

УДК 581.522 (234.421.1)

## ОНТОГЕНЕЗ ТА ПОПУЛЯЦІЙНА СТРУКТУРА *ADENOSTYLES ALLIARIAE* (GOUAN) A. KERNER (*ASTERACEAE*) В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ

В. Білонога

Інститут екології Карпат НАН України,  
вул. Козельницька 4, м. Львів 79026, Україна,  
e-mail: [bilonoha@gmx.net](mailto:bilonoha@gmx.net)

Наведено результати дослідження онтогенезу та популяційної структури *Adenostyles alliariae* (Gouan) A. Kerner (*Asteraceae*) в рослинних угрупованнях високогір'я Українських Карпат; проаналізовано адаптаційний комплекс популяції *Adenostyles alliariae* у різних еколого-ценотичних умовах. Виявлено два типи популяційної стратегії, які є результатом пристосування до різних умов середовища і відрізняються характером онтогенезу, будовою клонів та структурою генеративної сфери.

*Ключові слова:* *Adenostyles alliariae*, онтогенез, вікова структура, популяція, Карпати.

Проблема збереження природних екосистем за умов збільшення антропогенного навантаження є надзвичайно актуальною і якнайтісніше пов'язана з питаннями стабільності та стійкості на рівні окремих видів. Відповідно, вивчення комплексу механізмів самопідтримання виду незмінно зводиться до дослідження життєвої стратегії його окремих популяцій. Таку стратегію можна трактувати як сукупність біологічних властивостей, що дають змогу популяції залежно від конкретних умов середовища досягати максимально сприятливого становища в ценозі. До диференційних ознак стратегії на індивідуальному та популяційному рівнях належать, зокрема, тип онтогенезу, темпи розвитку, наявність стану первинного спокою та квазісенільності, репродуктивна здатність, біомасу та середньорічний приріст, структуру і розвиток клонів, тип самопідтримання, характер вікової і тип просторової структури [4]. Аналіз динаміки таких ознак дає змогу поповнювати наші знання про фітоценотичний потенціал виду в цілому, прогнозувати можливі зміни на популяційному рівні та в екосистемі у кожному конкретному випадку.

Об'єктом наших досліджень обрано *Adenostyles alliariae* (Gouan) A. Kerner (*Asteraceae*) – вид субмеридіальної та південної частини помірної зони Європи. Поширений він у смугі гірських лісів та субальпійському поясі. В межах України це єдиний представник роду *Adenostyles* Cass., який у європейській флорі налічує три види [8]. В Україні поширений винятково в Карпатах, головню в Чорногорі,

Свидівці, Мармароських та Чивчинських горах, де виділяють два варіанти асоціації *Adenostyles alliariae* – гігрофітний та мезофітний [1, 7]. Асоціації приурочені до субальпійського поясу та верхньої межі лісу. Нерідко цей вид утворює комплекси з угрупованнями гігрофільного різнотрав'я, щучниками та вологими типами криволісся *Alnus viridis* (Chaix) DC. і *Pinus mugo* (Turra). Це переважно захищені від вітру добре освітлені ділянки з багатими, достатньо зволженими нейтральними або слабокислими за реакцією ґрунтами. Рослина підлягає охороні в межах окремих природоохоронних територій деяких країн, зокрема, у Словаччині [9]. В Українських Карпатах формація *A. alliariae* належить до групи середньоевропейських вторинно-рідкісних монотанних фітоценозів на північно-східній межі поширення, є раритетною і потребує певних охоронних заходів [7]. Вид *A. alliariae* є типовим представником високотрав'я – гемікриптофіт з потужними генеративними пагонами та підземним горизонтальним кореневищем. Належить до групи кореневищних багаторічників з поліцентричним типом розростання та неспеціалізованою пізньою дезінтеграцією. Анемохор. Поширення в угрупованнях верхньої межі лісу та субальпійського поясу сприяло формуванню та закріпленню на генетичному рівні цього виду комплексу властивостей і пристосувань, спрямованих на максимальне використання потенцій у різноманітних ценотичних умовах. З огляду на фітоценотичні та екологічні особливості виду, а також необхідність його охорони в загальній системі збереження біорізноманіття *A. alliariae* заслуговує на проведення комплексних популяційних досліджень.

Мета наших досліджень – виявлення індивідуальних і групових диференційних ознак життєвої стратегії та механізмів самопідтримання на популяційному рівні аденостилеса сіролистого в природних умовах у різних типах місцезростань. Одним із передбачуваних завдань було вивчення онтогенезу та популяційної структури *A. alliariae* за різних екологічних та фітоценотичних умов у режимі заповідання та антропогенного навантаження. Для досліджень обрано традиційні методи популяційної екології та фітоценології. Просторову та вікову структури вивчали за допомогою методик, опрацьованих і випробуваних у відділі популяційної екології Інституту екології Карпат НАН України. Онтогенез та особливості функціонування генеративної сфери визначали у польових та лабораторних умовах [2, 3, 5, 6]. Дослідження проводили головно в Чорногорі на висотах від 1280 до 1650 м н.р.м. у п'яти різних угрупованнях, де едифікаторними видами були, відповідно, *Picea abies* (L.) Karst., *Alnus viridis*, *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Senecio nemorensis* L. subsp. *fuchsii* (C.C. Gmelin) Čelak. та *Adenostyles alliariae*.

В онтогенезі *Adenostyles alliariae* виразно простежується декілька етапів, які відрізняються між собою комплексом якісних та кількісних ознак. Повний цикл індивідуального розвитку складається з прегенеративного, генеративного та постгенеративного періодів. Водночас послідовність, тривалість та характер кожного з них можуть суттєво змінюватися залежно від впливу зовнішніх чинників. У досліджуваних популяціях *A. alliariae* найбільше поширені два головні варіанти онтогенезу – базовий та спрощений, що визначені головно еколого-ценотичними умовами зростання та антропогенним навантаженням. За умов, що близькі до оптималь-

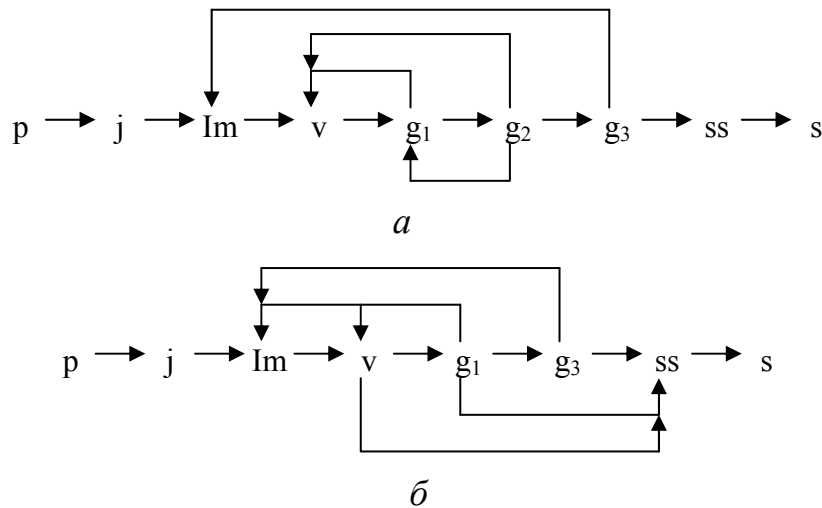


Рис. 1. Схеми варіантів онтогенезу аденостилеса сіролистого в оптимальних (а) та екстремальних (б) умовах місцезростання. Вікові стани: *p* – паросток; *j* – ювенільний; *im* – іматурний; *v* – віргінільний; *g1* – генеративний молодий; *g2* – генеративний зрілий; *g3* – генеративний старий; *ss* – субсенільний.

них для виду, якими вважають достатньо зволожені, дреновані, добре освітлені ділянки з домінуванням високотрав'я, вільхи зеленої або сосни гірської в діапазоні висот від 1300 до 1800 м н.р.м., переважає базовий варіант (див. рисунок). У цьому випадку дорослі генеративні особини мають високу життєвість і за типом біоморфи належать до групи поліцентричних з неспеціалізованою дезінтеграцією. Тривалість формування якісних і кількісних ознак дорослої генеративної особини з моменту проростання насінини в таких умовах становить вісім і більше років. Переважно вони представлені порівняно компактними парціальними утвореннями, що складаються із системи вкорочених пагонів на горизонтальних кореневищах другого-третього порядків. Завдяки наявності кількох центрів розростання в такому клоні генеративні структури утворюються щорічно. За допомогою принципової схеми вікових станів [2] доволі чітко можна виділити їхній повний класичний ряд – від паростка до сенільної особини. Тривалість кожного окремого вікового стану зумовлена інтенсивністю розвитку кореневища, яке одночасно виконує нагромаджувальні та регенераційні функції.

Паростки на завершення першого року життя мають один-два листки, що значно різняться за формою і розмірами. Висота особини не перевищує 2 см. Форма листової пластинки – від округлої з вираженими широкими зубцями і розміром 0,3x0,5 см у старшого листка, до ниркоподібної розміром 1,0x2,0 см у молодшого. Кореневища нема. До категорії ювенільних треба зачислити особини з двома

ниркоподібними, злегка опушеними листками розміром пластинки в середньому 5,0x3,0 см на 3-4-сантиметрових черешках. Довжина кореневища залежно від абсолютного віку особини може досягати 1,0-1,5 см. Тривалість ювенільного стану – два-три роки. Залежно від умов місцезростання іматурні особини *A. alliariae* мають кореневище діаметром 0,3-0,5 см і довжиною 2,0-3,0 см; два листки ниркоподібної форми шириною 7,0-10,0 см зі слабковираженими заокругленими зубцями. Довжина черешка – 10,0-12,0 см. Бруньки вегетативного поновлення закладаються у пазухах листків. За реальних умов тривалість іматурного вікового стану становить не менше трьох років.

В особин, які за комплексом морфологічних ознак трактують як віргінільні, кореневище досягає в середньому 1,0-1,2 см у діаметрі і має довжину до 10 см. Протягом вегетативного періоду звичайно утворюється пара (зрідка більше) листків – серцеподібно-ниркоподібних за формою, завширшки до 20-40 см з нерівнозубчастими краями та характерним опушенням на нижньому боці листка. Щорічно на кореневищі в пазухах таких листків закладається по одній бруньці поновлення. Абсолютний вік особин коливається у межах шести-восьми років. За сприятливих умов на віргінільній особині може бути до 12 життєздатних бруньок відновлення. Тривалість перебування особини у цьому віковому стані становить щонайменше два-три роки.

Після досягнення кореневищем діаметра 1,2-1,5 см з його термінальної бруньки формується генеративний пагін, і розпочинається генеративний період в онтогенезі особини. Одночасно на кореневищі з бічних бруньок розвиваються вегетативні пагони, з яких згодом утворюються кореневища другого порядку. У молодих генеративних особин відмирання монокарпічного генеративного пагона супроводжується утворенням однієї, рідше двох нових вегетативних розеток. У цьому разі омолодження не є глибоким і сягає здебільшого рівня віргінільної особини. Отже, у цьому віковому стані генерування чергується з кількарічними періодами спокою. Стабільне щорічне формування генеративних структур є майже винятково ознакою зрілих генеративних особин, які мають цілісну систему кореневищ другого-третього порядків. Поліцентричність за наявності декількох (двох-п'яти) пагонів дає змогу рослині утворювати генеративні пагони щорічно. Тривалість перехідного періоду від молодого до зрілого генеративного стану становить три-чотири роки і більше.

У зрілому генеративному стані морфологічно цілісна особина може перебувати чотири-п'ять років. Згодом, унаслідок відмирання найстарших фрагментів кореневища, відбувається партикуляція цілісного утворення. У цьому випадку виникають два-три автономні центри розростання, які надалі вважають особинами вегетативного походження. Їхній віковий статус залежить від життєвості та характеру партикуляції первинного утворення. Окремі новоутворені центри розростання можуть зберігати здатність до формування генеративних органів, інші переходять до рангу віргінільних або субсенільних. За такої дезінтеграції новоутворені генеративні особини вегетативного походження здебільшого втрачають спроможність формувати генеративні пагони щорічно. За умов високого рівня життєвості ці осо-

бини набувають ознак молодих генеративних, а у випадку низької життєвості – старих генеративних особин.

В умовах недостатньої освітленості, регулярного відчуження асимілювальних органів, пошкодження фітофагами або надмірного ущільнення ґрунту у популяції *A. alliariae* більшого поширення набуває спрощений варіант онтогенезу. Залежно від характеру та інтенсивності дії негативних факторів глибина спрощення може бути різною. В зімкнутих смерекових деревостанах для популяції *A. alliariae* характерним є життєвий цикл, за якого генеративний період значно зменшується або зникає цілком.

Поліваріантність онтогенезу виявляється згодом і на популяційному рівні – в існуванні відмінних типів поширення, просторової та вікової структур, що узгоджуються з еколого-ценотичними умовами конкретних місцезростань. У смерекових деревостанах поширення *A. alliariae* пов'язане головню з невеликими ділянками, де з певних причин у минулому були розриви у суцільного деревного ярусу. Площі окремих оселищ коливаються в межах від кількох до кільканадцяти метрів квадратних. За низької ясності щільність тут у середньому не перевищує 1,4 особини/м<sup>2</sup> (мінімальна – 0,2). Проективне вкриття аденостилеса сіролистого – на рівні 4%. Натомість у відкритих, добре освітлених вологих ценозах із домінуванням вільхи зеленої (зімкнутість 0,6-0,7) та у високотравних угрупованнях щільність популяції в синузях становить у середньому 5,5 особин/м<sup>2</sup>. Максимальні значення проективного вкриття (80%) і щільності (27,9 особин/м<sup>2</sup>) простежуються на екотоні чагарникових і трав'янистих ценозів та вздовж гірських потоків. Основою популяції в усіх випадках є особини від іматурних до генеративних, чисельність яких у синузях виду доволі стабільна. Зміни чисельності пов'язані головню з динамічними процесами в групах паростків та ювенільних особин. Відмінності онтогенезу в особин у різних еколого-ценотичних умовах виявляються також в існуванні різних типів вікової структури. В оптимальних умовах місцезростання здебільшого переважають повночленні лівосторонні вікові спектри з домінуванням іматурних і віргінільних особин; у стресових умовах найпоширеніші неповночленні лівосторонні спектри, рідше – з двома максимумами по краях вікового спектра. Неповночленність зумовлена переважно випаданням усього генеративного періоду або відсутністю окремих генеративних вікових груп. У цьому випадку неповночленність може бути достатньо закріпленою або ж циклічною. Немає здебільшого зрілих генеративних особин. Група генеративних особин у віковому спектрі представлена винятково молодими та старими особинами низької життєвості. Перерви у генеруванні є довготривалими і становлять нерідко чотири-п'ять років і більше. Значно зростає частка субсенільних особин віргінільного походження. На цьому тлі простежується зменшення розмірів підземних кореневищ та загальної кількості бруньок поновлення на них. Особини представлені здебільшого одним пагоном і, на відміну від базового варіанта, за типом біоморфи є моноцентричними.

Важливим показником рівня життєвості окремих фрагментів популяції і водночас елементом комплексу адаптаційних механізмів вважають їхню потенцій-

ну здатність до продукування насіння. Це особливо важливо для цього виду з огляду на освоєння нових місцезростань, оскільки рівень вегетативної рухливості дає змогу *A. alliariae* лише утримувати освоєні локуси. Під час досліджень було з'ясовано, що процес формування генеративних органів у *A. alliariae* має особливості, зумовлені екологічними та фітоценотичними чинниками. Відмінності зафіксовано у кількох параметрах – кількості зонтикоподібних суцвіть на генеративному пагоні, кількості антодіїв та квіток у них. Звичайно на генеративному пагоні *A. alliariae* утворюється від одного до трьох зонтикоподібних суцвіть. Проте у складі різних ценотичних популяцій відсоток особин з одним, двома чи трьома суцвіттями, які формуються у пазухах верхівкових та, іноді, середніх стеблових листків може суттєво коливатись. Відповідно, загальна кількість квіток на особині може збільшуватись або зменшуватись на 20-30%. Найбільше особин з двома-трьома суцвіттями є в локусах, що зростають за умов, близьких до фітоценотичного оптимуму – у трав'янистих та чагарникових угрупованнях з достатньо високим рівнем освітленості та зволоження. Найменше таких особин у зімкнутих смерекових деревостанах. Вплив висотного фактора на кількість суцвіть є менш виразним. Наприклад, у фрагментах популяції на відкритих ділянках середня кількість суцвіть на генеративному пагоні збільшувалась по висотному профілю від 1,8 на 1460 м до 2,0 на 1650 м. У смерековому лісі в межах висот від 1280 до 1375 м середня кількість суцвіть коливалась від 1,4 до 1,7. Кількість квітів у окремих антодіях також змінювалась залежно від еколого-ценотичних умов. Звичайно їх налічується п'ять-шість. Проте на одній особині нерідко трапляються антодії з трьома-вісьмома квітками. Найбільшого середнього значення цей показник досягає в складі високотравних та чагарникових угруповань і поступово зменшується у ценопопуляції, розташованих вище по висотному профілю, а також у смерековому лісі. Подібна закономірність виявляється і в кількості антодіїв у зонтикоподібному суцвітті. Загалом, зниження середньорічних температур повітря, недостатня зволоженість і трофічність субстрату, а також недостатня освітленість зумовлюють зменшення значень більшості кількісних параметрів у генеративній сфері. Винятком є лише кількість зонтикоподібних суцвіть на генеративному пагоні. У відкритих ценозах з домінуванням *Deschampsia cespitosa* у разі збільшення висоти над рівнем моря цей показник може навіть дещо зростати.

Аналіз онтогенезу дає змогу зачислити *A. alliariae* до групи короткочорених трав'яних полікарпиків із помірною здатністю до галуження кореневища і вегетативного розмноження. У зрілому віці в особини головного кореня нема, натомість коренева система формується зі стеблових коренів. Життєва форма *A. alliariae* залежно від умов місцезростання має порівняно коротке кореневище або систему кореневищ другого-третього порядку. У цьому випадку біоморфа не є сталою, а постійно змінюється під час онтогенезу. Елементарною одиницею будови і наростання системи пагонів є поліциклічний монокарпічний пагін, який наростає моноподіально протягом кількох років і завершує розвиток утворенням термінального суцвіття. Сукупність властивостей і пристосувань забезпечує тривале існування популяції аденостилеса сірелистого в угрупованнях, що суттєво відрізняються

за екологічними і фітоценотичними умовами. Реакція на зміни у навколишньому середовищі виявляється на індивідуальному та популяційному рівнях і є адекватною до характеру та інтенсивності впливу зовнішніх чинників. Поліваріантність онтогенезу, зміни акцентів у превалюванні вегетативного або генеративного типів розмноження, зміна структури клонів, перебудова у функціонуванні генеративної сфери дають змогу цьому виду утримувати ценотичні позиції в різних типах природних екосистем – трав'яних, чагарникових та лісових. Аналіз комплексу властивостей і пристосувань дає підстави стверджувати про наявність двох типів популяційної стратегії у *A. alliariae*. Зокрема, в екстремальних умовах послаблюється інтенсивність вегетативного відновлення. У цьому випадку простежується зменшення рясності, чисельності та щільності популяції в цілому, а також спрощення онтогенезу. Можна припустити, що відновлення природної межі лісового поясу в заповідних умовах призведе до зміни життєвої стратегії популяції виду з конкурентної до стрес-толерантної.

1. *Малиновський К.А.* Рослинність високогір'я Карпат. К: Наук. думка, 1980. 278 с.
2. *Малиновський К.А., Царик Й.В., Жиляев Г.Г.* та ін. Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат. К.: Наук. думка, 1998. 173 с.
3. *Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1953. 290 с.
4. *Серебрякова Т.И.* Типы большого жизненного цикла и структура наземных побегов у цветковых растений // Бюл. Москов. о-ва испыт. природы. Отд. Биологии. 1971. № 76. Вып. 1. С. 105-119.
5. *Смирнова О.В.* Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф // Ценопопуляция растений. М.: Наука, 1976. С. 116-165.
6. *Смирнова О.В.* Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 205 с.
7. *Стойко С.М., Мілкіна Л.І., Яценко П.Т.* та ін. Раритетні фітоценози західних регіонів України (Регіональна "Зелена книга"). Львів: Поллі, 1998. 190 с.
8. *Flora Europae.* Cambridge; London; New York; Melbourne: Cambridge University Press, 1976. Vol. 4. P. 505.
9. *Oslavdova-Limánekova A., Murcko J., Hajdukova J.* Chránene územía okresu Stará L'ubovňa. 1991. 32 s.

**ONTOGENY AND STRUCTURE OF POPULATION OF THE  
*ADENOSTYLES ALLIARIAE* (GOUAN.) KERN (*ASTERACEAE*) IN  
THE UKRAINIAN CARPATHIANS**

**V. Bilonoha**

*Institute of Ecology of The Carpathians, National Academy of Science of Ukraine  
Kozelnytska str. 4, L'viv 79026, Ukraine,  
e-mail: [bilonoha@gmx.net](mailto:bilonoha@gmx.net)*

Research results on ontogeny and structure of population of *Adenostyles alliariae* (Gouan) A.Kerner (*Asteraceae*) and analysis of its adaptive complex in the mountainous plant communities of the Carpathians are presented. Reveal two types of the population strategy – with different kind of ontogeny and clones structure, and various functioning of sexual sphere, as resulting of adaptive response to habitats condition.

*Key words:* *Adenostyles alliariae*, ontogeny, age structure, population, Carpathians.

Стаття надійшла до редколегії 14.02.2002

Прийнята до друку 17.03.2002