

Г.Г. ЖИЛЯЄВ

Інститут екології Карпат НАН України  
вул. Козельницька, 4, Львів, 79026, Україна  
ecoinst@mail.lviv.ua

## ІДЕНТИФІКАЦІЯ РІВНІВ ЖИТТЄВОСТІ В ОНТОМОРФОГЕНЕЗІ ТРАВ'ЯНИХ БАГАТОРІЧНИКІВ

---

*Ключові слова: популяція, життєвість, життєздатність, онтоморфогенез*

Проблеми охорони рослинного світу і збереження біорізноманості потребують розвитку фундаментальної концепції життєздатності, яка зробить можливою об'єктивну оцінку стану природних популяцій і перспектив збереження їх екологічних та еволюційно значущих ознак.

Незважаючи на те, що комплекс диференційних ознак, який дослідники використовують під час віталітетного аналізу, не є сталим, а залежить від конкретних завдань і біологічних властивостей самих об'єктів досліджень, в усіх випадках необхідно враховувати об'єктивні відмінності особин за їх віковим станом та життєвістю. Нині є всі підстави вважати, що закономірності вікової структури у популяціях вже відомі, а ключі до визначення вікового стану трав'яних багаторічників методично обґрунтовані і загалом уніфіковані, тимчасом як диференціація і характерні співвідношення особин за рівнями життєвості (віталітетний склад популяцій) вивчені значно менше.

Поняття «життєвість» було запропоноване на початку минулого століття [28] у розумінні відповідності виду умовам навколишнього середовища. Але через відсутність універсальних критеріїв диференціації життєвості, за якими можна об'єктивно враховувати специфічні властивості різних рослин, їх стан і позиції у конкретних екосистемах, це поняття досі залишається досить розмитим і має численні інтерпретації [2—4, 13, 15, 16, 25]. Часто життєвість визначають за габітусом, масою, особливостями репродуктивної сфери та іншими показниками з загальної вибірки особин популяцій. Іноді життєвість вважають синонімом життєвого стану й оцінюють за окремими кількісними, до того ж зворотними показниками [1, 4, 6, 17].

Моніторинг, який ми здійснювали в Карпатах за групою популяцій трав'яних багаторічників, свідчить про недоліки такого підходу. Виявлено ряд якісних ознак, функціональних показників, необхідних для всебічного віталітетного аналізу популяцій. Вдалося конкретизувати поняття життєвості як особливої первісної та незворотної форми індивідуальної диференціації, яка, на відміну від життєвого стану, зберігається протягом життя (онтоморфогенезу) особин і визначає перспективи їх існування у складі конкретних популяцій.

© Г.Г. ЖИЛЯЄВ, 2005

### Об'єкти і методи досліджень

Дослідження виконувалися на біологічному стаціонарі Інституту екології Карпат НАН України протягом 1974—2004 рр. На 30 постійних пробних площах, у фітоценозах лісового, субальпійського й альпійського рослинних поясів Карпат були підготовлені стрічкові трансекти площею 25—100 м<sup>2</sup> кожна [21]. На них здійснювався моніторинг за популяціями трав'яних багаторічників, у тому числі і *Soldanella hungarica* Simonk. (*Primulaceae*). За класифікацією О.В. Смирнової [24] він належить до типу неявнополіцентричних біоморф. У дорепродуктивному та післярепродуктивному періодах її особини є простими, а в репродуктивному періоді — складними індивідуумами. Для описів вікових станів особин використовували стандартну вікову періодизацію та літерну індексацію: *se* — насіння, *p* — проростки, *j* — ювенільні, *im* — іматурні, *v* — віргінільні, *g<sub>1</sub>* — молоді генеративні, *g<sub>2</sub>* — дорослі (зрілі) генеративні, *g<sub>3</sub>* — старі генеративні, *ss* — субсенільні, *s* — сенільні особини [22, 26]. Їх життєвість позначена як **Ж-1** (висока), **Ж-2** (середня), **Ж-3** (низька). Однак слід зауважити, що категорії «висока», «середня» і «низька» життєвість не обов'язково означають, відповідно, кращу, середню чи гіршу якість цих рівнів або будь-яких інших об'єктивних переваг відповідних особин.

### Результати досліджень та їх обговорення

Проведені дослідження свідчать про існування маркерних ознак, за якими можна точно і досить просто ідентифікувати життєвість на всіх вікових етапах онтоморфогенезу особин (табл. 1). Виходячи з того, що його базовий алгоритм (як і синонтогенез кондивідуумів) детермінується життєвістю [8, 11], то досліджуючи будь-які аспекти функціонування популяцій, потрібно враховувати віталітетну градацію їх особин чи кондивідуумів. Аналогічно до того, як на індивідуальному рівні модульність тіла рослин сприяє виживанню кожного окремого організму, віталітетна диференціація популяцій є одним з ефективних механізмів життєзабезпечення, який дозволяє їм уникати дії несприятливих факторів і оперативно реагувати на зміну екологічної ситуації. Враховуючи той факт, що особини різної життєвості не є цілком ідентичними за параметрами свого екологічного оптимуму і толерантності до біотичних чинників, їх елімінація у популяціях має диференційований характер. У результаті закономірно формується найбільш відповідна конкретним умовам віталітетна структура [12].

Наші дослідження засвідчують, що навіть насіння рослин несе в собі ознаки різної життєвості, які зберігаються протягом усього життя особин. Водночас хоча сам принцип віталітетної диференціації, застосований щодо *Soldanella hungarica*, може використовуватися до переважної більшості трав'яних багаторічників, конкретний ознаковий простір життєвості потрібно коригувати відповідно до біології конкретних видів рослин [5, 10, 18, 19].

У цілому віталітетна диференціація особин є нормальним і поширеним явищем, об'єктивний характер якого не викликає у науковців жодних запе-

Таблиця 1. Індивідуальні ознаки життєвості в онтоморфогенезі *Soldanella hungarica*

Видовий опис	Ознаки за рівнями життєвості		
	Ж-1	Ж-2	Ж-3
М	Насіння темно-буре, велика — до 0,4 мг, абиотодібно, відкладене, слабоберисте, з маленьким зародком і рідким ендоспермом. Лабораторна схожість — 83–93, польова — 45%. Почини проростати на 4-ту добу. Насіння має низьку інтенсивність проростання. Висадок цього вже за перні 20 дб проростає близько 75% від його зваженої вибірки. Саме тому переважна частина насіння вищої життєвості не поповнює ґрунтовий банк, а встигає дати сході вже після осеннього обсяснення, ще до закінця зимового періоду. Та навіть така частина насіння, яка не встигла прорости, не має глибокого спокю і за сприятливих обставин здатна проростати навіть під снігом.	Насіння гладеньке, округле, чорно-буре, середніх ваги (близько 0,3 мг) і розміру. Почини проростати на 6–7 добу. Лабораторна схожість — 80–83, польова — 40%. 75% зваженої вибірки насіння середньої життєвості проростає за 43–46 дб. Те, що не проростає, поповнює ґрунтові банки популяції, де залишається в стані спокою, зберігаючи схожість протягом 1,5–2 років. Як і насіння високої життєвості, за сприятливих обставин здатне проростати влітку під снігом.	Насіння дрібне, вагою не більше 0,2 мг. За формою майже кулясте, залуцувало-коричнве. В лабораторних умовах почини проростати через 12–15 дб. Лабораторна схожість вибірки із 100 насіння на перетягу 70%, з яких 75% потребує для проростання досить тривалого часу — 85–110 дб. Значна зберігає здатність до проростання протягом 5–7 років. Але близько 40% насіння проростає швидко, протягом 2–3 років. У польових умовах має період глибокого спокю тривалістю 8–10 міс. Висадок цих властивостей є головним джерелом для репродукції насіння та формування ґрунтових банків у популяціях.
Р	Співвідношення між довжиною і шириною сім'ядольних листків становить 2,5. Їх величина висуваю довшу. Висота надземної частини рослини — 1,5–2,0 см. Стебло біло-зелене, а черешки — червоно-коричневий. Гілокотиль добре помітний, 0,5–1,0 см завдовжки. Зона кореневі шийки вкрита бурими волосками. Головний корінь слабозгалужений, завдовжки 1,2–2,5 см. На гілокотилі біля основи сім'ядольні формуються два додаткові корені. Тривалість перебування особин у стані проростання — близько 1,5–2 міс.	Сім'ядольні листки абиотодібно, на кінці не викрив. Співвідношення довжини до ширини листкової пластинки — близько 2. Висота рослини — 1,5–2,0 см. Стебло сизувато-буре. Гілокотиль укорочений, не перевищує 0,5 см. Довжина еритроїтного слабозгалуженого головного кореня — до 2 см. Він добре розвинутий, тельно-оруб. Зона кореневі шийки вкрита рідкісними волосками. С кромки другого порядку. Додаткові корені на гілокотилі ще недостатньо сформовані. Тривалість цього стану досягає 3–6 міс. Визначається за датою повного відмирання сім'ядольних листків і повною листя еволюційного типу.	За формою сім'ядольні листки плоскі і округлі. Співвідношення між довжиною та шириною листкової пластинки становить 1,0–1,1. Листки відкладочні, за 2–3 місяці повністю відмирань. Висота надземної частини — близько 0,7–1,0 см. Стебло товсте, коричнево-зелене, а листки червоні червоно-бурі, короткі (до 1 мм). Гілокотиль опущений, коричневий, не опушений. Система головного кореня розвинена. Він еритроїтний, росте майже вертикально довшу, завдовжки 2,0–2,5 см. Добре розвинені корені другого порядку, які ростуть під кутом 45–60° до поверхні ґрунту. В основі сім'ядольні на гілокотилі додаткові корені не формуються. Тривалість цього стану варіюється, становить 2–12 міс.

Стадії етапу розвитку	Співвідношення за різними життєвими етапами		
	Ж-1	Ж-2	Ж-3
1	Формується перший аксиальний листок. За формою він майже нагадує лист дорослого рослини. Стандартизовані між довжиною листової пластинки та довжиною черешка — близько 1,5. На гілках листки розвиваються додаткові корені. Стебло аксіальне. Висота рослини — 2,0–2,5 см, а тривалість квіткового етапу — 6–7 міс.	За формою еволюційний листок на повноту відповідає листкам дорослої особин і значно дрібніший за них. Стандартизовані між довжиною листової пластинки та черешком на перетинці 1,2. Разом з розвитком додаткових (гіпоморфних) систем триває аксиальний розвиток системи головної і додаткових коренів другого порядку, які досягають глибини 2,5–3,5 см. Стебло і черешок бурі-білі. Тривалість цього вікового етапу — 8–10 міс.	Еволюційний листок короткочерешковий і дуже дрібний. Стандартизовані між довжиною листової пластинки і черешком на перетинці 0,5–0,7. Забарвлення черешка темно-сіре, світлої частини — бурі-зелені. У притт головний корінь проникає на глибину до 3 см, де формує багато бічних коренів. На аксіальному гілках також з'являють 2–3 додаткові півсферичні корені. Висота квіткової рослини незначної життєвості не перевищує 1,5–2,0 см. Завишка тривалість цього вікового етапу — близько 2 років, і черешок 3–4 міс. частково рослин зберігає жовті сім'яночкові листки.
2	Формується 3–4 дані черешковий перутих листки дорослого типу. Простора між довжиною листової пластинки і черешка — 1,4. Черешки не мають опушення, вони голі. Головні корені приймають розвиток, значить додаткові півсферичні корені дуже довгими заростають. Активно розвивається система стовбурного коріння. Підземні частини набувають вигляду коричневого коріння (рослини) темно-коричневого кольору. З буряк відокремлюється рівномірна циліндр - довжиною відносно висоті. Кореня рослини росте в опівному жовтій радіусом 3,0–3,5 см. Тривалість цього вікового етапу — від 0,5 до 2 років.	Висхідність 3–5 аксиальних листків. За своєю формою і структурою зливаються вони повністю відповідають дорослим, але в 3–8 разів дрібніші за них. Довжина листової пластинки менша за ту черешка у пропорції 1,6. З боку стебла черешки мають червонобурий забарвлення і керати еліптичні додатковими залозистими зонками довжиною 0,2–0,4 мм. Окружні коріння короче (до 0,7 см), округлі. Півсферичні на зовні формуються частини додаткові корені. Відносно функціонує система головної кореня з коренями першого і другого порядку. Тривалість етапу — 1–2 роки.	Розвивається 2–3 округлі, короткочерешковий листки. Простора між довжиною листків та їх черешка — майже 1,2. Черешки бури, керати залозисті волохаті завдовжки 0,3 мм. Зрідка вони волохаті також керати який білі листки біля інтратрипної жилки. Система головної та додаткових коренів першого і другого порядку проникає на глибину 2,0–2,5 см. Вони широкі, конічні й розширюються до перетинці 1,8–2,0 см у діаметрі. Різниця завдовжки 0,3–0,5 см, темно-бурі. Тривалість — 1,5–2,5 років.
3	За квіткової стадії рослини повністю відповідає дорослої особини. Має всіляк регулярні сезони змін листя вегетативної та осінньо-літньої генерації. У середині вегетативного сезону у вегетативних особин налічується до 5–7 листків 4–7 м <sup>2</sup> площі. Черешки голі, ясно-зелені, довжиною 5–9 см. Система головної кореня повністю відкриває. Наявність на півсферичному червоно-бурому корінні завдовжки 3,5–4,5 см утворюється найбільш додатковий коріння система. Задані півсферичному галузевий різноманітності рослини формується система підземних коренів і вона перетворюється на складну особину, в разі фізичного відокремлення партаккул (вегетативної розмноження) — на колоніальний клон. Тривалість етапу значно становить 51 більше років, але не перевищує 10.	Однотипові рослини. На головному розетковому листку формується 4–6 листків дорослого типу. Середня площа листової пластинки — 4–5 см <sup>2</sup> . Черешки завдовжки 4–6 см, у нижній частині слабо опушені. Мичуралізована систему утворюють головний корінь і додаткові корені другого порядку з численними гіломорфними, керати додатковими коріннями волохаті. Монотипові еліптичні бурі коріння завдовжки 2,5–3,0 см. Тривалість етапу — 12 років.	Лист дорослого типу, дрібні. Середня площа листової пластинки становить 1,4–2,2 см <sup>2</sup> . Черешки червоно-зелені, короткі (2–3 см), густо керати численними простими волохаті. Довжина відносно темно-коричневого коріння — 1,5–2,0 см. Корінню систему становлять головний корінь і додаткові корені, густо керати корінними волохаті. Тривалість цього вікового етапу — від 10 до 25 років.

Підвиди стан особин	Особини на різних етапах		
	Ж-1	Ж-2	Ж-3
Б	Має повністю сформовану апікертетивний головний пагіт, на якому виносом одні клітинні стебла і 6–8 листків. Листкові черешки завдовжки до 8 см, ясно-зелені, голи. Коренівий червокуватий. Система головного кореня відсутня. На пластичному коренівому ростуть численні молоді додаткові корені. Коренівий система повністю, формується на глибині, що не перевищує 3–4 см. Такі особини практично безперервно виступають. Тривалість етапу — 8–10 років.	Система головного кореня відсутня. Додаткова коренівий система формується на бурому коренівий завдовжки 3,5–4,5 см. Вони проростає у ґрунт на глибині 5–7 см. Кількість асимілюючих листків особин не перевищує 4–5 шт. Довжина черешка — близько 5 см. Біля основи вони забарвлені у чорно-бурий колір. Здебільшого такі особини не здатні відгукнутися швидко, регулярні періоди становлять 2–4 роки. Тривалість перебування етапу — до 20 років.	Формується 3–4 розетковий листки з округлими листковими пластинками. Їх черешки 3–4 см завдовжки. Вони осібно опущені, а при основі забарвлені в темно-чорний колір. Кількісно стебла перетворюються на висхідні, завдовжки 0,4 м завдовжки. Пластинки мають перерви в ширині — 3–6 років. Коренівий система зберігає висхідні фрагменти головного кореня. Коренівий червоний мезопікель. Вони корені — 2,5–3,0 см, різні верте коренівий висхідні. Довжини кореня проростають на глибину до 7–10 см. Цей етап етапу триває до 30 років.
В	Зберігається головний апікертетивний пагіт, на якому розвиваються 8–10 листків. Довжина голів ясно-зелених черешків досягає 11–13 см. Генеративні стебла розвиваються як одні першого порядку. Їх кількість на кожному особині не перевищує 1,4–1,8 шт. Такі особини здебільшого знаходяться швидко або кожна 3–5 років мають одностовпну перерву у ширині. Коренівий 8–14 см завдовжки, розташовано паралельно поверхні ґрунту (пластично) й активно заростає в товщину. Має коренівий забарвлення і верте численні висхідні, світлі додаткові коренівий, які проростають у ґрунт на глибину 1–3 см. Завдовжки від ботви триває 7–25 років.	Додаткова коренівий система добре розвита. Вони проростає у ґрунт на глибину 5–8 см. Коренівий темно-бурий, 4,5–7,0 см завдовжки. На якому формується 1–3 розетковий паритетик, який з яких має 5–6 листків. Біля основи черешка і генеративні пагіти помітно опущені. Довжина черешка — 6–7 см. Близько до стебла вони бувають, близько до листових пластинки набувають світло-оранжевого забарвлення. Періодично, раз на 2–4 роки, рослини мають перерви у ширині, які тривають 1–3 роки. Час перебування рослини у цьому етапі коливається у межах 15–23 роки.	Коренівий система короткокріпленого типу, яка включає залишки головного кореня і безліч бачих додаткових кореня, що проростають на 7–12 см у глибоку ґрунт. Їх кількісно густо верте коренівий волохаті. Коренівий системо-оранжевий, короткі, заростає мезопікель. Звичайно на якому формується 4–5 розетковий листки з короткими (4–5 см) черешками. Останні, як і клітинний пагіт, верте придатніми короткими простими волохаті. Тривалість перебування генеративного етапу тільки варіює залежно від мезоклімату, і в деяких випадках андійського поясу може перевищувати 40 років.
Б	Остаточно відірвані головний апікертетивний пагіт. Функціонують 2–3 пагіти другого порядку, на яких утворюються 4–5 світло-оранжевих листків. Характерні перерви у ширині протягом 2–3 років. Потужні темно-коричневі коренівий має численні старі додаткові корені. На якому утворюються фрагментарні темні апікертетивні пагіти відірвані пагіти. Завдовжки довжина коренівий становить 5–10 см. Черешки білувато-зелені, завдовжки 9–10 см. Цей етап триває 7–19 років.	Прогресують розеткування і світлі паритетика старого коренівий. Це призводить до періоду особини від форми складного індивідууму до компактного клону, що складається з 2–3 разів різного віку. Кожен розетковий пагіт має 4–5 довгокріплені листки. Паритетико і різномісними генеративними особини площа листових пластинки старих генеративних особини знаходиться на 15–35%. Біля стебла черешки темно-бурий. Вони завдовжки 5–7 см і від 1/3 довжини основи опущені. В такій самій колір забарвлені і коренівий, довжина якого не перевищує 8 см. Періодичність ширини особин — не більше одного разу на 3–5 років. Завдовжки тривалість цього етапу етапу — 20–35 років.	Система головного кореня відірвані на 1/3, а коренівий — на 1/5 довжини. На них знаходяться глибокі шари, які верте-решт спричиняють дегенерацию темно-бурий коренівий. Внаслідок цього кожна відірвані кількість розетковий раїт і живих фрагментів коренівий завдовжки 1,0–1,5 см. Формується 3–5 розетковий листки з короткими (2,0–2,5 см) чорно-бурий черешками. Близько до листових пластинки вони поступово висхідні. Черешки і нижній бік листових пластинки верте невисхідніми простими волохатіми волохатіми. Співвідношення довжини листових пластинки і черешка близько одиниці. Коренівий система розташована на глибині 3–5 см. Ширини нерегулярні, перерви становлять 1–5 років. У різних випадках тривалість цього етапу етапу досягає 25–48 років.

Вік особин	Ознаки зразків життєвості		
	Ж-1	Ж-2	Ж-3
55	<p>Маси мошпа життєва світла паразитища, внаслідок якої кореневище починає розпадатися на окремі буро-чорні фрагменти 3—5 см завдовжки. Черешки голі, з боку стебла мають зелено-жовтувате забарвлення. Їх довжина більш як удвічі перевищує довжину листових пластинок. Останні набувають еліпсоподібної форми. У період сезонної вегетації такі особини формують не більше чотирьох листків весняно-літнього типу, але термін їх життя становить лише 1—3 місяці. Внаслідок руйнування зберігає тільки один листок осінньо-зимового типу. Згодом навесні у таких особин формуються генеративні пагіги з недорозвиненими квітками. Тривалість — 2—4 роки.</p>	<p>Спостерігається подальша активна деструкція кореневої системи. Кореневище набуває темно-коричневого, подекуди навіть чорного забарвлення. Рослина має не більше 2—4 дрібних короткочерешкових розеток на пагігах. Довжина опушення при основі темно-бурих черешків не перевищує 3—5 см. Вони в 1,7 рази довші за листові пластинки. Листові пластинки біля центральної жилки густо вкриті простими залозистими волосками. Субсептальні особини середньої життєвості остаточно втрачають здатність формувати листя осінньо-зимового типу і тому знаходяться без жон. Це спричинено значною затримкою або повною відсутністю сезонної вегетації рослин наступною весною. Тривалість — 1—3 роки.</p>	<p>Система головного кореня повністю відмирає. Кореневище майже чорне, розпадається на безліч фрагментів завдовжки 0,7—1,5 см, розташованих у поверхневому шарі ґрунту. Листя дрібне, зібране в розетки, злегка опушене, на нижньому боці має частини темної плями. Довжина черешків — 1,5—2,0 см, а їх співвідношення з довжиною листових пластинок наближується до одиниці. Черешки бури, вкриті простими залозистими волосками. Залишки відсутні листя об'ємно-зимового типу. Частина таких особин періодично переходить у стан багаторічного спокою і протягом 1—3 років не формують надземних органів. У такому стані тривалість цього вікового етапу зростає до 2—4, а зрідка — і більше років.</p>
6	<p>На дуже невеличких, але ще життєздатних фрагментах кореневища розвиваються 1—2 дрібні листки. За формою та розмірами вони дуже схожі на листові пластинки ювенільних особин. Довжина їх голос бурих черешків становить 1,0—1,5 см, а листові пластинки — 0,7—1,2 см. Листя відмирає востанок. Перед остаточною закінченням життєвого циклу і смертю в частині таких особин спостерігається формальне омолодження, яке не поліпшує їх функціональний стан. Тривалість — 0,5—2 роки.</p>	<p>Розвиваються 1—2 жовто-зелені листки, які нагадують ювенільні. Тривалість їх життя не перевищує 2—3 міс. Вони відзначаються короткими, чорно-бурими або темно-коричневими черешками завдовжки 0,8 см, опушеної при основі. Тривалість — 0,5—1,5 роки.</p>	<p>На кореневищі, яке на попередніх етапах епітоморфогенезу розпадалося, ще зберігаються окремі невеликі (3—5%) шматки фрагментів, де знову формуються лише один білувато-зелений листок, що нагадує листок ювенільної рослини і надалі (протягом 1—2 місяців) відмирає. Повну частину опушення черешкової частини. Решта частини черешка насичено бурі, навіть чорні. Але ближче до листка вона набуває майже білого кольору. Середня довжина черешків — близько 0,5 см. Септальні особини ніколи не закінчують сезонної вегетації і остаточно відмирають протягом 1—3 місяців від її початку.</p>

речень. Інші питання, на які поки що не знайдено відповіді: чи має життєвість спадкову природу і якими є передумови її виникнення в ембріогенезі? Ми можемо констатувати, що в більшості природних популяцій Карпат присутні особини трьох рівнів життєвості, тут існує і чимало віталітетно неповночленних, проте цілком життєздатних популяцій. Здебільшого вони знаходяться на межі екологічних ареалів і виникають як результат різної толерантності особин до дії зовнішніх факторів та критичного рівня їх елімінації ще в дорепродуктивному періоді онтоморфогенезу [9]. Це підтверджує думку про те, що віталітетна градація особин не означає їхньої фактичної переваги одна перед одною. Про це може йтися лише в контексті конкретних випадків, коли у популяціях має місце неприродна диспропорція віталітетного складу на користь особин одного з рівнів життєвості.

Співвідношення особин різної життєвості є тим реальним механізмом, за допомогою якого у популяціях регламентуються статевий процес й ефективність розселення, формування меж та організація внутрішнього простору. За найбільш екстремальних екологічних умов (здебільшого у маргінальних зонах ареалу) диспропорція віталітетного складу може ставати надмірною, а в популяціях залишаються особини лише одного рівня життєвості. І хоча далеко не в усіх випадках це означає втрату життєздатності популяцій, але, безперечно, значно обмежує їхні адаптаційні можливості [27].

У багатьох трав'яних рослин Карпат простежується чітка тенденція до збільшення чисельності особин низької життєвості в лучних популяціях альпійського та верхньої частини субальпійського поясів. Але водночас спостерігаються випадки, коли у популяціях, що знаходяться у безпосередній близькості одна від одної, формується принципово інша віталітетна структура. Наприклад, у вторинних лучних угрупованнях субальпійського поясу Карпат, де домінує *Nardus stricta* L., у популяціях *Soldanella hungarica* переважають особини середньої життєвості, а поблизу від них, у криволіссі *Pinus mugo* Turta (1550 м над р. м.), — особини високої життєвості.

У цілому можна визнати, що внаслідок більшого діапазону толерантності до дії головних екологічних факторів, коливання відносної чисельності особин середнього рівня життєвості в рослинних популяціях Карпат є мінімальними [7]. Ми не виявили жодної популяції трав'яних багаторічників, у якій були б наявні лише особини середнього рівня життєвості.

Не менш показовою ознакою специфічності онтоморфогенезу особин різної життєвості є їх темпоральні ознаки. Попри те, що за градієнтами еколого-ценотичних факторів цей показник досить мінливий, особинам низької життєвості загалом притаманна більша, ніж іншим, тривалість вікових станів, тобто повільніший розвиток в онтоморфогенезі (табл. 2). Наприклад, тривалість повного онтоморфогенезу *S. hungarica* у популяціях Карпат у середньому становить: 53 роки — в особин високої життєвості; 105 років — середньої; 146 років — низької життєвості. Аналогічними є показники у представників явнополіцентричних (*Homogyne alpina* (L.) Cass.) — 59, 71, 89 років

Таблиця 2. Середня тривалість вікових станів особин різної життєвості в онтоморфогенезі трав'яних багаторічників Карпат

Вид	Рівень життєвості	Тривалість вікових станів, роки									
		p	j	lm	v	g <sub>1</sub>	g <sub>2</sub>	g <sub>3</sub>	ss	s	
<i>Doronicum carpaticum</i>	Ж-1	0,2	0,4	1,0	3,1	4,2	7,3	8,3	2,1	0,5	
	Ж-2	0,5	0,6	1,0	3,6	5,7	7,9	8,9	3,0	1,4	
	Ж-3	0,5	0,7	1,6	5,9	6,2	8,9	11,0	3,2	1,8	
<i>Festuca rubra</i>	Ж-1	0,2	0,8	0,9	2,3	6,5	17,1	18,9	3,9	1,6	
	Ж-2	0,3	0,9	0,9	2,9	10,3	23,5	27,0	7,4	2,0	
<i>Homogyne alpina</i>	Ж-1	0,5	0,7	1,1	13,7	9,1	10,8	8,0	2,5	1,1	
	Ж-2	0,6	1,0	2,3	23,3	14,3	15,8	12,3	4,5	2,0	
	Ж-3	0,9	1,2	2,5	28,4	18,6	21,0	18,2	6,0	3,1	
<i>Juncus trifidus</i>	Ж-1	0,3	0,4	2,5	14,5	6,2	11,9	20,1	12,3	2,1	
	Ж-2	0,7	0,9	3,5	4,9	6,9	18,5	25,6	16,7	2,7	
	Ж-3	1,2	1,4	3,7	7,3	7,7	27,5	29,4	20,4	3,5	
<i>Nardus stricta</i>	Ж-1	0,4	0,7	3,2	5,5	5,7	5,7	9,2	4,2	3,0	
	Ж-2	0,8	1,1	4,5	8,9	8,0	9,9	15,6	9,1	4,3	
	Ж-3	0,8	1,6	5,9	11,1	10,4	13,0	17,4	10,5	5,8	
<i>Petasites albus</i>	Ж-1	0,9	2,0	2,9	7,2	5,1	11,2	9,8	3,2	1,4	
	Ж-2	1,0	2,4	2,9	7,9	7,7	14,7	11,0	3,6	1,9	
<i>P. hybridus</i>	Ж-1	0,5	0,9	1,3	2,9	8,1	14,2	22,2	3,4	1,0	
	Ж-2	1,0	1,4	2,0	4,7	8,9	17,9	27,8	5,2	1,6	
<i>P. kablikianus</i>	Ж-1	0,8	1,1	1,9	3,2	12,5	23,1	23,5	11,3	5,0	
	Ж-2	0,9	1,6	1,9	3,7	17,3	28,4	26,1	14,0	5,4	
<i>Primula poloninensis</i>	Ж-1	0,2	0,4	0,7	3,5	6,2	14,1	8,4	1,0	0,9	
	Ж-2	1,0	1,2	1,3	5,7	7,9	15,0	9,6	4,4	1,6	
	Ж-3	1,2	1,2	2,6	8,8	9,4	17,0	16,1	5,7	4,0	
<i>Rhodiola rosea</i>	Ж-1	0,7	0,8	2,0	7,2	5,2	9,6	9,3	5,2	1,8	
	Ж-2	0,7	1,2	2,1	10,1	9,4	13,7	14,0	7,7	2,9	
	Ж-3	0,8	1,7	2,2	16,1	10,0	15,1	18,0	8,3	3,1	
<i>Scorzonera purpurea</i> L. subsp. <i>rosea</i>	Ж-1	0,6	0,7	1,2	5,1	5,2	7,4	6,2	1,6	0,5	
	Ж-2	0,7	0,7	1,6	5,9	5,9	7,9	7,2	1,9	1,3	
	Ж-3	0,7	0,9	1,7	7,7	10,7	11,0	9,6	2,4	1,7	
<i>Soldanella hungarica</i>	Ж-1	0,4	0,6	1,2	14,8	9,7	15,5	17,1	3,2	0,7	
	Ж-2	0,6	0,9	1,8	33,5	12,2	20,2	23,9	7,0	1,0	
	Ж-3	0,9	1,2	2,0	40,2	17,0	24,0	27,9	9,1	3,2	
<i>Tussilago farfara</i>	Ж-1	0,1	0,2	0,4	2,0	2,3	3,6	2,9	0,9	0,3	
	Ж-2	0,1	0,3	0,4	2,4	2,5	3,6	3,9	1,0	0,5	
	Ж-3	0,1	0,	0,4	2,4	2,9	3,9	4,3	1,7	1,3	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	Ж-1	0,9	1,0	2,4	8,3	7,1	12,2	10,3	3,9	2,0	
	Ж-2	0,9	1,2	2,9	14,9	7,9	14,4	11,6	6,7	2,9	
	Ж-3	0,9	1,2	3,9	20,3	10,4	16,0	17,0	18,8	3,6	



та моноцентричних (*Nardus stricta*) біоморф — 37, 64, 79 років, відповідно. Звісно, що йдеться про тривалість повного, а не скороченого онтоморфогенезу, коли особини послідовно проходять усі без винятку вікові стани [9, 14]. До того ж наведені цифри можуть коригуватися у разі глибокого омолодження рослин в онтоморфогенезі, їх переходу до квазісенільного стану чи глибокого спокою.

Той факт, що особинам високої життєвості притаманний порівняно вузький еколого-ценотичний діапазон та «прискорений» онтоморфогенез, пояснює загальну тенденцію до зменшення їх чисельності у багатьох популяціях альпійського поясу. Аналогічним чином у деяких трав'яних багаторічників за максимально сприятливих умов, створених штучно у ботанічних садах та розплідниках, настільки прискорюється онтоморфогенез, що вони починають функціонувати як мало- або однорічники [20, 21].

Незважаючи на те, що в різних видів рослин спостерігається варіативність показників життєвості конкретних особин, її детермінованість темпоральними ознаками онтоморфогенезу безсумнівна. Водночас наші дослідження не підтверджують правила «однієї десятої», слушного для середньоевропейських видів трав'яних багаторічників, згідно з яким співвідношення тривалості віргінільного стану і загальної тривалості онтоморфогенезу становить 0,1 [23]. У гірських умовах, де в більшості популяцій вегетативне оновлення відіграє імперативну роль і за кількісними показниками значно переважає насіннєве, велика тривалість віргінільного етапу в онтоморфогенезі є позитивним фактором. Для неявнополіцентричних біоморф Карпат ці співвідношення становлять близько 0,19 в особин Ж-1, 0,32 — Ж-2, 0,52 — Ж-3, а для біоморф явнополіцентричного типу — 0,20, 0,30, 0,21, для моноцентричних — 0,25, 0,45 і 0,56 відповідно.

Хоча проведені дослідження засвідчують, що комплекс ідентифікаційних ознак рівнів життєвості особин не є універсальним, загальні засади такої диференціації актуальні для переважної більшості трав'яних багаторічників Карпат. Подальші дослідження та систематизацію цих ознак слід вважати пріоритетним завданням популяційної біології рослин, бо вони дають змогу розв'язати вагомі проблеми збереження життєздатності популяцій і видової різноманітності природних угруповань.

1. Воронцова Л.И., Гатицук Л.Е., Ермакова И.М. Жизненность особей в ценопопуляциях // Ценопоп. раст. (основные понятия и структура). — М.: Наука, 1976. — С. 44—60.
2. Воронцова Л.И., Гатицук Л.Е., Чистякова А.А. Выделение трех уровней жизненного состояния в онтогенезе особей и применение этого подхода для характеристики ценопопуляций // Подходы к изуч. ценопоп. и консорций. — М.: МГПИ, 1987. — С. 7—24.
3. Гилпин М.Е. Пространственная структура и жизнеспособность популяций // Жизнеспособность популяций. — М.: Мир, 1989. — С. 158—172.
4. Ермакова И.М. Жизненность ценопопуляций и методы ее определения // Ценопоп. раст. (основные понятия и структура). — М.: Наука, 1976. — С. 92—105.

5. Ермакова И.М. Экологическая, географическая и погодичная изменчивость возрастных состояний луговой овсяницы // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. — 1984. — 89, вып. 1. — С.94—104.
6. Ермакова И.М. Метод многобалльной оценки жизнестойкости особи и его применение для характеристики ценопопуляции // Подходы к изуч. ценопоп. и консорций. — М.: МГПИ, 1987. — С. 24—36.
7. Жилев Г.Г. Ценопопуляції *Soldanella hungarica* Simonk. та *Homogyne alpina* (L.) Cass. в фітоценозах льодовикових котлів Чорногори // Укр. ботан. журн. — 1984. — 41, № 1. — С. 20—23.
8. Жилев Г.Г. Поліваріантність онтогенезу як механізм регуляції складу популяцій трав'янистих багаторічників у рослинних угрупованнях Чорногори // Укр. ботан. журн. — 1986. — 43, № 5. — С. 32—37.
9. Жилев Г.Г. Некоторые механизмы регуляции состава популяций травянистых растений в фитоценозах // Динамика популяций растений. — Киев: Наук. думка, 1987. — С. 79—87.
10. Жилев Г.Г. Сезонний розвиток *Petasites albus* (L.) Gaerun в Карпатах // Укр. ботан. журн. — 1992. — 49, № 3. — С. 42—46.
11. Жилев Г.Г. Онтогенез и возобновление популяций *Tussilago farfara* (Asteraceae) в Карпатах // Ботан. журн. — 1996. — 81, № 6. — С. 43—45.
12. Жилев Г.Г. Життєздатність популяцій трав'янистих багаторічників: Автореф. дис. ... д-ра. біол. наук. — Дніпропетровськ, 2001. — 34 с.
13. Жилев Г.Г. Новые аспекты концепции жизнеспособности (по результатам многолетнего мониторинга на территории Карпатского национального природного парка) // Роль природно-заповідних територій у підтриманні біорізноманіття: Мат-ли конф. до 80-річчя Канівського природного заповідника (Канів, 9—11 вересня 2003 р.). — Канів, 2003. — С. 314—315.
14. Жилев Г.Г. Темпоральные закономерности онтоморфогенеза и сезонного развития особей разной жизнестойкости в популяциях травянистых многолетников Карпат // VII Междунар. конф. по экологич. морфол. раст. (Москва, 12—14 декабря 2004 г.). — М., 2004. — С. 96—97.
15. Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В. Введение // Ценопоп. раст. — М.: Наука, 1976. — С. 5—12.
16. Злобин Ю.А. Об уровнях жизнеспособности растений // Журн. общ. биол. — 1981. — 42, № 4. — С. 492—505.
17. Злобин Ю.А. Ценопопуляционный анализ в фитоценологии // Дальневост. НЦ АН СССР. — Владивосток, 1984. — Препр. — 60 с.
18. Климишин А.С. Жизнестойкость ценопопуляций *Luzula sylvatica* (Huds.) Gaudin в фитоценозах Карпат // Флора и растит. Украины. — Киев: Наук. думка, 1986. — С. 52—54.
19. Малиновский К.А., Царик И.В., Жилев Г.Г. и др. Популяции травянистых растений // Дигрессия биогеоценоз. покрова на контакте лесного и субальп. поясов в Черногоре. — Киев: Наук. думка, 1984. — С. 92—135.
20. Работнов Т.А. Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа // Ботан. журн. — 1945. — 30, № 4. — 167—177.
21. Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Пробл. ботан. — М.: Наука, 1950. — Вып. 1. — С. 465—483.
22. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Геоботаника. — М.; Л.: АН СССР, 1950. — Сер. 3, вып. 6. — С. 7—204.
23. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. — М.: Сов. наука, 1952. — 392 с.
24. Смирнова О.В. Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф // Ценопоп. раст. — М.: Наука, 1976. — С. 72—80.

25. Уранов А.А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. — 1960. — 67, вып. 3. — С. 77—92.
26. Уранов А.А. Большой жизненный цикл и возрастной спектр ценопопуляций цветковых растений // V Делегат. съезд ВБО: Тез. докл. (Киев, август 1973 г.). — Киев: Наук. думка, 1973. — С. 217—219.
27. Царик Й.В., Жиляев Г.Г., Кияк В.Г. та ін. Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат. — Львів: Поллі, 2004. — 198 с.
28. Braun-Blanquet J., Pavillard J. Vocabulaire de sociologie végétale. 2<sup>d</sup> ed. — Montpellier, 1925. — 22 p.

Рекомендує до друку  
Я.П. Дідух

Надійшла 05.04.2005

Г.Г. Жиляев

Институт экологии Карпат НАН Украины, г. Львов

#### ИДЕНТИФИКАЦИЯ УРОВНЕЙ ЖИЗНЕННОСТИ В ОНТОМОРФОГЕНЕЗЕ ТРАВЯНИСТЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ

В Черногоре (Карпаты) проведен многолетний мониторинг за популяциями травянистых многолетних растений. Всесторонний учет динамики их признаков позволил уточнить понятие жизненности и принципы дифференциации ее уровней. На примере *Soldanella hungarica* Simonk. описаны характерные черты особей высокой, средней и низкой жизненности в их онтоморфогенезе. По результатам учета большой группы травянистых растений обобщены данные относительно темпов онтоморфогенеза и раскрыта их зависимость от жизненности особей.

G.G. Zhilyaev

Institute of ecology of Carpathian mountains,  
National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

#### IDENTIFICATION OF LEVELS OF VITALITY IN ONTOMORPHOGENESIS HERBACEOUS PERENNIALS

In Chornohora (Carpathian mountains) long-term monitoring behind populations of herbaceous perennials plants is lead. The all-round account of dynamics of their attributes has allowed to specify concept of vitality and principles of differentiation of her levels. On example *Soldanella hungarica* Simonk. characteristic features of individuals of high, average and low vitality in them ontomorphogenesis are described. By results of accounts of the big group of herbaceous perennials plants the data concerning rates ontomorphogenesis are generalized and their dependence on vitality of individuals is opened.