

ВАРІАБЕЛЬНІСТЬ ОНТОГЕНЕЗУ ОСОБИН У ПОПУЛЯЦІЯХ РІДКІСНИХ ВИДІВ РОСЛИН ВИСОКОГІР'Я УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Володимир Григорович Кияк

Кияк В. Г. Варіабельність онтогенезу особин у популяціях рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2012. – Том 3(10), № 1. – С. 77-92. – ISSN 2220-3087.

Наведені головні особливості й варіабельності онтогенезу 17 рідкісних видів трав і чагарничків в оптимальних і песимальних природних умовах і під впливом антропогенних чинників у високогір'ї Карпат. Виявлені властивості можна використати для керування онтогенезом особин та управління популяціями.

Ключові слова: онтогенез, популяції рослин, рідкісні види, високогір'я, Карпати

Визначення характерних властивостей і виявлення особливостей онтогенезу особин у популяціях є необхідною передумовою узагальнень щодо біології та екології видів рослин. Передусім це стосується ендемічних і рідкісних видів, для багатьох з яких відомості щодо онтогенезу відсутні або надто поверхові. Екстраполовання даних щодо онтогенезу видів рослин аналогічних життєвих форм і типів біоморф не завжди коректне, адже в різних еколого-фітоценотичних умовах, у нашому випадку в умовах високогір'я, перебіг онтогенезу навіть одного виду може істотно різнитися в різних умовах росту (Мазуренко, 1982; Кияк, 1989; Жукова, 1995).

Одним з характерних недоліків багатьох сучасних робіт у галузі популяційної екології є, поряд з детальним висвітленням вікової структури популяцій, брак даних щодо онтогенезу. Праці з онтогенезу стосуються переважно описів морфогенезу особин на вікових стадіях від проростання до відмирання. Щодо варіабельності онтогенезу, то найповніше досліджено його поліваріантність – розмірну, морфологічну, розмноження, ритмологічну й часову (Жукова, 1995) на прикладі трав'яних багаторічників (Структура ..., 1998; Стратегія ..., 2001; Внутрішньопопуляційна ..., 2004). Недостатньо вивченими питаннями залишаються: варіабельність тривалості онтогенезу та його окремих фаз, аберації онтогенезу, головні природні й антропогенні чинники, що зумовлюють зміни онтогенезу. Ще мало конкретних даних, отриманих на основі детальних тривалих екологічних досліджень малих і мінімальних життєздатних популяцій (Jedicke, 1994). Особливо це актуальне для багаторічних видів і полікарпиків, адже життєві цикли більше досліджено в малорічників (Falińska, 2002). Прогноз у природоохоронній практиці можливий лише за наявності даних з аутоекології видів, зокрема їхнього онтогенезу (Matthies, 2000). Демографічні та онтогенетичні дослідження особливо важливі, щоб відрізнити флуктуації від спрямованих змін і розмежувати їх причини й наслідки (Primack, 1995; Populationsbiologie..., 1999). Контрастність середовища існування у високогір'ї, просторова близькість умов оптимуму й песимуму спри-

ють виявленню потенційних можливостей у поведінці видів. З природоохоронної точки зору і, зокрема, для цілей репатріації рідкісних видів, вагомими повинні бути дослідження керованого впливу на онтогенез, які, однак, практично не проводяться.

Мета цієї статті полягає в розкритті головних особливостей онтогенезу особин у популяціях рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат у природних умовах і під впливом антропогенних чинників.

Матеріали та методика досліджень

Онтогенез у популяціях рідкісних та ендемічних видів альпійського, субальпійського і, частково, верхньої смуги лісового поясу Українських Карпат досліджували протягом 1990-2012 років. Основні дані отримані на постійних моніторингових ділянках у Чорногорі. Маршрутним методом охоплено також високогір'я Свидовця, Чивчин і Мармароського масиву. Висотний діапазон розташування оселищ популяцій – 1400-2000 м над рівнем моря.

Для вивчення онтогенезу були вибрані модельні види: *Campanula serrata* (Kit.) Hendrych, *Doronicum clusii* (All.) Tausch, *Dryas octopetala* L., *Elisanthe zawadskii* (Herbich) Klok., *Erigeron alpinus* L., *Gentiana acaulis* L., *Heracleum carpathicum* Porc., *Leontopodium alpinum* Cass., *Oreochloa disticha* (Wulf.) Link, *Primula halleri* J. F. Gmel., *Ptarmica tenuifolia* (Schur) Schur, *Pulsatilla alba* Reichenb., *Ranunculus thora* L., *Rhododendron myrtifolium* Schott et Kotschy, *Salix herbacea* L., *Saussurea alpina* (L.) DC., *Senecio carpathicus* Herbich. Такий вибір зумовлений метою дослідити особливості онтогенезу в популяціях рідкісних видів, які належать до різних життєвих форм і типів біоморф, видів різної стратегії та внутрішньопопуляційної різноманітності.

Серед об'єктів досліджень найбільшу частку становлять стенотопні види, що приурочені до карбонатних порід (*Elisanthe zawadskii*, *Leontopodium alpinum*, *Ptarmica tenuifolia*), до скельних угруповань (*Erigeron alpinus*, *Primula halleri*) чи до лучних ценозів (*Heracleum carpathicum*, *Senecio carpathicus*). Частина цих видів представлена в Карпатах лише малими популяціями (*Dryas octopetala*, *Leontopodium alpinum*, *Oreochloa disticha*, *Primula halleri*, *Saussurea alpina*), частина – переважно великими континуальними популяціями або метапопуляціями (*Doronicum clusii*, *Rhododendron myrtifolium*). У декількох видів сформовані як малі, так і великі популяції на скелях і на луках (*Campanula serrata*, *Gentiana acaulis*, *Ranunculus thora*).

Здійснили також порівняння отриманих даних з особливостями онтогенезу особин у популяціях і метапопуляціях широко розповсюджених у високогір'ї видів: *Calamagrostis villosa* (Chaix.) J. F. Gmel., *Carex curvula* All., *Festuca supina* Schur, *Hieracium alpinum* L., *Homogyne alpina* (L.) Cass., *Juncus trifidus* L., *Sesleria coeruleans* Friv., *Soldanella hungarica* Simonk., *Vaccinium myrtillus* L., *V. uliginosum* L. та ін. (Кияк, 1989). Порівняльним матеріалом слугували результати досліджень 1982-1989 років щодо онтогенезу особин ценопопуляцій домінантів, субдомінантів та асектаторів найпоширеніших фітоценозів альпійського поясу. Усі досліджені види – це багаторічні полікарпіки, більшість з

них – трав'яні короткокореневищні гемікриптофіти неявнополіцентричного типу біоморф (табл. 1). Вагому частку становлять також трав'яні довгокореневищні гемікриптофіти явнополіцентричного типу біоморф і чагарнички. Саме такі життєві форми рослин найтиповіші для високогір'я Українських Карпат.

Для встановлення особливостей онтогенезу особин спостереження й експерименти були спрямовані на охоплення якомога ширшого діапазону умов їх росту. Тому, у більшості видів досліджено по декілька популяцій, ізольованих великими відстанями (понад один кілометр), розташованих на схилах різної експозиції і крутизни, у лучних і скельних угрупованнях.

Основний фактичний матеріал отриманий під час спостережень на постійних пробних ділянках з використанням картування в масштабі 1 : 1 (Кияк, 1984) і мічення особин біля їхньої основи кольоровими мітками, що давало можливість ідентифікації досліджуваних особин протягом багатьох років. Використані праці, термінологія й методи онтогенетичних досліджень щодо видів рослин тих життєвих форм, які вже вивчали (Серебряков, 1962; Мазуренко, 1982; Смирнова, Чистякова, Истомина, 1984; Злобин, 1989; Жукова, 1995; 2001; Ценопопуляції..., 1976; Структура..., 1998; Стратегія..., 2001; Внутрішньопопуляційна..., 2004).

З метою виявлення діапазону варіабельності онтогенезу застосована низка пасивних та активних експериментів, що імітували зміни середовища природного характеру та антропогенного впливу. Зокрема, досліджували вплив порушень ґрунту – оголення й осипання, зміни умов для вегетативної рухливості між лучними й кам'янистими ділянками; вплив відчуження генеративних пагонів – у декоративних видів і викопування – у лікарських видів; вплив випасу та витоптування.

Результати досліджень та їх обговорення

Онтогенез особин популяцій рідкісних та ендемічних видів у природних й антропогенно змінених умовах високогір'я вагомо різниться у видів різних життєвих форм і в різних умовах росту. Більшість модельних видів належать до трав'яних кореневищних багаторічників. Під час вивчення онтогенезу особин в їхніх популяціях важливо, однак, розрізняти пріоритетність ознак складових морф: довго- і короткокореневищної. Найвагоміша відмінність полягає в нерівнозначності вегетативного й генеративного розмноження для їхнього самопідтримання. У зв'язку з домінуванням вегетативного розмноження в довгокореневищних видів, пріоритетність як на рівні особин чи клонів, так і на рівні популяцій полягає у визначенні ефективності вегетативного способу самопідтримання й розселення. Участь насінневого розмноження значна лише на ділянках, які несприятливі для вегетативного розростання. Типовими є лівосторонні вікові спектри популяцій.

Для короткокореневищних видів головна роль у забезпеченні життєздатності популяцій належить насінневому розмноженню. Відповідно, різнорічна динамічність, насіннева продуктивність і життєздатність насіння, чисельність підросу й тривалість генеративної фази онтогенезу. Слід урахувувати також,

Варіабельність онтогенезу особин у популяціях досліджених видів

Життєва форма	Вид	Тривалі затримки онтогенезу	Різкі пришвидшення онтогенезу	Пропуски фаз онтогенезу	Пропуски генеративних фаз	Пропуски цвітіння в генеративній фазі	Слалахи цвітіння	Взаємокомпенсація способів розмноження	Реверсія	Вторинний спокій
Короткокореневищні трави	<i>Doronicum clusii</i>	1	-	1	1	1	-	1	1	-
	<i>Gentiana acaulis</i>	1	-	1	1	1	-	+	1	-
	<i>Leontopodium alpinum</i>	+	1	1	1	+	1	-	1	-
	<i>Primula halleri</i>	+	1	1	+	1	-	-	1	-
	<i>Ranunculus thora</i>	+	+	1	+	+	1	-	1	1
	<i>Saussurea alpina</i>	+	+	1	+	+	1	+	+	1
Довгокореневищні трави	<i>Campanula serrata</i>	1	-	1	1	1	-	+	1	-
	<i>Ptarmica tenuifolia</i>	1	+	1	1	1	-	+	1	-
Повзучі трави	<i>Senecio carpaticus</i>	-	-	1	+	+	-	+	+	-
Щільнодернинні трави	<i>Oreochloa disticha</i>	1	1	1	1	+	1	-	1	-
Стрижнекореневі трави	<i>Pulsatilla alba</i>	-	-	1	1	1	-	-	1	1
	<i>Heracleum carpaticum</i>	+	1	1	+	+	-	-	+	1
Сланкі чагарнички	<i>Rhododendron myrtifolium</i>	-	-	1	1	1	-	+	1	-
Шпалерні чагарнички	<i>Dryas octopetala</i>	-	-	1	1	1	-	1	1	-

Умовні позначення: + – ознака типова, 1 – трапляється, “-” – ознака не виявлена.

що в багатьох видів (*Ptarmica tenuifolia*, *Saussurea alpina*, *Campanula serrata*, *Gentiana acaulis*) навіть у межах одної популяції є особини (клони), які належать і до довго-, і до короткокореневищної морфи. Тому аналіз онтогенезу необхідно проводити з урахуванням співвідношення морф у популяціях.

У сприятливих умовах для особин досліджених видів характерний послідовний повний онтогенез. Тривалі затримки або різкі пришвидшення онтогенезу найтиповіші для вегетативно малоактивних видів і не відзначені для чагарничків (табл. 1). Тривалі затримки розвитку особин на одній зі стадій або сповільнення онтогенезу загалом виникають у зв'язку з погіршенням умов росту. У різних життєвих форм і на різних стадіях онтогенезу причиною цього можуть бути досить різноманітні чинники.

Найвагомішими є чинники, сприятливі чи несприятливі для насінневого розмноження або вегетативного розростання. Різкі пришвидшення онтогенезу найчастіше виникають як реакції на оптимізацію умов для розмноження – появу вільних для колонізації мікроніш у сусідстві особин або як відповідь на стресові чинники переважно антропогенного походження.

У вегетативно активних видів виявлений ефект взаємної компенсації вегетативного й генеративного розмноження, який полягає в активації одного способу розмноження в разі пригнічення іншого й навпаки. Якщо виникають умови, несприятливі для вегетативного розростання й розмноження, то активується цвітіння та утворення насіння. У випадку несприятливих умов для генеративного розмноження – стимулюється вегетативне розростання. Феномен одночасної активації вегетативного поширення й генерування відзначений у *Salix herbacea*, *Saussurea alpina* й *Campanula serrata*, що проявляється під час виникнення поблизу їхніх особин вільних ніш для колонізації у вигляді оголених незадернованих ділянок ґрунту.

У всіх досліджених видів трапляються пропуски окремих фаз онтогенезу, реверсії й перерви в цвітінні генеративних особин. Явище вторинного спокою, яке притаманне для широко розповсюджених рослин Карпат (Жиляєв, 2005), відзначене в небагатьох рідкісних видів.

Генеративним особинам властиві перерви в цвітінні, тому в окремі роки малі популяції представлені поодинокими квітучими особинами. За сприятливих погодних умов або різних екзогенних впливів, які проявляються в порушенні едафотопу, оголенні ґрунту чи викопуванні, у популяціях *Leontopodium alpinum* та *Oreochloa disticha* спостерігається спалах чисельності генеративних особин завдяки пришвидшеному переходу в генеративний стан значної частини прегенеративних і реверсії до генерування постгенеративних особин. Характерно, що наступного року після екзогенних впливів більшість особин повертається до своїх попередніх вікових станів. Явище спалахів цвітіння в умовах порушень едафотопу спостерігали також у парцелях популяцій інших видів: *Ranunculus thora*, *Saussurea alpina*, *Gentiana lutea* L., *Calamagrostis villosa*, *Potentilla aurea* L. В Альпах в окремих видів (*Arabis alpina* L., *Campanula cochleariifolia* Lam.) виявлені спалахи цвітіння, простимульовані механічним клонуванням (Tschurt, 1988).

Можна стверджувати, що в популяціях багатьох видів значна частка особин прегенеративних вікових груп під дією сприятливих або стресових екзогенних чинників набуває здатності пришвидшеного переходу до генерування, а постгенеративних – до реверсії у генеративний стан. У випадку таких спалахів генерування в популяціях видів, особини яких можуть утворювати багато генеративних пагонів, їх кількість зростає у більшій пропорції порівняно до збільшення кількості особин, які генерують. Встановлено, наприклад, що коли внаслідок стресового рекреаційного впливу в популяції *Oreochloa disticha* чисельність генеруючих особин збільшилася вдвічі, то кількість генеративних пагонів – у 5 разів. Енергетичні затрати, потрібні на формування великої кількості генеративних пагонів, бувають надто великими й негативно впливають на розвиток особин. У популяції *Leontopodium alpinum* (на г. Драгобрат) під час спалаху цвітіння сформувалися здебільшого нежиттєздатні й навіть за габітусом неповноцінні (однoboкі й несиметричні) суцвіття, які відмирили, не утворивши насіння (Кияк, 1989, 1999).

У результаті тривалих досліджень встановлено, що індикатором низької життєздатності популяцій можуть бути неповночленність вікових спектрів, зокрема, відсутність або дуже низький відсоток генеративних особин (Стратегія ..., 2001). Про критичний стан популяцій *Leontopodium alpinum* на г. Шпиці та *Saussurea alpina* на г. Бребенескул свідчить багаторічна відсутність підросту. Індикатором низької життєздатності популяції *Saussurea alpina* на Бребенескулі є багаторічна відсутність генеративної вікової групи. Підтвердженням низької життєздатності цієї популяції служить також переважання у її складі особин низької життєвості, мала інтенсивність і величина вегетативної рухливості. Багаторічна низька чисельність генеративної вікової групи характерна для популяцій в умовах песимуму – *Ranunculus thora* на г. Бребенескул і *Saussurea alpina* на г. Комин.

Наявність істотного відсотка генеративних особин у складі малих популяцій є однією з найпоказовіших ознак їхньої стабільності й високої життєздатності. У таких популяціях видів різних життєвих форм і типів біоморф частка генеративних особин може становити від декількох відсотків – у видів з інтенсивним вегетативним розмноженням, наприклад, *Senecio carpathicus*, *Campanula serrata*, до двох третин чисельності дорослих особин у вегетативно малорухливих видів – *Elisante zawadskii*, *Erigeron alpinus* (Внутрішньопопуляційна ..., 2004).

Важливим показником стану популяції є стабільна чисельність квітучих особин у багаторічній динаміці, як, наприклад, у популяціях *Ranunculus thora* на г. Данцер і г. Шпиці, *Saussurea alpina* та *Heracleum carpathicum* на Шпицях. Різкі багатократні коливання чисельності квітучих особин, перерви в цвітінні всіх чи більшості генеративних особин є характерними ознаками стану загрози або песимальних умов. Під час погіршення умов росту спостерігається виражений перерозподіл у бік зменшення частки генеративних особин у структурі популяцій або зростання ролі вегетативного розмноження як способу самопідтримання.

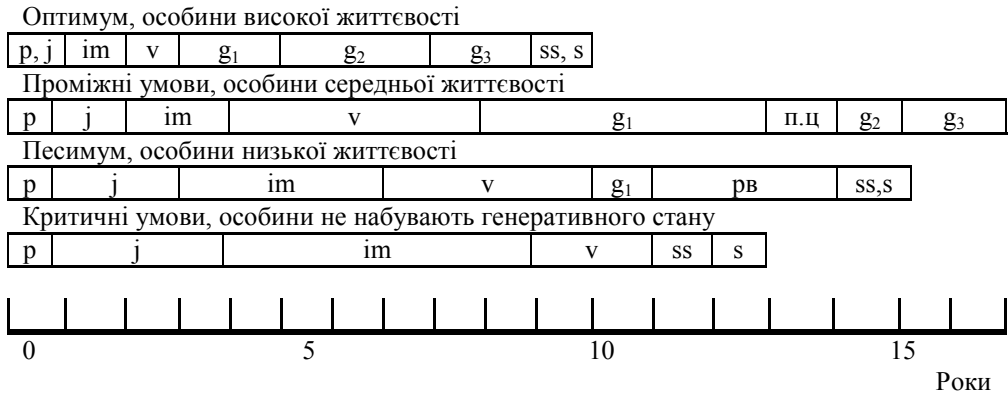
У рідкісних видів піонерної стратегії, які в Українських Карпатах представлені популяціями лише у скельних ценозах – *Elisanthe zawadskii*, *Leontopodium alpinum*, *Primula halleri*, *Ptarmica tenuifolia*, фітоценотичний оптимум приурочений до ділянок з малопотужним ґрунтом і розрідженим низьким травостоєм. Ці види об'єднують подібність перебігу онтогенезу особин на різних рівнях життєвості в залежності від фітоценотичної ситуації. Одним із критеріїв оптимальних умов оселища, згідно з нашими дослідженнями, є швидке проходження особинами прегенеративних фаз. Для *Primula halleri*, наприклад, найсприятливішими є умови у щілинах скель з досить вологим ґрунтом, потужністю в декілька сантиметрів, за значної (повної) освітленості й відсутності сусідів-конкурентів (рис. 1. А). На задернованих ділянках особини досягають високих темпів розвитку лише за умов малої затіненості серед низькорослих сусідів. У цих умовах за 2 роки проросток *P. halleri* може розвинути в генеративну молоду (g_1), а за 3 роки – у генеративну зрілу особину (g_2), досягаючи діаметра горизонтальної проекції у 10-15 (18) см. За високої освітленості й відсутності конкурентів, але на ґрунті ще меншої потужності – онтогенез значно повільніший. У таких умовах генеративні особини цвітуть і плодоносять щороку, перебуваючи однак на середньому рівні життєвості (горизонтальна проекція особин g_2 – 6-10 см діаметром) і майже не змінюючись у розмірах. В умовах потужного шару ґрунту, але за щільної задернованості й значного (понад 3-кратного) затінення під час фази цвітіння, – онтогенез теж повільний, особливо в прегенеративних фазах. У генеративній фазі онтогенез послідовний без пропусків цвітіння. У сухих щілинах скель в особин спостерігали повільний онтогенез на низькому рівні життєвості. Особливо розтягнуті прегенеративні фази. Характерні пропуски генеративних фаз.

З природних чинників найвагоміший негативний вплив, який призводить до відмирання особин *Primula halleri*, спричиняє високе затінення щільнодернинними злаками *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. і *Festuca versicolor* Tausch під час їх переходу в середньовіковий генеративний стан, а також формування щільного й високого ярусу іншими видами-сусідами.

У решти досліджених видів скельних угруповань поведінка подібна. Однак, у видів з порівняно високою вегетативною рухливістю, зокрема *Ptarmica tenuifolia* й *Saussurea alpina*, діапазон варіабельності онтогенезу й життєвості особин вищий (рис. 1. В). За непорушеного ґрунту – малопотужного сухого у щілинах скель, серед старих дернин злаків та осок, де вегетативне просування утруднене, особини *Saussurea alpina* можуть перебувати на низькому рівні життєвості в пре- і постгенеративних фазах по декілька років майже без змін морфометричних параметрів. Така затримка розвитку особливо характерна в іматурній фазі. За порушень ґрунту (оголення, осипання, зсування) і, відтак, появи ніш, вільних від сусідів, онтогенез відбувається пришвидшеними темпами за послідовною схемою й особливо швидким переходом у генеративний стан. У ході онтогенезу характерна висока пластичність життєвості особин як реакція на зміни мікроумов оселищ. Зміну життєвості в межах амплітуд від високої до низької,

і навпаки, відзначали і для парціальних пагонів, і для морфологічно цілих особин.

А



В



Рис. 1. Модальні шляхи онтогенезу особин в оптимальних, проміжних, песимальних і критичних умовах: А – *Primula halleri* (популяція на г. Говерляна, 1600 м, сх., 70-80°);

В – *Saussurea alpina* (популяція на г. Шпиці, 1800 м, сх., 50-70°).

Умовні позначення: п.ц – пропуски цвітіння, в.с – вторинний спокій, к.с – квазісенільний стан, рв – реверсія, p.g – реверсія до генерування.

Варіабельність онтогенезу в популяціях досліджених видів корелює з їхньою внутрішньопопуляційною різноманітністю за ознакою життєвості особин. Життєвість особин до певної міри закладена вже в насініні (Жиляєв, 2005), однак формується й змінюється переважно внаслідок дії різноманітних умов оселища (Кияк, 1993 а; Жукова 2001; Falińska, 2002; Wettberg, 2004). У тих оселищах, де діапазон абіотичних і біотичних чинників шир-

ший, виявлена більша варіабельність життєвості й онтогенезу особин. Найвище розмаїття умов оселищ і, відповідно, варіабельності онтогенезу особин характерне для скельних угруповань, а найменше – для лук з вирівняним мікрорельєфом.

Загалом, у сприятливих умовах для особин досліджених видів характерний послідовний швидкий онтогенез. В оптимумі генеративна фаза становить найбільший відсоток від тривалості повного онтогенезу. Найвища варіабельність онтогенезу й найбільша тривалість як повного онтогенезу, так і фаз дорослого стану, виявлені в умовах, проміжних між оптимумом і песимумом. У песимумі онтогенез сповільнений, зі збільшеною тривалістю пре- і постгенеративних фаз, короткотривалою генеративною фазою, реверсіями у молодші вікові стани, вторинним спокоєм тощо. У критично несприятливих умовах онтогенез спрощений – особини не набувають генеративного стану, перебуваючи основну частку життя в ювенільному та іматурному станах. У такому стані особини можуть і завершувати життєвий цикл. Це явище (синдром Оскара) описане для малорічників. Для багаторічників, натомість, вказується, як характерна ознака онтогенезу за несприятливих умов, перехід до вторинного спокою, який може тривати багато років (Bullock, 1994; Falińska, 2002). Для досліджених видів високогір'я Карпат, які належать до багаторічників, навпаки, встановлено, що затримки онтогенезу в підростових фазах є характерною ознакою, а вторинний спокій відзначений зрідка.

У більшості досліджених популяцій особини, що ростуть у критичних умовах, становлять значний їх відсоток. Це характерне також і для популяцій високої життєвості в загалом сприятливих умовах, що зумовлене переважно високою мозаїчністю сприятливих і несприятливих мікроумов у межах оселищ. Домінування особин з “критичним” онтогенезом трапляється лише в окремих популяціях, що розташовані в особливо несприятливих умовах (популяція *Saussurea alpina* на г. Бербенеска). Жодна природно-історична (генетична) популяція не може існувати в критичних умовах, за яких особини не досягають генеративного стану. У таких умовах популяція може перебувати лише короткий проміжок часу і є нежиттєздатною.

Своєрідний тип поведінки характерний для *Gentiana acaulis*. Порушення ґрунту по сусідству з особинами *G. acaulis* не стимулює ні пришвидшеного переходу до генерування, ні розвитку підросту в їхньому сусідстві – що характерне для багатьох видів, а лише знижує життєвість наявних особин. У *G. acaulis* встановлено високу чутливість до затінення у фенофазах бутонізації та початку цвітіння, які припадають на початок-середину червня. Процес відмирання дорослих особин унаслідок затінення сусідами триває від 1 до 4 (6) років, залежно від їхнього вікового стану й життєвості, а також від ступеня й режиму затінення. Відмирання середньовікових генеративних особин високої життєвості триває найдовше й відбувається за схемою, у якій можна виділити такі чотири стадії:

1) припинення генерування й одночасне збільшення вегетативної рухливості парціалей (величина вегетативної рухливості парціалей при цьому зрос-

тає порівняно з розвитком за умов невисокого затінення від 2 до 9 см/рік). Вектор вегетативного поширення спрямований у протилежний бік від джерела найвищого затінення;

2) продовження відцентрового вегетативного поширення парціалей у бік, протилежний від джерела затінення. Зменшення життєвості парціалей: пагони й листки стають тоншими й видовженими, метамери – довгими. Перехід материнської особини у субсенільний стан;

3) розпад материнської особини на окремі парціалі за рахунок відмирання центральної її частини й тих пагонів, що були розташовані найближче до джерела затінення. Зниження вегетативної рухливості парціалей до 4-6 см/рік. Псевдоомолодження парціалей – набування ними ознак іматурного й ювенільного вікових станів;

4) за умови збереження дії високого затінення – подальше зменшення життєвості парціалей та їх відмирання.

За умови зменшення затінення на другій стадії, переважно відбувається реверсія особин у генеративний стан. На цій стадії можливе також відновлення життєвості особин. Якщо негативна дія припинена після розпаду материнської особини, то утворені парціалі продовжують свій онтогенетичний розвиток як звичайні діаспори вегетативного походження.

Для *Senecio carpaticus*, що належить до повзучих трав, типові парцели, сприятливі для вегетативного розростання – це порівняно вологі ділянки з вирівняним мікрорельєфом, домінуванням *Sesleria coeruleans* і високою участю злаків, осок і різнотрав'я. Такі умови характерні для 90% площі фітоценозу на г. Ребра. Тут частка генеративних особин у віковому спектрі *Senecio carpaticus* становить менше 1% (табл. 2). Неприятливими для вегетативного поширення є сухі ділянки з горбкуватим мікрорельєфом, щільними дернинами *Juncus trifidus*, з кам'янистим ґрунтом тощо. Частка генеративних особин у віковому спектрі таких парцел висока – 46%. Ці ділянки займають однак невелику площу й тому незначно впливають на загальні показники структури популяції *Senecio carpaticus*, зокрема на її віковий спектр, котрий на 94% складається з прегенеративних особин, а частка генеративних становить менше 1%. У віковому спектрі *Senecio carpaticus* на г. Петрос на кам'янистому ґрунті частка генеративних особин досягає 11%.

Для видів поліцентричних типів біоморф характерний автономний розвиток парціалей. Це найтипівіше для повзучих і довгокореневищних трав, шпалерних і сланких чагарничків та чагарників. Парціаль як облікова одиниця завдяки, у першу чергу, досить автономній кореневій системі, а також просторовій відмежованості, може відрізнитися за віковими, структурними й функціональними ознаками від інших парціалей у межах морфологічної особини. У видів різних життєвих форм обліковими одиницями є парціальний кущ або парціальний пагін. Під час вивчення онтогенезу у *Rhododendron myrtifolium* виявили значний ступінь автономності не лише вкорінених парціалей, але й невикорінених надземних пагонів. Найкраще простежується їх автономність у середньовікових і старих генеративних особин. Наприклад, у

межах особин g_3 (у популяції на г. Пожижевська) більшість (60%) пагонів, що розташовані в несприятливих для вегетативного поширення мікроумовах, є генеративними. Для них характерні малі річні прирости (0,8-0,9 см). Ті пагони, що розташовані у сприятливих для вегетативного поширення умовах, на 95% віргінільні й мають великі прирости (2,4-2,7 см). Отже, незважаючи на те, що особини перебувають у генеративному стані, їхні пагони мають достатньо автономну вікову структуру, життєвість тощо. Загалом, сезонний і багаторічний розвиток пагонів у межах особини в *R. myrtifolium* значно більше залежить від мікроумов її оселища, ніж від вікового стану. Таким чином, ефект автономності пагонів у *R. myrtifolium* полягає у формуванні в межах однієї особини надземних невикорінених багаторічних пагонів, які за різних мікроумов різняться за ознаками морфогенезу під час онтогенезу особини настільки вагомо, що структурно й функціонально є достатньо автономними, а їхній розвиток є подібним до розвитку парціалей.

Таблиця 2.

Структура парцел у популяції *Senecio carpaticus* в угрупованні *Seslerietum cariceto-festucosum* на г. Ребра (1950 м н. р. м., пд.-зх., Чорногора)

Парцели	Морфологічні особини			Парціалі	
	Щільність, ос./м ²	Частка генеративних особин у віковому спектрі парцел, %	Діаметр горизонтальних проекцій особин g_2 , см	Вегетативна рухливість парціалей, см/рік	Чисельність парціалей різних вікових станів у межах особин g_2 , шт./ос.
Сприятливі для вегетативного розростання	12,8±1,3	< 1	41±3	11,0±1,0	1,6 im, 5,3 v, 1,1 g, 0,1 ss
Несприятливі для вегетативного розростання	2,5±0,4	46±4	18±2	3,5±0,5	1,2 im, 2,1 v, 2,3 g, 0,8 ss

На стрімких схилах (понад 20°) на лучних ділянках без відслонень материнської породи, тобто за умов, сприятливих для полягання й вкорінення, для особин *Rhododendron myrtifolium* характерний типовий послідовний онтогенез (Кияк, 1993 б). На кам'янистих ділянках, які несприятливі для вегетативної рухливості, онтогенез особин і структура парціалей відмінні. Перед відслоненнями материнської породи, що є перепонами для полягання й вкорінення, відбувається нагромадження парціальних кущів. Тому їх щільність і щільність пагонів у парціальних кущах істотно збільшується. У результаті нагро-

мадження пагонів утворюються компактні великі куртини зі щільністю пагонів до 3000 шт. на м². Щільність парціальних кущів у куртинах становить 40 шт. на м², у той час, як на лучних ділянках – 7 шт. на м². У віковій структурі популяції на кам'янистих ділянках домінують генеративні парціалі: 75% g (15 g₁, 30 g₂, 30 g₃), 10 v, 15 ss, а на лучних ділянках – віргінільні: 80% v, 17 g (9 g₁, 5 g₂, 3 g₃), 3 ss.

Вплив антропогенних чинників – зривання й викопування, витоптування й випасання призводять до особливо вагомих змін в онтогенезі видів. Унаслідок експерименту з відчуження надземної маси (один раз за сезон) *Ranunculus thora* в популяції на г. Шпиці, що імітувало випасання або зривання, встановлене різке зменшення чисельності генеративних особин. Після трьох років експерименту генерували лише поодинокі особини. Відбулося псевдоомолодження популяції, яке проявилось в перерозподілі вікових груп: зросла чисельність підростової групи на фоні зменшення загальної чисельності популяції. Ураховуючи вирішальну роль насінневого розмноження для самопідтримання *R. thora*, можна дійти висновку про неспроможність існування популяцій виду за умов таких режимів використання площ, за яких відбувається відчуження надземної маси зриванням або випасанням.

Декоративний вид *Pulsatilla alba* вразливий до зривання лише в молодому віці (g₁), коли листкова поверхня генеративних пагонів становить значну частку (до 30%) асиміляційної поверхні особини загалом. Особливо вразливі молоді генеративні особини в перші роки цвітіння. На наступний рік після зривання генеративних пагонів особини переважно не цвітуть, а їхня життєвість знижується. У дещо старших особин або особин вищої життєвості на наступний рік після зривання квітконосних пагонів формується менша їх кількість. Типовою реакцією на зривання квітконосів в особин середньовікового генеративного стану, у яких число квітконосів становить понад десять, наступного року після зривання характерним є формування більшого числа квітконосів. Пояснюється це тим, що в g₂-g₃ станах асиміляційна поверхня листків, розташованих на генеративних пагонах, становить незначну частку від асиміляційної поверхні всієї особини. Тому зривання генеративних пагонів не пригнічує їхньої життєвості й навіть стимулює омолодження.

У разі порушень ґрунту, які імітують викопування під час заготівлі лікарської сировини, “провокується” генерування особин *Ranunculus thora*, які ростуть по сусідству. Наступного року після викопування генерує більшість минулорічних віргінільних особин у радіусі 25 см навколо цих порушень. Необхідно врахувати, що тривалість віргінільної фази в онтогенезі особин на сусідніх непорушених ділянках становить близько 10 років. Відзначено також пришвидшений перехід до генеративної фази частини іматурних особин і реверсію в генеративний стан субсенільних особин. Така реакція, однак, є короткотривалою, і в наступні роки за рахунок аберацій, реверсій, старіння й зменшення життєвості особин структура дослідних парцел поступово відновлюється.

Подібну реакцію особин на порушення едафотопу внаслідок викопування або витоптування відзначали також у популяціях *Leontopodium alpinum* та

Oreochloa disticha. Ця реакція полягала в різкій, однак однорічній, активації цвітіння й плодоношення у місцях безпосередньої дії стресових впливів і в зоні декількох фітогенних полів особин. У наступні роки після дії стресових чинників відбувалося зменшення життєвості особин, їх старіння або повернення до попереднього вікового стану.

Підсумовуючи, важливо відзначити, що виявлені особливості змін онтогенезу під впливом природних й антропогенних чинників можна використати для керування онтогенезом цих рідкісних видів, зокрема, для стимулювання або пригнічення генерування чи вегетативної рухливості, пришвидшення або сповільнення онтогенезу в різних фазах, стимулювання розвитку підрусту тощо.

Під час індивідуального розвитку особин стимулюють генерування такі чинники:

– перепони для вегетативної рухливості у вегетативно активних видів довгокореневищної, повзучої й сланкої біоморф (*Senecio carpaticus*, *Ptarmica tenuifolia*, *Rhododendron myrtifolium*);

– порушення едафотопу (викопування, ущільнення, осипання та інші порушення ґрунту) у сусідстві особин видів коротко-, довгокореневищних і щільнодернинних (*Ranunculus thora*, *Ptarmica tenuifolia*, *Salix herbacea*, *Saussurea alpina*, *Oreochloa disticha*);

– збільшення доступних ресурсів живлення, освітлення, зниження конкуренції з боку видів-сусідів та інші чинники, вектор котрих спрямований до фітоценотичного оптимуму виду. Характерно для більшості видів, особливо для малоактивних.

Вегетативну рухливість стимулюють:

– затінення. Характерно для всіх досліджених вегетативно активних видів;
– порушення едафотопу (викопування, оголення, осипання та інші порушення ґрунту) у сусідстві особин вегетативно активних видів піонерної стратегії (*Ptarmica tenuifolia*, *Salix herbacea*, *Saussurea alpina*);

– збільшення вологості ґрунту й підстилки, зменшення кам'янистості ґрунту тощо. Характерно для всіх вегетативно активних видів.

Висновки

Для більшості досліджених видів характерна висока варіабельність і пластичність онтогенезу особин за багатьма ознаками. Узагальнені дані для кожної окремої популяції щодо онтогенезу переважно недостатньо показові, тому, задля виявлення діапазону характерних варіантів онтогенезу, доцільними є порівняльні дослідження індивідуального розвитку особин як у різних популяціях у контрастних еколого-ценотичних умовах, так і в різних внутрішньопопуляційних складових в умовах різної віддаленості від оптимуму.

В оптимальних умовах для особин у досліджених популяціях характерний швидкий розвиток і, зокрема, пришвидшений перебіг прегенеративних фаз. У песимальних умовах розвиток особин сповільнюється, а прегенеративні фази особливо тривалі. Найбільше сповільнюється іматурна фаза. У критич-

них умовах генеративна фаза не реалізовується, а в оптимумі її частка від загальної тривалості життя особини найдовша. За критичних умов популяція може перебувати лише короткий проміжок часу і є нежиттєздатною.

Найвищі адаптаційні потенції до змін умов середовища виявлені у вегетативно рухливих видів за рахунок високої пластичності поведінки протягом онтогенезу. Особливо важливу роль у життєздатності популяцій цих видів відіграє ефект взаємної компенсації вегетативного й генеративного розмноження, який полягає в активації одного способу розмноження у разі пригнічення іншого, і навпаки.

У вегетативно активних видів за умов, несприятливих для вегетативної рухливості, перехід до генеративної фази пришвидшується, а її тривалість істотно збільшується. У скельних і кам'янистих оселищах тривалість генеративної фази в онтогенезі особин пересічно значно довша, порівняно з лучними ценозами, а частка особин, які протягом онтогенезу не вступають у генеративну фазу, значно менша. Відповідно, вікові спектри популяцій або популяційних складових у скельних і лучних ценозах істотно різняться відсотком генеративних особин.

Для більшості досліджених видів характерна висока пластичність життєвості особин під час онтогенезу, що є наслідком їхньої реакції на зміни мікроумов оселищ. Зміну життєвості в межах амплітуд від високої до низької і навпаки відзначено і в цілісних особин, і в парціалей.

У *Rhododendron myrtifolium* встановлена висока пластичність й автономність розвитку не лише особин, але й пагонів у межах особин. Ефект автономності пагонів полягає у формуванні в межах однієї особини надземних невикорінених багаторічних пагонів, які структурно й функціонально є настільки автономними, що їхній розвиток аналогічний до розвитку парціалей.

Вагоме практичне значення, зокрема для репатріації рідкісних видів і для управління популяціями, мають дослідження, які стосуються можливостей керування онтогенезом, зокрема, стимулювання або пригнічення генерування чи вегетативної рухливості, пришвидшення або сповільнення онтогенезу на різних стадіях, стимулювання розвитку підросту тощо. Встановлено, що таку реакцію у видів різних життєвих форм спричиняють перепони для вегетативної рухливості особин, затінення або освітлення, ущільнення або порушення ґрунту, збільшення або зменшення ресурсів живлення та інші природні й антропогенні чинники.

Жиляєв Г. Г. Жизнеспособность популяций растений. – Львов, 2005. – 304 с.

Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК “Ланар”, 1995. – 224 с.

Жукова Л. А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений // Экология. – 2001. – № 3. – С. 169-176.

Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. – Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1989. – 146 с.

- Кияк В. Г. К методике картирования особей ценопопуляций растений в биогеоценологических исследованиях // Биогеоценологические исследования на Украине: Тез. докл. III республик. совещ. – Львов, 1984. – С. 125-126.
- Кияк В. Г. Структура ценопопуляций растений в альпийских сообществах Карпат: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Днепропетровск, 1989. – 16 с.
- Кияк В. Г. Метод визначення взаємовпливу та асоційованості між видами // Укр. ботан. журн. – 1993 а. – 50, № 1. – С. 37-40.
- Кияк В. Г. Зміни життєвих форм видів альпійських фітоценозів // Структура високогірних фітоценозів Карпат. – К.: Наук. думка, 1993 б. – С. 89-96.
- Кияк В. Г. Структура і динаміка популяцій *Leontopodium alpinum* Cass. в Українських Карпатах. Загроза зникнення // Зб. наук.-техн. праць. – Львів: УкрДЛТУ, 1999. – Вип. 9.9. – С. 194-201.
- МАЗУРЕНКО В. В. Жизненные формы вересковых кустарничков // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1982. – Т. 87, Вып. 3. – С. 46-57.
- МАЛИНОВСЬКИЙ К. А., ЦАРИК Й. В., ЖИЛЯЄВ Г. Г., ДМИТРАХ Р. І., КИЯК В. Г., КОБІВ Ю. Й., МАНЧУР М. М. Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат. – К.: Наук. думка, 1998. – 176 с.
- СЕРЕБРЯКОВ И. Г. Экологическая морфология растений. – М.: Высшая школа, 1962. – 378 с.
- СМИРНОВА О. В., ЧИСТЯКОВА А. А., ИСТОМИНА И. И. Квазисенильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений // Журн. общ. биол. – 1984. – Т. 45, № 2. – С. 216-225.
- СТРАТЕГІЯ ПОПУЛЯЦІЙ РОСЛИН у природних і антропогеннозмінених екосистемах Карпат / За ред. М. Голубця, Й. Царика. – Львів: Євровіт, 2001. – 160 с.
- ЦАРИК Й., ЖИЛЯЄВ Г., КИЯК В., КОБІВ Ю., ДАНИЛИК І., ДМИТРАХ Р., СИЧАК Н., БЛОНОГА В., НЕСТЕРУК Ю. Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат. – Львів: Поллі, 2004. – 198 с.
- ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 216 с.
- BULLOCK J. M., CLEAR H. B., SILVERTOUN J. Demography of *Cirsium vulgare* in a grazing experiment // J. Ecol. – 1994. – 82. – P. 101-111.
- FALIŃSKA K. Przewodnik do badań biologii populacji roślin. – Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN, 2002. – 587 s.
- JEDICKE E. Biotopverbund: Grundlagen und Massnahmen einer neuen Naturschutzstrategie. – Stuttgart: Ulmer, 1994. – 287 S.
- MATTHIES B. The genetic and demographic consequences of habitat fragmentation for plants: examples from declining grassland species // Bundesamt fuer Naturschutz, Bonn. Schriften. Vegetationskunde, 2000. – H. 32. – S. 129-140.
- POPULATIONSBIOLOGIE in der Naturschutzpraxis: Isolation, Flaechenbedarf und Biotopan-sprueche von Pflanzen und Tieren / hrsg. Von K.Almer u. a. – Stuttgart (Hohenheim) Ulmer, 1999. – 336 S.
- PRIMACK R. Natuschutzbiologie. – Heidelberg, Berlin, Oxford: Spektrum Akad. Verlag, 1995. – 713 S.
- TSCHURR F. R. Zum regenerationsverhalten einiger Alpenpflanzen // Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Ruebel, Zuerich, 1988. – 54. – S. 111-140.
- VON WETTBERG E., WEINER J. Effects of distance to crop rous and to conspecific neighbourson the size of *Brassica napus* and *Veronica persica* weeds // Basic and Appl. Ecol., 2004. – № 5.1. – P. 35-41.

ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА ОСОБЕЙ В ПОПУЛЯЦИЯХ РЕДКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ВЫСОКОГОРЬЯ УКРАИНСКИХ КАРПАТ

В. Г. Кияк

Определены главные особенности и вариабельности онтогенеза 17 редких видов трав и кустарничков в оптимальных и пессимальных природных условиях и под влиянием антропогенных факторов в высокогорье Карпат. Выявленные свойства можно использовать для управления онтогенезом особей и популяциями.

Ключевые слова: онтогенез, популяции растений, редкие виды, высокогорье, Карпаты

VARIABILITY OF THE ONTOGENY OF INDIVIDUALS IN POPULATIONS OF THE RARE PLANT SPECIES FROM HIGH MOUNTAIN ZONE OF THE UKRAINIAN CARPATHIANS

V. H. KYIAK

The main peculiarities and ontogeny variabilaties of 17 rare herbal and shrub species in optimal and pessimal natural conditions and under the anthropogenic pressure at the high mountain zone of the Carpathians are presented. The discovered features are useful to control the ontogeny and management the populations.

Key words: ontogeny, plant populations, rare species, high mountain zone, Carpathians

Надійшла 16.03.2012

Прийнята до друку 29.05.2012

Кияк В.Г. Інститут екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, м. Львів 79026; e-mail: vlodkokyjak@rambler.ru

KYIAK V. H. Institute of Ecology of the Carpathians National Academy of Sciences of Ukraine, 4 Kozelnytska St, Lviv 79026 Ukraine; e-mail: vlodkokyjak@rambler.ru