. (2017). Геоботаніка: методичні аспекти досліджень: навчальний посібник. Київ: Ліра-К.
63. Ярошенко, Н. П., & Скляр, В. Г. (2023). Оцінка онтогенетичної та віталітетної структур популяцій *Asarum europaeum* L. у Геттінгенському лісі, Нижня Саксонія, Німеччина. Вісник Сумського національного аграрного університету. Серія: Агрономія і біологія, 49(3), 76–81.

64. Aguilar, R., Ashworth, L., Galetto, L., Aizen, M. A. (2006). Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecology Letters*. 9(8): 968–980.
65. Aizen, M. A., Harder, L. D. (2007). Expanding the limits of the pollen-limitation concept: effects of pollen quantity and quality. *Ecology*, 88(2): 271–281. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00927.x>
66. Aizen, M. A., Sabatino, M., Tylianakis, J. M. (2012). Specialization and rarity predict non-random loss of interactions from mutualist networks. *Science*, 335(6075): 1486–1489. <https://doi.org/10.1126/science.1215320>
67. Allendorf, F. W., Luikart, G., Aitken, S. N. (2013). *Conservation and the Genetics of Populations*. 2nd ed. Hoboken: Wiley-Blackwell.
68. Ashman, T.-L., Knight, T. M., Steets, J. A., Amarasekare, P., Burd, M., Campbell, D. R., Dudash, M. R., Johnston, M. O., Mazer, S. J., Mitchell, R. J., Morgan, M. T., Wilson, W. G. (2004). Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology*, 85(9): 2408–2421. <https://doi.org/10.1890/03-8024>
69. Benayas, J. M. R., Newton, A. C., Diaz, A., Bullock, J. M. (2009). Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis. *Science*, 325(5944): 1121–1124. <https://doi.org/10.1126/science.1172460>
70. Blowes, S. A., Supp, S. R., Antão, L. H., Bates, A., Bruelheide, H., Chase, J. M., Moyes, F., Magurran, A. E., McGill, B. J., Myers-Smith, I. H., Winter, M., Bjorkman, A. D., Bowler, D. E., Byrnes, J. E. K., Gonzalez, A., Hines, J., Isbell, F., Jones, H. P., Navarro, L. M., Thompson, P. L., Vellend, M., Waldock, C., Dornelas, M. (2019). The geography of biodiversity change in marine and terrestrial assemblages. *Science*, 366(6463): 339–345. <https://doi.org/10.1126/science.aaw1620>
71. Braun-Blanquet, J. (1964). *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. 3. Aufl. Wien; New York: Springer-Verlag.

72. Brigham C. A., Schwartz M. W. (eds.). (2003). Population Viability in Plants: Conservation, Management, and Modeling of Rare Plants. Berlin: Springer-Verlag.
73. Brosi, B. J., Briggs, H. M. (2013). Single pollinator species losses reduce floral fidelity and plant reproductive function. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(32): 13044–13048. <https://doi.org/10.1073/pnas.1307438110>
74. Cadotte, M. W., Carscadden, K., Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48(5): 1079–1087. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x>
75. CEOBS. Ukraine conflict environmental briefing: Nature. Conflict and Environment Observatory. (2024). URL: <https://ceobs.org/ukraine-conflict-environmental-briefing-nature/> (дата звернення: 25.03.2026).
76. Certini, G. (2005). Effects of fire on properties of forest soils: a review. *Oecologia*, 143(1): 1–10. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1788-8>
77. Cook, R. S. C., Eigenbrod, F., Bates, A. E. (2019). Projected losses of global mammal and bird ecological strategies. *Nature Communications*, 10: 2279. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-10284-z>
78. Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., ter Steege, H., Morgan, H. D., van der Heijden, M. G. A., Pausas, J. G., Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51(4): 335–380. <https://doi.org/10.1071/BT02124>
79. Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. (1992). *Official Journal of the European Communities*. L206: 7–50.
80. Courchamp, F., Berec, L., Gascoigne, J. (2008). *Allee Effects in Ecology and Conservation*. Oxford: Oxford University Press.

81. Crain, B. J., Tremblay, R. L., Ferguson, J. M. (2019). Sheltered from the storm? Population viability analysis of a rare endemic under periodic catastrophe regimes. *Population Ecology*, 61(1): 74–92. <https://doi.org/10.1002/1438-390X.1002>
82. De Frenne, P., Zellweger, F., Rodríguez-Sánchez, F., Scheffers, B. R., Hylander, K., Luoto, M., Vellend, M., Verheyen, K., & Lenoir, J. (2019). Global buffering of temperatures under forest canopies. *Nature Ecology & Evolution*, 3(5), 744–749. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0842-1>.
83. Dennis, B. (2002). Allee effects in stochastic populations. *Oikos*, 96(3), 389–401. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.960301.x>
84. Dhiman, M. R., & Sharma, P. (2021). *Lilium: Conservation, characterization, and evaluation*. In S. K. Datta & Y. C. Gupta (Eds.), *Floriculture and Ornamental Plants*. Cham: Springer. https://doi.org/10.1007/978-981-15-1554-5_6-1
85. Díaz, S., Settele, J., Brondízio, E. S., Ngo, H. T., Agard, J., Arneth, A., Balvanera, P., Brauman, K. A., Butchart, S. H. M., Chan, K. M. A., Garibaldi, L. A., Ichii, K., Liu, J., Subramanian, S. M., Midgley, G. F., Miloslavich, P., Molnár, Z., Obura, D., Pfaff, A., Polasky, S., Purvis, A., Razzaque, J., Reyers, B., Roy Chowdhury, R., Shin, Y.-J., Visseren-Hamakers, I., Willis, K. J., & Zayas, C. N. (2019). Pervasive human-driven decline of life on Earth points to the need for transformative change. *Science*, 366(6471), eaax3100. <https://doi.org/10.1126/science.aax3100>
86. Directive 2009/147/EC of the European Parliament and of the Council of 30 November 2009 on the conservation of wild birds. *Official Journal of the European Union*. (2010). L20: 7–25.
87. Dmytrash-Vatseba, I. I., Shumska, N. V., & Hniezdilova, V. I. (2020). Rare component of Halych National Nature Park forest ecosystems flora (Ivano-Frankivsk region). *Chornomors'kyi Botanical Journal*, 16(4), 290–302. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2020-16-4-2>

88. Dubliak, A., Riznychuk, N., & Gniezdilova, V. (2024). Ontogenetic structure and seed productivity of *Arnica montana* L. in the Ukrainian Carpathians. *Journal of Vasyl Stefanyk Precarpathian National University. Biology*, 11, 168–176. <https://doi.org/10.15330/jpnubio.11.168-176>
89. Dudley, N. (Ed.). (2008). *Guidelines for Applying Protected Area Management Categories*. Gland, Switzerland: IUCN. 96 p.
90. Eckert, C. G., Samis, K. E., & Loughheed, S. C. (2008). Genetic variation across species' geographical ranges: The central–marginal hypothesis and beyond. *Molecular Ecology*, 17(5), 1170–1188. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03659.x>
91. Ehrlén, J., & Lehtilä, K. (2002). How perennial are perennial plants? *Oikos*, 98(2), 308–322. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.980212.x>
92. Ehrlén, J., & Morris, W. F. (2015). Predicting changes in the distribution and abundance of species under environmental change. *Ecology Letters*, 18(3), 303–314. <https://doi.org/10.1111/ele.12410>
93. Ellenberg, H., & Leuschner, C. (2010). *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen* (6. Aufl.). Stuttgart: Ulmer.
94. Ellstrand, N. C., & Elam, D. R. (1993). Population genetic consequences of small population size: Implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 217–242. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.001245>
95. Elzinga, C. L., Salzer, D. W., Willoughby, J. W., & Gibbs, J. P. (2001). *Monitoring Plant and Animal Populations*. Malden, MA: Blackwell Science.
96. European Commission. (2019). *Managing Natura 2000 Sites: The Provisions of Article 6 of the Habitats Directive 92/43/EEC*. Luxembourg: Publications Office of the European Union.
97. Fagan, W. F., & Holmes, E. E. (2006). Quantifying the extinction vortex. *Ecology Letters*, 9(1), 51–60. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00845.x>

98. Flather, C. H., Hayward, G. D., Beissinger, S. R., & Stephens, P. A. (2013). Minimum viable populations. In S. A. Levin (Ed.), *Encyclopedia of Biodiversity* (2nd ed., Vol. 5, pp. 551–567). Waltham, MA: Academic Press.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384719-5.00411-5>
99. Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Chapin, F. S. III, Coe, M. T., Daily, G. C., Gibbs, H. K., Helkowski, J. H., Holloway, T., Howard, E. A., Kucharik, C. J., Monfreda, C., Patz, J. A., Prentice, I. C., Ramankutty, N., & Snyder, P. K. (2005). Global consequences of land use. *Science*, 309(5734), 570–574.
<https://doi.org/10.1126/science.1111772>
100. Forest, F., Grenyer, R., Rouget, M., Davies, T. J., Cowling, R. M., Faith, D. P., Balmford, A., Manning, J. C., Procheş, Ş., van der Bank, M., Reeves, G., Hedderson, T. A. J., & Savolainen, V. (2007). Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. *Nature*, 445(7129), 757–760. <https://doi.org/10.1038/nature05587>
101. Frankham, R. (2005). Genetics and extinction. *Biological Conservation*, 126(2), 131–140.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.05.002>
102. Franklin, J., Serra-Diaz, J. M., Syphard, A. D., & Regan, H. M. (2016). Global change and terrestrial plant community dynamics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(14), 3725–3734. <https://doi.org/10.1073/pnas.1519911113>
103. Gaston, K. J. (1994). *Rarity*. London: Chapman & Hall.
104. Gilpin, M. E., & Soulé, M. E. (1986). Minimum viable populations: Processes of species extinction. In M. E. Soulé (Ed.), *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity* (pp. 19–34). Sunderland, MA: Sinauer Associates.
105. Grime, J. P. (2001). *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties* (2nd ed.). Chichester: John Wiley & Sons.

106. Hanski, I. (1999). *Metapopulation Ecology*. Oxford: Oxford University Press.
107. Hanski, I., & Gaggiotti, O. E. (Eds.). (2004). *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*. Amsterdam: Elsevier Academic Press.
108. Harper, J. L. (1977). *Population Biology of Plants*. London: Academic Press.
109. Hejda, M., Pyšek, P., & Jarošík, V. (2009). Impact of invasive plants on species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of Ecology*, 97(3), 393–403. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01480.x>
110. Hoban, S., Bruford, M., Jackson, J. D. U., Lopes-Fernandes, M., Heuertz, M., Hohenlohe, P. A., Paz-Vinas, I., Sjögren-Gulve, P., Segelbacher, G., Vernesi, C., Aitken, S., Bertorelle, G., Csilléry, K., Hauffe, H., Hingamp, P., Laikre, L., Lowe, A., Orr, M., Sanford, E., & O'Brien, D. (2020). Genetic diversity targets and indicators in the CBD post-2020 Global Biodiversity Framework must be improved. *Conservation Biology*, 34(6), 1496–1505. <https://doi.org/10.1111/cobi.13497>
111. Hockings, M., Stolton, S., Leverington, F., Dudley, N., & Courrau, J. (2006). *Evaluating Effectiveness: A Framework for Assessing Management Effectiveness of Protected Areas* (2nd ed.). Gland, Switzerland: IUCN.
112. Hutchings, M. J. (2007). The structure of plant populations. In M. J. Crawley (Ed.), *Plant Ecology* (2nd ed., pp. 325–358). Oxford: Blackwell Publishing.
113. Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services (IPBES). (2019). *Global Assessment Report on Biodiversity and Ecosystem Services*. E. S. Brondízio, J. Settele, S. Díaz, & H. T. Ngo (Eds.). Bonn, Germany: IPBES Secretariat.
114. IPCC. (2021). *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the*

- Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009157896>
115. IPCC. (2023). Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Core Writing Team, H. Lee, & J. Romero (Eds.). Geneva: IPCC. 184 p. <https://doi.org/10.59327/IPCC/AR6-9789291691647>
 116. Jacquemyn, H., Merckx, V. S. F. T., Brys, R., Tyteca, D., Cammue, B. P. A., Honnay, O., & Lievens, B. (2015). Analysis of network architecture reveals phylogenetic constraints on mycorrhizal specificity in the terrestrial orchid genus *Dactylorhiza*. *New Phytologist*, 208(1), 206–220. <https://doi.org/10.1111/nph.13460>
 117. Jamieson, I. G., & Allendorf, F. W. (2012). How does the 50/500 rule apply to MVPs? *Trends in Ecology & Evolution*, 27(10), 578–584. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.001>
 118. Jonckheere, I., Fleck, S., Nackaerts, K., Muys, B., Coppin, P., Weiss, M., & Baret, F. (2004). Review of methods for in situ leaf area index determination. *Agricultural and Forest Meteorology*, 121(1–2), 19–35. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2003.08.027>
 119. Juśkiewicz-Swaczyna, B. (2010). Population structure of *Pulsatilla patens* in relation to the habitat quality. *Tuexenia*, 30, 457–466.
 120. Jutila, H., Parisy, B., & Loehr, J. (2024). Influence of environmental and intrinsic factors on the flowering success and petal morphology of *Pulsatilla patens* and the hybrid *Pulsatilla patens* × *vernalis* in Finland. *Plant Ecology*. <https://doi.org/10.1007/s11258-024-01400-1>
 121. Kalamees, R., Püssa, K., Vanha-Majamaa, I., & Zobel, K. (2012). The effects of fire and stand age on seedling establishment of *Pulsatilla patens* in a pine forest. *Annales Botanici Fennici*, 49(5), 273–282. <https://doi.org/10.5735/085.049.0504>

122. Kalliovirta, M., Rytteri, T., Heikkinen, R. K., & Luoto, M. (2006). Population structure of a threatened plant, *Pulsatilla patens*, in boreal forests: Modelling relationships to habitat and climate. *Biological Conservation*, 131(2), 243–254. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.02.009>
123. Kamenetsky, R., & Okubo, H. (Eds.). (2013). *Ornamental Geophytes: From Basic Science to Sustainable Production*. Boca Raton: CRC Press.
124. Kearns, C. A., Inouye, D. W., & Waser, N. M. (1998). Endangered mutualisms: The conservation of plant–pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29, 83–112. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.83>
125. Keeley, J. E., Pausas, J. G., Rundel, P. W., Bond, W. J., & Bradstock, R. A. (2011). Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in Plant Science*, 16(8), 406–411. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.04.002>
126. Kent, M. (2012). *Vegetation Description and Data Analysis: A Practical Approach* (2nd ed.). Chichester: Wiley-Blackwell.
127. Kļaviņa, D., Osvalde, A., Tabors, G., & Jakobsone, G. (2025). Current status of *Pulsatilla patens* in Latvia: Population size, demographic and seed viability indicators, soil parameters and their relationships. *Plants*, 14(3), 375. <https://doi.org/10.3390/plants14030375>
128. Kleijn, D., Winfree, R., Bartomeus, I., Carvalheiro, L. G., Henry, M., Isaacs, R., Klein, A.-M., Kremen, C., M'Gonigle, L. K., Rader, R., Ricketts, T. H., Williams, N. M., Adamson, N. L., Ascher, J. S., Báldi, A., Batáry, P., Benjamin, F., Biesmeijer, J. C., Blitzer, E. J., Brittain, C., & Potts, S. G. (2015). Delivery of crop pollination services is an insufficient argument for wild pollinator conservation. *Nature Communications*, 6, 7414. <https://doi.org/10.1038/ncomms8414>
129. Klymenko, H., Artemenko, D., Klymenko, I., Kovalenko, N., Butenko, S., Melnyk, A., Horbas, S., & Tovstukha, O. (2023). Criteria for

- evaluating the state of rare plant species populations. *Modern Phytomorphology*, 17, 98–106. <https://doi.org/10.5281/zenodo.200121>
130. Krebs, C. J. (2009). *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance* (6th ed.). San Francisco, CA: Benjamin Cummings.
 131. Kull, T., & Kull, K. (2006). *Lilium martagon* L. *Journal of Ecology*, 94(5), 911–923. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01128.x>
 132. Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R. K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Rodà, F., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., & Steffan-Dewenter, I. (2009). Extinction debt: A challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(10), 564–571. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.04.011>
 133. Lande, R. (1987). Extinction thresholds in demographic models. *The American Naturalist*, 130(4), 624–635. <https://doi.org/10.1086/284734>
 134. Leimu, R., Mutikainen, P., Koricheva, J., & Fischer, M. (2006). How general are positive relationships between population size, fitness and genetic variation? *Journal of Ecology*, 94(5), 942–952. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01150.x>
 135. Leitão, R. P., Zuanon, J., Mouillot, D., Villéger, S., Williams, S. E., Baraloto, C., Fortunel, C., Mendonça, F. P., & Mouquet, N. (2016). Rare species contribute disproportionately to the functional structure of species assemblages. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1828), 20160084. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0084>
 136. Lesica, P., & Allendorf, F. W. (1995). When are peripheral populations valuable for conservation? *Conservation Biology*, 9(4), 753–760. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.09040753.x>
 137. Lesica, P., & Steele, B. (1994). Prolonged dormancy in vascular plants and implications for monitoring studies. *Natural Areas Journal*, 14(3), 209–212.

138. Letten, A. D., Ke, P.-J., & Fukami, T. (2017). Linking modern coexistence theory and contemporary niche theory. *Ecological Monographs*, 87(2), 161–177. <https://doi.org/10.1002/ecm.1242>
139. Leverington, F., Costa, K. L., Pavese, H., Lisle, A., & Hockings, M. (2010). A global analysis of protected area management effectiveness. *Environmental Management*, 46(5), 685–698. <https://doi.org/10.1007/s00267-010-9564-5>
140. Lienert, J. (2004). Habitat fragmentation effects on fitness of plant populations: A review. *Journal for Nature Conservation*, 12(1), 53–72. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2003.07.002>
141. Lindenmayer, D. B., Likens, G. E. (2018). *Effective Ecological Monitoring*. 2nd ed. Clayton South: CSIRO Publishing.
142. Ma, Y. P., Chen, G., Grumbine, R. E., Dao, Z. L., Sun, W. B., & Guo, H. J. (2013). Conserving plant species with extremely small populations (PSESP) in China. *Biodiversity and Conservation*, 22(3–4), 803–809. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0434-3>
143. Mattila, E., & Kuitunen, M. T. (2000). Nutrient versus pollination limitation in *Platanthera bifolia* and *Dactylorhiza incarnata* (Orchidaceae). *Oikos*, 89(2), 360–366. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.890217.x>
144. McCormick, M. K., & Jacquemyn, H. (2014). What constrains the distribution of orchid populations? *New Phytologist*, 202(2), 392–400. <https://doi.org/10.1111/nph.12639>
145. McCormick, M. K., Whigham, D. F., & Canchani-Viruet, A. (2018). Mycorrhizal fungi affect orchid distribution and population dynamics. *New Phytologist*, 219(4), 1207–1215. <https://doi.org/10.1111/nph.15223>
146. Menges, E. S. (2000). Population viability analyses in plants: Challenges and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(2), 51–56. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01763-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01763-2)

147. Mori, A. S., Furukawa, T., & Sasaki, T. (2013). Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. *Biological Reviews*, 88(2), 349–364. <https://doi.org/10.1111/brv.12004>
148. Morris, W. F., & Doak, D. F. (2002). *Quantitative conservation biology: Theory and practice of population viability analysis*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
149. Morris, W. F., Pfister, C. A., Tuljapurkar, S., Haridas, C. V., Boggs, C. L., Boyce, M. S., Bruna, E. M., Church, D. R., Coulson, T., Doak, D. F., Forsyth, S., Gaillard, J.-M., Horvitz, C. C., Kalisz, S., Kendall, B. E., Knight, T. M., Lee, C. T., & Menges, E. S. (2008). Longevity can buffer plant and animal populations against changing climatic variability. *Ecology*, 89(1), 19–25. <https://doi.org/10.1890/07-0774.1>
150. Mosyakin, S. L., & Fedoronchuk, M. M. (1999). *Vascular Plants of Ukraine: A Nomenclatural Checklist*. Kyiv: M. G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine.
151. Mouillot, D., Bellwood, D. R., Baraloto, C., Chave, J., Galzin, R., Harmelin-Vivien, M., Kulbicki, M., Lavergne, S., Lavorel, S., Mouquet, N., Paine, C. E. T., Renaud, J., & Thuiller, W. (2013). Rare species support vulnerable functions in high-diversity ecosystems. *PLoS Biology*, 11(5), e1001569. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001569>
152. Münzbergová, Z. (2005). Determinants of species rarity: Population growth rates of species sharing the same habitat. *American Journal of Botany*, 92(12), 1987–1994. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.12.1987>
153. Murray, B. R., Thrall, P. H., Gill, A. M., & Nicotra, A. B. (2002). How plant life-history and ecological traits relate to species rarity and commonness at varying spatial scales. *Austral Ecology*, 27(3), 291–310. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2002.01181.x>
154. Murray, D. L., & Krebs, C. J. (2024). Editorial: Long-term monitoring in ecology and evolution: Establishing a sound baseline to help inform our

- future. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 12, 1469489.
<https://doi.org/10.3389/fevo.2024.1469489>.
155. Murrell, D. J. (2007). Spatial patterns in plant communities. In M. J. Crawley (Ed.), *Plant Ecology* (2nd ed., pp. 79–99). Oxford: Blackwell Publishing.
 156. Naczek, A. M., Kowalkowska, A. K., Wiśniewska, N., Haliński, Ł. P., Kapusta, M., & Czerwicka, M. (2018). Floral anatomy, ultrastructure and chemical analysis in *Dactylorhiza incarnata/maculata* complex (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 187(3), 512–536.
<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy027>
 157. Najberek, K., Tokarska-Guzik, B., Chmura, D., & Solarz, W. (2024). Effects of invasive alien plant species on native plant diversity and crop yield. *Plants*, 13(6), 888. <https://doi.org/10.3390/plants13060888>.
 158. Ouborg, N. J., Pertoldi, C., Loeschcke, V., Bijlsma, R. K., & Hedrick, P. W. (2006). The rough edges of the conservation genetics paradigm for plants. *Journal of Ecology*, 94(6), 1233–1248.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01167.x>
 159. Ovaskainen, O., & Meerson, B. (2010). Stochastic models of population extinction. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(11), 643–652.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.07.009>
 160. Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37–42.
<https://doi.org/10.1038/nature01286>
 161. Pascarella, J. B. (2025). Population viability analysis of the federally endangered endemic *Jacquemontia reclinata* (Convolvulaceae): A comparative analysis of average vs. individual matrix dynamics. *Conservation*, 5(3), 40. <https://doi.org/10.3390/conservation5030040>
 162. Pedersen, H. Æ. (1998). Allozyme variation and genetic integrity of *Dactylorhiza incarnata* (Orchidaceae). *Nordic Journal of Botany*, 18(1), 15–21. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1998.tb01091.x>

163. Peel, M. C., Finlayson, B. L., & McMahon, T. A. (2007). Updated world map of the Köppen–Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, 11, 1633–1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
164. Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Gurvich, D. E., Urcelay, C., Veneklaas, E. J., Reich, P. B., Poorter, L., Wright, I. J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J. G., de Vos, A. C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J. G., Thompson, K., Morgan, H. D., ter Steege, H., van der Heijden, M. G. A., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M. V., Conti, G., Staver, A. C., Aquino, S., & Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3), 167–234. <https://doi.org/10.1071/BT12225>
165. Perry, J. N., Liebhold, A. M., Rosenberg, M. S., Dungan, J., Miriti, M., Jakomulska, A., & Citron-Pousty, S. (2002). Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography*, 25(5), 578–600. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2002.250507.x>.
166. Pfister, C. A. (1998). Patterns of variance in stage-structured populations: Evolutionary predictions and ecological implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95(1), 213–218. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.1.213>
167. Pyšek, P., Hulme, P. E., Simberloff, D., Bacher, S., Blackburn, T. M., Carlton, J. T., Dawson, W., Essl, F., Foxcroft, L. C., Genovesi, P., Jeschke, J. M., Kühn, I., Liebhold, A. M., Mandrak, N. E., Meyerson, L. A., Pauchard, A., Pergl, J., Roy, H. E., Seebens, H., van Kleunen, M., Vilà, M., & Richardson, D. M. (2020). Scientists' warning on invasive alien species. *Biological Reviews*, 95(6), 1511–1534. <https://doi.org/10.1111/brv.12627>

168. Rabinowitz, D. (1981). Seven forms of rarity. In H. Synge (Ed.), *The Biological Aspects of Rare Plant Conservation* (pp. 205–217). Chichester: John Wiley & Sons.
169. Rasmussen, H. N. (1995). *Terrestrial Orchids: From Seed to Mycotrophic Plant*. Cambridge: Cambridge University Press.
170. Rasmussen, H. N., & Rasmussen, F. N. (2009). Orchid mycorrhiza: Implications of a mycophagous life style. *Oikos*, 118(3), 334–345.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.17116.x>
171. Raunkiaer, C. (1934). *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. Oxford: Clarendon Press.
172. Reed, D. H., & Frankham, R. (2003). Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation Biology*, 17(1), 230–237.
<https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.01236.x>.
173. Ren, H., Jian, S., Liu, H., Zhang, Q., & Lu, H. (2012). Wild plant species with extremely small populations require conservation and reintroduction in China. *AMBIO*, 41(8), 913–917.
<https://doi.org/10.1007/s13280-012-0284-3>.
174. Royal Botanic Gardens, Kew. (2020). Seed Information Database (SID) (Version 7.1). Retrieved June 20, 2026, from <https://data.kew.org/sid/>
175. Sarasan, V., Pankhurst, T., Yokoya, K., Sriskandarajah, S., & McDiarmid, F. (2021). Preventing extinction of the critically endangered *Dactylorhiza incarnata* subsp. *ochroleuca* using symbiotic seedlings for reintroduction. *Microorganisms*, 9(7), 1421.
<https://doi.org/10.3390/microorganisms9071421>.
176. Säterberg, T., Sellman, S., & Ebenman, B. (2013). High frequency of functional extinctions in ecological networks. *Nature*, 499(7459), 468–470.
<https://doi.org/10.1038/nature12277>.
177. Schrautzer, J., Fichtner, A., Huckauf, A., Rasran, L., & Jensen, K. (2011). Long-term population dynamics of *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó after abandonment and re-introduction of mowing. *Flora – Morphology*,

- Distribution, Functional Ecology of Plants, 206(7), 622–630.
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2010.11.008>.
178. Shaffer, M. L. (1981). Minimum population sizes for species conservation. *BioScience*, 31(2), 131–134. <https://doi.org/10.2307/1308256>.
 179. Shefferson, R. P. (2009). The evolutionary ecology of vegetative dormancy in mature herbaceous perennial plants. *Journal of Ecology*, 97(5), 1000–1009. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01525.x>.
 180. Shefferson, R. P., Jacquemyn, H., Kull, T., & Hutchings, M. J. (2020). The demography of terrestrial orchids: Life history, population dynamics and conservation. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 192(2), 315–332. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz084>.
 181. Shefferson, R. P., Kull, T., & Tali, K. (2011). Adult whole-plant dormancy induced by stress in long-lived orchids. *Ecology*, 92(9), 1787–1792. <https://doi.org/10.1890/10-2012.1>.
 182. Siddig, A. A. H., Ellison, A. M., Ochs, A., Villar-Leeman, C., & Lau, M. K. (2016). How do ecologists select and use indicator species to monitor ecological change? Insights from 14 years of publication in *Ecological Indicators*. *Ecological Indicators*, 60, 223–230. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.06.036>.
 183. Silvertown, J., & Charlesworth, D. (2001). *Introduction to Plant Population Biology* (4th ed.). Oxford: Blackwell Science.
 184. Snead, A. A., Tatarenkov, A., Taylor, D. S., Marson, K., & Earley, R. L. (2024). Centrality to the metapopulation is more important for population genetic diversity than habitat area or fragmentation. *Biology Letters*, 20(7), 20240158. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2024.0158>.
 185. Soliveres, S., Manning, P., Prati, D., Gossner, M. M., Alt, F., Arndt, H., Baumgartner, V., Fischer, M. (2016). Locally rare species influence grassland ecosystem multifunctionality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1694), 20150269. <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0269>.

186. Spielman, D., Brook, B. W., & Frankham, R. (2004). Most species are not driven to extinction before genetic factors impact them. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(42), 15261–15264. <https://doi.org/10.1073/pnas.0403809101>.
187. Stephens, P. A., Sutherland, W. J., & Freckleton, R. P. (1999). What is the Allee effect? *Oikos*, 87(1), 185–190. <https://doi.org/10.2307/3547011>.
188. Tao, Y., Hastings, A., Lafferty, K. D., Hanski, I., & Ovaskainen, O. (2024). Landscape fragmentation overturns classical metapopulation thinking. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 121(20), e2303846121. <https://doi.org/10.1073/pnas.2303846121>.
189. Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M. B., Sykes, M. T., & Prentice, I. C. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(23), 8245–8250. <https://doi.org/10.1073/pnas.0409902102>.
190. Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., & Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277(5330), 1300–1302. <https://doi.org/10.1126/science.277.5330.1300>.
191. Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L., & Nowak, M. A. (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371(6492), 65–66. <https://doi.org/10.1038/371065a0>.
192. Traill, L. W., Bradshaw, C. J. A., & Brook, B. W. (2007). Minimum viable population size: A meta-analysis of 30 years of published estimates. *Biological Conservation*, 139(1–2), 159–166. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.06.011>.
193. Traveset, A., & Richardson, D. M. (2014). Mutualistic interactions and biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 89–113. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091857>.

194. Truchan, M., & Sobisz, Z. (2012). Population structure of *Lilium martagon* L. in Zaleskie (Central Pomerania). Baltic Coastal Zone. Journal of Ecology and Protection of the Coastline, 16, 113–129.
195. UNESCO. (1996). Statutory Framework of the World Network of Biosphere Reserves. Paris: UNESCO.
196. UNESCO. (2017). A New Roadmap for the Man and the Biosphere (MAB) Programme and its World Network of Biosphere Reserves. Paris: UNESCO.
197. UNESCO. (2021). Technical Guidelines for Biosphere Reserves. Paris: UNESCO.
198. United Nations Environment Programme. (2022). The Environmental Impact of the Conflict in Ukraine: A Preliminary Review. Nairobi: United Nations Environment Programme.
199. Vallius, E., Salonen, V., & Kull, T. (2008). Pollen flow and post-pollination barriers in *Dactylorhiza incarnata*. Plant Systematics and Evolution, 274(3–4), 171–178. <https://doi.org/10.1007/s00606-008-0045-8>.
200. Violle, C., Thuiller, W., Mouquet, N., Munoz, F., Kraft, N. J. B., Cadotte, M. W., Livingstone, S. W., & Mouillot, D. (2017). Functional rarity: The ecology of outliers. Trends in Ecology & Evolution, 32(5), 356–367. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.02.002>.
201. Walker, B., Kinzig, A., & Langridge, J. (1999). Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function. Ecosystems, 2(2), 95–113. <https://doi.org/10.1007/s100219900062>.
202. Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J. C., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O., & Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. Nature, 416(6879), 389–395. <https://doi.org/10.1038/416389a>.
203. Willi, Y., Van Buskirk, J., & Hoffmann, A. A. (2006). Limits to the adaptive potential of small populations. Annual Review of Ecology,

- Evolution, and Systematics, 37, 433–458.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110145>.
204. Wójcik, T., Kostrakiewicz-Gierałt, K., & Ziaja, M. (2026). Spatio-Temporal Variability Description of the Rare Species *Lilium martagon* L. in Different Habitat Conditions. Biology, 15, 398.
<https://doi.org/10.3390/biology15050398>.
205. Wróblewska, A. (2008). Ecological and genetic structure of *Pulsatilla patens* populations in Central Europe. Acta Societatis Botanicorum Poloniae, 77(2), 123–131.
206. Young, A. G., & Clarke, G. M. (Eds.). (2000). Genetics, Demography and Viability of Fragmented Populations. Cambridge: Cambridge University Press. 438 p. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511623448>.
207. Young, A., Boyle, T., & Brown, T. (1996). The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. Trends in Ecology & Evolution, 11(10), 413–418. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)10045-8](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10045-8).
208. Żabicka, J., Żabicki, P., Słomka, A., Śliwińska, E., Jędrzejczyk-Korycińska, M., Nowak, T., Migdałek, G., Kwiatkowska, M., & Kuta, E. (2022). Re-introduction of an extinct population of *Pulsatilla patens* using different propagation techniques. Scientific Reports, 12, 14321.
<https://doi.org/10.1038/s41598-022-18397-0>.

ДОДАТКИ

Додаток А

Список опублікованих праць за темою дисертації

Статті у наукових фахових виданнях України категорії «Б»:

1. **Артеменко Д.В.**, Клименко Г.О. Дослідження популяції *Lilium martagon* L. в урочищі «Радгоспний бір» біосферного резервату Деснянський. *Вісник Сумського національного аграрного університету. Серія: Агрономія і біологія*, 2025, 1(59), С. 8-13. DOI:10.32782/agrobio.2023.4.3
2. Клименко, Г. О., **Артеменко, Д. В.**, & Клименко, І. М. (2023). Оцінка стану популяцій рідкісних видів рослин *Circaea alpina* L. та *Lilium martagon* L. В НПП «Деснянсько-старогутський». *Вісник Сумського національного аграрного університету. Серія: Агрономія і біологія*, 54(4), 15-21. <https://doi.org/10.32782/agrobio.2023.4.3>
3. **Артеменко Д.В.**, Клименко Г.О. (2026). Динаміка та онтогенетична структура популяцій *Pulsatilla patens* у Деснянському біосферному резерваті. *Вісник Сумського національного аграрного університету. Серія Агрономія і біологія*, 1(63), 2026. С. 48-54. DOI: <https://doi.org/10.32782/agrobio.2026.1.5>

Наукові праці, опубліковані у виданнях, що індексуються у міжнародній наукометричній базі даних Web of Science:

1. Klymenko H., **Artemenko D.**, Klymenko I., Kovalenko N., Butenko S., Melnyk A., Horbas S., Tovstukha O. (2023). Criteria for evaluating the state of rare plant species populations. *Modern Phytomorphology*. 17: 98-106. DOI: 10.5281/zenodo.200121

Розділи монографії:

2. **Артеменко Д.В.**, Клименко Г.О. Особливості репродуктивних стратегій рідкісних видів рослин деснянського біосферного резервату (на прикладі *Lilium martagon* L. та *Pulsatilla patens* (L.). Mill.). *Scientific*

multidisciplinary monograph «Scientific research: current issues, achievements, and innovations in the modern world». International Center for Science and Social Transformation, 2026. P. 12-17.

Авторські свідоцтва та патенти

3. **Артеменко Д.В., Клименко Г.О.** *Свідоцтво про право власності на твір № 142075 від 28 січня 2026 року на наукову статтю «Дослідження популяції *Lilium martagon* L. в урочищі «Радгоспний бір» Біосферного резервату “Деснянський”».*

Тези наукових доповідей

4. **Артеменко Д.В., Клименко Г.О.** Рідкісні рослини у лісових фітоценозах. *Матеріали науково-практичної конференції викладачів, аспірантів та студентів Сумського НАУ (25-28 квітня 2023 року).* Суми, 2023. С. 15.
5. **Артеменко Д. В., Артеменко Д. Д., Клименко Г. О.** Оцінки впливу воєнних злочинів на території НПП "Деснянсько-Старогутський". *Матеріали всеукраїнської наукової конференції студентів та аспірантів, присвяченої міжнародному дню студента (14-16 травня 2024 року).* Суми, 2024. С. 29.
6. **Артеменко Д. В.** Оцінки стану популяції рідкісного виду *Pulsatilla patens* (L.) Mill. на території НПП «Деснянсько-Старогутський». *Матеріали Всеукраїнської наукової конференції студентів і аспірантів, присвяченої Міжнародному дню студента (18-22 листопада 2024 р.).* – Суми, 2024. – С. 55.
7. **Артеменко Д.В., Клименко І.М.** Морфометричний аналіз популяції рідкісного виду *Circaea alpina* L. в умовах НПП «Деснянсько-Старогутський». *Екологічні дослідження XXI ст.: проблематика та перспективи: збірник матеріалів Міжнародної конференції студентів та молодих вчених, (10 червня 2024 р.).* Суми, 2024. С. 53-55.

8. **Артеменко Д.В.**, Клименко І.М., Клименко Г.О. Особливості охорони рідкісних видів рослин в умовах обмеженого доступу до природних територій: досвід національних парків та урбанізованих зон. *Матеріали НПК викладачів, аспірантів та студентів Сумського НАУ* (14-18 квітня 2025 р.). м. Суми, 2025. С. 29.
9. Клименко І.М., **Артеменко Д.В.** Вплив сучасних екологічних і воєнних факторів на рідкісні орхідні Сумської області (на прикладі *Dactylorhiza incarnata*). *Матеріали Всеукраїнської наукової конференції студентів та аспірантів, присвяченої Міжнародному дню студента* (17-21 листопада 2025 р.). м. Суми, 2025. С. 56.

Додаток Б

Акт впровадження результатів дисертаційного дослідження

ЗАТВЕРДЖУЮ

Проректор з науково-педагогічної та
навчальної роботи Сумського
національного аграрного університету
Маргарита ЛИШЕНКО
16 березня 2026 року



АКТ

Про впровадження результатів дисертаційного дослідження

Аспіранта кафедри екології та ботаніки

Сумського національного аграрного університету

Артеменка Дениса Вікторовича

На тему: «Стан і динаміка популяцій рідкісних видів рослин Деснянського
біосферного резервату»

Даним актом стверджується, що результати дисертаційного дослідження Артеменка Дениса Вікторовича «Стан і динаміка популяцій рідкісних видів рослин Деснянського біосферного резервату», яка представлена на здобуття ступеня доктора філософії зі спеціальності «Екологія», впроваджено у навчальну програму викладання дисциплін «Біологія», «Екологія біологічних систем», «Моніторинг навколишнього середовища», «Заповідна справа», «Природно-ресурсний потенціал України; стан, природоохоронні аспекти, екосистемні послуги».

Результати дисертаційної роботи Артеменка Д.В. щодо стану і динаміки популяцій рідкісних видів рослин Деснянського біосферного резервату використовуються викладачами кафедри екології та ботаніки Сумського НАУ для проведення наукових досліджень, підготовки і викладання лекцій і лабораторно-практичних занять при підготовці фахівців ОС «Бакалавр» та «Магістр» спеціальності «Екологія».

Розглянуто і схвалено на засіданні кафедри екології та ботаніки Сумського національного аграрного університету (протокол №10 від 12 березня 2026 року).

Завідувач кафедри екології та ботаніки
кандидат біологічних наук, доцент

Інна ЗУБЦОВА

Додаток В

Акт впровадження результатів дисертаційного дослідження



МІНІСТЕРСТВО ЕКОНОМІКИ,
ДОВКІЛЛЯ ТА СІЛЬСЬКОГО ГОСПОДАРСТВА УКРАЇНИ
НАЦІОНАЛЬНИЙ ПРИРОДНИЙ ПАРК «ДЕСНЯНСЬКО-СТАРОГУТСЬКИЙ»

Юридична адреса: вул. Новгород-Сіверська, 62, м. Середина-Буда, Шосткинський р-н,
Сумська обл., 41000, тел./факс: (05451)7-14-49.

Поштова адреса: вул. Депутатська, 6-А, м. Шостка, Сумська обл., 41100
nppdesstar@gmail.com, Код ЄДРПОУ 24006786

АКТ

про впровадження результатів наукових досліджень
аспіранта кафедри екології та ботаніки
Сумського національного аграрного університету
Артеменко Дениса Вікторовича
на тему: "Стан і динаміка популяцій рідкісних видів рослин
Деснянського біосферного резервату»

Засвідчуємо, що в рамках Договору №5231 від 24.10.2025 р. про співпрацю між Сумським національним аграрним університетом та національним природним парком «Деснянсько-Старогутський» проводився комплексний популяційний аналіз рідкісних видів рослин.

Дослідження виконувалися на території Деснянського біосферного резервату, зокрема в межах національного природного парку «Деснянсько-Старогутський», який є його складовою частиною. У межах зазначених територій здійснювалося вивчення структури, стану та динаміки популяцій рідкісних видів рослин.

Дослідження Артеменко Д.В. мають важливе наукове та практичне значення. Отримані результати дозволили сформувані узагальнені уявлення про сучасний стан популяцій рідкісних видів рослин, особливості їх функціонування та тенденції змін у межах природних екосистем біосферного резервату.

Зважаючи на актуальність і наукову значущість проведених досліджень, їх результати були використані у природоохоронній та науковій діяльності національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» та включені до «Літопису природи» за 2023, 2024 та 2025 роки.



Сергій КУБРАКОВ

Додаток Г

Додаток Г1

Середні показники морфопараметрів особин популяцій *D. incarnata* різних місцезростань Деснянського біосферного резервату

Популяція 1					
Морфопараметри	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	Min	Max	S	V
H, см	46,2 $\pm$ 2,69	26,4	87,1	14,9	32,4
Nl, шт	4,4 $\pm$ 0,17	3,0	6,0	1,0	21,8
Ll, см	17,3 $\pm$ 0,99	5,9	25,2	5,5	31,9
Sl, см	2,3 $\pm$ 0,12	1,4	3,6	0,7	29,5
aL, см ²	27,7 $\pm$ 2,35	7,8	53,6	13,1	47,3
A, см ²	128,1 $\pm$ 14,44	25,9	321,5	80,4	62,8
Lfl, см	8,7 $\pm$ 0,63	1,4	18,9	3,5	40,2
Nfl, шт	40,6 $\pm$ 2,93	17,0	82,0	16,3	40,1
RE, %	40,6 $\pm$ 3,84	15,1	96,3	21,4	52,7
Популяція 2					
H, см	45,6 $\pm$ 1,33	26,3	68,2	9,5	20,9
Nl, шт	4,5 $\pm$ 0,14	2,0	6,0	1,0	22,5
Ll, см	19,7 $\pm$ 0,51	13,0	27,1	3,6	18,4
Sl, см	2,3 $\pm$ 0,10	1,1	4,5	0,7	30,7
aL, см ²	31,7 $\pm$ 1,88	10,5	85,1	13,4	42,3
A, см ²	146,8 $\pm$ 11,51	21,2	510,3	82,2	56,0
Lfl, см	9,5 $\pm$ 0,53	1,4	22,1	3,8	39,7
Nfl, шт	41,5 $\pm$ 2,03	17,0	72,0	14,5	34,9
RE, %	32,8 $\pm$ 2,08	14,1	95,3	14,9	45,3
Популяція 3					
H, см	50,2 $\pm$ 3,61	34,2	64,4	11,4	22,7
Nl, шт	4,2 $\pm$ 0,25	3,0	6,0	0,8	18,8
Ll, см	19,3 $\pm$ 1,23	13,2	27,1	3,9	20,2
Sl, см	2,1 $\pm$ 0,22	1,5	3,6	0,7	33,6
aL, см ²	28,8 $\pm$ 3,98	14,8	50,4	12,6	43,7
A, см ²	125,5 $\pm$ 23,44	59,1	279,7	74,1	59,0
Lfl, см	11,5 $\pm$ 1,89	6,3	27,1	6,0	52,3
Nfl, шт	36,9 $\pm$ 3,08	24,0	54,0	9,7	26,4
RE, %	35,2 $\pm$ 4,09	12,2	57,1	12,9	36,8

Додаток Г2

Середні показники морфопараметрів особин популяцій *L. martagon* різних місцезростань Деснянського біосферного резервату

Популяція 1					
Морфопараметри	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	Min	Max	S	V
H, см	89,33±2,08	69,0	120,3	11,8	13,2
Nm, шт	2,0±0,07	1,0	3,0	0,4	22,0
Nl, шт	21,4±0,69	16	38	3,9	18,3
Ll, см	8,4±0,23	7,0	11,2	1,3	15,5
Sl, см	2,9±0,06	2,3	4,0	0,3	12,2
aL, см ²	17,1±0,70	12,0	26,7	4,0	23,0
A, см ²	371,6±24,94	238,9	1015,7	141,1	38,0
Lfl, см	13,1±0,59	7,9	24,1	3,3	25,5
Nfl, шт	4,2±0,28	2,0	9,0	1,6	37,6
RE, %	1,1±0,08	0,01	1,9	0,4	40,8
Популяція 2					
Морфопараметри	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	Min	Max	S	V
H, см	91,8±3,80	47,9	113,0	15,7	17,1
Nm, шт	2,9±0,17	2,0	4,0	0,7	24,2
Nl, шт	19,0±1,33	13,0	34,0	5,5	28,9
Ll, см	12,5±0,36	10,5	15,1	1,5	11,8
Sl, см	3,9±0,11	3,3	4,8	0,4	11,3
aL, см ²	34,0±1,69	23,9	46,3	6,9	20,6
A, см ²	648,5±63,57	358,1	1500,9	262,1	40,4
Lfl, см	10,2±1,27	1,0	21,2	5,3	51,7
Nfl, шт	5,8±0,55	2,0	11,0	2,3	38,9
RE, %	0,9±0,06	0,3	1,3	0,3	28,6

Додаток ГЗ

Середні показники морфопараметрів особин популяцій *P. patens* різних місцезростань Деснянського біосферного резервату

Популяція 1					
Морфопараметри	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	Min	Max	S	V
Nfl, шт	2,3±0,32	1,0	5,0	1,2	52,9
Lch, см	30,7±1,42	24,2	41,2	5,5	17,9
Ll, см	4,4±0,18	3,3	5,5	0,7	15,6
Sl, см	6,9±0,29	5,2	9,1	1,1	16,4
Nl, шт	24,4±3,30	7,0	45,0	12,8	52,4
A, см ²	228,9±34,31	53,1	487,2	132,9	58,1
RE, %	187,6±17,49	66,8	306,3	67,7	36,1
ФНП, шт.	223,8±30,57	95,9	479,5	118,4	52,9
ПНП, шт	379,6±51,85	162,7	813,4	200,8	52,8
Популяція 2					
Морфопараметри	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	Min	Max	S	V
Nfl, шт	1,3±0,25	1,0	2,0	0,5	40,0
Lch, см	27,6±2,45	20,3	30,4	4,9	17,7
Ll, см	2,7±0,25	2,1	3,1	0,5	18,3
Sl, см	5,5±0,51	4,1	6,4	1,0	18,6
Nl, шт	13,4±3,28	8,0	23,0	6,6	48,6
A, см ²	70,6±25,69	20,5	142,4	51,4	72,8
RE, %	392,4±134,66	228,5	794,8	269,3	68,6
ФНП, шт.	119,9±23,98	95,9	191,8	47,9	40,0
ПНП, шт	203,3±40,67	162,7	325,3	81,3	40,0
Популяція 3					
Морфопараметри	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	Min	Max	S	V
Nfl, шт	2,9±0,48	1,0	5,0	1,5	50,3
Lch, см	31,3±0,93	25,2	34,2	2,8	8,9
Ll, см	4,4±0,14	3,7	5,1	0,4	9,8
Sl, см	7,5±0,40	5,2	8,8	1,2	15,8
Nl, шт	26,0±3,48	11,0	39,0	10,4	40,1
A, см ²	260,5±35,98	154,0	437,9	107,9	41,4
RE, %	176,5±18,97	94,3	271,7	56,9	32,3
ФНП, шт.	277,0±46,45	95,9	479,5	139,3	50,3
ПНП, шт	469,9±78,78	162,7	813,4	236,4	50,3

Продовження додатку ГЗ

Популяція 4					
Морфопараметри	$\bar{X} \pm S_{\bar{X}}$	Min	Max	S	V
Nfl, шт	1,8±0,18	1,0	3,0	0,8	47,7
Lch, см	15,4±0,64	9,1	21,3	3,0	19,7
Ll, см	4,6±0,15	3,3	6,2	0,7	15,8
Sl, см	8,1±0,29	5,5	10,5	1,4	17,3
Nl, шт	18,0±1,8	6,0	37,0	8,7	48,1
A, см ²	213,9±26,56	71,5	620,6	127,4	59,6
RE, %	182,9±32,18	52,4	682,1	154,3	84,4
ФНП, шт.	171,0±17,01	95,9	287,7	81,6	47,7
ПНП, шт	290,0±28,85	162,7	488,0	138,3	47,7

Додаток Д

Кореляційні матриці для морфопараметрів досліджуваних видів

Додаток Д1

Кореляційні матриці на основі морфопараметрів *D. incarnata*

Популяція І

Correlations (Dactylorhiza_inc_P1)												
Marked correlations are significant at $p < ,05000$												
N=31 (Casewise deletion of missing data)												
Variable	Means	Std.Dev.	h, cm	LI, cm	SI, cm	Hfl	Nfr	NI	aL	A	RE	
h, cm	46,180€	14,9508€	1,00000€	-0,105551	0,232373	0,49242€	0,338807	0,30781€	-0,00726€	0,038667	0,055152	
LI, cm	17,2774	5,52284	-0,105551	1,00000€	0,152771	-0,061214	0,311151	0,294342	0,80035€	0,691021	-0,727211	
SI, cm	2,2581	0,66572	0,232373	0,152771	1,00000€	0,627052	0,709914	0,69340€	0,682357	0,729424	-0,284843	
Hfl	8,6839	3,49343	0,49242€	-0,061214	0,627052	1,00000€	0,634264	0,33610€	0,23270€	0,24023€	0,11438€	
Nfr	40,612€	16,2924€	0,338807	0,311151	0,709914	0,634264	1,00000€	0,50429€	0,62095€	0,62070€	-0,01745€	
NI	4,3548	0,9503€	0,30781€	0,294342	0,69340€	0,33610€	0,50429€	1,00000€	0,62265€	0,78360€	-0,554613	
aL	27,690€	13,09293	-0,00726€	0,80035€	0,682357	0,23270€	0,62095€	0,62265€	1,00000€	0,96119€	-0,694734	
A	128,0833	80,3954€	0,038667	0,691021	0,729424	0,24023€	0,62070€	0,78360€	0,96119€	1,00000€	-0,68296€	
RE	40,574€	21,3729€	0,055152	-0,727211	-0,284843	0,11438€	-0,01745€	-0,554613	-0,694734	-0,68296€	1,00000€	

Додаток Д1

Кореляційні матриці на основі морфопараметрів *D. incarnata*

Популяція 2

Correlations (Dactylorhiza_inc_P2)											
Marked correlations are significant at p < ,05000											
N=51 (Casewise deletion of missing data)											
Variable	Means	Std.Dev.	h, cm	LI, cm	SI, cm	Hfl	Nfr	NI	aL	A	RE
h, cm	45,6039	9,53146	1,00000	0,403357	0,620128	0,719963	0,624963	0,302351	0,634998	0,589981	-0,223192
LI, cm	19,6804	3,61597	0,403357	1,00000	0,284792	0,346711	0,252299	0,166258	0,672528	0,580512	-0,459940
SI, cm	2,2667	0,69561	0,620128	0,284792	1,00000	0,646854	0,640003	0,425412	0,886982	0,835627	-0,477031
Hfl	9,5255	3,78586	0,719963	0,346711	0,646854	1,00000	0,778015	0,360857	0,649983	0,669174	-0,047305
Nfr	41,5098	14,48223	0,624963	0,252299	0,640003	0,778015	1,00000	0,592103	0,572402	0,678691	0,015625
NI	4,4706	1,00703	0,302351	0,166258	0,425412	0,360857	0,592103	1,00000	0,378421	0,659050	-0,489937
aL	31,7178	13,42905	0,634998	0,672528	0,886982	0,649983	0,572402	0,378421	1,00000	0,923078	-0,559673
A	146,8146	82,21817	0,589981	0,580512	0,835627	0,669174	0,678691	0,659050	0,923078	1,00000	-0,560446
RE	32,8473	14,86394	-0,223192	-0,459940	-0,477031	-0,047305	0,015625	-0,489937	-0,559673	-0,560446	1,00000

Додаток Д1

Кореляційні матриці на основі морфопараметрів *D. incarnata*

Популяція 3

Correlations (Dactylorhiza_inc_P3)												
Marked correlations are significant at $p < ,05000$												
N=10 (Casewise deletion of missing data)												
Variable	Means	Std.Dev.	h, cm	LI, cm	SI, cm	Hfl	Nfr	NI	aL	A	RE	
h, cm	50,2100	11,42079	1,00000	0,848733	0,471174	0,556031	0,440040	0,086088	0,730336	0,549844	-0,563599	
LI, cm	19,2900	3,89828	0,848733	1,00000	0,336029	0,364347	0,681294	0,192231	0,702656	0,557215	-0,437304	
SI, cm	2,0900	0,70309	0,471174	0,336029	1,00000	0,278619	0,319643	0,605037	0,900396	0,911754	-0,795275	
Hfl	11,4800	6,00552	0,556031	0,364347	0,278619	1,00000	0,092329	-0,278176	0,347723	0,161648	-0,208025	
Nfr	36,9000	9,73482	0,440040	0,681294	0,319643	0,092329	1,00000	0,104181	0,567275	0,413748	0,016086	
NI	4,2000	0,78881	0,086088	0,192231	0,605037	-0,278176	0,104181	1,00000	0,512642	0,794786	-0,640657	
aL	28,8015	12,57900	0,730336	0,702656	0,900396	0,347723	0,567275	0,512642	1,00000	0,925838	-0,783455	
A	125,5443	74,11012	0,549844	0,557215	0,911754	0,161648	0,413748	0,794786	0,925838	1,00000	-0,839754	
RE	35,1611	12,93097	-0,563599	-0,437304	-0,795275	-0,208025	0,016086	-0,640657	-0,783455	-0,839754	1,00000	

Додаток Д2

Кореляційні матриці на основі морфопараметрів *L. martagon*

Популяція 1

Correlations (Lilium martagon_Боровичи_2023-2025)													
Marked correlations are significant at $p < ,05000$													
N=32 (Casewise deletion of missing data)													
Variable	Means	Std.Dev.	H	Nm	NI	Lfi	Nfi	LI	SI	AL	A	RE	
H	89,3312	11,7791	1,00000C	0,52911E	0,585014	0,72072E	0,627474	0,28192C	0,45020E	0,50576E	0,68080E	0,20959E	
Nm	2,0000	0,4399	0,52911E	1,00000C	0,46786E	0,470664	0,279372	-0,033861	0,37821E	0,17475E	0,410864	-0,080424	
NI	21,437E	3,9180	0,585014	0,46786E	1,00000C	0,611701	0,74438C	0,206982	0,11383E	0,231257	0,765577	0,032917	
Lfi	13,125C	3,3494	0,72072E	0,470664	0,611701	1,00000C	0,714023	0,42226E	0,41453E	0,50096E	0,72703E	0,08335E	
Nfi	4,1875	1,5748	0,627474	0,279372	0,74438C	0,714023	1,00000C	0,29345E	0,31258E	0,32769E	0,66375E	0,382884	
LI	8,3813	1,2992	0,28192C	-0,033861	0,206982	0,42226E	0,29345E	1,00000C	0,37406E	0,816491	0,653651	-0,247984	
SI	2,8625	0,3490	0,45020E	0,37821E	0,11383E	0,41453E	0,31258E	0,37406E	1,00000C	0,632881	0,49145E	-0,00282E	
AL	17,1717	3,9533	0,50576E	0,17475E	0,231257	0,50096E	0,32769E	0,816491	0,632881	1,00000C	0,78814C	-0,23416E	
A	371,626E	141,064E	0,68080E	0,410864	0,765577	0,72703E	0,66375E	0,653651	0,49145E	0,78814C	1,00000C	-0,137457	
RE	1,0809	0,4406	0,20959E	-0,080424	0,032917	0,08335E	0,382884	-0,247984	-0,00282E	-0,23416E	-0,137457	1,00000C	

Додаток Д2

Кореляційні матриці на основі морфопараметрів *L. martagon*

Популяція 2

Correlations (Lilium martagon_Уборок_2023-2025)													
Marked correlations are significant at $p < ,05000$													
N=17 (Casewise deletion of missing data)													
Variable	Means	Std.Dev.	H	Nm	NI	Lfi	Nfi	LI	SI	AL	A	RE	
H	91,7882	15,6690	1,00000	0,481404	0,334366	0,803826	0,407364	0,457936	0,254515	0,392756	0,479223	-0,074196	
Nm	2,8824	0,6966	0,481404	1,00000	0,539421	0,624196	0,499776	-0,047876	-0,152231	-0,129856	0,440626	0,169084	
NI	19,0000	5,4886	0,334366	0,539421	1,00000	0,282160	0,687144	0,016186	0,082117	0,047024	0,866926	-0,204396	
Lfi	10,1647	5,2505	0,803826	0,624196	0,282160	1,00000	0,332906	0,483557	0,246636	0,410216	0,491262	-0,146272	
Nfi	5,8235	2,2703	0,407364	0,499776	0,687144	0,332906	1,00000	0,374936	0,264937	0,341466	0,772564	0,422713	
LI	12,5056	1,4771	0,457936	-0,047876	0,016186	0,483557	0,374936	1,00000	0,559496	0,890571	0,457144	-0,030447	
SI	3,9235	0,4437	0,254515	-0,152231	0,082117	0,246636	0,264937	0,559496	1,00000	0,872770	0,472256	-0,293807	
AL	34,0353	6,9983	0,392756	-0,129856	0,047024	0,410216	0,341466	0,890571	0,872770	1,00000	0,521246	-0,203182	
A	648,5176	262,0990	0,479223	0,440626	0,866926	0,491262	0,772564	0,457144	0,472256	0,521246	1,00000	-0,230064	
RE	0,9210	0,2635	-0,074196	0,169084	-0,204396	-0,146272	0,422713	-0,030447	-0,293807	-0,203182	-0,230064	1,00000	

Додаток ДЗ

Кореляційні матриці на основі морфопараметрів *P. Patens*

Популяція 1

Correlations (Pulsatilla patens_P1_2025)												
Marked correlations are significant at $p < .05000$												
N=15 (Casewise deletion of missing data)												
Variable	Means	Std.Dev.	Nfi	Lch	LI	SI	NI	A	RE	ФНП	ПНП	
Nfi	2,3333	1,2344	1,000000	0,343542	-0,115444	-0,116028	0,814804	0,668018	0,060449	1,000000	1,000000	
Lch	30,7067	5,5021	0,343542	1,000000	0,451817	0,146916	-0,051835	0,067470	0,172884	0,343542	0,343542	
LI	4,3933	0,6850	-0,115444	0,451817	1,000000	0,792138	-0,162821	0,314109	-0,622037	-0,115444	-0,115444	
SI	6,8733	1,1304	-0,116028	0,146916	0,792138	1,000000	-0,129711	0,377796	-0,614528	-0,116028	-0,116028	
NI	24,4000	12,7828	0,814804	-0,051835	-0,162821	-0,129711	1,000000	0,833085	-0,314430	0,814804	0,814804	
A	228,8516	132,8801	0,668018	0,067470	0,314109	0,377796	0,833085	1,000000	-0,592408	0,668018	0,668018	
RE	187,5965	67,7192	0,060449	0,172884	-0,622037	-0,614528	-0,314430	-0,592408	1,000000	0,060449	0,060449	
ФНП	223,7667	118,3815	1,000000	0,343542	-0,115444	-0,116028	0,814804	0,668018	0,060449	1,000000	1,000000	
ПНП	379,5633	200,8042	1,000000	0,343542	-0,115444	-0,116028	0,814804	0,668018	0,060449	1,000000	1,000000	

Додаток ДЗ

Кореляційні матриці на основі морфопараметрів *P. Patens*

Популяція 2

Correlations (Pulsatilla patens_P2_2025)												
Marked correlations are significant at $p < ,05000$												
N=4 (Casewise deletion of missing data)												
Variable	Means	Std.Dev.	Nfi	Lch	LI	SI	NI	A	RE	ФНП	ПНП	
Nfi	1,2500	0,5000	1,000000	0,337303	0,500835	0,586472	0,965824	0,931654	-0,405715	1,000000	1,000000	
Lch	27,6250	4,8917	0,337303	1,000000	0,957971	0,895845	0,565820	0,649615	-0,992166	0,337303	0,337303	
LI	2,7250	0,4992	0,500835	0,957971	1,000000	0,985613	0,687390	0,780634	-0,986217	0,500835	0,500835	
SI	5,5000	1,0231	0,586472	0,895845	0,985613	1,000000	0,740332	0,833837	-0,944071	0,586472	0,586472	
NI	13,5000	6,5574	0,965824	0,565820	0,687390	0,740332	1,000000	0,987328	-0,618891	0,965824	0,965824	
A	70,5635	51,3841	0,931654	0,649615	0,780634	0,833837	0,987328	1,000000	-0,708773	0,931654	0,931654	
RE	392,4145	269,3195	-0,405715	-0,992166	-0,986217	-0,944071	-0,618891	-0,708773	1,000000	-0,405715	-0,405715	
ФНП	119,8750	47,9500	1,000000	0,337303	0,500835	0,586472	0,965824	0,931654	-0,405715	1,000000	1,000000	
ПНП	203,3375	81,3350	1,000000	0,337303	0,500835	0,586472	0,965824	0,931654	-0,405715	1,000000	1,000000	

Додаток ДЗ

Кореляційні матриці на основі морфопараметрів *P. Patens*

Популяція 3

Correlations (Pulsatilla patens_P3_2025)												
Marked correlations are significant at $p < ,05000$												
N=9 (Casewise deletion of missing data)												
Variable	Means	Std.Dev.	Nfi	Lch	LI	SI	NI	A	RE	ФНП	ПНП	
Nfi	2,8889	1,4530	1,00000	-0,08588	-0,457817	-0,30024	0,98996	0,85032	0,65988	1,00000	1,00000	
Lch	31,3111	2,7935	-0,08588	1,00000	-0,19771	-0,19069	-0,056211	-0,21158	0,086731	-0,08588	-0,08588	
LI	4,3889	0,4343	-0,457817	-0,19771	1,00000	0,75767	-0,50232	-0,02755	-0,840507	-0,457817	-0,457817	
SI	7,5444	1,1907	-0,30024	-0,19069	0,75767	1,00000	-0,38958	0,194701	-0,88138	-0,30024	-0,30024	
NI	26,0000	10,4283	0,98996	-0,056211	-0,50232	-0,38958	1,00000	0,813423	0,704951	0,98996	0,98996	
A	260,4690	107,9550	0,85032	-0,21158	-0,02755	0,194701	0,813423	1,00000	0,18736	0,85032	0,85032	
RE	176,489	56,9222	0,65988	0,086731	-0,840507	-0,88138	0,704951	0,18736	1,00000	0,65988	0,65988	
ФНП	277,0444	139,339	1,00000	-0,08588	-0,457817	-0,30024	0,98996	0,85032	0,65988	1,00000	1,00000	
ПНП	469,935	236,354	1,00000	-0,08588	-0,457817	-0,30024	0,98996	0,85032	0,65988	1,00000	1,00000	

Додаток Д3
Кореляційні матриці на основі морфопараметрів *P. Patens*
Популяція 4

Correlations (Pulsatilla patens_P4_2025)												
Marked correlations are significant at $p < ,05000$												
N=23 (Casewise deletion of missing data)												
Variable	Means	Std.Dev.	Nfi	Lch	LI	SI	NI	A	RE	ФНП	ПНП	
Nfi	1,7826	0,8505	1,00000C	-0,38744E	0,173891	0,280967	-0,01713E	0,13779C	0,582164	1,00000C	1,00000C	
Lch	15,443E	3,0461	-0,38744E	1,00000C	-0,163867	-0,334237	0,27812E	0,13138E	-0,260254	-0,38744E	-0,38744E	
LI	4,6130	0,7270	0,173891	-0,163867	1,00000C	0,905247	-0,09591E	0,486484	-0,16322E	0,173891	0,173891	
SI	8,1435	1,4109	0,280967	-0,334237	0,905247	1,00000C	-0,093707	0,480117	-0,073354	0,280967	0,280967	
NI	18,043E	8,6785	-0,01713E	0,27812E	-0,09591E	-0,093707	1,00000C	0,782084	-0,58820C	-0,01713E	-0,01713E	
A	213,869E	127,396C	0,13779C	0,13138E	0,486484	0,480117	0,782084	1,00000C	-0,53823E	0,13779C	0,13779C	
RE	182,9194	154,345E	0,582164	-0,260254	-0,16322E	-0,073354	-0,58820C	-0,53823E	1,00000C	0,582164	0,582164	
ФНП	170,9522	81,561E	1,00000C	-0,38744E	0,173891	0,280967	-0,01713E	0,13779C	0,582164	1,00000C	1,00000C	
ПНП	289,977C	138,348C	1,00000C	-0,38744E	0,173891	0,280967	-0,01713E	0,13779C	0,582164	1,00000C	1,00000C	