

ОГЛЯД

УДК 581.524:58.072

<https://doi.org/10.30970/vlubs.2021.84.01>

**ЗАЛЕЖНІСТЬ МІЖ ТЕМПАМИ РОЗВИТКУ І ЖИТТЄВІСТЮ ОСОБИН
У ПОПУЛЯЦІЯХ РАРИТЕТНИХ ВИДІВ РОСЛИН ВИСОКОГІР'Я
УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ**

В. Кияк¹, В. Штупун²

¹Львівський національний університет імені Івана Франка

вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна

²Інститут екології Карпат НАН України

вул. Козельницька, 4, Львів 79026, Україна

e-mail: vlodkokyjak@ukr.net

Подано огляд багаторічних досліджень і численних публікацій щодо залежності між темпами розвитку й життєвістю особин у популяціях рідкісних і ендемічних видів рослин високогір'я Українських Карпат на прикладі *Ranunculus thora*, *Primula halleri*, *Leontopodium alpinum*, *Gentiana acaulis*, *Doronicum clusii*, *Saussurea alpina*, *Oreochloa disticha*, *Pulsatilla alba*, *Rhododendron myrtifolium*, *Senecio carpathicus*, *Festuca carpatica*, *Heracleum carpathicum*, *Phyteuma vagneri* та ін. Стаціонарні дослідження *in situ* проведено на дослідних ділянках, закладених 5–30 років тому. Найбільший вплив на життєвість особин і популяцій мають зміни ценозоутворюючих позицій між видами відмінних життєвих форм і стратегій. Підвищення позицій чагарників дуже прискорює пониження життєвості чагарничків і особливо трав, а підвищення ценозоутворюючих позицій більш високорослих конкурентних видів чагарничків і трав спричиняє зниження життєвості низькорослих малоконкурентних геліофітів, до яких належить більшість рідкісних видів.

Життєвість особин і популяцій зумовлює певний вплив на темпи й ритміку їхнього сезонного розвитку. За вищої життєвості особин їхній розвиток швидший, що проявляється у порівняно більш ранньому початку фенофаз. У тих ценозах, де едифікаторне значення популяції більше, спостерігається прискорене проходження фаз до цвітіння та більш тривалий період цвітіння.

У вегетативно активних видів за умов розвитку без вегетативного розмноження життєвість особин і їхній відносний вік істотно збільшуються. Внаслідок ефекту автономного розвитку пагонів і парціалей значною мірою змінюється життєвість вегетативних діаспор порівняно з вихідною життєвістю материнських особин. Ефект інерції життєвості особин і популяцій полягає у поступовій зміні їхньої життєвості за мінливих умов існування. Лише різкі несприятливі екзогенні впливи можуть спричинити раптове зниження їхньої життєвості. Найповільніше відбуваються процеси переходу особин низької життєвості в ранг високої життєвості.

Ключові слова: популяції рослин, онтогенез, життєвість, високогір'я, Українські Карпати

Дослідження, які поєднують популяційний аналіз за ознаками онтогенетичної та вікової структури з життєвістю особин і віталітетом популяцій, присвячені багатьом видам рослин різноманітних життєвих форм і типів біоморф [2, 4, 5, 16, 20–26, 29]. Проте питання залежності між темпами розвитку й життєвістю особин у популяціях залишаються ще недостатньо вивченими. Це зумовлене методичними причинами, адже розкриття цієї проблеми потребує детальних онтогенетичних досліджень на основі багаторічних

спостережень за фіксованими особинами, які розвиваються за різноманітних умов середовища – в широкому діапазоні множини сприятливих і несприятливих абіотичних, біотичних й антропогенних чинників на різних етапах життєвих циклів. Водночас такі дані є важливими для з'ясування механізмів динаміки популяцій за мінливих умов середовища їхнього існування. Для рідкісних видів значний практичний соціологічний інтерес становлять ці питання на індивідуальному й популяційному рівні за різноманітних природних і антропогенних загроз.

Попередні онтогенетичні дослідження у популяціях рідкісних видів рослин високогір'я Карпат виявили низку особливостей темпів розвитку й життєвості особин залежно від умов середовища у діапазоні умов від оптимальних до критичних [12, 13]. Однак аспектам зміни життєвості особин залежно від варіантів тривалості онтогенезу та його окремих фаз було приділено ще недостатньо уваги [1, 14].

Особливої ваги щодо використання у природоохоронному менеджменті мають набути відомості про особливості життєвості особин на різних етапах життєвих циклів і роль їхнього вкладу у життєздатність популяцій. Тому є істотна потреба в результатах тривалих демографічних досліджень [32]. Загалом прогноз у природоохоронній практиці щодо динаміки популяцій можливий тільки за наявності даних з аутокології видів, зокрема, їхнього онтогенезу [31].

Мета цієї статті - на основі особистих тривалих стаціонарних досліджень *in situ* і результатів наукових праць інших вчених окреслити загальні закономірності щодо залежності між темпами розвитку та життєвістю особин на прикладі популяцій рідкісних і ендемічних видів рослин високогір'я Українських Карпат.

Головними об'єктами аналізу були популяції рідкісних видів рослин, поширених у високогір'ї Українських Карпат і включених до Червоної книги України [27]: *Doronicum clusii* (All.) Tausch, *Gentiana acaulis* L., *Leontopodium alpinum* Cass., *Oreochloa disticha* (Wulfen) Link, *Parmica tenuifolia* (Schur) Schur, *Pulsatilla alba* Rcnb., *Ranunculus thora* L., *Rhododendron myrtifolium* Schott et Kotschy, *Saussurea alpina* (L.) DC., *Senecio carpaticus* Herbich, *Cerastium cerastoides* (L.) Britton., *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv., *Primula halleri* J.F.Gmel.

Проведено також огляд популяцій ендемічних і реліктових видів: *Festuca carpatica* F.G. Dietr., *Heracleum carpaticum* Porc., *Phyteuma vagneri* A. Kerner, *Pedicularis hacquetii* Graf, *Poa deyllii* Chrtek & Jirasek, *Veronica alpina* L.

Порівняльний аналіз охоплював і деякі тривіальні види (*Pinus mugo* Turra, *Carex curvula* All., *Vaccinium myrtillus* L., *Vaccinium uliginosum* L. тощо), що є зручними модельними об'єктами – представниками різних життєвих форм.

Обрані об'єкти відображають різноманітні біоморфологічні типи (чагарники й чагарнички, дернинні, повзучі, сланкі, коротко- й довгокореневищні трави), відрізняються за екологічною приуроченістю (лучні, петрофітні, хіонофільні тощо), природоохоронним статусом (рідкісні, зникаючі, вразливі), участю в ценозах (едифікатори, субедифікатори, асектатори), перебувають під впливом як природних змін, так і антропогенних навантажень.

За життєвими формами представлені види можна згрупувати за такими типами:

- короткокореневищні вегетативно неактивні трав'яні види моноцентричного типу біоморф, які розмножуються насіннєвим способом (*Primula halleri*, *Ranunculus thora*, *Heracleum carpaticum*, *Phyteuma vagneri*, *Pedicularis hacquetii*);

- короткокореневищні та щільнодернинні вегетативно малоактивні трав'яні види моноцентричного або неявнополіцентричного типу біоморф, які розмножуються насіннє-

вим і вегетативним способом (*Leontopodium alpinum*, *Oreochloa disticha*, *Poa deyllii*, *Festuca carpatica*);

- коротко- та довгокореневищні вегетативно активні трав'яні види неявно- і явнополіцентричного типу біоморф, які розмножуються насінням і вегетативно (*Doronicum clusii*, *Gentiana acaulis*, *Saussurea alpina*, *Ptarmica tenuifolia*, *Pulsatilla alba*, *Veronica alpina*);

- повзучі вегетативно активні трав'яні види явнополіцентричного типу біоморф, які розмножуються насіннєвим і вегетативним способом (*Senecio carpaticus*, *Cerastium cerastoides*);

- сланкі та шпалерні чагарнички неявно- і явнополіцентричного типу біоморф, які розмножуються насіннєвим і вегетативним способом (*Rhododendron myrtifolium*, *Loiseleuria procumbens*).

Стационарні дослідження *in situ* проводили з використанням багаторічних моніторингових трансект і дослідних ділянок, закладених 5–30 років тому. Трансекти розташовані в альпійському, субальпійському і верхньому лісовому поясах Українських Карпат у діапазоні висот 1400–2000 м н. р. м. Більшість площ зосереджена у центральній частині Чорногірського хребта в околицях високогірного біологічного стаціонару «Пожижевська» ім. К. Малиновського Інституту екології Карпат НАН України.

Онтогенез вивчали на основі багаторічних спостережень за розвитком мічених або закартованих особин різних вікових станів. Вік особин визначали безпосередніми багаторічними спостереженнями та внаслідок сукупної тривалості окремих вікових станів.

Життєвість особин визначали за морфометричними ознаками: висотою особин, діаметром їхніх горизонтальних проекцій, кількістю квіток або суцвіть на особині; а також у окремих видів за площею листової поверхні, насінневою продуктивністю і масою насіння, вегетативною рухливістю, розміром річних приростів тощо.

Польові роботи проведено з мінімальним втручанням і порушенням популяцій та ценозів [11]. Для статистичної достовірності часто обліковували параметри усіх або більшої частини особин популяцій з огляду на їхню малу чисельність і, окрім того, застосовували більшу повторність або (і) тривалість досліджень, порівняно з великими популяціями. Було мінімізовано використання активних експериментів, котрі спричиняють зміни й порушення у популяціях і у середовищі їхнього існування. Головним джерелом інформації був моніторинг на основі картування й методу мічених особин і пасивний експеримент – констатація змін під впливом природних і антропогенних чинників.

Внутрішньо- та міжпопуляційну мінливість морфометричних параметрів особин вивчали шляхом промірів у кожній популяції 25–30 генеративних особин. Опрацювання даних популяційної різноманітності проводили на основі діапазону мінливості індивідуальних значень морфометричних показників і на основі значень коефіцієнтів варіації генеральної сукупності вибірових даних [17]. Проведено порівняльний аналіз експериментальних вибірок, щоби встановити достовірність різниці між ними за абсолютними значеннями досліджуваних показників. Використано двовибірний t-тест із різними дисперсіями у пакеті аналізу в операційній системі Excel.

Під час багаторічних досліджень застосовано також інші методи популяційної екології, спрямовані на вивчення диференційних та інтегральних ознак популяцій на індивідуальному і груповому рівні [8].

Назви рослин подано за «Словником українських наукових і народних назв судинних рослин» Ю. Й. Кобіва [15].

Отримані дані опрацьовані методами варіаційної статистики і є достовірними [17].

Розвиток особин у популяціях різної стратегії

Залежність між темпами розвитку і життєвістю особин у популяціях видів рослин необхідно розглядати передусім з позицій їхніх життєвих форм, стратегій і способів розмноження. Параметри росту, розвитку та репродукції особин залежать від життєвої форми видів і еколого-ценотичних умов існування, але значною мірою вони є видоспецифічними [19]. Темпи росту і розвитку, швидкість досягнення репродуктивної фази в онтогенезі, інтенсивність генеративного й вегетативного розмноження, – це ознаки, які кардинально відрізняються у видів різної стратегії: конкурентів, стрес-толерантів і рудералів [21, 24].

Стратегії у межах виду в різних популяціях, які існують за відмінних умов, наприклад, на різних висотних рослинних поясах, можуть змінюватися [24]. Так, у субальпійському поясі, а також у нижній частині альпійського поясу видові *Rhododendron myrtifolium* притаманна конкурентна стратегія. Тут рододендронники поширені на значних площах з великим проєктивним покриттям і роллю *R. myrtifolium* як домінанта й едифікатора. Зі збільшенням висоти над рівнем моря в альпійському поясі стратегія *R. myrtifolium* змінюється з конкурентної на стрес-толерантну. Зменшуються проєктивне покриття, інтенсивність генеративного і вегетативного розмноження й усі показники життєвості. Фітоценотична позиція знижується до асектаторної.

У іншому випадку, наприклад, у популяції аркто-альпійського виду *Carex curvula* (г. Драбини, 1850 м н. р. м.), за песимізації абіотичних умов існування внаслідок кліматичних змін, на нижній висотній межі поширення відзначається набування характерних ознак стрес-толерантної стратегії – повільні темпи росту й розвитку, мала репродуктивна здатність, зниження ценозоутворюючої позиції від субедифікатора до асектатора.

Протягом двадцятилітнього періоду (1999–2019 рр.) спостерігали поступове зменшення чисельності популяції – з 896 до 269 особин. Найбільш негативні зміни відбулися за останні 10 років. Значні зміни притаманні у молодій і генеративній частинах вікового спектру. Відсоток віргінільних рослин у структурі популяції зменшився з 64 до 25 %. Частка генеративних особин у ценопопуляції зменшилася з 16 до 3 %. Усі показники життєвості (висота пагонів, горизонтальна проєкція, кількість генеративних пагонів, урожайність насіння) генеративних рослин зменшились у всіх локусах. Якщо на початку спостережень висота генеративних особин сягала в середньому 36 см, то в останні роки вона становила лише 15–20 см. Кількість генеративних пагонів на генеративній особині середнього віку у період до 2015 р. зменшилася з 8 до 2–3. З 2016 р. генеративних рослин середнього віку в популяції немає. Молоді та старі генеративні особини за останні роки сформували не більше одного генеративного пагона.

Водночас для популяцій цього виду в центральній частині Чорногори на більших висотах, за еколого-ценотичного оптимуму, де вид займає позиції домінанта й едифікатора, йому притаманні ознаки конкурентної стратегії та вища життєвість [13].

Загалом у різних видів у межах одної ценопопуляції в різних внутрішньопопуляційних складових стратегія та життєвість особин може змінюватися, однак не кардинально. Притаманним є набування вторинних стратегій, перехідних властивостей або поєднання ознак суміжних типів стратегій, зокрема, К-S і S-R.

Життєвість особин на різних етапах життєвого циклу

Темпи онтогенезу й життєвість особин мають свої взаємопов'язані особливості на різних етапах життєвого циклу. Часом їх можна деталізувати для кожного вікового стану. Це найкраще простежується у особин насінневого походження.

У особин з високою, середньою і низькою життєвістю потреби до екологічних умов неоднакові та змінюються в їхньому онтогенезі. Потенції життєвості особини закладаються значною мірою вже у насінні [3, 28]. Перевагою великого насіння є його краще виживання за несприятливих умов [30]. Водночас встановлено здатність насіння низької життєвості до тривалого збереження його схожості [3]. Однак особливості реалізації регенераційних ніш видами різної репродуктивної стратегії, зокрема, у високогірних фітоценозах, потребують різнофакторного аналізу та подальших досліджень [33].

Репродуктивний потенціал залежить від біомаси особин [5, 28]. Чим більша їхня фітомаса, тим більше енергії може бути спрямовано на формування репродуктивних органів. Однак така залежність є чіткою у період від початку генеративної фази в онтогенезі до досягнення особинами піку їхньої життєвості за ознаками інтенсивності росту і розвитку. Найвище репродуктивне зусилля притаманне генеративним середньовіковим особинам. З віком у стані старої репродуктивної особини навіть за великої фітомаси репродуктивне зусилля зменшується. Таким чином, воно відрізняється залежно не лише від фітомаси, але й від віку особин, що характерне передусім для видів моноцентричних і неявнополіцентричних біоморф, у яких превалює генеративне розмноження (*Ranunculus thora*, *Primula halleri*, *Leontopodium alpinum*, *Oreochloa disticha*, *Festuca carpatica*, *Heracleum carpaticum*, *Pedicularis hacquetii*, *Poa deyllii*).

Для вегетативно активних видів високогір'я Карпат різних типів біоморф вегетативне розмноження унаслідок дезінтеграції цілісної особини на окремі партикули найбільш характерне у середньовіковому або старому генеративному стані. Така особливість розмноження властива довго-, короткокореневищним і повзучим травам (*Leontopodium alpinum*, *Doronicum clusii*, *Ptarmica tenuifolia*, *Saussurea alpina*, *Senecio carpaticus*, *Cerastium cerastoides*), а також сланким чагарничкам (*Rhododendron myrtifolium*, *Loiseleuria procumbens*, види роду *Salix*). Найбільш життєздатне вегетативне потомство формується під час партикуляції середньовікових генеративних особин. У цьому випадку спостерігаємо найвищий ступінь омолодження потомства й, окрім цього, найвищу варіабельність шляхів онтогенезу партикул.

Під час партикуляції генеративних середньовікових особин, що призводить до вегетативного розмноження, життєвість материнських особин є визначальною щодо подальшого вікового стану партикул [19]. Партикули особин високої життєвості можуть омолоджуватися до прегенеративного стану – переважно до іматурного або віргінільного. Інші набувають ознак молодих генеративних або зберігають середньовіковий генеративний стан. Партикули особин низької життєвості мають меншу здатність до омолодження. Формується менший відсоток іматурних і віргінільних партикул, а більшість партикул розвиваються як старі генеративні або субсенільні й сенільні.

Темпи онтогенезу і життєвість особин за сприятливих і несприятливих умов

Загалом за сприятливих умов темпи онтогенезу особин високі, що зумовлює швидке проходження, зокрема, пререпродуктивних фаз [13]. Однак прискорений перехід до репродукції може зумовлювати два типових варіанти подальшого життєвого циклу таких особин. Вони істотно відрізняються й зумовлені передусім життєвістю особин.

В одному випадку – що притаманне особинам високої життєвості – репродуктивна фаза є тривалою і становить максимальну частину їхнього життєвого циклу [14]. В іншому випадку, якщо в особин порівняно низької життєвості настає фаза репродукції, то вона призводить до їхнього виснаження й подальшого скорочення тривалості життєвого циклу в генеративній і постгенеративній фазах. Такий шлях розвитку притаманний особинам із

малою кількістю нагромаджених поживних речовин у запасуючих органах. У цьому випадку може змінюватися тип життєвого циклу. Наприклад, монокарпічний життєвий цикл з відмиранням особин після першого цвітіння і плодоношення відзначається в *Heracleum carpathicum* (у популяції на г. Шпиці). Водночас в інших популяціях цього виду властивий життєвий цикл полікарпічного багаторічника.

Прискорений перехід до генеративної фази з подальшим формуванням і збереженням високої життєвості протягом тривалого періоду більш притаманний евритопним видам рудеральної або конкурентної стратегії, ніж рідкісним стрес-толерантам. За умов оголення ґрунту, наприклад, після локальних зсувів, у високірих угрупованнях різко активується репродукція та збільшується життєвість особин, зокрема, насіннева продуктивність *Calamagrostis villosa* (Chaix) J. F. Gmelin, *Hypochoeris uniflora* Vill., *Gnaphalium norvegicum* Gunn., *Cirsium waldsteinii* Rouy, *Phyteuma vagneri* та ін. [13]. Аномально прискорений перехід до генерування, простимульований оголенням ґрунту і появою вільної ніші для розвитку насінневого потомства, може призводити до формування неповноцінних суцвіть і нежиттєздатного насіння (*Leontopodium alpinum*, г. Драгобрат). У інших рідкісних видів (*Ranunculus thora*, *Saussurea alpina*) характерною ознакою прискореного розвитку і переходу до репродуктивного стану є їхня тимчасовість [7, 13]. Переважно вже наступного року відбувається реверсія, припинення репродукції та повернення до попереднього або й нижчого рівня життєвості.

Помірно сприятливі умови забезпечують високу тривалість як окремих вікових етапів, так і повного онтогенезу загалом. Однак для кожного етапу онтогенезу чинники, які зумовлюють життєвість особини, – різні. Тобто умови, необхідні для існування та певного рівня росту й розвитку особини (потенційні екологічні ніші) постійно змінюються під час її онтогенетичного розвитку. Найбільш відмінні вони між фазами підросту і середньовіковими генеративними особинами [13].

Розвиток особин за вегетативного і генеративного розмноження

Особини насінневого та вегетативного походження істотно відрізняються за різноманітними параметрами росту і розвитку. Відомо, що генети мають вищі показники за такими ознаками життєвості, як: розмір особин, кількість вегетативних і генеративних пагонів, інтенсивність розвитку підземних органів [18]. Істотно відрізняються життєвість і тривалість як повного онтогенезу, так і окремих вікових фаз у видів, що розмножуються насінням від вегетативно активних видів [13]. Окрім того, для видів із вегетативним розмноженням життєвість і тривалість життя відрізняються у морфологічно цілісних особин та партикул. У вегетативно рухливих видів на першій стадії життєвого циклу їхня цілісність зберігається переважно до досягнення ними середньовікового або старого генеративного стану. Їхній абсолютний і відносний вік збігаються. Вік таких особин значний і переважно набагато більший, ніж відносний вік партикул, які розвиваються після вегетативного розмноження. У *Rhododendron myrtifolium*, наприклад, вік особин насінневого походження у стані g_2 - g_3 сягає більше 100 (120–150) років. Водночас у партикул g_2 - g_3 відносний вік налічує до 40 (50) років (табл. 1).

У *R. myrtifolium* відзначено високу життєвість вегетативного потомства. Відмінностей життєвості особин за ознаками росту, розвитку і репродукції, залежно від їхнього біологічного віку, не виявлено. Високий ступінь омолодження вегетативного потомства забезпечує для особин повноцінне функціонування протягом багатьох десятків років.

Істотно змінюються темпи розвитку та життєвість особин і популяцій унаслідок дії різних антропогенних чинників. *R. myrtifolium* особливо вразливий до витоптування, за

впливу якого всі показники життєвості особин істотно менші, а процес відновлення тривалий (табл. 1).

Таблиця 1

Ознаки життєвості особин у субпопуляціях *Rhododendron myrtifolium* за різних умов існування (г. Брескул-Пожижевська, 1600–1700 м н. р. м., пн.)

Умови оселища субпопуляції	Віковий спектр субпопуляції, %	Ознаки життєвості особин g3					Життєвість особин
		Щільність, ос./м ²	Чисельність пагонів на особину, паг./ос.	Висота (довжина) особин, см	Приріст особин на рік, см	Вік особин, роки	
Ріст генет без вегетативного розмноження, без антропогенного впливу							
На скельних відслоненнях	5j, 5im, 20v, 10g ₁ , 10g ₂ , 15g ₃ , 30ss, 5s	0,2	146,0	173,0	0,8	120	Висока
Ріст рамет без вегетативного розмноження, без антропогенного впливу							
Над скельними відслоненнями	20v, 30g ₁ , 5g ₂ , 35g ₃ , 10ss	16,5	11,4	29,5	1,2	65	Висока
Ріст рамет з вегетативним розмноженням, без антропогенного впливу							
На мало-кам'янистому ґрунті	15im, 45v, 15g ₁ , 10g ₂ , 10g ₃ , 5ss	7,6	5,6	28,0	2,3	40	Висока
Ріст рамет з вегетативним розмноженням, за демутації після виотптування							
На мало-кам'янистому ґрунті	10im, 30v, 20g ₁ , 5g ₂ , 15g ₃ , 15ss, 5ss	1,2	7,4	23,5	1,6	45	Середня
Ріст рамет з вегетативним розмноженням, за впливу виотптування							
На мало-кам'янистому ґрунті	10v, 5g ₁ , 5g ₂ , 70ss, 10s	0,1	3,3	7,5	0,7	30	Низька

У сосни гірської за росту серед скель, коли полягання і вкорінення особин неможливе, тривалість їхнього життя може сягати також більше 100 років. У окремих випадках (г. Великий Козел, 1850 м н. р. м.) за висоти 3,8 м діаметр стовбура сягає 30 см, тобто втричі більше, ніж у вегетативно активних особин. Темпи росту й розвитку таких особин у стані g₂-g₃ сповільнені, однак життєвість зберігається на високому рівні завдяки великій фітомасі, яка може у кілька разів перевищувати масу вегетативно рухливих особин.

Аналогічну залежність життєвості й темпів розвитку від віку відзначено у *Vaccinium myrtillus*. Унаслідок росту серед каменів і браку можливостей для вегетативної активності особини *V. myrtillus* досягають віку близько 30 років, тоді як вік вегетативно рухливих особин становить 9–10 років. Метричні параметри (товщина надземних і підземних пагонів, фітомаса) у 1,5–2 рази більші порівняно з вегетативно рухливими особинами.

Таким чином, у вегетативно активних видів за розвитку без вегетативного розмноження життєвість особин і їхній відносний вік істотно збільшуються.

Ефект автономного розвитку пагонів

Вегетативно активним видам притаманний ефект автономного розвитку пагонів і парціалей (парціальних кущів), у результаті якого значною мірою змінюється або навіть нівелюється вихідна життєвість материнських особин насінневого походження. Відтак, істотно змінюється життєвість партикул. Автономний розвиток парціалей характерний для видів поліцентричних типів біоморф. Це найтипівіше для сланких і шпалерних чагарників, а також для повзучих і довгочореневищних трав. Окремі парціалі завдяки досить авто-

номній кореневій системі, а також просторовій відмежованості, можуть відрізнятися за структурними віковими та віталітетними ознаками від інших парціалей у межах морфологічної особини. У *Rhododendron myrtifolium* виявлено високий ступінь автономності не лише вкорінених парціалей, але й невикорінених надземних пагонів. Ефект автономності пагонів у *R. myrtifolium* полягає у формуванні в межах одної особини надземних невикорінених багаторічних пагонів, котрі за різних мікроумов відрізняються ознаками морфогенезу під час онтогенезу особини настільки вагомо, що структурно і функціонально є достатньо автономними, а їхній розвиток стає подібним до розвитку парціалей. Найкраще простежується їхня автономність у середньовікових і старих генеративних особин. Сезонний і багаторічний розвиток пагонів у межах особини у *R. myrtifolium* більшою мірою залежить від мікроумов її оселища, ніж від вікового стану [13].

Ефект інерції життєвості особин і популяцій

Існує пролонгований вплив вихідної або попередньої життєвості особини на її короткотермінову перспективу. Це, так би мовити, інерція життєвості. Однак залежність між зміною умов середовища і життєвістю є складною, а не пропорційною. Особини порівняно швидше можуть зазнавати зменшення життєвості за умови настання несприятливих умов, однак збільшення життєвості у разі покращання умов існування відбувається порівняно повільно. Це зумовлене необхідністю акумуляції поживних речовин у надземних і підземних органах [5].

Ефект інерції життєвості особин і популяцій зумовлює поступову зміну життєвості за зміни умов їхнього існування. Для багаторічних видів за умов природної динаміки угруповань і оселищ зміна життєвості особин відбувається у переважній більшості між сусідніми її рівнями. Наприклад, за песимізації умов існування особини високої життєвості набувають спочатку середньої, а згодом можуть перейти в ранг низької життєвості. Лише різкі екзогенні впливи, які призводять, наприклад, до ушкодження особин, можуть спричинити раптове зниження їхньої життєвості або відмирання [12, 14].

Найповільніше відбуваються процеси переходу особини низької життєвості в ранг високої. У разі постійних сприятливих змін середовища існування особини низької життєвості набувають спочатку середнього рівня й лише після цього можуть досягти високого рівня життєвості. Такий процес є багаторічним. Для істотного збільшення життєвості має відбутися поступове її нагромадження. Короткотривалий стрибкоподібний перехід із низького на високий рівень життєвості відзначено лише в популяціях окремих видів унаслідок раптової появи поряд з особинами вільної від конкуренції ніші, сприятливої для розмноження. Прикладами можуть бути стрімкі активації онтогенетичного розвитку і репродукції в популяціях під час порушень ґрунту і появи умов для розширення репродуктивної ніші [13].

Стабільність життєвості характерна за умов стабільності фітоценотичної ситуації в угрупованні загалом. У разі істотної зміни позицій едифікаторів і субедифікаторів життєвість особин і популяцій аскакторів змінюється пришвидшено. Найбільший вплив спричиняють зміни ценозоутворюючих позицій між видами відмінних життєвих форм і стратегій [9]. Наприклад, підвищення позицій чагарників дуже прискорює пониження життєвості чагарничків і особливо трав. Аналогічно, підвищення ценозоутворюючих позицій більш високорослих конкурентних видів чагарничків і трав спричиняє зниження життєвості низькорослих малоконкурентних геліофітів, до яких належить більшість рідкісних видів.

Життєвість особин і популяцій зумовлює певний вплив на темпи й ритміку їхнього сезонного розвитку [6]. За вищої життєвості особин їхній розвиток швидший, що проявля-

ється у порівняно ранішому початку фенофаз. Показовою є різниця у термінах і тривалості фази цвітіння та плодоношення. У тих ценозах, де едифікаторне значення популяції більше, спостерігається прискорене проходження фаз до цвітіння і триваліший період цвітіння. Це чітко простежується під час порівняння спряженого сезонного розвитку пар видів. Наприклад, порівнюючи феноритми *Vaccinium myrtillus* і *Vaccinium uliginosum*, спостерігаємо випереджуючий розвиток *V. myrtillus* (у середньому на 7–8 днів). Однак у лохиннику, де ценопопуляція *V. myrtillus* також високої щільності й життєвості, випередження в темпах розвитку спостерігається у *V. uliginosum*. Тривалість цвітіння позитивно пов'язана не стільки з чисельністю генеративних особин і пагонів, скільки з загальною чисельністю і щільністю, що зумовлене, очевидно, середовищевірним впливом виду.

Отже, відповідно до життєвих форм і способу розмноження, популяціям досліджених видів притаманна низка особливостей онтогенезу особин, зокрема, його загальної тривалості, варіабельності шляхів повного життєвого циклу та короткого онтогенезу парціалей і партикул. Окрім цього, як у межах подібних життєвих форм, так і видоспецифічно, є певні закономірності щодо взаємозалежності темпів розвитку й життєвості особин. На внутрішньо- і міжпопуляційному рівні ці властивості визначаються умовами середовища їхнього існування та варіюють у широкому діапазоні.

Загальні особливості онтогенезу й життєвості особин залежно від умов оселищ

На прикладі кількох десятків ізольованих популяцій і ценопопуляцій узагальнено особливості онтогенезу й життєвості особин у модельних рідкісних видів трав'яних багаторічників високогір'я Українських Карпат залежно від умов оселищ (табл. 2). За сприятливих (оптимальних) умов існування [10] спостерігаємо послідовний онтогенез із проходженням особинами усіх вікових станів. Прикметно, що темп розвитку під час фаз підросту – швидкий, а репродуктивний стан максимально тривалий. У репродуктивному періоді найтривалішим є середньовіковий або старий репродуктивний етап. За сприятливих умов особини середньовікового генеративного стану досягають найвищої життєвості. Відтак, такі «елітні» особини є індикаторами оптимальних умов не лише у внутрішньо-, але й у міжпопуляційному спектрі умов існування виду. Для них характерні найвищі параметри фітомаси й репродуктивних показників (насіннева продуктивність, маса та схожість насіння тощо). Особини генерують щорічно, а перерви у цвітінні – непритаманні.

Таблиця 2

Узагальнені особливості онтогенезу й життєвості особин у популяціях модельних рідкісних видів трав'яних багаторічників високогір'я Українських Карпат залежно від умов оселищ

Популяція	Умови оселища	Темпи / тривалість онтогенезу, роки	Особливості онтогенезу	Життєвість особин
<i>Ranunculus thora</i> <i>Primula halleri</i>	Оптимальні	Швидкі / середня, 15–25 р.	Онтогенез послідовний, стан g тривалий	Висока
<i>Leontopodium alpinum</i> <i>Gentiana acaulis</i> <i>Doronicum clusii</i>	Проміжні	Середні / велика, 25–40 р.	Аберації онтогенезу, усі вікові стани тривалі	Середня
<i>Saussurea alpina</i> <i>Oreochloa disticha</i> <i>Pulsatilla alba</i>	Песимальні	Повільні / середня, 15–30 р.	Пропуск g ₂ , тривалий стан j-v	Низька
<i>Veronica alpina</i>	Критичні	Повільні / мала, 10–20 р.	Пропуск g ₁ -g ₃ , тривалий стан j-im	Низька

Найтриваліший онтогенез характерний для проміжних, тобто помірно сприятливих умов існування. У таких особин усі вікові етапи достатньо тривалі. Трапляються пропуски окремих фаз онтогенезу, аберації, реверсії та перерви у цвітінні генеративних особин. Оскільки генеративним особинам властиві перерви у цвітінні, то в окремі роки малі популяції представлені поодинокими квітучими особинами. Явище вторинного спокою відзначене у небагатьох рідкісних видів [13].

За песимальних умов особини особливо довго перебувають у підростових фазах розвитку – ювенільній та імагурній. За досягнення репродуктивного стану характерними є їхні невисокі репродуктивні показники, перехід зі стану молодих до старих, оминаючи середньовікову фазу. За таких умов не формуються особини високої життєвості. Репродуктивний період короткочасний. Однак життєвий цикл за тривалістю є рівновеликим з онтогенезом особин у сприятливих умовах, що забезпечується довготривалими періодами підросту.

У критичних умовах особини не набувають здатності до репродукції. Більшу частину життєвого циклу перебувають у ювенільному й імагурному стані. Життєвість особин найнижча.

Під час погіршення умов росту спостерігається виражений перерозподіл у бік зменшення частки генеративних особин у структурі популяцій або збільшення ролі вегетативного розмноження як способу самопідтримання.

Підсумовуючи, варто відзначити, що найбільший вплив на життєвість особин та популяцій мають зміни ценозоутворюючих позицій між видами відмінних життєвих форм і стратегій.

Істотно відрізняється життєвість особин і тривалість як повного онтогенезу, так і окремих вікових фаз у видів, що розмножуються насінням від вегетативно активних видів. У вегетативно активних видів за умов розвитку без вегетативного розмноження життєвість особин і їхній відносний вік істотно збільшуються. Внаслідок ефекту автономного розвитку пагонів і парціалей значною мірою змінюється життєвість вегетативних діаспор порівняно з вихідною життєвістю материнських особин.

Існує пролонгований вплив вихідної життєвості особини на її короткотермінову перспективу. Ефект інерції життєвості особин і популяцій зумовлює поступову зміну життєвості за мінливих умов їхнього існування. Для багаторічних видів за умов природної динаміки угруповань і оселищ зміна життєвості особин відбувається у переважній більшості між сусідніми її рівнями. Лише різкі несприятливі екзогенні впливи можуть спричинити раптове зниження їхньої життєвості. Найповільніше відбуваються процеси переходу особин низької життєвості у ранг високої.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Білонога В. М. Онтогенез та популяційна структура *Adenostyles allariae* (Gouan) A. Kerner (Asteraceae) в Українських Карпатах // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2002. Вип. 29. С. 69–76.
2. Жиляев Г. Г. Жизнеспособность популяций растений. Львов: ЛПМ НАНУ, 2005. 304 с.
3. Жиляев Г. Г. Роль віталітетної диференціації в насіннєвому поновленні популяції *Нотогуне альпін* (*L.*) Cass. (Asteraceae) на субальпійському лузі Чорногори (Карпати) // Чорномор. ботан. журнал. 2015. Т. 11. № 2. С. 165–177.
4. Жукова Л. А., Зубкова Е. В. Демографический поход, принципы выделения онтогенетических состояний и жизненности, поливариантность развития растений // Вестн. Тверского гос. ун-та. Сер. биология и экология. 2016. Вып. 4. С. 169–183.

5. Злобин Ю. А., Скляр В. Г., Клименко А. А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. Сумы: Университетская книга, 2013. 439 с.
6. Кияк В. Г. Структура ценопопуляций растений в альпийских сообществах Карпат: автореф. дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.00.16 «Экология». Днепропетровск, 1989. 16 с.
7. Кияк В. Г. Структура і динаміка популяцій *Leontopodium alpinum* Cass. в Українських Карпатах. Загроза зникнення // Наук. вісн. Нац. лісотех. ун-ту України: зб. наук.-техн. праць. Львів, 1999. Вип. 9.9. С. 194–201.
8. Кияк В. Г. Методи досліджень // Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат / [Царик Й. В., Жиляєв Г. Г., Кияк В. Г. та ін.]; за ред. М. Голубця і К. Малиновського. Львів: Поллі, 2004. С. 31–38.
9. Кияк В. Г. Ценозоутворювальне значення аркто-альпійських видів у сукцесійних фітоценозах високогір'я Українських Карпат / В. Г. Кияк, В. М. Білонога, А. К. Малиновський // Наук. вісн. Нац. лісотех. ун-ту України: зб. наук.-техн. праць. Львів, 2007. Вип. 17.3. С. 42–47.
10. Кияк В. Г. Алгоритм життєвого циклу і динаміка екологічної ніші популяції рослин // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. 2008. Вип. 46. С. 109–118.
11. Кияк В. Г. Методичні аспекти дослідження малих популяцій рідкісних видів рослин високогір'я Карпат // Наук. вісн. Волин. нац. ун-ту імені Лесі Українки. Біол. науки. 2008. № 3. С. 298–303.
12. Кияк В. Г. Варіабельність онтогенезу особин у популяціях рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. Львів: Ін-т екології Карпат НАНУ, 2012. Т. 3(10). № 1. С. 77–92.
13. Кияк В. Г. Малі популяції рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат. Львів: Ліга-Прес, 2013. 248 с.
14. Кияк В. Г. Життєвість (*vitalitet*) як інтегральний показник стану популяції у рослин // Біол. студії. 2014. Т. 8. № 3–4. С. 273–284.
15. Кобів Ю. Й. Словник українських наукових і народних назв судинних рослин. К.: Наук. думка, 2004. 800 с.
16. Коваленко І. М. Віталітетна структура популяцій вегетативно-рухомих рослин в лісових екосистемах // Вісн. Черкас. ун-ту. Сер. Біол. науки. 2016. № 1. С. 51–58.
17. Лапач С. Н. Статистические методы в медико-биологических исследованиях с использованием Excel / С. Н. Лапач, А. В. Чубенко, П. Н. Бабич. К.: Морион, 2001. 408 с.
18. Леонова Т. В. Механизмы адаптации *Coluria geoides* (Pall.) Ledeb. к различным экологическим факторам // Modern Phytomorphology. 2013. Vol. 4. С. 143–146.
19. Малиновський А. К., Білонога В. М. Кореляції морфометричних параметрів рослин на популяційному рівні // Наук. зап. держ. природозн. музею. Львів, 2003. Т. 18. С. 157–168.
20. Малиновський К. А., Царик Й. В., Жиляєв Г. Г. та ін. Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат. К.: Наук. думка, 1998. 176 с.
21. Мінарченко В. М. Життєва стратегія сировинно значущих видів лікарських рослин України та її реалізація в умовах трансформованого навколишнього середовища // Укр. ботан. журнал. 2007. Т. 64. № 5. С. 667–675.
22. Олейникова Е. М. Онторморфогенез и структура популяций стержнекорневых травянистых растений Воронежской области. Воронеж: ВГАУ, 2014. 366 с.
23. Царик Й. В., Жиляєв Г. Г., Кияк В. Г. та ін. Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат. Львів: Поллі, 2004. 198 с.

24. Царик Й. В., Малиновський К. А., Жилияєв Г. Г. та ін. Стратегія популяцій рослин у природних і антропогеннозмінених екосистемах Карпат. Львів: Євросвіт, 2001. 160 с.
25. Ценопопуляції рослин (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с.
26. Ценопопуляції рослин (очерки популяційної біології). М.: Наука, 1988. 184 с.
27. Червона книга України. Рослинний світ. К.: Глобалконсалтинг, 2009. 900 с.
28. *Falicska K.* Przewodnik do badan biologii populacji roslin. Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN, 2002. 587 s.
29. *Klymenko H. O., Kovalenko I. M.* Basic approaches to determining stability of populations of rare plant species // Біол. студії. 2016. Т. 10. № 2. С. 123–132.
30. *Manning P., Houston K., Evans T.* Shifts in seed size across experimental nitrogen enrichment and plant density gradients // *Basic Appl. Ecol.* 2009. Vol. 10. Issue 4. P. 300–308.
31. *Matthies B.* The genetic and demographic consequences of habitat fragmentation for plants: examples from declining grassland species // *Bundesamt fuer Naturschutz, Bonn. Schriftenr. Vegetationskunde.* 2000. H. 32. S. 129–140.
32. *Ramula S., Dinnütz P., Lehtilä K.* Spatial data replacing temporal data in population viability analyses: An empirical investigation for plants // *Basic Appl. Ecol.* 2009. Vol. 10. Issue 5. P. 401–410.
33. *Viard-Crütat F., de Bello F., Eriksson O.* et al. Filtering of seed traits revealed by convergence and divergence patterns in subalpine grasslands // *Basic Appl. Ecol.* 2011. Vol. 12. Issue 5. P. 423–431.

Стаття надійшла до редакції 22.01.21

доопрацьована 16.02.21

прийнята до друку 23.02.21

RELATIONSHIP BETWEEN THE DEVELOPMENTAL RATE AND INDIVIDUAL VITALITY IN POPULATIONS OF RARE PLANT SPECIES IN THE HIGH-MOUNTAINS OF THE UKRAINIAN CARPATHIANS**V. Kyyak¹, V. Shtupun²***¹Ivan Franko National University of Lviv
4, Hrushevskiy St., Lviv 79005, Ukraine**²Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine
4, Kozelnytska St., Lviv 79026, Ukraine
e-mail: vlodkokyjak@ukr.net*

The article presents an overview of long-term research and numerous publications on the relationship between developmental rate and individual vitality in populations of rare and endemic plant species in the high-mountain zone of the Ukrainian Carpathians: a case study on *Ranunculus thora*, *Primula halleri*, *Leontopodium alpinum*, *Gentiana acaulis*, *Doronicum clusii*, *Saussurea alpina*, *Oreochloa disticha*, *Pulsatilla alba*, *Rhododendron myrtifolium*, *Senecio carpathicus*, *Festuca carpatica*, *Heracleum carpaticum*, *Phyteuma vagneri* etc. Stationary in-situ research was conducted at the study sites founded 5–30 years ago. The greatest impact on the individual and population vitality is caused by the position changes in coenosis of the species of different life forms and strategies. Increasing of the shrub positions accelerates the decreasing of vitality of low shrubs and grasses especially, and vice versa, increasing of the coenotic position of high-growing shrubs and grasses causes the vitality decrease of short-growing heliophytes, including most of the rare species.

The individual vitality and population viability determines some influence on the dynamics of their seasonal development. The individual development is faster at higher vitality level. It results in the relatively earlier beginning of phenophases. In the coenoses where the value of population as ecosystem engineer is higher, the accelerated dynamics of pre-flowering phases and longer flowering period is observed.

The individual vitality and relative age of vegetatively active species increase significantly under the developmental conditions without vegetative reproduction. The vitality of vegetative diaspores significantly change due to the effect of autonomous development of shoots and ramets in comparison to the original vitality of maternal individuals. The effect of inertia of individual and population vitality consists in the gradual change of their vitality under the changeable conditions of their existence. Only drastic adverse exogenous effects can cause a sudden decrease of their vitality. Processes of the transition of low vitality individuals to the high rank are the slowest ones.

Keywords: plant population, ontogenesis, vitality, high-mountains, Ukrainian Carpathians