

УДК 581.542.502(477:292.452)

САМОВІДНОВЛЕННЯ ПОПУЛЯЦІЙ РІДКІСНИХ ВИДІВ РОДУ *CAREX* L. (CYPERACEAE) В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ

Данилик І.М., Сосновська С.В., Середницька С.Л.

Самовідновлення популяцій рідкісних видів роду Carex L. (Cyperaceae) в Українських Карпатах. – І.М. Данилик, С.В. Сосновська, С.Л. Середницька. – Проведено дослідження властивостей популяції низки рідкісних видів роду Carex L. в Українських Карпатах (C. bicolor All., C. dioica L., C. davalliana Smith, C. pauciflora Lightf., C. rupestris All. i C. fuliginosa Schkuhr), якими забезпечується їхнє самовідновлення за різних умов існування. Встановлено, що за відсутності антропогенного пресу та сприятливої еколого-ценотичної ситуації популяції досліджених видів здатні повною мірою реалізувати свій життєвий потенціал, що проявляється в ефективному розмноженні, стабільності їх статевої, вікової, просторової структури тощо, збалансованому співвідношенні процесів омолодження й старіння. Під впливом різноманітних збурювальних чинників (природні, антропогенні), задіюються механізми пов'язані зі зміною низки інтегральних і диференційних популяційних параметрів: морфометричних показників особин, їх просторового та статевого розподілу, онтогенетичних тактик і життєвих стратегій, що спрямовані на збереження й збагачення генофонду популяцій та їх ефективне відтворення в наступних поколіннях.

Ключові слова: популяції, самовідновлення, рідкісні види, *Carex* L., *Cyperaceae*, Карпати.

Адреса: Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів, e-mail: idm777@lviv.farlep.net

Populations Self-Renewal Of Rare Carex L. (Cyperaceae) Species In The Ukrainian Carpathians. — I. Danylyk, S. Sosnovska, S. Serednytska. — Populations self-renewal of rare Carex L. (Cyperaceae) species in the Ukrainian Carpathians. — I. Danylyk, S. Sosnovska, S. Serednytska. — A study of the populations peculiarities of a number of rare Carex L. species in the Ukrainian Carpathians (C. bicolor All., C. dioica L., C. davalliana Smith, C. pauciflora Lightf., C. rupestris All. i C. fuliginosa Schkuhr), providing their self-renewal under different growth conditions was conducted. It was established that in the absence of anthropogenic pressure and under the favorable ecological and coenotical conditions, populations of the studied species were able to fully realize their life potential, resulting in the effective reproduction, the stability of their sexual, age and spatial structure, as well as at the balanced ratio of rejuvenation and aging processes. Under the influence of various perturbation factors (natural, anthropogenic ones), different mechanisms are involved associated with changes in a number of integral and differential population parameters such as morphometric parameters of individuals, their spatial and sexual distribution, as well as ontogenetic tactics and life strategies which are finally aimed at the preservation and enrichment of the gene pool of populations and their effective reproduction in the future.

Key words: populations, self-renewal, rare species, *Carex* L., *Cyperaceae*, Carpathians.

Address: Institute of Ecology of the Carpathians of NAS of Ukraine, 4, Kozelnytska Str. Lviv, 79026, Ukraine, e-mail: idm777@lviv.farlep.net

Вступ

Довготривале існування популяцій у конкретних умовах існування забезпечується механізмами самовідновлення, тобто комплексом процесів, що лежать в основі стійкості та стабільності будь-якого рівня організації живого (Голубець, Царик, 1992). Встановлення цих механізмів є однією з найважливіших проблем сьогодення та підґрунтям для ефективного прогнозу їхнього майбутнього в часі (Царик, 2010). Особливо актуальним це питання є для рідкісних і зникаючих видів, як маркерів трансформації екосистем, а також як основа для впровадження ефективних і невідкладних заходів щодо їхньої охорони та збереження (Царик, 2008).

У флорі Українських Карпат одним з найчисельніших є рід *Carex* L. (*Cyperaceae*), який представлений 75 видами, що становить близько 80% від

загальної кількості видового складу цієї таксономічної групи у флорі України (Данилик, 2012). Важливо, що близько третини видів цього роду охороняються на загальнодержавному рівні як рідкісні та зникаючі види нашої країни (Червона книга України, 2009). Причини їх раритетності в дослідженому регіоні є різноманітними і навіть видоспецифічними. Тому обґрунтування системи заходів щодо їх збереження неодмінно потребує проведення комплексних досліджень на популяційному рівні, адже, популяція є не лише елементом екосистеми, але й одиницею експлуатації та охорони (Грант, 1984; Яблоков, 1987).

Матеріали та методика

Дослідження проводилися протягом 2000-2014 рр. на території Українських Карпат у межах Івано-

Франківської та Закарпатської областей. Об'єктами дослідження були популяції рідкісних видів роду *Carex*, включених до Червоної книги України (2009): *Carex bicolor* All. (Чорногора: г. Пожижевська 1650 м н.р.м., г. Пожижевська 1380 м н.р.м., між г. Гомул і Шпиці 1740 м н.р.м.), *C. davalliana* Smith (Чорногора ур. Примаратик 1350 м н.р.м.; Горгани ур. Гереджівка 650 м н.р.м.), *C. dioica* L. (Свидовець г. Стіг 1500 м н.р.м.), *C. fuliginosa* Schkuhr (Чорногора: г. Шпиці 1750 м н.р.м., г. Великий Козел 1700 м н.р.м.), *C. pauciflora* Lightf. (Чорногора: ур. Цибульник 1380 м н.р.м.; Свидовець: ур. Драгобрат 1400 м н.р.м.) і *C. rupestris* All. (Чорногора: г. Петрос 1750 м н.р.м., г. Шпиці 1750 м н.р.м., г. Великий Козел 1700 м н.р.м.). Обрані види представлені в Українських Карпатах ізольованими, здебільшого малочисельними популяціями, які перебувають під впливом природних змін і антропогенних навантажень, різняться ознаками, зв'язками та структурно-функціональними особливостями (табл. 1).

Встановлення параметрів популяцій досліджених видів проводили за взаємодоповнюючими методами, спрямованими на вивчення їхньої структури на індивідуальному та груповому рівнях (Дідух, 1998; Внутрішньопопуляційна..., 2004; Falińska, 1998; Yu et al., 2008; Junhui, Hongwei, Hui, 2011 та ін.). З огляду на природоохоронний статус видів використовували також неущкоджуючі методи; більшість вимірів здійснювали безпосередньо в польових умовах (Злобин, Скляр, Клименко, 2013). Обліковими одиницями під час проведення досліджень були як морфологічно цілісні особини, так і окремі парціальні пагони, як достатньо автономні центри впливу на середовище й елементарні джерела фітогенного поля (Смирнова, 1976). Насінневу продуктивність і врожай насіння визначали за модифікованою І.В. Вайнагієм (1974) методикою. Для оцінки динаміки самопідтримання популяцій використано індекси відновлення (співвідношення кількості прегенеративних рослин до кількості генеративних) та заміщення (співвідношення кількості прегенеративних рослин до кількості дорослих рослин) (Жукова, 1987; Царик та ін., 2004). Отримані дані опрацьовані методами варіаційної статистики (Лапач, Чубенко, Бабич, 2001).

Результати та обговорення

Встановлено, що процеси самовідновлення популяцій осок забезпечуються різноманітними механізмами, якими володіє популяційний рівень організації рослин. До них зараховуємо: поліваріантність онтогенезу особин, вікову, статеву, просторову структури, насінневу продуктивність, урожай насіння, проростання насіння, чисельність і щільність особин у популяції, їхню життєвість, стратегію. Усім цим параметрам властивий комплексний взаємовплив, що має загалом інтегральний харак-

тер дії для забезпечення самовідновлення популяції в конкретних умовах середовища існування, тобто для відтворення в наступних поколіннях її структурних елементів і функціональних зв'язків між ними (Царик, 2010).

У самовідновленні популяцій осок в умовах високої різноманітності способів землекористування у високогір'ї Українських Карпат важливу роль посідає поліваріантність онтогенезу, яка проявляється у різній тривалості проходження особинами окремих вікових станів і часі повного завершення життєвого циклу. Досліджені види характеризуються досить тривалим (до 50 років) повним онтогенезом. У залежності від рівня антропогенного навантаження, комплексу дії кліматичних, едафічних, ценотичних факторів тощо спостерігаємо різноманітні додаткові варіанти, що супроводжуються відхиленням від загальної схеми онтогенезу – поступового проходження особинами виду всіх вікових станів. З цим пов'язані зміни у віковій структурі популяцій досліджених видів. Зокрема, у ізольованих і континуальних популяціях осок в умовах заповідання переважає правосторонній віковий спектр з максимумом на генеративних особинах, активізується їх насінневе поновлення, а онтогенез особин стає повночленим і тривалим. В умовах помірного випасу худоби та рекреаційного навантаження (витоптування) відбувається зміщення співвідношення вікових станів – збільшується кількість прегенеративних особин, а домінуючим типом самопідтримання популяцій стає вегетативне розмноження.

Встановлено, що у популяції, які піддаються інтенсивному антропогенному впливові (випас, витоптування тощо), тривалість онтогенезу скорочується, а популяційні вікові спектри мають лабільний характер. У цьому випадку активно проходять процеси партикуляції особин. У віргінільній та генеративній фазах онтогенезу вони супроводжуються ефективним вегетативним омолодженням популяції; у випадку субсенільної партикуляції формуються партикули дещо нижчої життєвості, проте забезпечується подальший розвиток клонів та проходження повного онтогенезу у достатньо порушених місцезростаннях. Подібна тенденція спостерігається також для більшості популяцій стенотопних видів, які не зазнають значної антропопресії, проте відзначаються низькою конкурентоспроможністю та існують в умовах не цілком сприятливого еколого-ценотичного режиму (*C. pauciflora*, *C. rupestris*). Для популяцій *C. davalliana*, які перебувають під впливом антропогенного навантаження: Чорногора (сінокіс), Горгани (випасання) характерний пришвидшений темп сезонної вегетації, що дозволяє популяції сформувати життєздатне насіння до початку скошування чи випасання і тим самим забезпечити її ефективне самовідновлення. Одним з варіантів онтогенетичних тактик, яким забезпечується самовідновлення популяцій більш конкурентоспромо-

жних видів – це збільшення тривалості онтогенетичних періодів, що особливо характерно для особин ранніх вікових станів.

Враховуючи, що однією з головних ознак самовідновлення популяцій є репродуктивна здатність особин, було проведено аналіз ступеня вегетативного і генеративного розмноження в залежності від життєвої форми виду. За результатами досліджень встановлено переважання вегетативного розмноження у довгокореневищних видів осок (*Carex rupestris*, *C. pauciflora*, *C. dioica*) та генеративного у представників з дерниною життєвою формою (*C. davalliana*, *C. fuliginosa*). Незважаючи на виявлену закономірність, слід зазначити, що біоморфологічні властивості видів все ж не є визначальними. Ефективність того чи іншого типу поновлення значною мірою залежить від еколого-ценотичних умов існування та ступеня антропогенного навантаження тощо. Зокрема, під впливом витоптування і викошування у популяціях більшості досліджених видів осок зростає кількість вегетативних пагонів, інтенсивно проходить партикуляція особин і підвищується ефективність вегетативного розмноження. Подібне явище спостерігаємо у популяціях петрофільних видів (*Carex rupestris*, *C. fuliginosa*), які приурочені до існування в екстремальних умовах високогір'я. У цьому випадку вегетативне розмноження є одним з найефективніших механізмів відтворення і збільшення чисельності їхніх популяцій, адже у меншій мірі залежить від зовнішніх факторів середовища, а дочірнє потомство відзначається більшою стійкістю і конкурентною здатністю завдяки зв'язку з материнською особиною. На характер розмноження впливають також характер субстрату, мікрорельєф оселища тощо. Так, довжина кореневищ особин популяції *C. rupestris*, що ростуть на щербенистому ґрунті (г. Великий Козел) є значно більшою, ніж на вирівняних полицях скель (г. Шпиці), що сприяє кращому закріпленню особин на рухомому субстраті і розростанню клонів. Відомі випадки також формування відносно довгих кореневищ (до 2-3 см) у дернинних болотних видів осок, які ростуть на ділянках з чітко вираженими оліготрофними умовами існування, що розглядаємо як прояв їх адаптивних потенцій і забезпечення більш ефективного використання ресурсів в умовах збідненого мінерального живлення (Алексеев, 1996; Егорова, 1999).

Заповідний режим і відсутність прямого антропогенного пресу, типові для виду еколого-ценотичні умови сприяють інтенсифікації насінневого поновлення популяцій досліджених видів, що проявляється у збільшенні коефіцієнту генерування, кращому проростанню насіння, формуванню і виживанню проростків. Проте найбільш досконалим механізмом самовідновлення відзначаються популяції, для яких характерний комбінований тип розмноження, тобто ефективне поєднання вегетативного і генеративного розмноження. За рахунок

останнього відбувається збагачення генофонду популяції, тоді як вегетативне розмноження забезпечує утримання території.

Важливою диференційною ознакою популяцій на індивідуальному рівні, яка відіграє важливу роль у їхньому самовідновленні, є насіннева продуктивність. Вона залежить як від статеві структури популяцій, так і від умов середовища, якими визначаються тривалість вегетаційного періоду, ритміка цвітіння, ефективність запилення тощо. Нами не виявлено істотних відмінностей у показниках насінневої продуктивності (кількості насінин на 1 генеративній пагін) у особин популяцій *C. pauciflora*: ур. Цибульник – $2,6 \pm 0,1$, ур. Драгобрат – $1,8 \pm 0,1$ та *C. rupestris* – г. Петрос – $6,8 \pm 0,7$, г. Шпиці – $6,3 \pm 0,4$, г. Великий Козел – $4,5 \pm 0,2$. Проте така закономірність більшою мірою пов'язана з морфологічними особливостями видів – вони належать до групи одноколоскових осок. У досліджених популяціях решти видів ця різниця інколи дуже значна і коливається в залежності від умов існування, наприклад, для *C. bicolor*: г. Пожижевська (1750) – $57,1 \pm 2,3$, г. Пожижевська (1380) – $23,0 \pm 1,4$; для *C. fuliginosa*: г. Шпиці – $48,7 \pm 2,1$, г. Великий Козел – $37,4 \pm 1,9$.

Враховуючи особливості об'єктів дослідження, просторового розміщення особин у популяціях і ступеня антропогенного впливу, важливе значення для самовідновлення популяцій має також показник урожайності насіння. Так, на більш-менш пологих ділянках г. Петрос урожай насіння в *C. rupestris* вищий за відповідний показник на г. Великий Козел. Заповідні умови ур. Цибульник сприяють більшому урожаю насіння в *C. pauciflora* у порівнянні з умовами інтенсивного випасу в ур. Драгобрат, де спостерігається менша кількість генеративних пагонів на одиницю площі.

Важливим показником самовідновлення популяцій також є проростання насіння. У лабораторних умовах встановлено схожість насіння таких видів як *C. davalliana* (36%) і *C. fuliginosa* (8%), в інших видів проростання не виявлено. Це – не так відчутно для самопідтримання чисельності особин популяцій довгокореневищних видів, зате для дернинної *C. bicolor* має важливе значення, адже вегетативне поновлення в неї проходить дуже повільно, або майже відсутнє.

З характером поновлення корелює тип просторового розміщення особин у популяції (Злобин, 2009). За переважання у видів вегетативного розмноження (*Carex rupestris*, *C. pauciflora*, *C. dioica*) досить часто спостерігається груповий характер розташування особин і формування більш чи менш компактних клонів, величина яких залежить від особливостей екоотопу, вегетативної рухливості, а також конкурентоспроможності виду (Ізмест'єва, Данилик, 2013). Зокрема, обмеженість сприятливого для заселення простору спричинює формування окремих популяційних локусів *C. rupestris* (г. Шпиці, г. Великий Козел), що займають лише

незначні площі (до 5 м²) на полицях, утворених скельними виступами. Складаються вони з фрагментів – поодиноких куртин, частково ізольованих між собою невеликими віддалами, що формують клони чисельністю по кілька десятків вегетативних пагонів (табл. 2). Геоботанічні описи окремих локусів, у складі яких зареєстровано лише 13-15 супутніх видів рослин свідчать про те, що конкурентна спроможність *C. rupestris* проявляється на обмеженій площі (Ізмест'єва, Данилик, 2011). Таким чином зростання щільності особин за рахунок вегетативного розмноження підвищує ефективність використання ресурсів необхідних для успішного самовідновлення популяції цього стенотного виду.

Ефективною клональною організацією відзначається також популяція *C. pauciflora* в ур. Цибульник, основні параметри, якої наведені у таблиці 2. Вид характеризується вузькою еколого-

ценотичною амплітудою: є субгеліофітом, що росте лише в умовах надмірного зволоження на болотах з добре вираженим сфагновим покривом (Новиков, Абрамова, 1980; Сосновська, Данилик, 2013). Особливістю просторової структури дослідженої популяції є її природне розділення на окремі локуси, проте враховуючи анемофільний характер виду зв'язок між ними через запилення зберігається. Груповий характер розподілу особин спричинений вегетативним розмноженням і векторним розподілом уздовж градієнту умов середовища. У результаті відбувається скупчення особин (перекривання клонів) у сприятливих умовах та їх розрідження в несприятливих (у місцях дещо більшого затінення, меншого обводнення тощо), що значною мірою підвищує життєздатність популяції, дозволяє ефективніше протистояти стохастичним змінам середовища.

Таблиця 1. Популяційна характеристика видів роду *Carex* L. в Українських Карпатах

Вид	Популяційні показники				
	Місцезнаходження	Площа, м ²	Щільність (особин або пагонів на 1 м ²)	Чисельність (особин або пагонів), шт.	Розміщення особин
<i>Carex davalliana</i>	ур. Примаратик	500	9,7 ± 0,7 (ос.)	4850	Компактне
	ур. Гереджівка	3000	11,6 ± 0,9 (ос.)	34800	Дифузне
<i>Carex dioica</i>	г. Стіг	1000	80,3 ± 8,4 (паг.)	80300	Групове
<i>Carex pauciflora</i>	ур. Цибульник	5000	291,1 ± 4,2 (паг.)	1455500	Групове
	ур. Драгобрат	10000	156,9 ± 2,5 (паг.)	1569000	Компактне
<i>Carex bicolor</i>	г. Пожижевська (1380 м)	5,5	6,5 ± 0,3 (ос.)	36	Компактне
	г. Пожижевська (1650 м)	15	3,2 ± 0,1 (ос.)	48	Компактне
	гг. Шпиці і Гомул	10	9,4 ± 0,5 (ос.)	95	Дифузне
<i>Carex fuliginosa</i>	г. Шпиці	1000	1,4 ± 0,1 (ос.)	1400	Компактне
	г. В. Козел	370	1,6 ± 0,1 (ос.)	592	Компактне
<i>Carex rupestris</i>	г. П'єтрос	30	46,5 ± 2,8 (ос.)	1395	Дифузне
	г. В. Козел	120	18,2 ± 1,5 (ос.)	2184	Групове
	г. Шпиці	1000	24,7 ± 1,9 (ос.)	24700	Групове

Таблиця 2. Популяційні параметри деяких рідкісних видів роду *Carex* L. в Українських Карпатах

Місцезнаходження оселища	Щільність вегетативних пагонів /м ² , М±m	Щільність генеративних пагонів/м ² , М±m	Щільність постгенеративних пагонів /м ² , М±m	Індекс відновлення, %	Індекс заміщення, %	Кількість насінин на 1 генеративний пагін, М±m	Урожай насіння на 1 м ² , М±m
<i>Carex rupestris</i>							
Г. Шпиці	49,5±2,2	12,5±0,5	19,5±1,1	396	155	6,3±0,4	78,9±3,6
Г. В. Козел	280,3±13,3	2,0±0,1	31,7±1,4	14015	832	4,5±0,2	9,0±0,4
<i>Carex pauciflora</i>							
Ур. Цибульник	171,2±8,3	97,6±3,7	22,3±1,1	175	143	2,6±0,1	253,8±10,3
Ур. Драгобрат	66,7±2,4	48,5±1,5	41,7±1,9	138	74	1,8±0,1	87,3±3,4
<i>Carex dioica</i>							
Г. Стіг	368,8±16,2	97,2±2,7	214,3±9,0	379	118	-	-

Дещо відмінний тип просторового розподілу виявлений у популяції *C. pauciflora* в ур. Драгобрат. Оселище приурочене до відкритої ділянки оліготрофного болота з незначним ступенем обводнення. Популяція знаходиться в умовах інтенсивного випасу, за якого її щільність не перевищує 48,5 ген. паг./м². Порівняно низькі показники індексів відновлення та заміщення свідчать про недостатньо ефективне насіннєве й вегетативне поновлення особин. Негативний вплив випасу худоби проявляється у активізації процесів партикуляції клонів під впливом механічного пошкодження кореневищ, що супроводжується поодиноким розташуванням генеративних і вегетативних пагонів та формуванням окремих компактних скупчень, що досягають площі 0,07-0,45 м². Ступінь їхньої віддаленості є незначним – 0,4-1,5 м, що обумовлено локалізацією особин у центральній частині популяційного поля, де пасквальний прес є менший, ніж на периферії. Такий тип просторового розміщення особин у популяції визначаємо як компактний і розглядаємо його як один з механізмів, завдяки якому забезпечується стійкість і стабільність популяції, що піддається негативному впливу як природних, так і антропогенних чинників.

Випадковий розподіл особин притаманний здебільшого видам, у яких переважає насіннєве розмноження (*C. davalliana*). На характер розміщення як генеративних, так і прегенеративних особин у межах популяційного поля впливає мозаїчність середовища існування, ефективність поширення насінних зачатків на різну відстань. У досліджених популяціях відзначено концентрацію особин молодих вікових груп у своєрідних мікролокусах, де еколого-ценотичні умови більш сприятливі для проростання насіння й виживання проростків. Такий тип розміщення відіграє важливу роль у зменшенні вразливості популяцій та підвищує ефективність їх самовідновлення. Нами також виявлено певні зміни у просторовій структурі популяцій гідрофільних видів у результаті порушення гідрологічного режиму. Зокрема, у популяції *C. davalliana* в ур. Гереджівка під впливом проведених меліоративних робіт дифузне розміщення особин змінюється на компактне (групове) у периферійній частині, що збільшує ефективність використання ресурсів за цих умов.

Дослідження процесів самовідновлення популяцій рослин неминує ставить питання про механізми формування і стабілізації не тільки вікової, просторової, але і статеві структури популяцій. Як відомо розподіл особин за статтю має дві групи ознак – структурні та функціональні. Структурні стосуються особливостей будови генеративних структур, функціональні – пов'язані з процесами насіннєвого відтворення. Відповідно, різні статеві типи особин у популяціях та особливості їхнього функціонування зумовлюють і різну репродуктивну здатність (Дмитрах, 2008). Більш детальне дослідження вимагають різностатеві популяції, до складу яких входять особини з різною статевою ознакою. Досить частими для них є випадки відхилення від нормальної статевої структури як під впливом антропогенних, так і природних чинників.

Такі відхилення проявляються у нерівномірності розподілу чоловічих і жіночих особин в популяції або локальній концентрації окремих статевих форм виду. Таким чином можна припустити, що це призводить до утворення одностатевих популяцій. Визначення шляхів їхнього функціонування та причин зміни статевої структури мають особливе значення для встановлення механізмів самовідновлення популяцій.

Унікальну популяцію довгокореневищного виду – *C. dioica* виявлено у високогір'ї масиву Свидовець. Вона представлена лише чоловічими особинами, а самопідтримання цієї популяції забезпечується вегетативним способом розмноження (Данилик, Борсукевич, Сосновська, 2014) (табл. 2). Таке явище в природі хоча й не поодиноке, проте не часто трапляється й характерне для популяцій у стресових умовах існування. Зокрема досліджені нами популяції цього виду на території Волинського Полісся, які перебувають в умовах заповідного режиму, характеризуються стабільним співвідношенням чоловічих і жіночих особин, за якого перевагу мають усе ж останні (Ізвест'єва та ін., 2011). Подібні закономірності були виявлені й під час вивчення статевої структури популяцій *C. davalliana*. Так, досліджені популяції цього дернинного виду в ур. Гереджівка (сmt. Ясіня Закарпатської області) відзначаються переважанням у популяції чоловічих особин у співвідношенні відповідно 59% до 41%. Зменшення частки жіночих особин у популяції ймовірно пов'язане з дренаванням заболоченої ділянки й осушенням території. У той же час, цілком протилежне співвідношення за статтю було зафіксоване в популяції цього виду в ур. Примаратик (Чорногора) – 57% жіночих і 43% чоловічих особин, де гідрологічний режим є більш стабільний, а еколого-ценотичні умови значно сприятливіші (рис. 1).

Загалом можна стверджувати, що в популяціях дводомних видів роду *Carex* має місце багаторівнева регуляція статевої структури, завдяки якій забезпечуються процеси їхнього самовідновлення та самопідтримання. Особливо це проявляється в умовах стресу під впливом збільшення антропогенного навантаження на популяцію, або при розширенні ареалу виду коли внаслідок погіршення екологічних умов статеве розмноження все більше поступається іншим способам відтворення, наприклад вегетативному, як більш оптимальному в екстремальних умовах, що дозволяє мобілізувати життєві ресурси й обмежити витрати на насіннєве відтворення. Це, у свою чергу, супроводжується зміною співвідношення чоловічої та жіночої статей у структурі популяцій, що за критичних умов може привести навіть до випадіння однієї з них і формування генетично ізольованої одностатевої популяції, як у випадку з *C. dioica*. Ефективне самопідтримання цієї популяції відбувається завдяки тому, що адаптивність чоловічих особин цього виду за вже згадуваними вище ознаками, у тому числі й за вегетативною рухливістю, значно перевищує адаптивність жіночих, що й дозволяє їм успішно просуватись уверх по висотному профілю та освоювати недоступні для жіночих особин місцезнаходження у високогір'ї Карпат. Проте

про цілковиту відсутність тут самовідновлення стверджувати важко, оскільки в *C. dioica* відомі випадки формування жіночих і чоловічих колосків на одній особині або двостатевих колосків (Arwidsson, 1928; Алексеев, 1996). Тому можна припустити, що для збереження мобілізаційного резерву мінливості в такого типу популяціях, прихованого в гетерозиготному стані, достатньо навіть поодиноких успішних випадків епізодичного статевого розмноження (Гершензон, 1941).

Що стосується однодомних видів осок, то специфіка їх статевої структури в значній мірі визначається як умовами існування, так і морфобіологічними особливостями видів. Зокрема дослідження співвідношення чоловічих і жіночих квіток у андрогінних суцвіттях одноколоскових осок (*C. pauciflora*, *C. rupestris*) дали неоднозначні результати (рис. 2). Аналіз статевої структури популяції *C. pauciflora* в ур. Цибульник, яка знаходиться в умовах еколого-ценотичного оптимуму та заповідного режиму вказує на кількісну перевагу жіночих квіток у колосках у співвідношенні 62,3% і 37,7% відповідно. Натомість, у андрогінних колосках особин популяції *C. rupestris* (г. Шпиці, г. Великий Козел) у порівнянні з вище розглянутим видом, істотно переважають чоловічі квітки. Такий зсув у статевій структурі детермінується необхідністю забезпечення генетичного обміну між окремими ізольованими популяційними локусами цього скельного виду, що корелює з анемофільним характером його запилення, для ефективності якого необхідна велика кількість пилку. Окрім того, формування незначної кількості жіночих квіток дозволяє зменшити витрати на самовідновлення в екстремальних умовах високогір'я, де ресурси є надзвичайно обмежені.

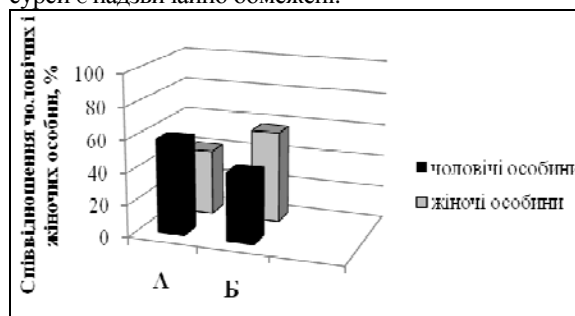


Рис. 1. Статева структура популяцій *Carex davalliana* Smith у високогір'ї Карпат: А – ур. Гереджівка (сmt Ясіня Закарпатської області); Б – ур. Примаратик (Чорногора).

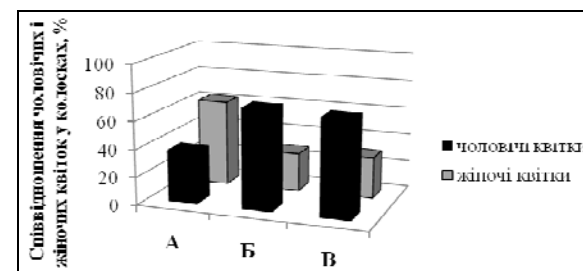


Рис. 2. Статева структура популяцій *Carex pauciflora* Lightf. і *C. rupestris* All. у високогір'ї Карпат: А – популяція *C.*

pauciflora в ур. Цибульник; Б – популяція *C. rupestris* на г. Шпиці; В – популяція *C. rupestris* на г. Великий Козел.

Враховуючи отримані результати, нами встановлені основні фактори загроз самовідновленню популяцій видів роду *Carex*, до яких зараховуємо зміни їхньої демографічної структури, едафотопу та вплив антропогенних чинників – випас, рекреаційне навантаження, руйнування оселищ популяцій тощо. Слід зазначити, що негативна дія кожного з факторів відбувається комплексно у взаємодії з господарською діяльністю та мінливими умовами середовища, що потребує неодмінного врахування під час організації заходів спрямованих на охорону та збереження популяцій рідкісних видів рослин.

Так, ерозійні процеси, зокрема, руйнування скель негативно впливають на самовідновлення популяцій петрофільних видів – *Carex rupestris*, *C. fuliginosa* (гг. Шпиці, Великий Козел, Петрос), де має місце зміна трав'яного покриву на чагарниковий – активне розростання *Pinus mugo* (К-стратег), яка формує щільні зарості, внаслідок чого змінюються екологічні умови (освітлення, вологість, кислотність ґрунту тощо), а трав'яні види випадають з ценозу. Тут досліджені види проявляють стрес-толерантний тип стратегії, який дозволяє виживати за постійної дії несприятливих факторів середовища внаслідок активного вегетативного розмноження й поліваріантності онтогенезу та низької або середньої життєвості особин. Самовідновлення популяцій стає можливе за рахунок банку насіння, який зберігається у ґрунті розщелин скель.

Серед природних чинників, які негативно впливають на популяцію *C. pauciflora* в ур. Цибульник, слід відзначити процес поступового заростання болота деревними та чагарниковими видами, що, супроводжується зміною еколого-ценотичного режиму і витіснення більшості геліофітних видів. Це, у свою чергу, вимагає постійного контролю демутаційних процесів в умовах заповідання з метою збереження популяції *C. pauciflora* на дослідженій території.

Сукцесії рослинного покриву пов'язані зі зміною гідрологічного режиму є загрозою існуванню *C. davalliana* (ур. Гереджівка, Ясіня). Підсушення завдяки спонтанній меліорації цього оселища призводить до розвитку різнотрав'я, з яким *C. davalliana* не може конкурувати.

Суттєвим фактором загрози самовідновленню популяцій рідкісних видів осок є надмірний випас худоби, який супроводжується зменшенням генеративного розмноження, скороченням періоду онтогенезу особин, значною партикуляцією клонів. Такі механізми функціонування зафіксовані в популяціях *C. bicolor* (сідловина між гг. Гомул і Шпиці, помірне випасання худоби), *C. davalliana* (ур. Примаратик, випасання), *C. pauciflora* (ур. Драгобрат, випасання). Рекреація як фактор загрози самовідновленню популяцій має місце у всіх досліджуваних популяціях осок, але більш загрозлива для лучних і скельних видів, де проходить значне ущільнення ґрунту, механічне порушення клонів,

пригнічений розвиток, а відтак і перебування особин у стані низької життєвості.

Висновки

Таким чином, механізми, завдяки яким відбувається самовідновлення популяцій є надзвичайно різноманітні й залежать як від умов існування виду, так і від його біології. За відсутності антропогенного пресу та сприятливої еколого-ценотичної ситуації популяція здатна повною мірою реалізувати свій життєвий потенціал, що проявляється в ефективному розмноженні, стабільності її статевій, віковій, просторовій структури тощо, збалансованому співвідношенні процесів омо-

лодження й старіння. Під впливом різноманітних збудувальних чинників (природних та антропогенних), очевидно, відбуваються відхилення від закладеної генетично програми розвитку популяції. Як наслідок, задіюються механізми пов'язані зі зміною низки її інтегральних і диференційних параметрів: морфометричних показників особин, їх просторового та статевого розподілу, онтогенетичних тактик і життєвих стратегій виду, що в кінцевому результаті спрямовані на виживання і самовідновлення популяції, а саме збереження та збагачення її генофонду й ефективне відтворення у наступних поколіннях.

1. Алексеев Ю.Е. Осоки (морфология, биология, онтогенез, эволюция). – М.: Аргус, 1996. – 252 с.
2. Вайнагий И.В. К методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. – 1974. – Т. 59, № 6. – С. 826-831.
3. Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат / за ред. М. Голубця і К. Малиновського. – Львів: Поллі, 2004. – 198 с.
4. Гершензон С.М. Мобилизационный резерв внутривидовой изменчивости // Журн. общ. биол. – 1941. – Т. 2, № 1. – С. 85-107.
5. Голубець М.А., Царик Й.В. Стійкість і стабільність – важливі ознаки живих систем // Ойкумена. – 1992. – № 1. – С. 21–26.
6. Грант В. Видообразование у растений. – М.: Мир, 1984. – 528 с.
7. Данилик І.М. Система родини *Cyperaceae* Juss. флори України // Укр. ботан. журн. – 2012. – Т. 69, № 3. – С. 337-352.
8. Данилик І.М., Борсукевич Л.М., Сосновська С.В. Унікальна популяція *Carex dioica* (*Cyperaceae*) у високогір'ї Свидовця (Українські Карпати) // Укр. ботан. журн. – 2014. – Т. 71, № 2. – С. 209-213.
9. Дідух Я.П. Популяційна екологія / Я.П. Дідух. – К.: Фітосоціоцентр, 1998. – 192 с.
10. Дмитрах Р.І. Статеві та екологічні диференціації рослин в Українських Карпатах // Наук. вісник НЛТУ України. – 2008. – Вип. 18, № 7. – С. 158-164.
11. Егорова Т.В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) / Т.В. Егорова / Отв. ред. А.Л. Тахтаджян. – СПб.: Санкт-Петербургская государственная химико-фармацевтическая академия; Сент-Луис: Миссурийский ботанический сад, 1999. – 772 с.
12. Жукова Л.А. Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах // Динамика ценопопуляций / Под ред. Т.И. Серебряковой. – М.: Наука, 1987. – С. 9-19.
13. Злобин Ю.А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. – Сумы: Университетская книга, 2009. – 263 с.
14. Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. – Сумы: Университетская книга, 2013. – 439 с.
15. Измest'єва С.В., Данилик І.М. Популяційна організація видів роду *Carex* L., підроду *Psyllophora* (Degl.) Peterm. (*Cyperaceae* Juss.) на території Карпатського національного природного парку // Наук. вісн. Чернівецьк. ун-ту. Біологія (Біологічні системи). – 2011. – Т. 3, вип. 4. – С. 384-389.
16. Измest'єва С.В., Данилик І.М. Просторова структура популяцій *Carex dioica* L. (*Cyperaceae*) в Україні // Вісник Львів. ун-ту. Сер. біол. – 2013. – Вип. 61. – С. 63-72.
17. Измest'єва С.В., Данилик І.М., Борсукевич Л.М., Гончаренко В.І. Життєвість і морфологічна мінливість особин *Carex dioica* L. (*Cyperaceae* Juss.) на території Західного Полісся // Біологічні студії / *Studia Biologica*. – 2011. – Т. 5, № 3. – С. 125-134.
18. Лапач С.Н., Чубенко А.В., Бабич П.Н. Статистические методы в медико-биологических исследованиях с использованием Excel. – 2-е изд., перераб. и доп. – К.: Морин, 2001. – 408 с.
19. Новиков В.С., Абрамова Л.И. Осока малоцветковая // Биологическая флора Московской области: сборник / под. ред. Т.А. Работнова. – М.: Изд-во МГУ, 1980. – Т. 6. – С. 24-28.
20. Смирнова О.В. Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф // Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1976. – С. 72-80.
21. Сосновська С.В., Данилик І.М. Еколого-ценотична приуроченість *Carex pauciflora* Lightf. (*Cyperaceae* Juss.) в Українських Карпатах // Наук. вісн. Чернівецьк. ун-ту. Біологія (Біологічні системи). – 2013. – Т. 5, вип. 3. – С. 359-364.
22. Царик Й.В. Самовідновлення популяції за різних умов їхнього росту // Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна. – 2010. – Вип. 53. – С. 94-99.
23. Царик Й., Кияк В., Дмитрах Р., Білонога В. Генеративне розмноження популяцій рослин високогір'я Карпат як ознака їхньої життєздатності // Вісник Львів. ун-ту. Сер. біол. – 2004. – Вип. 36. – С. 50-56.
24. Царик Й.В., Царик І.Й. Пошук біомаркерів стану екосистем // Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна – 2008. – Т. 46. – С. 78-82.
25. Червона книга України. Рослинний світ / За ред. Я.П. Дідуха. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 912 с.
26. Яблоков А.В. Популяционная биология. – М.: Высшая школа, 1987. – 304 с.
27. Arwidsson Th. Bemerkungen über die Androgynie in der *Carex dioica*-Gruppe // Sv. Bot. Tidskr. – Bd. 22, N. 1-2. – 1928. – S. 23-28.
28. Falińska K. Plant population biology and vegetation processes. – Kraków: W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, 1998. – 368 p.
29. Junhui X., Hongwei N., Hui L. Age Structure Analysis of Rhizomes in a Clonal Population of *Carex lasiocarpa* on the Sanjiang Plain of China // Chinese Agricultural Science Bulletin. – 2011. – 27(19). – P. 74-78.
30. Yu Fei-Hai, Krüsi B.O., Schütz M., Schneller J., Otto W. Population Dynamics and Within-Tussock-Succession in a *Carex sempervirens* Subalpine Grassland in the Swiss Alps // The Open Forest Science Journal. – 2008 – 1. – P. 8-15.

Отримано: 15 травня 2014 р.

Прийнято до друку: 5 червня 2014 р.