

**Н.М.СИЧАК**

Інститут екології Карпат НАН України  
79026, Львів, вул. Козельницька, 4

**СТРАТЕГІЯ ТА ПОВЕДІНКА ПОПУЛЯЦІЙ ВИДІВ РОДУ  
*ALCHEMILLA* L. В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ**

*ключові слова:* *Alchemilla* L., *Rosaceae*, популяція, стратегія, Українські Карпати

*key words:* *Alchemilla* L., *Rosaceae*, population, strategy, Ukrainian Carpathians

---

**N.SYTSCIAK**

**STRATEGY AND BEHAVIOR OF *ALCHEMILLA* L. SPECIES  
POPULATION IN UKRAINIAN CARPATHIANS**

Institute of Ecology of the Carpathians  
4 Kozelnyska str., 79026 Lviv, Ukraine

Different peculiarities of population strategy of *Alchemilla* L. species investigated in the Ukrainian Carpathians are described. The age, space and ecology-topological structures of model species (*A. szaferi* Pawł., *A. deylii* Plocek, *A. flabellata* Buser, *A. monticola* Opiz) have been analyzed. The investigating species are characterized by R-S strategy, and stenotopic species from *Calicinae* groupe is typical stress-tolerant.

---

Стратегія популяцій видів може бути оцінена як адаптивна здатність забезпечення способів їх виживання в мінливих умовах різних угруповань та екосистем із диференційованими параметрами [5]. Найінформативнішими показниками, що характеризують здатність популяції забезпечувати своє виживання, є показники підтримання онтогенезу та репродуктивних функцій у змінних еколого-фітоценотичних та екологічних умовах [8]. Відповідно, види з різними типами стратегії формують різні механізми забезпечення репродуктивних процесів у мінливих умовах середовища: стрес-толеранти – гальмування генеративного поновлення за рахунок інтенсифікації вегетативного, рудерали – пришвидшення генеративних процесів за умови гальмування вегетативних [9, 12]. Найзручнішим для вивчення особливостей популяційної стратегії видів, які утворюють популяції з високою чисельністю особин, є вивчення особливостей їх демографічної структури та особливостей поновлення в умовах екоотопів, що характеризуються різним рівнем антропогенної трансформованості та екологічної диференційованості. Для видів роду *Alchemilla* такий підхід є особливо важливим, оскільки

існує думка, що для рослин із переважанням апоміктичного розмноження взагалі не характерні типові риси популяційної структури амфіміктів. У зв'язку з цим, дослідження структури популяцій видів роду проводили з урахуванням необхідності деякої модифікації стандартних методик [1, 3, 4, 10, 11].

## **Особливості методики вивчення поведінки популяцій видів роду *Alchemilla* L.**

### **Розміри трансект і пробних площ. Вибір об'єктів**

Особливий інтерес для цієї групи рослин становить вивчення процесів поновлення в популяціях: динаміка лівої частини вікового спектра в просторі й часі, характер спектра, а також розподіл молодих (догенеративних) особин у просторі, явища контагіозності й мікроекотопологічної диференціації. У зв'язку з цим закладали пробні площі квадратної або прямокутної форми, а не лінійні трансекти. На площі фіксували:

а) горизонтальну структуру ценозу на рівні синузій, біогруп, фрагментів угруповань тощо;

б) мікроекотопологічну структуру рослинного покриву;

в) особини видів *Alchemilla* з указівкою відносних вікових станів. Вибирали площі, на яких росте один вид, або два-три, але не більше, оскільки молоді особини, особливо ювенільні та іматурні, а в більшості видів і віргінільні, дуже морфологічно подібні й важко розрізняються під час спостереження.

Для порівняльних цілей — зіставлення поведінки двох видів у близьких умовах (на одній пробній площі) вибирали види з альтернативними ознаками:

*A. glabra* Neygenf. – *A. monticola* Opiz

*A. turkulensis* Pawł.– *A. szaferi* Pawł.

*A. glabra* Neygenf.– *A. szaferi* Pawł.

*A. deylii* Plocek– *A. flabellata* Buser.

Найдоцільніші розміри пробних площ 10 x 10 або 10 x 15 метрів. Їх закладали без урахування мікро- й мезорельєфу, тобто площинно-проекційно, а не ортогонально-проекційно. Таким чином на картосхемі відображали реальну ценотичну ситуацію, а не її горизонтальну проекцію.

Таке розташування площ і спосіб картографування дали змогу точно відобразити особливості просторової структури популяцій *Alchemilla*, приуроченість поновлення до елементів мікрорельєфу та мікроекотопів, що особливо важливе під час досліджень в умовах субальпійського ступеня.

## Об'єкти дослідження

Для дослідження поведінки популяцій *Alchemilla* були обрані види, які повинні відповідати таким критеріям:

а) відображати особливості (екологічні, фітоценотичні, ектопічні, хорологічні, флористичні тощо) певної групи видів роду;

б) легко визначатися в природі, мати чіткі морфологічні ознаки, добре різнитися від видів, які ростуть разом із ним;

в) утворювати монопопуляції, або брати участь у формуванні угруповань спільно з 1-2 видами роду, що чітко від нього різняться;

г) задовольняти або потребі вивчення зміни поведінки в градієнті фактора, або умов: висотний, зволоження тощо; або бути відносно стенотопним і відображати поведінку екологічно чітко диференційованої групи;

д) утворювати достатньо численні популяції.

Таким вимогам у флорі Українських Карпат відповідають:

1. *A. monticola*, *A. szaferi* — види, поширені від рівнини до субальпійського ступеня (іноді трапляються в альпійському ступені), утворюють як моно-популяції, так і родові синузії з іншими видами. Мають чіткі морфологічні ознаки, утворюють дво- або тричленні синузії.

2. *A. incisa* s. l. — видовий комплекс, що об'єднує кілька близьких видів, які мають подібну ценотичну й популяційну поведінку (*A. incisa* Buser s. str., *A. firma* Buser, *A. deyllii*). Вони належать до стенотопної екофлористичної групи, представники якої ростуть тільки в альпійському, або верхній частині субальпійського ступеня на стрімких скелястих схилах, відслоненнях тощо. Утворюють моно- або двочленні синузії, або зростають поодинокі.

3. *A. flabellata* — трапляється лише з видами попередньої групи й також належить до альпійського петрофітно-лучного комплексу, є стенотопним видом і має хороші альтернативні морфологічні відміни від видів групи *A. incisa* s. l.

Дослідження проводили на базовій пробній площі, закладеній на східному схилі г.Пожижевська (Чорногора) на межі лісу й субальпійського ступеня. Вона розташована в долині потоку з поодинокими кущами *Pinus mugo* Turta, *Juniperus sibirica* Burgsd., *Duschekia abnobotula* (Ehrh.) Pouzar, *Salix silesiaca* Willd. та поодиноким поновленням *Picea abies* (L.) Karst. віком до 20 років і 0,6-1,3 м заввишки. Загальна площа пробної ділянки 264 м<sup>2</sup>. У наведеній нижче схемі подано характеристику еколого-ценотичних

зв'язків мікроекотопологічних флороценотичних комплексів, представлених на площі.

зростання зволоженості екотопу	
н а п р я м	VIII. <i>Nardus stricta</i> + <i>Vaccinium myrtillus</i>
	VII. <i>Nardus stricta</i> + <i>A. szaferi</i>
д е м у т а ц і ї	II. <i>Caltha laeta</i> + <i>A. szaferi</i>
	VI. <i>Caltha laeta</i> + <i>A. szaferi</i>
	IV. <i>Carex nigra</i> + <i>C. palescens</i>
	III. <i>Carex nigra</i> + <i>C. cinerea</i> + <i>Caltha laeta</i>
	V. <i>Deschampsia cespitosa</i> + <i>Caltha laeta</i>
	I. <i>Deschampsia cespitosa</i>

Обрана ділянка за мікроекотопічною структурою є досить гетерогенною, що дало змогу проаналізувати динаміку поновлення модельних видів в умовах різних мікроекотопологічних комплексів. У минулому (до введення заповідного режиму) ця територія знаходилася під інтенсивним пасторальним навантаженням. Добре помітні “стежки одного рівня”, які утворилися внаслідок випасу. Через значну крутизну схилу відбувся частковий змив ґрунту й на деяких ділянках нині розвинений моховий покрив із поодинокими *Juncus castaneus* Smith, *J. articulatus* L., *Carex nigra* (L.) Reichard, *C. serotina* Mérat. Найбільш багатий травостій зосереджений у центральній частині (*Carex rostrata* Stokes, *Alchemilla szaferi*, *Caltha palustris* L. s. l.). Крім того, руйнуванню трав'яного покриву на північно-західному схилі долини сприяло утворення сніжників.

З метою отримання матеріалів для порівняння поведінки видів у різних умовах зростання, закладали додаткові пробні площі меншого розміру в умовах різного ступеня порушеності екосистем.

Для дослідження впливу інтенсивного антропогенного навантаження на популяції *Alchemilla* була закладена пробна площа в зоні смерекових лісів на 15-му кілометрі дороги Ворохта-Заросляк (висота ~ 750 м н.р.м.). Площа є рекреаційною площадкою з інтенсивним пасторальним і механічним впливом унаслідок витоптування зі значним ущільненням ґрунту. Травостій деградований, збитий. Видовий склад збіднений. Угруповання належить до асоціації *Deschampsia cespitosa* + *Nardus stricta* із значною участю *A. monticola* (до 25% проективного вкриття). Добре

розвинений моховий покрив. На пробній площі представлені два варіанти мікроекологічних умов: трав'яних синузій та куртин мохового покриву.

Дослідження особливостей популяційної поведінки *A. flabellata* проводили на трансекті, закладеній в умовах скельних відслонень на північно-західному схилі г.Брескул. Ценози представлені різними типами наскельної рослинності й відкритими угрупованнями на скельних "полицях". Пануючим типом асоціації на вирівняних ділянках схилів є угруповання *Luzula spadicea pura* з участю альпійського різнотрав'я.

Комплекс *A. incisa* s.l. досліджували на прикладі *A. deylii* на північному схилі Говерляньського кару біля витоків потоку Прутець. Угруповання представлені сильно порушеними внаслідок природної ерозії стрімкого схилу угрупованнями *Caricetum sempervirentis*, що чергуються з ценотично відкритими ділянками оголеного субстрату.

### **Особливості онтогенезу видів роду в умовах регіону досліджень**

Особливості онтогенезу вивчали на модельних видах *A. szaferi*, *A. incisa* та *A. flabellata*.

Установлено, що в умовах регіону онтогенез видів роду відбувається моноваріантно. Цікавою особливістю онтогенезу в умовах субальпійського ступеня є переважна відсутність вегетативного розмноження, або воно виражене слабо й пов'язане зі старінням особин які відділилися [7]. Проліферація кореневища, яка починається на генеративній стадії онтогенезу призводить до формування парціального куща, але дуже рідко завершується його фрагментацією з утворенням клону, оскільки, принаймні в усіх випадках, що нами спостерігалися, на етапі, який мав би передувати дезінтеграції парціального куща, починається швидке старіння особин, яке призводить до порівняно швидкого відмирання пагонів. Партикули, які відділилися, представляють собою старі генеративні рослини які швидко (1-3 роки) переходять у сенільний стан і відмирають.

Загалом, в онтогенезі *Alchemilla* в умовах високогір'я Чорногори віділяються такі вікові стани.

Проростки — рослини з двома округлими сім'ядолями, перший листок неяснозубчастий, черешковий, із прилистками; 1-2 наступні листки п'ятизубчасті або неявно трилопатеві, округлі. Гіпокотиль жовтувато-коричневий, розвивається головний корінь і 1-2 корені другого порядку.

Ювенільні рослини формують 2-3 широкояйцевидні п'яти-семи-зубчасті або трійчасто-лопатові листки; є залишки минулорічних листків. З гіпокотіля розвивається коротке ортотропне кореневище з не багатьма молодими додатковими коренями. Система головного кореня розгалужена до другого порядку.

Іматурні рослини мають пагін з 3-4 невеликими три-п'ятилопатовими листками, округлими або широкояйцевидними. Край пластинки зубчастий. Зберігається система головного кореня та система додаткових коренів, які формуються на молодому косо вверх зростаючому кореневищі.

Віргінільні особини мають більший головний пагін (висота 10-20 см) з 4-5 листками, округлими, п'ятилопатовими, із зубчастим краєм. Кореневище коротке (3-4 см), плагіотропне або апогеотропне з багатьма додатковими коренями. Головний корінь відмирає.

Генеративні особини формують від 1 до 6 генеративних пагонів. Формуються листки, характерні для конкретного виду. Кореневище – темно-коричневе, потовщене, плагіотропне або діагеотропне, від простого до розгалуженого. У старших особин при основі пагонів спостерігається значна кількість залишків відмерлих листків.

Субсенільні та сенільні особини представляють собою, як правило, відокремлені партикули, які не здатні давати генеративні пагони. Кореневище починає руйнуватися, воно товсте, не галузиться. Додаткові корені – темного кольору, значна кількість їх руйнується. Утворюються листки зменшених розмірів, ніж характерні для виду.

Цікавою особливістю пристосування видів роду до умов високогір'я є певна зміна життєвої форми. Згідно з твердженням багатьох авторів [2, 13], види роду є хамефітами з плагіотропними кореневищами. Однак, в умовах високогір'я Чорногори ми спостерігали перехід до стану гемікриптофітів з діагеотропними кореневищами, зокрема, у складі угруповань, які формуються на рухливих субстратах поблизу потоків, на схилах значної крутизни, на скельних “полицях”, осипищах тощо. Це явище зумовлене, очевидно, пристосуванням до існування на специфічних субстратах, що формуються на продуктах вивітрювання флішових порід, які переважають у геологічній будові регіону. Такі субстрати є значно рухоміші в умовах значної крутизни схилів, ніж ті, що формуються на кристалічному підложжі в Західних Карпатах і в Альпах.

Явище зміни життєвої форми в цьому випадку має, напевно, вторинний характер на рівні модифікації і не має адаптаційного значення. Таким чином, можна припускати поліваріантність життєвих форм у межах роду *Alchemilla* s. str., що має важливе значення для виживання популяцій видів роду в гетерогенних ектопах, зокрема,

відмінних за механічним складом субстрату та його фізичними характеристиками.

Зважаючи на життєву форму видів досліджуваного роду — неявнополіцентричні короткочоренищні багаторічники — як одиницю обліку під час структурно-популяційних досліджень ми розглядали осьовий пагін.

### **Деякі результати популяційно-демографічних досліджень модельних видів та їх інтерпретація**

Були проведені дослідження вікової, просторової структури та динаміки поновлення популяції модельного виду *A. szaferi* на базовій трансекті, яка закладена на східному схилі г.Пожижевська. Площа закладена вище верхньої межі лісу в угрупованні з домінуванням *Carex rostrata*, *C. nigra*, *Alchemilla szaferi*, *Caltha laeta* Schott, Nym. et Kotschy. За еколого-флористичною класифікацією воно належить до асоціації Montio-Bryetum schleicheri Br.-Bl. 1926 союзу Cardamino-Montion. Розташоване в заболоченій долині потоку, на позитивних елементах рельєфу домінує *Carex sempervirens* Vill. та розкидані окремі особини *Pinus mugo*, *Juniperus sibirica*, *Duschekia abnobotula*, *Salix silesiaca*. Трапляється поодинокий підріст *Picea abies* віком до 20 років.

Загальна площа модельної ділянки становить 264 м<sup>2</sup>, безпосередньо облікова площа 216 м<sup>2</sup>.

У минулому ця територія зазнавала інтенсивного пасторального навантаження. Ділянка відзначається досить строкатим мікрорельєфом, що зумовлює високу мозаїчність рослинного покриву й формування чітко вираженої синузальної структури.

Проведене в 1993-1995 роках картування синузальної структури рослинного покриву дозволило проаналізувати динаміку вікової структури мікроекотопологічних елементів популяції й визначити, в яких умовах відбувається найінтенсивніше поновлення досліджуваного виду (Табл. 1, рис. 1).

Основна кількість генеративних особин приурочена до верхньої та середньої частини схилу, охопленого пробною площею. Це зумовлене, очевидно, меншою порушеністю травостою та більшою первинною зволоженістю екотопу.

Найінтенсивніше поновлення відбувається на ділянках відкритих угруповань, де трав'яний покрив знищений. Хоча під наметом генеративних особин *Alchemilla* та *Caltha* спостерігається також велика кількість проростків, особин старших вікових груп

(ювенільних, іматурних та віргінільних) там дуже мало, або вони відсутні. Віргінільні особини переважають на ділянках мохового

Таблиця 1.

**Вікова структура популяційних фрагментів (ценопопуляцій) *A. szaferei* Pawl. на базовій трансекті у відповідності із ценотично-сукцесійною диференціацією фітосистеми (над ризкою — абсолютна кількість особин, під ризкою — %)**

1993

Вікові стани	Ценотично-сукцесійна структура досліджуваної фітосистеми								К-сть особин
	I*	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	
p	<u>4</u> 80,0	<u>43</u> 23,7	<u>157</u> 45,7	<u>12</u> 46,3	<u>32</u> 47,1	<u>22</u> 33,4	<u>67</u> 60,9	—	<u>337</u> 41,9
j	—	<u>37</u> 20,3	<u>88</u> 25,6	<u>5</u> 19,2	<u>11</u> 16,2	<u>2</u> 3,0	<u>21</u> 19,1	—	<u>164</u> 20,4
im	—	<u>27</u> 14,8	<u>61</u> 17,7	<u>1</u> 3,8	<u>7</u> 10,3	<u>6</u> 9,1	<u>12</u> 10,9	<u>2</u> 50,0	<u>116</u> 14,4
v	—	<u>36</u> 19,8	<u>32</u> 9,3	<u>7</u> 26,9	<u>6</u> 8,8	<u>14</u> 21,2	<u>8</u> 7,3	—	<u>103</u> 12,8
g	—	<u>27</u> 14,8	<u>6</u> 1,7	<u>1</u> 3,8	<u>10</u> 14,7	<u>14</u> 21,2	<u>1</u> 0,9	<u>2</u> 50,0	<u>61</u> 7,6
ss+s	<u>1</u> 20,0	<u>12</u> 6,6	—	—	<u>2</u> 2,9	<u>8</u> 12,1	<u>1</u> 0,9	—	<u>24</u> 2,9
Загалом	<u>5</u> 100	<u>182</u> 100	<u>344</u> 100	<u>26</u> 100	<u>68</u> 100	<u>66</u> 100	<u>110</u> 100	<u>4</u> 100	<u>805</u> 100

1994

Вікові стани	Ценотично-сукцесійна структура досліджуваної фітосистеми								К-сть особин
	I*	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	
p	<u>22</u> 95,6	<u>39</u> 20,2	<u>39</u> 10,4	<u>40</u> 53,3	<u>56</u> 43,8	<u>37</u> 34,9	<u>21</u> 22,0	<u>7</u> 58,3	<u>261</u> 25,8
j	—	<u>33</u> 17,1	<u>210</u> 55,9	<u>18</u> 24,0	<u>34</u> 26,6	<u>9</u> 8,5	<u>56</u> 58,3	—	<u>360</u> 35,7
im	—	<u>33</u> 17,1	<u>73</u> 19,4	<u>7</u> 9,3	<u>14</u> 10,9	<u>9</u> 8,5	<u>8</u> 8,3	<u>3</u> 25,0	<u>147</u> 14,6
v	—	<u>39</u> 20,2	<u>43</u> 11,4	<u>5</u> 6,7	<u>12</u> 9,4	<u>20</u> 18,9	<u>7</u> 7,3	—	<u>126</u> 12,5
g	—	<u>34</u> 17,6	<u>9</u> 2,4	<u>5</u> 6,7	<u>9</u> 7,0	<u>24</u> 22,6	<u>1</u> 1,0	<u>2</u> 16,7	<u>84</u> 8,3
ss+s	<u>1</u> 4,4	<u>15</u> 7,8	<u>2</u> 0,5	—	<u>3</u> 2,3	<u>7</u> 6,6	<u>3</u> 3,1	—	<u>31</u> 3,1
Загалом	<u>23</u> 100	<u>193</u> 100	<u>376</u> 100	<u>75</u> 100	<u>128</u> 100	<u>106</u> 100	<u>96</u> 100	<u>12</u> 100	<u>1009</u> 100



Вікові стани	Ценотично-сукцесійна структура досліджуваної фітосистеми								К-сть особин
	I*	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	
p	$\frac{9}{0,6}$	$\frac{303}{67,8}$	$\frac{175}{34,8}$	$\frac{50}{40,0}$	$\frac{107}{66,9}$	$\frac{193}{71,7}$	$\frac{22}{34,4}$	$\frac{6}{33,3}$	$\frac{865}{54,1}$
j	$\frac{6}{0,4}$	$\frac{33}{7,4}$	$\frac{207}{41,1}$	$\frac{52}{41,6}$	$\frac{28}{17,6}$	$\frac{14}{5,2}$	$\frac{27}{42,2}$	$\frac{5}{27,8}$	$\frac{372}{23,2}$
im	—	$\frac{36}{8,0}$	$\frac{72}{14,3}$	$\frac{8}{6,4}$	$\frac{6}{3,7}$	$\frac{6}{2,2}$	$\frac{7}{10,9}$	$\frac{1}{5,6}$	$\frac{136}{8,5}$
v	—	$\frac{45}{10,1}$	$\frac{40}{8,0}$	$\frac{11}{8,8}$	$\frac{6}{3,7}$	$\frac{17}{6,3}$	$\frac{1}{1,6}$	$\frac{1}{5,6}$	$\frac{121}{7,6}$
g	—	$\frac{24}{5,4}$	$\frac{7}{1,4}$	$\frac{4}{3,2}$	$\frac{12}{7,5}$	$\frac{30}{11,2}$	—	$\frac{2}{11,1}$	$\frac{79}{4,9}$
ss+s	—	$\frac{6}{1,3}$	$\frac{2}{0,4}$	—	$\frac{1}{0,6}$	$\frac{9}{3,4}$	$\frac{7}{10,9}$	$\frac{3}{16,6}$	$\frac{28}{1,7}$
Загалом	$\frac{15}{100}$	$\frac{447}{100}$	$\frac{503}{100}$	$\frac{125}{100}$	$\frac{160}{100}$	$\frac{269}{100}$	$\frac{64}{100}$	$\frac{18}{100}$	$\frac{1601}{100}$

\*Ценотична характеристика синузій (мікроекотопологічних комплексів), що відповідають різним сукцесійно-екологічним станам фітосистеми: I. *Deschampsia cespitosa*; II. *Caltha laeta* + *Alchemilla szaferi*; III. *Carex nigra* + *C. cinerea* + *Caltha laeta*; IV. *Carex nigra* + *C. palescens*; V. *Deschampsia cespitosa* + *Caltha laeta*; VI. *Caltha laeta* + *Alchemilla szaferi*; VII. *Nardus stricta* + *Alchemilla szaferi*; VIII. *Nardus stricta* + *Vaccinium myrtillus*.

покриву в нижній та середній частинах схилу, а також під наметом *Salix silesiaca* на ділянках знищеного травостою. На відкритих вологих кам'янистих місцях, де на мокрій жорстві утворений розріджений покрив мохів з *Juncus triglumis*, *J. castaneus*, *J. articulatus*, *Carex nigra*, спостерігається велика кількість проростків, хоча частка імагурних та віргінільних особин значно нижча.

Загальний аналіз розміщення різновікових особин (зокрема, проростків) на площі свідчить про те, що хоча види роду є типовими барохорами, у розповсюдженні їхнього насіння на віддаль до 2-3 м значну роль відіграє вода під час танення снігового покриву.

Аналіз отриманих результатів свідчить, що досліджувана популяція має віковий спектр, який характеризує досліджуваний вид як активний R-стратег у розумінні Дж.Грайма, з певними елементами S-стратегії. Такий тип поведінки взагалі можна вважати характерним для більшості видів роду. Як свідчать параметри вікової структури популяції, для цих видів є характерним г-добір [8] з інтенсивним генеративним поновленням, яке дозволяє їм інтенсивно оволодівати відносно ценотично відкритими ектопами. На дослідженій площі найбільш інтенсивне поновлення спостерігається на ділянках, де

трав'яний покрив знищений, або значно розріджений (синузії III, IV, особливо, V). Однак, його явно лімітують умови локального зволоження, й максимум молодих вікових груп спостерігається в синузях *Carex nigra* + *C. cinerea* + *Caltha laeta*, які є початковими етапами демутації асоціації *Montio-Bryetum schleicheri*, або асоціації союзу *Calthion*. На користь останнього свідчить факт наявності типової для даного союзу синузії *Caltha laeta* + *Alchemilla* sp. до складу якої входить низка характерних видів. До цієї ж синузії приурочений найбільш зрівноважений повночленний віковий спектр. Ці результати добре узгоджуються з отриманими даними щодо ценотичних оптимумів видів секції *Alchemilla* (див. далі), до яких належить вибрана модель.

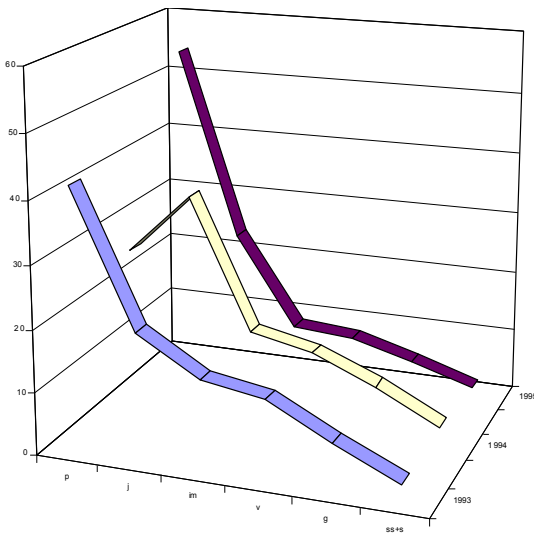


Рис. 1. Зміни вікових спектрів *Alchemilla szaferi* Pawl. на пробній площі за 1993-1995 рр.

Таким чином, можна вважати види *Alchemilla* секції *Alchemilla* піонерними або субпіонерними у демутаційних процесах відновлення угруповань високогірського гігропатофітону, яким відповідають класи *Montio-Cardaminitea*, союз *Calthion* та гігрофільні

варіанти союзів порядку *Calamagrostietalia villosae*. У зв'язку з цим є можливість використання їх популяцій як індикаторних об'єктів у дослідженні процесів резерватогенної демутації цього типу угруповань.

Деяко інша ситуація простежується у популяції *A. flabellata*, яка належить до стенотопного альпійського наскельного флороцено-комплексу. У її просторовій структурі простежується чітка контагіозність та диференціація відносно мікроекотопічної структури локалітету. За структурою (Табл. 2, рис. 2) вона нормальна, повночленна. Простежується деякий максимум у лівій частині спектра. Однак, порівняно зі спектром *A. szaferi*, він значно менший.

Поновлення відбувається на ділянках, де достатньо розвинений моховий покрив і травостій з проєктивним вкриттям до 60% (не менше 15-20%). У відповідних синузях спостерігається максимум проростків і молодих догенеративних особин. На карнизах і ділянках з розрідженим травостоєм (вкриття до 10%), де моховий покрив відсутній, відсутнє й поновлення *Alchemilla*. Особини, які зростають поодинокі у тріщинах скель, також пов'язані з більш-менш розвиненим моховим покривом.

Таблиця 2.

**Усереднені дані вікової структури локальних популяцій модельних видів роду *Alchemilla* L.**

Вид	P %	J %	Im %	V %	G %	SS+S %	Загалом %
<i>A. deylii</i> Plocek	<u>38</u> 18,9	<u>7</u> 3,5	<u>10</u> 4,9	<u>54</u> 26,9	<u>84</u> 41,8	<u>8</u> 4,0	<u>201</u> 100
<i>A. flabellata</i> Buser	<u>126</u> 26,5	<u>122</u> 25,6	<u>56</u> 11,8	<u>67</u> 14,1	<u>58</u> 12,2	<u>47</u> 9,8	<u>476</u> 100
<i>A. szaferi</i> Pawł.	<u>865</u> 54,1	<u>372</u> 23,2	<u>136</u> 8,5	<u>121</u> 7,6	<u>79</u> 4,9	<u>28</u> 1,7	<u>1601</u> 100
<i>A. monticola</i> Opiz	<u>37</u> 9,8	<u>60</u> 16,0	<u>61</u> 16,2	<u>150</u> 39,9	<u>55</u> 14,6	<u>13</u> 3,5	<u>376</u> 100

Очевидно, що моховий покрив в умовах альпійського ступеня, зокрема, в наскельних ценозах, відіграє особливе значення для поновлення облігатно петрофітних альпійських видів *Alchemilla*. У моховому покриві створюються сприятливі мікроекотичні умови для переживання насінням зимових умов, а також його проростання. Оскільки більшість видів роду, і, насамперед, альпійські й субальпійські, належать до екотипу мезогірофітів (іноді гігромезофітів), особливого значення для проростання й виживання проростків, ювенільних та іматурних особин мають умови локального підвищеного зволоження, які формуються власне в моховому покриві. На скелях, які добре прогриваються й на відкритих місцях, що характеризуються ксеротермічними мікроекотопологічними умовами, це має важливе значення для виживання видів цієї групи (*A. flabellata*, *A. incisa*, *A. firma*, *A. deylii*).

Ще більшi відміни характерні для популяції вузькоендемiчного представника групи *A. incisa* s.l. — *A. deylii*, який відображає загальні тенденції високоспеціалізованого ряду *Calicinae*. Як видно з таблиці 2 та рис. 3, для цього виду характерна стратегія типового стрес-толеранта з нормальною повночленною структурою вікового спектра з максимумом у середній його частині, яка відповідає генеративним особинам. Така особливість характерна для всіх видів цієї групи, які є

високоспеціалізованими представниками альпійського наскельного пратофітону.

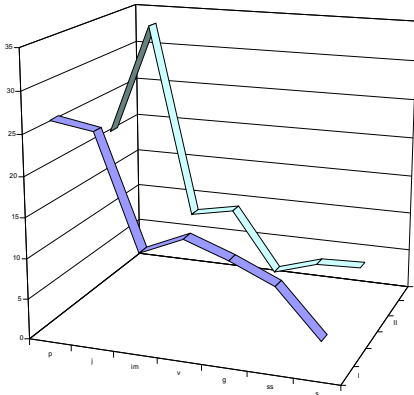


Рис. 2. Вікові спектри *Alchemilla flabellata* Vuser у різних локальних популяціях. I – г.Брескул, II – г.Шпиці.

Що стосується інтенсивного антропогенного навантаження, то воно, здебільшого відображається на загальному стані особин, однак істотно не впливає на просторову й вікову структуру популяцій. Фітомаса особин зменшується на 1-2

порядки, разом з тим зростає щільність популяції. Так, якщо в досліджених популяціях в умовах відносного заповідного режиму щільність становила: *A. szaferi* — 40,8-81,1, *A. deylii* — 28,7, *A. flabellata* — 68,0 особин на м<sup>2</sup>,

ураховуючи проростки, то в антропогенно зміненій попу-

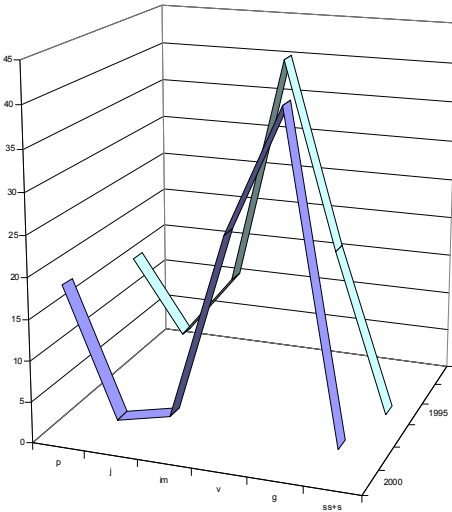


Рис. 3. Вікові спектри досліджуваної ізольованої популяції *Alchemilla deylii* Plocek

ляції *A. monticola* вона досягала 125,3 особин на м<sup>2</sup>. Разом з тим, як видно з таблиці 2, збільшення щільності популяції досягалося не за рахунок інтенсивного генеративного поновлення, а за

рахунок іматурних та віргінільних особин, у тому числі й вегетативного походження, а також унаслідок пролонгації дегенеративних вікових станів.

Таким чином, можна дійти висновку, що для різних груп видів роду характерний різний тип популяційної стратегії. Види секції *Alchemilla*

характеризуються чітко вираженою R-стратегією, яка набуває в умовах добре розвиненого рослинного покриву, або в умовах певних форм антропогенного навантаження (рекреація, випас) ознак стрес-толерантного типу. Разом з тим, види секції *Calicinae*, які відзначаються високою екоценотичною спеціалізацією, характеризуються більш-менш чітко вираженою стратегією стрес-толерантів з тенденцією антропофобності. Тобто вони здебільшого не витримують навіть відносно помірною антропогенного навантаження на угруповання. Їх виживанню в умовах антропогенної трансформації екосистем сприяє приуроченість до важкодоступних наскельних екоотопів зі специфічними рослинними угрупованнями.

Порівняльний аналіз адаптивної стратегії окремих видів роду та їх морфологічної мінливості в умовах різних екоотопів, а також ценотичної поведінки його видів у різних регіонах Карпат (Крконоше, Татри, Велика Фатра, Пеніни, Західні Бескиди) та рівнини (Волино-Поділля, Середня та Північно-Західна Росія) свідчать про гомогенність видів роду за характером адаптивних ознак. Це є наслідком високої екологічної пластичності видів, що пов'язана із широкою нормою реакції на зміни тих чи інших екологічних факторів і є наслідком їх гібридогенної природи. Адаптивні зміни морфології видів роду не виходять за межі модифікаційної внутрішньовидової мінливості й відповідають не більше як формам, без константного успадкування. Як приклад можуть бути наведені такі форми: *A. gorcensis* f. *cariceti* — особини менші від типових, як правило внаслідок несприятливих умов зростання, *A. gorcensis* f. *denudata* — утворюється в умовах інтенсивного витоштування й випасу на пасовищах; *A. monticola* f. *praticola* й *A. walasii* f. *vegeta* — характерні для особин, що виростили в умовах сильного затінення. Усі вони не мають істотного систематичного значення. Рослини цих форм легко повертаються до вихідного морфологічного типу, характерного для виду, після перенесення їх у вирівняні умови зростання. Це підтверджується експериментальним культивуванням низки видів в умовах ботанічного саду протягом 5-6 років.

У межах субальпійського та альпійського ступенів види роду мають чітко диференційовану ценотичну приуроченість, що зумовлена особливостями екоотопів, в яких формуються угруповання того чи іншого типу, що пов'язане з детермінованістю їх генезису видовим складом флороценотичних комплексів, які розвинулися історично в процесі адаптації фітонаселення до екологічної диференціації регіону.

Більшість видів роду відзначаються досить широкою амплітудою фітоценоциклу, тому їх часто можна виявити в декількох різних типах угруповань. Широта екоценотичної толерантності визначається

ступенем антропофільності або антропофобності видів. Лише високогірським альпійським видам властива відносна фітоценотична стенотопність.

Таким чином, серед видів *Alchemilla* за поведінкою у формуванні рослинних угруповань переважають так звані несправжні експлеренти, або види для яких є характерною R-S стратегія. Вони відзначаються високою насінневою продуктивністю, великою чисельністю молодих вікових груп у складі популяцій. В умовах порушення ценотичної структури угруповань вони дають спалах чисельності й відіграють провідну роль у початкових стадіях автогенетичних демутаційних сукцесій. Цією особливістю стратегії популяцій і пояснюється досить широка амплітуда їх фітоценоциклів. Вони утворюють популяції з високою чисельністю особин в умовах післялісових лук, а також рудеральних угруповань з домінуванням *Rumex alpinum* L. та *Senecio zlatnikii* Dom. (= *S. ovatus* Willd. p.p.). Разом з тим, антропогенне навантаження, яке супроводжується негативними змінами едафотопу (ущільнення ґрунту, його збіднення), а також механічним впливом на особини (витоптування, випас тощо), спостерігається зниження генеративного поновлення, зростання ролі вегетативних процесів, а також пролонгація догенеративних вікових станів.

У стабільних ценозах більшість з них є пацієнтами, відіграють другорядну роль у формуванні рослинних угруповань як асектатори другого, рідше першого порядку. Описаний характер фітоценотичної поведінки є характерним для абсолютної більшості видів роду. Виняток становлять стенотопні альпійські види (*A. deylii*, *A. firma*, *A. flabellata*, *A. incisa*) та деякі інші таксони (*A. braun-blanquetii*, *A. glabra*) для яких характерна стійка стратегія екоотопічних пацієнтів [6]. Вони ростуть в екстремальних мезокліматичних та екоотопічних умовах. Характерною особливістю рослин цього типу стратегії є здатність рости в умовах з обмеженою кількістю ресурсів. Такі умови формуються власне в наскельних екоотопах альпійського ступеня, або в гігрофітних екоотопах у прибережних смугах гірських потоків.

## ЛІТЕРАТУРА

1. Жукова Л.А. Изменение возрастного состояния популяций луговика дернистого на окских лугах при разной продолжительности выпаса // Биол. науки. – 1967. № 1. – С. 66-72.
2. Жукова Л.А. Манжетка обыкновенная (*Alchemilla vulgaris* L. s. l.) // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. – М., 1983. – С. 44-47.
3. Жукова Л.А. Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах // Динамика ценопопуляций травянистых растений. – К.: Наук. думка, 1987. – С. 9-19.

4. **Заугольнова Л.Б.** Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – СПб., 1994. – 70 с.
5. **Миркин Б.М.** О типах эколого-ценоотических стратегий у растений // Журн. общ. биол. – 1983. – 44, № 5. – С. 603-613.
6. **Миркин Б.М.** Теоретические основы современной фитоценологии. – М.: Наука, 1985. – 136 с.
7. **Петухова Л.В.** Онтогенез и структура системы побегов манжетки пастушьей // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. – 1977. – 82, № 3. – С. 120-130.
8. **Пианка Э.** Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. – 399 с.
9. **Раменский Л.Г.** Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. – М.: Сельхозгиз, 1938. – 620 с.
10. **Уранов А.А.** Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7-34.
11. **Ценопопуляции** растений (очерки популяционной биологии) / Л.Б.Заугольнова, Л.А.Жукова, А.С.Комаров и др. – М.: Наука, 1988. – 184 с.
12. **Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R.** Comparativ plant ecology. A functional approach to common British species. – London: Unwin Hyman, 1988. – 742 p.
13. **Oberdorfer E.** Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Südwestdeutschland und die angrenzenden Gebiete. – Stuttgart, 1962. – S. 508-509.