

СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНІ ТА АДАПТАЦІЙНІ ПЕРЕТВОРЕННЯ В ПОПУЛЯЦІЯХ ВИДІВ РОДУ *CAREX* L. У КАРПАТСЬКОМУ, ПОДІЛЬСЬКОМУ ТА ЗАХІДНОПОЛІСЬКОМУ РЕГІОНАХ УКРАЇНИ В УМОВАХ АНТРОПОПРЕСІЇ

ІВАН МИКОЛАЙОВИЧ ДАНИЛИК

СВІТЛАНА ВОЛОДИМИРІВНА СОСНОВСЬКА

Данилик І.М., Сосновська С.В. Структурно-функціональні та адаптаційні перетворення в популяціях видів роду *Carex* L. у Карпатському, Подільському та Західнополіському регіонах України в умовах антропопресії. // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2016. – Том 7(14), № 1. – С. 157-180. – ISSN 2220-3087.

Встановлено основні структурно-функціональні та адаптаційні перетворення в популяціях рідкісних і зникаючих видів роду *Carex* L.: *C. sempervirens* Vill., *C. bicolor* All., *C. fuliginosa* Schkuhr, *C. rupestris* All., *C. pauciflora* Lightf., *C. umbrosa* Host, *C. chordorrhiza* Ehrh., *C. bigelowii* Torr. ex Schwein., *C. davalliana* Smith, *C. dioica* L. за умов антропопресії у високогір'ї Українських Карпат і на території Західного Полісся та Волино-Поділля. Структурно-функціональні й адаптаційні особливості популяцій обраних об'єктів значною мірою залежать від екологічної й морфобіологічної специфіки видів та їх стратегій життя в природних й антропогеннозмінених умовах середовища. Відзначено, що особини альпійського виду – *C. sempervirens*, переважно, утворюють континуальні популяції з первинним конкурентним типом стратегії (С-стратегія), відзначаються високою чисельністю особин, типовою просторовою й віковою структурами та значним відновним потенціалом. Більшість досліджених аркто-альпійських видів, а також осок рівнинної території України, формують малочисельні ізольовані популяції, нерідко з порушеною структурно-функціональною організацією та зазвичай характеризуються стрес-толерантним типом стратегії (S-стратегія). Виявлено значний ступінь адаптаційних і структурно-функціональних можливостей досліджених популяцій видів роду *Carex* у мінливих екологічних умовах у режимі заповідання та під впливом антропопресії. Встановлено, що адаптивний потенціал на рівні окремої особини проявляється в поліваріантності онтогенезу, морфоструктурних особливостях тощо, а на рівні популяцій – реалізується шляхом зміни низки диференційних параметрів, а саме щільності, чисельності особин, їх просторового розподілу, вікової та статевий структури, тобто забезпечується структурним і динамічним різноманіттям як на індивідуальному, так і на груповому рівнях.

Ключові слова: *Carex* L., популяція, структурно-функціональна організація, адаптивні потенції

Еволюційні процеси, як мікро-, так і макро-, невід'ємно пов'язані з утворенням пристосувань або адаптацій, виникнення яких є головним результатом еволюції. Тому багатьма вченими еволюція розглядається як процес виникнення адаптацій – адаптогенез або адаптаціогенез. Сама ж адаптація, за визначенням А.В. Яблокова й А.Г. Юсуфова (1989, с. 162), “це – виникнення й розвиток конкретних морфологічних властивостей, значення яких залежить від

тих чи інших умов середовища, тобто адаптації – це завжди пристосування до ... середовища існування”. Приблизно таке ж розуміння адаптацій знаходимо в працях багатьох авторів (Майр, 1974; Яблоков, 1987; Рейвн, Эверт, Айкхорн, 1990; Грант, 1991).

Виходячи з того, що елементарною одиницею еволюції є пристосована до конкретних умов середовища популяція виду, а її внутрішньопопуляційна різноманітність – основа адаптаційного потенціалу, можна стверджувати, що виникнення нових адаптаційних ознак – невід’ємна умова існування будь-якої популяції (Дідух, 1998).

Неодноразово доведено, що антропогенний прес пришвидшує еволюційні процеси й на тлі природних факторів створює передумови для виникнення адаптацій (Plant Evolution in Man-made Habitats, 1999). Також встановлено, що виживання популяцій рослин у мінливих умовах середовища та під дією антропогенних чинників стає можливим завдяки здатності до набуття ними ознак вторинних типів стратегій і фрагментації на популяційні локуси (Данилик, 2000; Стратегія..., 2001). Габітуально популяційна гетерогенність проявляється у фенотипічній мінливості, що є умовою для адаптацій, і в залежності від типу популяції, зумовлює більшу чи меншу її різноманітність. Тобто популяційна різноманітність є передумовою й наслідком адаптаційних процесів (Яблоков, Юсуфов, 1989; Грант 1991; Злобин, 2009 та ін.).

Явище адаптації має місце в найширших сферах функціонування живих систем, охоплюючи пристосування як до абіотичних, так і до біотичних факторів середовища існування, супроводжується істотними структурними перебудовами на індивідуальному та груповому рівнях їх популяційної організації, а тому становить значний науковий інтерес.

Метою нашої роботи було встановити основні структурно-функціональні й адаптаційні перетворення в популяціях рідкісних і зникаючих видів рослин (на прикладі видів роду *Carex* L.) за умов антропопресії.

Матеріали та методика досліджень

Як модельні об’єкти для проведення комплексних популяційних досліджень обрано представників найчисельнішого й найбільш широко розповсюдженого як у високогір’ї, так і в межах рівнинної території України, роду *Carex*: *C. sempervirens* Vill., *C. bicolor* All., *C. fuliginosa* Schkuhr, *C. rupestris* All., *C. pauciflora* Lightf., *C. umbrosa* Host, *C. chordorrhiza* Ehrh., *C. bigelowii* Torr. ex Schwein., *C. davalliana* Smith, *C. dioica* L. та інші. Обрані види відображають різноманітні біоморфологічні типи – дернинні та довгокореневищні, відрізняються за екологічною приуроченістю (болотні, петрофільні тощо), природоохоронним статусом (рідкісні, реліктові, зникаючі, вразливі), участю в ценозах (едифікатори, субедифікатори тощо) та перебувають під впливом як природних змін, так і антропогенних навантажень, а тому є перспективними для встановлення диференційних та інтегральних ознак популяцій, які можуть

слугувати маркерами їхньої адаптації та життєздатності, стійкості й самовідновлення за умов сучасної трансформації біотичних і абіотичних компонентів природних екосистем. Дослідження проводили протягом 2010-2015 рр. на території високогір'я Українських Карпат, Західного Полісся та Волино-Поділля з використанням загальноприйнятих методів у популяційній екології рослин (Структура..., 1998; Лапач, Чубенко, Бабич, 2001; Дмитрах, 2013 а; Злобин, Скляр, Клименко, 2013).

Результати досліджень та їх обговорення

Структурно-функціональна організація популяцій досліджених видів осок та її зміни в умовах природного й антропогеннопорухеного середовища існування. Структурно-функціональні й адаптаційні особливості популяцій обраних об'єктів значною мірою залежать від екологічної та морфобіологічної специфіки видів та їх стратегій життя в природних і антропогеннозмінених умовах середовища. Слід зазначити, що під стратегією ми розуміємо здатність популяцій бути конкурентноспроможними, володіти визначеним об'ємом гіперпростору, переживати несприятливі умови, зумовлені будь-якими факторами, і відновлюватися після порушень (Стратегія..., 2001).

Досліджені види осок високогір'я Українських Карпат відрізняються як за просторовими типами, так і особливостями структурно-функціональної організації популяцій. Серед них тільки *C. sempervirens* представлена популяціями континуального типу з великими площами, які сягають >10 га, а відповідно до площ – високою чисельністю особин (табл. 1).

Таблиця 1.

Популяційні параметри деяких видів роду *Carex* L. в Українських Карпатах

Вид	Популяційні характеристики					
	Місцезнаходження	Площа, м ²	Щільність (особин або пагонів на 1 м ²)	Чисельність (особин або пагонів), шт.	Розміщення особин	Тип популяції
<i>Carex sempervirens</i>	г. П'єтрос	75000	54,2±3,2	4065000	Дифузне	Континуальна
	г. Брескул	120000	7,6±0,4	912000	Компактне	Континуальна
<i>Carex davalliana</i>	ур. Примаратик	500	9,7±0,7	4850	Компактне	Ізольована
	ур. Гереджівка	3000	11,6±0,9	34800	Дифузне	Ізольована
<i>Carex bicolor</i>	г. Пожижевська	5,5	6,5±0,3	36	Компактне	Ізольована
	між г. Шпиці та Гомул	9	9,4±0,5	85	Дифузне	Ізольована
<i>Carex fuliginosa</i>	г. Шпиці	1000	1,4±0,1	1400	Компактне	Ізольована
	г. В. Козел	370	1,6±0,1	592	Компактне	Ізольована
<i>Carex rupestris</i>	г. П'єтрос	30	46,5±2,8	1395	Дифузне	Ізольована
	г. В. Козел	120	18,2±1,5	2184	Групове	Ізольована
	г. Шпиці	1000	24,7±1,9	24700	Групове	Ізольована

Щільність особин у популяціях істотно відрізняється. Причиною цього є, перш за все, їх просторове розміщення, яке буває кількох типів – дифузне, компактне, групове тощо. У випадку дифузного розміщення щільність досягає 54,2 особин на 1 м² (г. П'єтрос 1950 м н.р.м.), тоді як за компактного, у залежності від висотного градієнта, становить лише 7,6 особин на 1 м² (г. Брескул 1500 м н.р.м.). Досліджені популяції *C. sempervirens* ми зараховуємо до двох типів стратегій: первинної – С-стратегії і вторинної – S-стратегії. С-стратегія характерна для популяцій, де вид виступає едифікатором у фітоценозах (*Caricetum sempervirentis*). Це також свідчить про оптимум екологічних умов, оскільки С-стратегі проявляють високу конкурентоздатність, домінують і витісняють інші види в умовах свого екологічного оптимуму. У менш сприятливих умовах популяціям *C. sempervirens* властивий вторинний тип стратегії – S (стрес-толерантний). Ці два типи стратегії не є строго детерміновані, не рідкість плавного переходу від одного до іншого типу, тобто набування ними ознак С-S стратегії.

На відміну від альпійської *C. sempervirens*, досліджені аркто-альпійські види осок в Українських Карпатах представлені малочисельними ізольованими популяціями, є рідкісними видами флори Карпат. Одним з найрідкісніших серед аркто-альпійських видів осок Карпат є *C. bicolor*. Ця осока в Україні трапляється лише в альпійському й субальпійському поясах гірського масиву Чорногора. Вона належить до стенотопних видів – росте в умовах надмірного зволоження на схилових болотах, кам'яних берегах потічків, поблизу джерел. Висотний градієнт її поширення становить від 1350 до 1900 м н.р.м. На нижній межі поширення (г. Пожижевська) виявлені окремі популяційні локуси *C. bicolor* з максимальною площею близько 5 м², де кількість вегетативних особин незначна, а генеративних коливається в межах 3-7 особин (табл. 1). Розміщення особин – компактне. Низька насіннева продуктивність, мала кількість генеративних пагонів на особину свідчать про існування виду в екстремальних умовах. Популяції на висоті 1600-1750 м н.р.м. характеризуються більшими площами – до 10 м², більшою кількістю генеративних пагонів на 1 особину (максимальне значення – 132 генеративні пагони), що, відповідно, супроводжується більшою насінневою продуктивністю. Чисельність таких популяцій становить більше 50 особин різних вікових станів зі значним переважанням особин генеративного і постгенеративного періодів. Щільність порівняно вища, так як особини розміщені дифузно. Стан цих популяцій можна вважати нормальним. Усі вони проявляють S – стрес-толерантний тип стратегії, є досить стійкими до несприятливих екологічних умов.

На відміну від попереднього виду, *C. fuliginosa* у межах широкого голарктичного ареалу представлена двома морфологічно відмінними расами, що послужило підставою для розподілу її на 2 підвиди: subsp. *fuliginosa* та subsp. *misandra* (R.Br.) Nyman. (Егорова, 1999). В Українських Карпатах відомий типовий підвид, який зрідка трапляється в кількох флористичних районах.

Популяція на г. Шпиці займає досить значну, у порівнянні з попереднім видом, площу – близько 0,1 га. Вона складається з п'яти локусів, розміщених на скелях, з частковою просторовою ізоляцією, внаслідок чого обмін діаспорами обмежений. Чисельність особин досить висока, близько 100-250 у кожному локусі. В усіх частинах популяції виявлені особини різних вікових станів з переважанням генеративних.

Друга популяція *C. fuliginosa* знаходиться на скелях г. Великий Козел. За площею та чисельністю вона значно менша, але характеризується подібними показниками вікової структури, щільності та розміщенням особин. Унаслідок сукцесійних явищ, які викликають руйнування оселища та заростання скель чагарниками, відбувається зменшення відкритих площ. Зміна ж екологічних умов призводить до вимирання частини особин. Тому збереження цієї популяції можливе лише за умови впровадження активних методів охорони. Враховуючи досліджені характеристики (табл. 1), обидві популяції *C. fuliginosa* можна зарахувати до S – стрес-толерантного типу стратегії.

У трьох досліджених оселищах *C. rupestris* представлена малочисельними ізольованими популяціями, які здебільшого сильно фрагментовані на окремі популяційні локуси внаслідок впливу природних і антропогенних чинників (табл. 1). Вони займають незначні площі на полицях, утворених скельними виступами й складаються з поодиноких куртин, частково ізольованих між собою невеликими проміжками. Інколи в мікролокусах трапляються майже суцільні зарості з високим проективним покриттям на площах, що не перевищують 10 м². Загальні ж площі популяції дуже розбіжні – від 30 м² до 0,1 га. Відповідно коливається і кількість особин та їх щільність. Популяція *C. rupestris* на г. Шпиці представлена великою кількістю більш-менш ізольованих мікролокусів, тоді як на г. Великий Козел їх виявлено лише два. В одному з них загальна чисельність виявилась досить високою (942 пагони), що пов'язано з інтенсивним вегетативним розмноженням особин, унаслідок чого утворюються клони, що нараховують по кілька десятків вегетативних пагонів. В умовах обмеженого для заселення простору в популяції спостерігається груповий тип розміщення особин. У віковому спектрі переважають прегенеративні пагони, проте інтенсивна партикуляція старих клонів зумовлює появу значної частки сенільних особин у цьому локусі. Про обмеженість насінневого відтворення в популяції свідчить мінімальна кількість генеративних пагонів і низький показник врожаю насіння, що становили 2,0±0,1 ген. паг./м² і 9,0±0,8 нас./м² відповідно. Для популяції *C. rupestris* на г. Шпиці характерний більш вирівняний віковий спектр, збільшення частки генеративних пагонів (12,5±0,5 ген. паг./м²), хоча загальна чисельність в окремих локусах є порівняно меншою.

Ерозійні процеси, зокрема, руйнування скель негативно впливають на самовідновлення популяції *C. rupestris* (гг. Шпиці, Великий Козел, П'єтрос), де має місце зміна трав'яного покриву на чагарниковий – активне розростання *Pinus mugo* Turra (С-стратег), яка формує щільні зарості, внаслідок чого змі-

нюються екологічні умови (освітлення, вологість, кислотність ґрунту тощо), а трав'яні види випадають з ценозу. Тут *C. rupestris* проявляє стрес-толерантний тип стратегії, який дозволяє виживати за постійної дії несприятливих факторів середовища внаслідок активного вегетативного розмноження й поліваріантності онтогенезу та низької або середньої життєвості особин.

Досліджені популяції *C. pauciflora* відповідають ценотичним популяціям, оскільки за межі характерних їм ценозів не проникають. Популяції цього виду різняться багатьма показниками (табл. 2), що залежить, головним чином, від екологічних умов і ступеня антропогенного впливу на них. Однією з найчисельніших виявилась популяція в урочищі Цибульник (Чорногора, котел між г. Пожижевська та Брескул). Її щільність становить 269,2 ген. паг./м² зі значним переважанням прегенеративних пагонів. На території оселища особини *C. pauciflora* утворюють різної площі та щільності скупчення, що пояснюється неоднорідністю умов їх існування. Здебільшого, переважають помірно зволожені та цілком освітлені ділянки болота з низькою зімкнутістю трав'яного ярусу і добре розвиненим сфагновим покривом. З огляду на ефективний заповідний режим, антропогенний тиск на популяцію мінімальний. Усе це створює оптимальні умови для насінневого й вегетативного відтворення популяції, що підтверджують обчислені індекси та кількість проростків на одиницю площі (табл. 2). Інтенсивне кушіння та розростання кореневищ у місцях формування мохових купин сприяє утворенню численних куртин, що нараховують більше 100 генеративних пагонів. Дещо менша чисельність спостерігається на ділянках з інтенсивним розвитком *Pinus mugo*, на яких переважають поодинокі генеративні та вегетативні пагони, а розміщення особин набуває дифузного характеру. Формування відокремлених ексклавів різної щільності спостерігали в добре зволжених мікропониженнях уздовж потоку, де була виявлена найбільша кількість пророслого насіння. Виявлений тип просторової структури ідентифікуємо як мозаїчний, що є свідченням різноманітності й оптимальності умов росту популяції та її ефективного самовідновлення, як генеративного, так і вегетативного.

У той же час умови росту популяції на мезотрофному болоті в ур. Драгобрат (Свидовець, локус 1, 2) наближаються до критичних у результаті осушення й деградації оселища під впливом інтенсивного випасу. Загрозою існуванню *C. pauciflora* є також наступ більш конкурентоспроможних видів, що супроводжується її витісненням і масовою локалізацією на нечисленних своєрідних сфагнових острівцях, чим зумовлений високий показник щільності особин на одиницю площі в одному з локусів. Обмеженість оптимального для заселення простору та брак поживних ресурсів у результаті загострення міжвидової конкуренції зумовлюють переважання в популяції особин з мінімальними значеннями морфопараметрів. Просторова структура популяції – компактно-дифузна: дещо більшої щільності особини досягають в основній частині популяційного поля, де умови більш сприятливі, меншої – на периферії, ступінь віддаленості

особин та їх нещільних скупчень незначний. Інтенсивність генеративного розмноження невисока: показник фактичної насінневої продуктивності не перевищує 2,3 нас./паг. Загалом виживання популяції за цих умов забезпечується високим ступенем вегетативного розмноження та S – стрес-толерантним типом стратегії.

У популяції, що знаходиться в котлі під г. Мала Говерла активізація процесів відновлення ($I_v=1024\%$) теж відбувається за рахунок вегетативного розмноження, оскільки кількість проростків (2,0 прор./м²), а також щільність генеративних пагонів (98,8 ген. паг./м²) істотно зменшуються під впливом випасу. Просторове розміщення особин у вигляді компактних вегетативно рухливих груп на доволі невеликій площі підвищує їх конкурентоспроможність і дозволяє вижити за інтенсивного пасквального пресу.

Найвищий показник щільності був зафіксований у популяції P5 в ур. Герешаска (Свидовець) – 1407,2 ген. паг./м² (табл. 2) і, очевидно, вказує на тривалий період її існування й становлення. У минулому популяція займала більшу площу, проте на сучасному етапі її оселище деградоване під впливом антропогенного навантаження, яке призвело до підсушення оліготрофного болота. Як наслідок, сфагновий покрив зберігся лише на його окремих ділянках, що мають вигляд своєрідних “острівців”. Саме ці локуси відіграють роль ключових для розмноження особин, адже за їх межами приживання підросту і вегетативне розселення є неможливими. Обчислені значення індексів відновлення (113%) та заміщення (47%) дають підстави стверджувати, що ефективність відтворення цієї популяції є доволі низькою (табл. 2). За цих умов особини концентруються на “сфагнових острівцях” у вигляді дуже щільних численних скупчень (плям) генеративних пагонів площею 0,25-1,54 м², досягаючи проективного покриття 50-60%. Наявність рівномірно заселених ексклавів *C. pauciflora*, що чергуються з ділянками розрідженого травостою (так званих вікон) за участю інших видів (*Carex rostrata*, *Molinia caerulea*, *Potentilla erecta* тощо), майже позбавленого мохового покриву, визначають формування типової для цього оселища просторової структури, яку ідентифікуємо як плямисту.

З огляду на встановлені параметри, стан більшості популяцій *C. pauciflora* за умов помірного антропогенного впливу можемо ідентифікувати як стабільний.

Інші досліджені нами види (*C. dioica*, *C. davalliana*, *C. chordorrhiza* та ін.) відзначаються здебільшого диз'юнктивним поширенням у межах рівнинної території України (Західне та Мале Полісся, Поділля тощо), а також високогір'я, формуючи популяції різної площі та чисельності на території болотних масивів різного ступеня трофності (мезотрофних, мезоевтрофних, оліготрофних).

Параметри популяції *Carex pauciflora* Lightf. в Українських Карпатах

Досліджена популяція*	Площа популяції, м ²	Щільність генеративних пагонів/м ² , М±m	Щільність прегенеративних пагонів/м ² , М±m	Щільність постгенеративних пагонів/м ² , М±m	Кількість проростків/м ² , М±m	Індекс відновлення, %	Індекс заміщення, %
P1	30000	267,6±11,7	832,2±35,1	647,5±26,4	5,3±0,2	311	91
P2	2500	170,0±7,5	236,7±11,5	221,7±10,9	3,0±0,1	139	60
P3	900	606,4±22,0	675,9±17,6	764,0±34,3	30,3±1,2	111	49
P4	1000	93,2±4,1	108,1±5,4	100,6±5,0	12,1±0,6	115	56
P5	2000	1407,2±66,4	1589,2±55,2	1970,0±63,1	98,5±4,1	113	47
P6	5000	168,8±6,9	303,8±10,9	221,1±9,8	16,7±0,8	180	78
P7	100	98,8±2,8	1011,7±35,3	580,9±26,1	2,0±0,1	1024	149
P8	5000	269,2±4,3	944,8±37,7	344,1±15,8	32,3±1,0	351	154

*Тут і далі: P1 – популяція на болоті в околицях с. Негровець (Горгани); P2 – популяція в ур. Драгобрат, локус 1 (Свидовець); P3 – популяція в ур. Драгобрат, локус 2 (Свидовець); P4 – популяція в підніжжі г. Жандарми (Свидовець); P5 – популяція в ур. Герешаска (Свидовець); P6 – популяція в котлі між г. Говерла та г. Брескул (Чорногора); P7 – популяція в котлі під г. Мала Говерла (Чорногора); P8 – популяція в ур. Цибульник, котел між г. Пожижевська та Брескул (Чорногора).

Carex chordorrhiza – рідкісний бореальний болотний вид, який відзначається доволі широким розповсюдженням на території Західного Полісся, що зумовлено його високою екологічною толерантністю, специфічною життєвою стратегією, а саме, поєднанням ознак конкурента і стрес-толерантна, та наявністю придатних для існування екотипів. Морфологічно це – доволі рухливий геофіт, зі значними річними приростами столонів, що дає можливість швидкого захоплення оптимальної для існування території, а відтак і появи в різних місцях великих болотних масивів. Ми досліджували популяції на території Рівненського природного заповідника (Білозерський масив, Сомине, Переброди, Сира Погоня). Вид приурочений переважно до мезотрофних, оліготрофних, олігомезотрофних болотних угруповань, відкритих чи рідколісних, де виступає асектатором з проективним покриттям 10-25%, рідше формує майже монодомінантні ценози. Щільність *C. chordorrhiza* у досліджених оліготрофних ценозах переважно невисока (20-30 ген. паг./м²), що ймовірно пов'язано з бідністю субстрату. Вид формує протяжні куртини, що налічують 10-13 генеративних пагонів, дифузно розміщених у межах основного популяційного поля.

Самовідновлення відбувається переважно вегетативним шляхом, чим зумовлений максимум у віковому спектрі на віргінільній групі особин. Фітоценотичний оптимум *C. chordorrhiza*, очевидно, знаходиться в складі типових мезотрофних болотних угруповань, де щільність популяцій досягає 40-50 ген. паг./м², характер їх просторового розміщення набуває мозаїчності: потужні вегетативно-рухливі клони локалізуються переважно у “вікнах” серед трав’яної рослинності (мочажинах тощо), а по периферії спостерігається дифузний тип їх розміщення. Вікова структура є типовою з лівостороннім спектром, проте частка генеративних особин помітно збільшується (до 20-30%), що вказує на комбінований тип самовідновлення популяції. У межах масиву Сомине досить характерними ектопами для *C. chordorrhiza* виявились також заболочені сосново-березові ліси (Карасинське лісництво, кв. 63, вид. 22-23). Щільність популяцій *C. chordorrhiza* за цих умов коливається в межах 25-40 ген. паг./м², при чому кількісно переважають вегетативні пагони. Загалом більшість популяцій *C. chordorrhiza* на території Полісся є процвітаючими, відзначаються типовою віковою структурою і оптимальною чисельністю та володіють значним потенціалом як до вегетативного, так і генеративного поновлення.

Найчисельніші популяції *C. dioica* – рідкісного болотного виду, який перебуває на південній межі свого поширення в Україні, виявлені на Західному Поліссі за умов еколого-ценотичного оптимуму – відкриті мезотрофні, помірно обводнені ділянки боліт. Одна з найбільших за площею й чисельністю популяція *C. dioica* знаходиться на мезотрофному осоково-сфагновому болоті поблизу оз. Карасинець (Волинська обл.) (табл. 3). Популяція відзначається досить високою щільністю генеративних і прегенеративних пагонів, що становить відповідно 128 ген. паг./м² і 730,2 преген. паг./м². У статевій структурі популяції переважають жіночі особини. Отримані показники індексів відновлення та заміщення популяції, що становлять 547 і 226% відповідно, свідчать про те, що процеси її відтворення й старіння є збалансовані. Значна частка прегенеративних особин утворюється в результаті насінневого розмноження, оскільки кількість сформованих проростків на одиницю площі в цій популяції є досить високою – 35,2±0,8 прор./м². Інтенсивне генеративне й вегетативне відтворення сприяють формуванню мозаїчної просторової структури популяції, а саме перекриванню чоловічих і жіночих клонів, дифузному розташуванню поодиноких особин і формуванню окремих ексклавів, розташованих на віддалі 0,3-10 м один від одного.

Максимальне значення щільності – 241,3 ген. паг./м² спостерігалось також у популяції *C. dioica* на підсушеному мезоевтрофному болоті поблизу с. Пулемець, проте це пояснюється обмеженою площею для заселення (900 м²). Цілковите переважанням жіночих особин у її складі унеможливило насінневе поновлення популяції. Як наслідок, формуються потужні вегетативно рухливі жіночі клони, приурочені до мохових купин і ділянок з розрідженим трав’яним покривом. Чітко відокремлені ексклави *C. dioica* мають вигляд острівців, до-

сягаючи площі до 1,5 м² і щільності до 250 генеративних пагонів, чим забезпечується формування плямистої просторової структури популяції (табл. 3).

Таблиця 3.

Параметри популяції *Carex dioica* L. в Україні

Досліджена популяція*	Площа популяції, м ²	Щільність генеративних пагонів/м ² , М±m	Щільність пагонів чоловічих особин/м ² , М±m	Щільність пагонів жіночих особин/м ² , М±m	Щільність прегенеративних пагонів/м ² , М±m	Щільність постгенеративних пагонів/м ² , М±m	Кількість проростків/м ² , М±m	Індекс відновлення, %	Індекс заміщення, %
D1	900	241,3±7,6	2,0±0,1	239,3±7,5	1061,8±50,1	464,8±16,9	-	440	150
D2	10000	55,6±2,6	14,4±0,7	41,2±1,5	147,8±6,4	105,6±5,0	2,0±0,1	266	92
D3	30000	77,6±3,0	43,6±1,9	34,0±1,3	335,2±15,4	205,7±7,0	20,5±0,9	432	118
D4	10000	128,0±5,7	32,4±1,0	95,6±2,5	730,2±32,0	194,5±9,3	35,2±0,8	547	226
D5	7500	95,6±3,5	19,6±0,8	74,8±3,5	812,2±35,0	222,9±10,1	3,6±0,1	849	255
D6	12000	55,2±2,4	31,6±1,4	23,6±1,1	249,3±11,4	136,0±6,0	8,4±0,4	452	130
D7	2500	45,0±1,3	13,5±0,6	31,5±1,0	644,1±28,1	186,8±9,0	-	1431	278
D8	1400	97,2±2,7	97,2±2,7	0	368,8±16,2	214,3±9,0	0	379	118

*Тут і далі: D1 – популяція на північно-східному березі озера Пулемець; D2 – популяція на південно-східному березі озера Луки; D3 – популяція на болоті “Уничі”; D4 – популяція на південно-східному березі озера Карасинець; D5 – популяція на болоті “Болітце”; D6 – популяція на болоті “Коза-Березина”; D7 – популяція на болоті в околицях с. Хлівчани; D8 – популяція на схиловому болоті під г. Стіг.

Під впливом антропогенного пресу й заростання болотних ценозів щільність популяцій *C. dioica* не перевищує 45,0-77,6 ген. паг./м² (табл. 3). Зокрема, популяція, що знаходиться на Малому Поліссі (мезотрофне болото в околицях с. Хлівчани), представлена кількома локусами загальною площею 2500 м². Невелика щільність генеративних пагонів, як і слабка здатність особин до насінневого відтворення, певною мірою компенсується їх вегетативним омолодженням, на що вказують показники індексів відновлення (1431%) та заміщення (278%). Локалізація дочірнього потомства навколо материнської особини сприяє формуванню чітко відокремлених чоловічих і жіночих клонів та груповому типу їх просторового розподілу. Основною загрозою існуванню цієї популяції є процес інтенсивного заростання болота, у результаті чого збільшується його видове різноманіття й, відповідно, зростає конкуренція за поживні ресурси. Про цілковиту перевагу вегетативного розмноження в цій популяції свідчать незначна частка генеративних пагонів (5,1%), практично повна відсутність проростків та істотне зміщення вікового спектра в бік прегенеративної групи, що становить: j+im – 39,0%, v – 34,5%. Віталітетна структура представ-

лена особинами середнього та низького рівнів життєвості. Наразі популяція відзначається стабільністю, проте, з огляду на низьку ефективність її насінневого поновлення, потребує постійних спостережень.

Подібні негативні тенденції змін популяційної структури на індивідуальному і груповому рівнях характерні для популяції *C. dioica* у високогір'ї Українських Карпат (г. Стіг, Свидовець), яка існує у формі ізольованих локусів (5-6), площею 25-30 м², представлених майже виключно чоловічими особинами. Щільність популяції доволі висока й протягом років варіює в межах 97,2-50,5 ген. паг./м² у напрямку її зменшення під впливом активізації антропогенного пресу. Груповий тип розміщення особин збільшує ефективність використання ресурсів в умовах обмеженого для заселення простору. Особини локалізуються в місцях витоку струмка, де моховий покрив є більш розвинений. Окремі скупчення площею 0,08-0,3 м налічують до 50 генеративних пагонів і віддалені на 0,3-1 м один від одного. За цих умов вегетативне розмноження є одним з можливих варіантів самопідтримання популяції, що забезпечує використання наявних ресурсів і рівномірне заселення обмеженого простору (Данилик, Борсукевич, Сосновська, 2014).

Досліджені популяції *C. davalliana* (Волинська, Львівська, Закарпатська обл.) – рідкісного дводомного виду, що перебуває на східній межі поширення в Україні, переважно належать до нормального типу з досить високою чисельністю та переважанням генеративних особин. Середня щільність невелика, становить 2-12 ос./м², що пояснюється життєвою формою виду. Просторова структура популяцій здебільшого розсіяно-дифузна: віддаль між окремими дернинами може досягати 2-5 м і більше. Статева структура типова для дводомного виду з переважанням жіночих особин. За умов стресу (зміна гідрологічного режиму, сукцесійні зміни тощо) часто відбувається зміна статевого співвідношення в напрямку кількісного переважання особин чоловічої статі та поява незначної частки в них гібридних колосків (з 1-2 мішечками при основі). На осушених деградованих ділянках спостерігається зменшення чисельності популяцій, пригнічення насінневого поновлення, що супроводжується зміщенням вікового спектра в бік постгенеративної групи особин. На девастованих вторинно заболочених площах торфокар'єрів формуються молоді популяції з лівостороннім віковим спектром.

Сукцесії рослинного покриву пов'язані зі зміною гідрологічного режиму є загрозою існуванню *C. davalliana* у високогір'ї (ур. Гереджівка, смт Ясіня), оскільки підсушення завдяки спонтанній меліорації цього оселища призводить до розвитку різнотрав'я, з яким *C. davalliana* не може конкурувати. У подальшому це може призвести до поступового витіснення виду зі складу природних угруповань.

Адаптивні потенції континуальних та ізольованих популяцій осок. На особливу увагу заслуговують дані щодо адаптивних потенцій континуальних та ізольованих популяцій трав'яних багаторічників: *C. sempervirens*,

C. pauciflora, *C. umbrosa*, *C. davalliana* у разі випасу та скошування, а також *C. bicolor*, *C. pauciflora*, *C. rupestris* – під впливом рекреаційного та заповідного режимів тощо. Пристосування цих видів як до різних умов існування, так і до дії антропогенних чинників, досягається зміною низки кількісних і якісних ознак, що проявляються на індивідуальному та груповому рівнях. Завдяки здатності особин змінювати свої біометричні, продукційні та репродукційні властивості, що детермінуються на рівні особин генотипом, а на рівні популяцій – генофондом, останні виживають у мінливих умовах середовища.

Так, особини ізольованих популяцій *C. bicolor*, *C. davalliana*, *C. rupestris*, *C. pauciflora* залежно від умов росту мають різні довжину та ширину листків, кількість генеративних пагонів, суцвіть, колосків, насінневу продуктивність і кількість пагонів на одній особині; спостерігаються зміни в просторовому, віковому розподілі особин у популяціях, їх щільності та чисельності.

Чітка залежність розмірів вегетативних і генеративних органів від висотного градієнту встановлена для популяцій *C. sempervirens* (табл. 4). Зокрема, у популяції на г. П'єтрос відзначено зменшення таких показників, як висота пагона, довжина та ширина листової пластинки майже удвічі порівняно з популяціями, які знаходяться на нижчих гіпсометричних рівнях. Для популяцій інших видів осок, наприклад, *C. rupestris*, *C. pauciflora* чіткої залежності не виявлено навіть під час порівняння крайніх меж поширення досліджених популяцій. Морфологічні параметри особин популяцій цих видів мають близькі величини незалежно від їх висотного розподілу.

Таблиця 4.

Залежність морфометричних показників *Carex sempervirens* Vill. від висотного градієнту

Місцезнаходження популяції	Висота над рівнем моря (м)	Висота генеративного пагона (см)	Довжина листової пластинки (см)	Ширина листової пластинки (мм)
г. Брескул	1500±50	59,8±3,2	30,4±2,5	3,6±0,2
г. П'єтрос	1950±50	26,7±1,1	13,4±0,7	2,0±0,1
г. Шешул	1400±50	29,2±1,3	15,4±0,8	2,3±0,1

Важливими є адаптації, що зумовлюються едафотопом, який у межах континуальних популяцій характеризується неоднорідністю. Зокрема, це можна проілюструвати на прикладі популяцій *C. sempervirens* у Чорногорі. Унаслідок значних площ, зайнятих цими популяціями, у просторовій структурі кожної з них можна виділити окремі субпопуляції, популяційні локуси тощо, які різняться між собою фенологічними особливостями та роллю у фітоценозах, істотними якісними відмінностями, а відтак різними перспективами щодо виживання в мінливих умовах середовища.

Фенологічні фази особин регулюються різним режимом снігового покриву. Завдяки нерівномірному таненню снігу на різних висотах цвітіння особин

популяцій *C. sempervirens*, *C. bicolor*, *C. pauciflora*, *C. umbrosa* значно розтягнуте в часі й завжди проходить нерівномірно не лише на різних гіпсометричних рівнях, але й залежно від нано- та мікрорельєфу (щілини та полиці скель, улоговини, експозиції схилів тощо). Отже, разом з рельєфом місцевості, ці фактори забезпечують формування фенологічної (ритміки цвітіння) внутрішньопопуляційної різноманітності, яка має важливе адаптивне значення для збільшення ефективності процесів запилення, а відтак і розвитку повноцінного насіння й підросту в залежності від погодних умов.

Під впливом антропогенного пресу та активної експлуатації популяцій (косіння, випас тощо) у багатьох видів осок спостерігаються істотні зміни в сезонному ритмі розвитку особин, що проявляються в пришвидшеному темпі сезонної вегетації, зокрема, термінах зацвітання. Подібні ритмологічні зміни притаманні особинам популяцій *C. davalliana*, які перебувають за різних режимів використання: Чорногора (сіножать), Горгани (випасання), Полісся (сіножать), що дозволяє сформувати насіння до часу скошування, тобто адаптуватися в умовах антропопресії.

Встановлено, що під впливом витоптування в популяціях *C. sempervirens*, *C. bicolor* і *C. rupestris* спостерігається збільшення кількості вегетативних пагонів на особину, зростає вегетативне розмноження, а відтак відбувається збільшення чисельності популяцій. В умовах заповідного режиму, навпаки, починають переважати генеративні пагони та зростає величина насінневої продуктивності (табл. 5).

Таблиця 5.

Співвідношення вегетативних і генеративних пагонів і насінневої продуктивності деяких аркто-альпійських видів осок залежно від режиму землекористування

Назва виду	Місцезнаходження популяції	Режим експлуатації	Співвідношення вегетативних і генеративних пагонів	Насіннева продуктивність (насінин на 1 пагін)
<i>Carex sempervirens</i>	г. П'єтрос	випасання	5:1	31,6±1,8
	г. Брескул	заповідання	3:1	66,0±1,8
<i>Carex rupestris</i>	г. В. Козел	заповідання	2:1	6,8±0,7
	г. П'єтрос	витоптування	4:1	4,6±0,4
	г. Шпиці	випадкове витоптування	3:1	5,4±0,5
<i>Carex bicolor</i>	г. Пожижевська	заповідання	1:1,5	57,1±2,3
	гг. Данцер-М. Козел	витоптування	2:1	45,7±1,8

Адаптивна пластичність досліджених видів часто проявляється в зміні їх біоморфологічних характеристик (поліваріантність біоморфи: зміни в бу-

дові кореневої системи, співвідношенні апогеотропних і діагеотропних пагонів тощо) за різноманітних еколого-ценотичних умов існування. Прикладом цього є формування специфічної життєвої форми рідкісного болотного виду *C. chordorrhiza* на оліготрофних і мезооліготрофних ділянках боліт у складі лісових угруповань (сосново-березових лісів) на території Західного Полісся. У досліджених екотопах виявлена чітка диференціація в межах поліцентричної особини 3 типів пагонів: генеративних, вегетативних – прямостоячих та надмірно видовжених столоноподібних, довжина яких досягає 1,3-1,5 м, а загальна кількість міжвузлів на них становить – 20-25. Цікаво, що для рослин відкритих місць, приурочених переважно до мезотрофних ділянок боліт, формування таких столоноподібних пагонів не характерне. Встановлена особливість, очевидно, є проявом рудерального типу стратегії виду, спрямованої на максимальне заселення оптимального простору за порівняно невисокої міжвидової конкуренції, а також його реакцією на існування в умовах відносно бідного живлення та недостатнього освітлення в складі лісових угруповань.

Подібне явище спостерігалось також в ізольованій популяції *C. bigelowii* у високогір'ї, яка знаходиться на заболоченій ділянці, порослій сфагновими мохами (Чорногора, полонина Дземброня). Вона сформована з особин, які мають видовжені контрактильні корені, тоді як в інших (трав'яних) ценозах особин з такими ознаками не виявлено. Видовження коренів можна трактувати як адаптацію рослин до росту в умовах добре сформованого мохового покриву, тобто пристосуванням до оліготрофних умов.

Для популяції *C. rupestris* виявлені відмінності за довжиною кореневищ у залежності від ступеня рухливості субстрату, що теж слід вважати адаптаційною ознакою. Встановлено, що рослини, які ростуть на щербенистому ґрунті, мають довші кореневища, а на вирівняних полицях скель або в їх щілинах – коротші. Різноманіття за довжиною кореневищ у першому випадку забезпечує рухливість особин, створює більші можливості для вегетативного розмноження, а отже, виживання під час обвалів або зсувів субстрату, а в другому – закріплення на обмеженій площі.

Цілком протилежна особливість зафіксована в популяції дводомного довгокореневищного виду *C. dioica* у високогір'ї Свидовця. Особливості субстрату цього оселища у поєднанні з його активною антропогенною трансформацією зумовлюють незначний розвиток рослинного покриву за участю щільнодернинних видів та гіпново-брієвих мохів, а також наявність лише невеликої оптимальної площі для її заселення. За цих умов чоловічим особинам *C. dioica* характерне інтенсивне куціння з переважанням апогеотропних пагонів із вкороченою плагіотропною зоною, чим детермінується формування нетипової для виду псевдодернинної життєвої форми. Утворення компактних куртин дозволяє їм оптимально використовувати наявні ресурси, заселяти обмежений простір і відповідно підтримувати ефективну чисельність за стресових умов екотопу.

Адаптивний потенціал *C. pauciflora* на індивідуальному рівні реалізується також у морфологічній пластичності особин. В умовах значного задерніння субстрату (дослідні ділянки в ур. Драгобрат) або ж зменшенні оптимальної площі для колонізації видом (кар Герешаський) спостерігається наявність у особин вкорочених кореневищ (менше 1 см завд.). Очевидно, формування щільних й компактних куртин дозволяє підвищити конкурентоспроможність особин і дещо уповільнює процес витіснення виду більш агресивними сусідами на периферійні ділянки екотопів, де умови для існування є менш сприятливі. Як свідчать отримані результати, подібні випадки мінливості біоморфи для осок є доволі характерними, тому їх слід розглядати як прояв адаптивної стратегії виживання (Алексеев, 1996).

Важливу роль у функціонуванні популяцій більшості досліджених видів посідає поліваріантність онтогенезу та пов'язані з нею зміни у віковій структурі. В основі поліваріантності онтогенезу лежить генетичний поліморфізм і модифікаційна мінливість у межах генотипу. Поліморфізм онтогенезу є одним з найважливіших адаптаційних механізмів, що забезпечує динамічну гетерогенність популяції, її стійкість, підтримує високий рівень чисельності, є резервом генетичної мінливості й основою стратегії виживання.

Встановлено, що в особин популяцій, які піддаються інтенсивному антропогенному впливові (випас, витоптування тощо), тривалість онтогенезу скорочується, а популяційні вікові спектри мають лабільний характер. В умовах помірного навантаження відбувається зміщення співвідношення вікових станів у бік прегенеративних особин, а домінуючим типом самопідтримання популяцій стає вегетативне розмноження. Подібна тенденція спостерігається для більшості популяцій стенотопних видів (*C. pauciflora*, *C. rupestris*). Одним з варіантів адаптивних онтогенетичних тактик більш конкурентоспроможних видів (*C. sempervirens*) – це збільшення тривалості онтогенетичних періодів, що особливо характерно для особин ранніх вікових станів. Так, в умовах заповідання в ізольованих і континуальних популяціях осок (*C. sempervirens* та ін.) переважає правосторонній віковий спектр. Проте, в умовах помірного випасу худоби та рекреаційного навантаження внаслідок партикуляції особин і збільшення тривалості прегенеративного періоду збільшується частка молодих особин, і спектр стає лівостороннім.

За різноманітних форм антропогенного впливу та різної інтенсивності дії абіотичних факторів середовища спостерігаються зміни низки групових параметрів популяцій. Так у результаті неконтрольованого випасу істотно зменшується ефективна чисельність і загальна щільність популяцій видів, приурочених до болотних і лучних екотопів (*C. davalliana*, *C. umbrosa* та ін.). У цьому випадку відбувається інтенсифікація вегетативного способу розмноження особин як найбільш ефективного адаптивного механізму їх самопідтримання.

На підставі нещодавно проведеного аналізу нами виявлені істотні дегресивні зміни досліджених популяцій осоки малоквіткової на Свидовці. Зокрема, під

впливом інтенсивного випасу та витоπτування (ур. Драгобрат, кар Герешаський) та індукованих цими факторами сукцесійних змін, а саме зростання участі щільнодернинних видів у складі угруповань, збільшилась фрагментація досліджених оселищ, і як наслідок, щільність особин і площа найбільших осередків зменшилась більш ніж удвічі (ур. Драгобрат – $165,6 \pm 4,9$ ген. паг. на m^2 ; кар Герешаський – $469,2 \pm 11,7$ ген. паг. на m^2 ; дані за 2010-2014 рр.: Драгобрат – $606,4 \pm 22,0$ ген. паг. на m^2 ; кар Герешаський – $1407,2 \pm 66,4$ ген. паг. на m^2 (табл. 2)). Негативні тенденції стосуються не лише кількісних, а й якісних параметрів популяцій. Зокрема відзначено істотне пригнічення як насінневого, так і вегетативного поновлення *C. pauciflora* в цих оселищах (насіннева продуктивність не перевищує 1,6-1,8 нас. / паг. при максимальному значенні 3,1 нас. / паг.), що ставить під загрозу перспективу їх подальшого самовідновлення.

На сьогодні самопідтримання популяцій *C. pauciflora* за цих умов детермінується перебудовами їх онтогенетичного спектру. Вони пов'язані, зокрема, зі збільшенням участі віргінільних особин (вегетативного походження) у складі популяцій, що дозволяє певною мірою компенсувати їх кількісні втрати, зумовлені поїданням худобою репродуктивних особин і передчасним відмиранням механічно пошкоджених рослин.

Залежно від особливостей відтворення популяцій досліджених видів спостерігаються різноманітні модифікації просторового розподілу особин. Зокрема, дифузне розташування особин досить часто є результатом їх інтенсивного генеративного розмноження та, здебільшого, властиве дернинним видам осок (*C. bicolor*, *C. davalliana*, *C. umbrosa*). Груповий тип та його різноманітні варіанти (плямистий, агрегативний тощо) найчастіше характерні для вегетативно-рухливих видів поліцентричного типу біоморфи, а також можуть бути показником не цілком сприятливої еколого-ценотичної ситуації їх оселищ (конкуренція, обмеженість простору заселення тощо) (*C. dioica*, *C. rupestris*, *C. pauciflora*).

Так, у результаті проведених популяційних досліджень *C. dioica* й *C. pauciflora* ми встановили п'ять модифікацій просторового розташування особин у залежності від способу їх самовідтворення та умов існування. За переважання в популяції вегетативного розмноження та низької ефективності генеративного, або ж повної його відсутності, спостерігаємо формування групової та плямистої просторової структури. За невисокої інтенсивності насінневого й вегетативного відтворення розподіл генеративних особин у межах популяційного поля – компактно-дифузний. Ефективне генеративне розмноження популяції супроводжується розсіяно-дифузним розміщенням особин, а комбінований тип самовідтворення в близьких до еколого-ценотичного оптимуму умовах сприяє мозаїчності її просторової структури.

Слід відзначити, що той чи інший тип просторової структури популяції визначає найбільш оптимальний спосіб реалізації життєвих потенцій особин (використання поживних ресурсів, репродукція) та їх виживання за конкрет-

них умов.

Одним з проявів адаптивних властивостей досліджених популяцій є лабільність їх статевої структури, що особливо чітко проявляється для дводомних видів. Зокрема, у більшості популяцій *C. davalliana*, *C. dioica* на території Волинського Полісся (сmt Шацьк, с. Мельники, с. Окунин Волинської обл. та ін.) виявлено більш-менш стабільне переважання жіночих особин над чоловічими у співвідношенні 2:1, що, очевидно, слід розглядати як один з типових варіантів їх статевої структури за умов еколого-ценотичного оптимуму (Дмитрах, 2002, 2013 б; Злобин, 2009 та ін.). Значна ступінь гетерогенності за цією ознакою характерна більшою мірою для високогірних популяцій досліджених видів на границях їх ареалів (ур. Примаратик, Гереджівка; г. Стіг), де нами зафіксовані різноманітні варіанти статевої структури з чітко вираженим трендом до збільшення частки чоловічих особин у їхньому складі (до 70% і більше).

У випадку з *C. dioica* кількісна перевага жіночих особин (62,99-70,20%) у складі більшості популяцій є цілком зрозумілою з огляду на їх клональну структуру. Як показали попередні результати, жіночі особини відзначаються більшою вегетативною рухливістю, ніж чоловічі, тому, за сприятливих умов, вони формують потужніші клони з високою щільністю генеративних пагонів (Ізмест'єва, Данилик, 2012). Проте реальний розподіл статей відображає не лише співвідношення різностатевих пагонів, але й врахування кількості квіток у їхніх колосках. Проведені підрахунки практично для всіх популяцій вказують на кількісну перевагу чоловічих квіток, усереднені значення яких становили 17,1-42,6 квіток/пагін. Виявлена закономірність свідчить про певну компенсацію невеликої чисельності чоловічих особин у складі досліджених популяцій та відносне вирівнювання статевого співвідношення (1♂:2♀) (табл. 6).

Таблиця 6.

Параметри статевої структури популяцій *Carex dioica* L.

Популяція	Щільність генеративних пагонів різностатевих особин/м ² , M±m		Кількість квіток на одному генеративному пагоні, M±m		Співвідношення статей, ♂:♀
	♂	♀	♂	♀	
D1	2,0±0,1	239,3±7,5	-	18,9±0,8	-
D2	14,4±0,7	41,2±1,5	42,6±1,6	26,7±1,0	1:1,8
D3	43,6±1,9	34,0±1,3	29,0±1,1	16,8±0,8	2,3:1
D4	32,4±1,0	95,6±2,5	24,9±1,0	16,9±0,6	1:2
D5	19,6±0,8	74,8±3,5	25,6±0,9	21,3±1,0	1:2,3
D6	31,6±1,4	23,6±1,1	17,1±0,7	17,4±0,7	1,3:1
D7	13,5±0,6	31,5±1,0	30,6±1,0	22,3±1,1	1:1,7
D8	97,2±2,7	0	32,0±1,0	0	-

Натомість, популяції виду за умов антропогенного навантаження (витоптування, випасання) й не цілком сприятливого еколого-ценотичного режиму відзначаються помітним зсувом статевого співвідношення (табл. 6). Так, істотно збільшення частки чоловічих особин спостерігалось у складі популяцій D3 і D6, приурочених до надмірно обводнених мезотрофних і мезоевтрофних ділянок боліт (переважно осоково-гіпнових), для яких характерне значне задерніння ценозів. Імовірно, за цих умов формування та розвиток діагеотропних пагонів-кореневищ жіночих особин дещо пригнічується, тому їх вегетативна рухливість, а отже й щільність знижується. Чоловічі особини підтримують ефективну чисельність завдяки високій спеціалізації до куцїння та формуванню компактних куртин у так званих “вікнах” (мочажини, не щільно зарослі ділянки болота), де намагаються уникнути тиску з боку більш конкурентоспроможних видів-едифікаторів.

Крайніми проявами адаптації різностатевих особин *C. dioica* до антропогенно змінених умов середовища є майже цілковита перевага жіночих особин у складі популяції D1 на території Західного Полісся (околиці с. Пулемець) і формування популяції, представленої майже виключно чоловічими особинами у високогір’ї Свидовця (табл. 6). Кардинально протилежні статеві співвідношення зафіксовані для цих популяцій, є свідченням неповної ідентичності екологічних оптимумів і толерантності різностатевих особин за стресових умов їх існування, про що неодноразово у своїх дослідженнях наголошувала Р.І. Дмитрах (2002, 2008, 2009, 2013б та ін.). Зокрема, яскраво виражена екологічна та морфологічна пластичність чоловічих особин *C. dioica* в поєднанні з мінімальними енергетичними потребами зумовлюють їх здатність освоювати недоступні та малоприсадибні для ефективного функціонування особин жіночої статі екотопи у високогір’ї Карпат, що супроводжується формуванням ізольованої популяції на верхній межі поширення виду (Данилик, Борсукевич, Сосновська, 2014). Цікавим є факт, що нещодавніми дослідженнями нам уперше вдалось виявити у складі популяції кілька чоловічих генеративних пагонів з гібридними колосками, які мали 1-2 мішечки при їх основі. Це слугує підтвердженням високої екологічної та морфологічної пластичності чоловічих особин і їх високого адаптивного потенціалу, спрямованого на підтримання хоча б мінімального мобілізаційного резерву в популяції з порушеною статевою структурою та вказує на можливість збереження її еволюційних перспектив навіть за критичних умов існування.

Подібні закономірності були виявлені й при вивченні статевої структури популяції *C. davalliana*. Так, досліджені популяції цього дернинного виду в ур. Гереджівка (сmt Ясіня Закарпатської області) відзначаються переважанням у популяції чоловічих особин у співвідношенні відповідно 59% до 41%. Зменшення частки жіночих особин у популяції, ймовірно, пов’язане з дренаванням заболоченої ділянки й осушенням території. На території Малого Полісся в межах Львівської області, зокрема, у пд.-сх. околицях с. Кам’янобрід (пра-

вобережна заплава р. Верещиця) виявлено популяцію цього виду, яка займає площу до 2 га на різнотравному мезоевтрофному болоті з середньою щільністю 1,7 ген. особин на м². Просторова структура – дифузна, що пояснюється переважно насіннєвим поновленням. Статєва структура відзначається переважанням чоловічих особин (64,7%), а також наявністю незначної частки гібридних колосків у складі чоловічих дернин, що, очевидно, є ознакою стресових умов існування виду. Виявлена негативна тенденція пов'язана з сукцесійними змінами рослинності в напрямку подальшої еутрофізації болота, що зумовлює витіснення *C. davalliana* з угруповання більш конкурентоспроможними видами (*C. appropinquata* тощо). У той же час, цілком інше співвідношення за статтю було зафіксоване в популяції цього виду в ур. Примаратик (Чорногора) – 57% жіночих і 43% чоловічих особин, де гідрологічний режим є більш стабільний, а еколого-ценотичні умови значно сприятливіші.

Виявлена особливість очевидно вказує на те, що визначальний вплив на статєву різноманітність популяцій дводомних видів мають абіотичні фактори середовища (екстремальні умови високогір'я тощо) у поєднанні з антропогенною трансформацією їх природних екоотопів (осушення ділянок боліт, випас тощо) та свідчить про значну реактивність і чутливість різностатєвих особин до змін умов існування.

Для популяцій однодомних видів подібна гетерогенність статєвої структури проявляється в різному співвідношенні чоловічих і жіночих квіток у колосках, що більшою мірою обумовлено їх морфобіологічними особливостями. На це вказує той факт, що навіть у межах окремих груп видів, а саме одноколоскових (*C. pauciflora*, *C. rupestris* та ін.) та багатоколоскових (*C. sempervirens*, *C. bicolor*, *C. chordorrhiza* тощо) осок ці співвідношення є кардинально протилежні та не мають істотних відхилень у межах усіх досліджених популяцій. Усе ж, нам вдалося виявити певні закономірності у формуванні статєвого співвідношення в популяціях цих видів у залежності від умов їх існування.

Так, статєва структура всіх досліджених популяцій однодомного виду *C. pauciflora* відзначається переважанням у особин жіночих квіток, що можна розглядати як характерну й константну особливість виду. Незначні коливання статєвого співвідношення у високогірних популяціях зумовлені їх висотним розподілом і впливом абіотичних факторів середовища існування. Унаслідок погіршення екологічних умов у поєднанні з антропопресією, спостерігається менша продуктивність жіночих квіток, порівняно з чоловічими, що супроводжується відносним урівноваженням їх статєвого співвідношення.

Цілком протилежний статєвий розподіл виявлений у всіх досліджених популяціях іншого одноколоскового виду – *C. rupestris*. Зокрема в андрогінних колосках особин істотно переважають чоловічі квітки в співвідношенні 2,5:1, що, очевидно, зумовлено необхідністю забезпечення генетичного обміну між окремими ізольованими популяційними локусами цього скельного виду й корелує з анемофільним характером його запилення, для ефективності яко-

го необхідна велика кількість пилку. Формування незначної кількості жіночих квіток дозволяє зменшити витрати на репродукцію, а тому може розглядатися як один з адаптивних механізмів, що забезпечує самовідновлення популяцій в екстремальних умовах високогір'я, де ресурси є надзвичайно обмежені (Данилик, Сосновська, Середницька, 2014).

Висновки

Отже, результати досліджень наслідків впливу антропогенних чинників на популяції видів роду *Carex* показали, що відбуваються зміни морфометричних параметрів особин, пришвидшуються процеси порушення цілісності фітогенного поля популяції, знижується насіннева продуктивність, помітні зміни в спектрах вікової, статевої, просторової, віталітетної структури тощо. Однак, незважаючи на високий ступінь антропогенної трансформації досліджених популяцій, лише незначну частину з них можна вважати такими, що вже втратили свою життєздатність і потребують її відновлення. Разом з тим, негативний вплив антропогенних чинників відзначається в популяціях усіх досліджених видів, котрі характеризуються переважанням у віталітетному складі особин низької життєвості. Можна припустити, що переважання в таких популяціях особин з низьким рівнем життєвості дозволяє адаптуватися до несприятливих умов і не втратити своєї життєздатності. Прикладами таких популяцій є як малі ізольовані популяції, так і континуальні зі значним ступенем диференціації субпопуляційної структури. Адаптаційний потенціал популяцій осок відображається на внутрішній- та міжпопуляційній різноманітності, залежить від біоморфологічних особливостей конкретного виду та комплексної дії на популяцію загалом.

Таким чином, можемо зробити висновок про значний ступінь адаптаційних і структурно-функціональних можливостей досліджених популяцій видів роду *Carex* у мінливих екологічних умовах у режимі заповідання та під впливом антропопресії. Отримані результати дозволяють стверджувати, що адаптивний потенціал на рівні окремої особини проявляється в поліваріантності онтогенезу, морфоструктурних особливостях тощо, а на рівні популяцій – реалізується шляхом зміни низки диференційних параметрів, а саме щільності, чисельності особин, їх просторового розподілу, вікової та статевої структури, тобто забезпечується структурним і динамічним різноманіттям як на індивідуальному, так і на груповому рівнях.

АЛЕКСЕЕВ Ю.Е. Осоки (морфология, биология, онтогенез, эволюция). – М.: АРГУС, 1996. – 252 с.

ГРАНТ В. Эволюционный процесс: Критический обзор эволюционной теории. – М.: Мир, 1991. – 488 с.

ДАНИЛИК І.М. Стратегія популяцій видів роду *Carex* L. (*Cyperaceae*) у природних і антропогеннотрансформованих екосистемах Українських Карпат // Наук. Вісн.

- УкрДЛТУ. Збірн. наук.-техн. праць. Вип. 10.1. – 2000. – С. 78-86.
- Данилик І.М., Борсукевич Л.М., Сосновська С.В. Унікальна популяція *Carex dioica* (*Cyperaceae*) у високогір'ї Свидовця (Українські Карпати) // Укр. ботан. журн. – 2014. – 71, № 2. – С. 209-213.
- Данилик І.М., Сосновська С.В., Середницька С.Л. Механізми самовідновлення популяцій у мінливих умовах природного та антропогеннозміненого середовища. Популяції рослин. Континуальні та ізольовані популяції рідкісних видів роду *Carex* L. // Механізми самовідновлення популяцій; за ред. Й.В. Царика. – Львів: СПОЛОМ, 2014. – С. 13-24.
- Дідух Я.П. Популяційна екологія. – К: Фітосоціоцентр, 1998. – 192 с.
- Дмитрах Р.І. Еколого-популяційна різноманітність *Valeriana simplicifolia* (Reichenb.) Kabath в Карпатах // Вісник Львів. ун-ту. Сер. біол. – 2002. – Вип. 31. – С. 95-99.
- Дмитрах Р.І. Статева та екологічна диференціація рослин в Українських Карпатах // Наук. Вісн. УкрДЛТУ: Збірн. наук.-техн. праць. – 2008. – Вип. 18.7. – С. 157-164.
- Дмитрах Р.І. Статева диференціація рослин різних життєвих форм та особливості самопідтримання їх популяцій в Українських Карпатах // Наукові записки Державного природознавчого музею. – Львів, 2009. – Вип. 25. – С. 65-70.
- Дмитрах Р.І. Завдання і методи досліджень статевої диференціації популяцій трав'яних видів рослин // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2013 а. – 4(11), № 1. – С. 21-28.
- Дмитрах Р.І. Внутрішньопопуляційна організація та перспективи збереження популяцій різностатевих видів рослин в Українських Карпатах // Біологічні Студії / *Studia Biologica* – 2013 б. – 7/№ 3. – С. 197-204.
- Егорова Т.В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – Отв. ред. А.Л. Тахтаджян. Санкт-Петербург: Санкт-Петербургская государственная химико-фармацевтическая академия; Сент-Луис: Миссурийский ботанический сад, 1999. – 772 с.
- Злобин Ю.А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. – Сумы: Университет. кн., 2009. – 263 с.
- Злобин Ю.А., Скляр В.Г., Клименко А.А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения. – Сумы: Университет. кн., 2013. – 439 с.
- Ізмест'єва С.В., Данилик І.М. Особливості розмноження *Carex dioica* L. (*Cyperaceae*) у природних популяціях за різних умов росту // Науковий вісник НЛТУ України. – 2012. – Вип. 22.12. – С. 19-24.
- Лапач С.Н., Чубенко А.В., Бабич П.Н. Статистические методы в медико-биологических исследованиях с использованием Excel. – 2-е изд., перераб. и доп. – К.: Морион, 2001. – 408 с.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. – М.: Мир, 1974. – 460 с.
- Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. – М.: Мир, 1990. – Т. 2. – 344 с.
- СТРАТЕГІЯ ПОПУЛЯЦІЙ РОСЛИН У ПРИРОДНИХ І АНТРОПОГЕННОЗМІНЕНИХ ЕКОСИСТЕМАХ КАРПАТ / За ред. М. Голубця, Й. Царика. – Львів: Євросвіт, 2001. – 160 с.
- СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ РІДКІСНИХ ВИДІВ ФЛОРИ КАРПАТ / За ред. К.А. Малиновського. – К.: Наук. думка, 1998. – 176 с.
- Яблоков А.В. Популяционная биология. – М.: Высш. школа, 1987. – 303 с.
- Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. – М.: Высш. школа, 1989. – 335 с.
- PLANT EVOLUTION in Man-made Habitats. Proceeding of the VII Intern. Sympos. of the IOPB

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ И АДАПТАЦИОННЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ ВИДОВ РОДА *CAREX* L. В КАРПАТСКОМ, ПОДОЛЬСКОМ И ЗАПАДНОПОДЕСЬКОМ РЕГИОНАХ УКРАИНЫ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОПРЕССИИ

И.Н. Данилик, С.В. СОСНОВСКАЯ

Установлены основные структурно-функциональные и адаптационные преобразования в популяциях редких и исчезающих видов рода *Carex* L.: *C. sempervirens* Vill., *C. bicolor* All., *C. fuliginosa* Schkuhr, *C. rupestris* All., *C. pauciflora* Lightf., *C. umbrosa* Host, *C. chordorrhiza* Ehrh., *C. bigelowii* Torr. ex Schwein., *C. davalliana* Smith, *C. dioica* L. и др. в условиях антропопрессии на территории высокогорья Украинских Карпат, Западного Полесья и Волыно-Подолья. Структурно-функциональные и адаптационные особенности популяций выбранных объектов в значительной степени зависят от экологической и морфобиологической специфики видов и их стратегий жизни в природных и антропогенно трансформированных условиях среды. Отмечено, что особи альпийского вида *C. sempervirens* преимущественно образуют континуальные популяции с первичным конкурентным типом стратегии (С-стратегия), отличаются высокой численностью особей, типичной пространственной и возрастной структурами и значительным потенциалом к возобновлению. Большинство аркто-альпийских видов, а также исследованных осок равнинной территории Украины формируют малочисленные изолированные популяции, нередко с нарушенной структурно-функциональной организацией и обычно характеризуются стресстолерантным типом стратегии (S-стратегия). Выявлено значительную степень адаптационных и структурно-функциональных возможностей исследованных популяций видов рода *Carex* в изменчивых экологических условиях в режиме заповедности и под влиянием антропопрессии. Установлено, что адаптивный потенциал на уровне отдельной особи проявляется в поливариантности онтогенеза, морфоструктурных особенностях и т.п., а на уровне популяций – реализуется путем изменения ряда дифференциальных параметров, а именно плотности, численности особей, их пространственного распределения, возрастной и половой структуры, то есть обеспечивается структурным и динамичным многообразием как на индивидуальном, так и на групповом уровнях.

Ключевые слова: *Carex* L., популяция, структурно-функциональная организация, адаптивные потенции

STRUCTURAL AND FUNCTIONAL CHANGES AND ADAPTIVE POTENTIAL OF *CAREX* L. SPECIES' POPULATIONS IN THE UKRAINIAN CARPATHIANS AND IN THE WESTERN POLISSIA AND PODILLIA REGIONS (UKRAINE) UNDER ANTHROPOGENIC PRESSURE

I. DANYLYK, S. SOSNOVSKA

The main structural and functional changes and adaptive abilities of populations of the genus *Carex* L. rare and endangered species, namely: *C. sempervirens* Vill., *C. bicolor* All., *C. fuliginosa* Schkuhr, *C. rupestris* All., *C. pauciflora* Lightf., *C. umbrosa* Host, *C. chordorrhiza* Ehrh., *C. bigelowii* Torr. ex Schwein., *C. davalliana* Smith, *C. dioica* L. under anthropogenic pressure in the highland of the Ukrainian Carpathians and on the territory of the Western Polissia and Volyno-Podillia regions of Ukraine have been established. Structural and functional and adaptive features of populations of inves-

tigated plant species depend a lot on the specific environmental conditions and their biology, as well as on their life strategies. It was noted, that the alpine species *C. sempervirens* mainly forms continued populations with primary competitive strategy type (C-strategy) with a large number of individuals, typical spatial and age structure and with significant renewal potential. Most of arctic-alpine species and those from the plain territory of Ukraine (Polissia, Podillia) form small, isolated populations, often with transformed structural and functional organization and generally have a stress-tolerant type of strategy (S-strategy). Adaptation of these species both to the environmental conditions and to different anthropogenic factors is provided by changes in the number of quantitative and qualitative characteristics at the individual and group levels. Thus, depending on growth conditions, individuals of *C. bicolor*, *C. davalliana*, *C. rupestris*, *C. pauciflora* isolated populations have different length and width of leaves, number of generative shoots, inflorescences, spikes, seed productivity and the number of shoots per one individual; particular changes are observed in spatial and age distribution of individuals in the population, their density and quantity. Under the influence of anthropogenic pressure (mowing, grazing, etc.) many species of sedges show significant changes in seasonal rhythms of individuals' development, that is manifested in acceleration of seasonal vegetation terms, including terms of flowering (*C. davalliana* et al.). In particular, such an adaptation allows some species to form seeds before starting a mowing time in the highland. It was established, that under the influence of trampling in *C. sempervirens*, *C. bicolor* and *C. rupestris* populations the number of vegetative shoots per individual increases and vegetative propagation becomes predominant, followed by increase in populations quantity. And contrary, in terms of nature protected mode, generative shoots and seed renewal prevail in populations. Adaptive plasticity of studied species often appears in changes of their biomorphological characteristics under various growth conditions – e. g. individuals of *C. chordorrhiza* with excessively elongated shoots because of growing under the deficiency of light and nutritions (forest oligotrophic bogs); “false sod” life form of *C. dioica* individuals – long-rhizomed species – in the population of the Svydovets massif highland. It was found that in populations of individuals which are exposed to intense human impact (grazing, trampling, etc.), duration of life cycle reduces and the age spectrum are of labile nature. Under moderate load the ratio of age classes in population changes towards “before generative” young individuals, and vegetative propagation prevails (*C. pauciflora*, *C. rupestris*). As to more competitive species (*C. sempervirens*), their adaptive tactics is manifested in prolongation of ontogenetic periods especially for individuals of early age stages. One of the most important adaptive features of the dioecious species is the lability of their reproductive structure. In particular, most of *C. davalliana*, *C. dioica* populations in the Western Polissia appeared to have more or less stable predominance of females (2:1) in their sex ratio in terms of ecological and coenotic optimum of the environment. However, under the influence of anthropogenic factors and unfavourable ecological conditions and especially at the limits of species' distribution, a large heterogeneity of their sexual structure is observed with a distinct trend to increase of males in their composition (to 70% or more).

Thus, it was found that adaptive capacity at the level of individuals is provided by multivariate ontogenesis schemes, changes in morphology and biology of species, etc., and at the population level – it is realized by change in the number of population parameters such as density, quantity, their spatial distribution, age and sex structure, i.e. is provided by structural and dynamic diversity on both individual and group levels.

Key words: *Carex* L., population, structural and functional organization, adaptive potential.

Надійшла 07.04.2016

Прийнята до друку 23.07.2016

Данилик І.М. Інститут екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, Львів, 79026, Україна; e-mail: idanylyk@ukr.net

Данилик І.М., Сосновська С.В.

DANYLYK I.M. Institute of Ecology of the Carpathians NAS of Ukraine, 4 Kozelnytska St, Lviv, 79026, Ukraine; e-mail: idanylyk@ukr.net

СОСНОВСЬКА С.В. Інститут екології Карпат НАН України, вул. Козельницька, 4, Львів, 79026, Україна; e-mail: sv@gcs.org.ua

SOSNOVSKA S.V. Institute of Ecology of the Carpathians NAS of Ukraine, 4 Kozelnytska St, Lviv, 79026, Ukraine; e-mail: sv@gcs.org.ua