

УДК 581.524.444.

А.К. Малиновський, В.М. Білонога

ВПЛИВ ЕКОЛОГО-ЦЕНОТИЧНИХ УМОВ НА ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙ- НУ МІНЛИВІСТЬ МОРФОМЕТРИЧНИХ ПОКАЗНИКІВ РОСЛИН

Малиновський А.К., Білонога В.М. Влияние эколого-ценотических условий на внутрипопуляционную изменчивость морфометрических показателей растений // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2001. – 16. – С. 125-133.

Приведены результаты исследований внутрипопуляционного разнообразия и изменчивости видов растений, установлена вариабельность биологических и морфологических параметров в зависимости от факторов среды. С помощью кластерного анализа выявлена близость ценопопуляций *Soldanella венгерской* и *подбела альпийского* по ряду морфометрических показателей и репродуктивных параметров. Прослежены направления смен в структуре генеративной сферы, семенной продуктивности, структуры надземных органов в зависимости от характера растительного сообщества и изометрических показателей. Исследована корреляция основных морфометрических показателей в различных эколого-ценотических условиях.

Malynovsky, A., Bilonoga, V. Influence of eco-coenotic conditions upon innerpopulation changeability of morphometric plant indices // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – L'viv, 2001. – 16. – P. 125-133.

The investigation results of innerpopulation diversity and changeability of plant species have been demonstrated. Variability of biologic and morphologic parameters in dependence on the environmental factors has been established. Similarity of coe-population of *Soldanella hungarica* and *Homogyne alpina* by the number of morphometric indices and reproductive parameters has been studied with the aid of Cluster Analysis. The directions of the changes in generative sphere structure, seed productivity, above ground parts structure in dependence on the nature of plant community and hypsometric indices have been checked up. The changability of basic morphometric indices in different eco-coenotic conditions has been investigated.

Внутрішньопопуляційна різноманітність видів рослин може розглядатись як підґрунтя для формування дієвого комплексу пристосувань, спрямованих на виживання і (або) відновлення окремих популяцій, чи виду в цілому, у мінливих умовах середовища. Групи особин однієї і тієї ж популяції у ценозах з відмінними еколого-ценотичними умовами зростання можуть істотно відрізнитись за низкою індивідуальних та групових ознак. До таких ознак відносять характер онтогенезу, репродуктивну здатність, вікову та статеву структуру, просторове розміщення, морфометричні параметри тощо. Дослідження зазначених ознак, вивчення особливостей їх прояву та поширення у межах окремих популяцій, а також на міжпопуляційному рівні, мають велике значення для з'ясування перспектив виду у конкретних еколого-ценотичних умовах, розуміння процесів його становлення та напрямку еволюції.

Насіннева продуктивність і морфометричні параметри були предметом численних досліджень [4, 5, 6, 7, 8 та ін.]. Значна частина праць цього спрямування наведена у бібліографічному списку [9].

Об'єктами наших досліджень були *Soldanella hungarica* Simonk., *Homogyne alpina* (L.) Cass., *Adenostyles alliariae* (Gouan.) Kern. та *Cardamine glandulifera* O. Schwarz., що пояснюється значним поширенням цих видів у різних рослинних поясах і у різних угрупованнях Карпат.

Для чотирьох зазначених модельних видів рослин передбачалось провести на міжпопуляційному та внутрішньопопуляційному рівнях порівняльний аналіз насінневої продуктивності та основних морфометричних показників – висоти генеративних пагонів, кількості і площі листків, маси коріння, стебел та листків. Метою роботи було виявлення впливу фітоценотичних факторів та кліматичних умов на ступінь мінливості зазначених параметрів у сольданели угорської, зубниці залозистої, аденостилесу сіролистого та підбілика альпійського. Збір та опрацювання матеріалу проводився згідно загальноприйнятих методик. Величина вибірки становила 25 зрілих генеративних особин, високого рівня життєвості, у різних рослинних угрупованнях. Для визначення насінневої продуктивності здійснювалась вибірка зі 100 особин. Усі результати опрацьовувались статистично. Для перевірки однорідності матеріалу застосовувався дисперсійний аналіз, за яком мінливість показників між окремими асоціаціями перевірялась критерієм Фішера (F), а істотність різниць – критерієм Дункана (R).

У результаті проведених досліджень було виявлено певні закономірності щодо мінливості зазначених вище морфологічних показників та особливостей структури генеративної сфери у всіх чотирьох видів рослин. У сольданели угорської, наприклад, найбільші значення висоти генеративних пагонів виявились у сланниках сосни гірської, рододендронниках, вільшняках, ялівечниках та смеречниках. В похідних чорничниках, котрі утворились на місці ялівечників і є перехідними угрупованнями до щільнодернинних формацій, а також у щільнодернинних формаціях ситника трироздільного, біловуса стиснутого, сеслерії голубуватої та осоки зігнутої – висота генеративних пагонів є значно меншою. Найнижчі показники відмічені в асоціації *Polytrichetum saxangulare*. Амплітуда коливання середніх значень висоти генеративних пагонів у сольданели угорської у 12 досліджених угрупованнях становить від 25,5 до 8,7 см. Тобто, різниця між мінімальним і максимальним значеннями сягає майже 300%. Перевірка гомогенності висоти генеративних пагонів у різних угрупованнях за допомогою дисперсійного аналізу дала високоістотне значення $F = 70,30$, що значно вище від теоретичного значення, яке дорівнює 1,78. Високе значення F вказує на те, що неоднорідність висоти пагонів не є випадковою, а зумовлена специфічними умовами середовища.

Порівняльний аналіз кількості та площі листків засвідчив, що середня кількість листків у одній зрілої генеративної особини сольданели угорської коливається в межах від 3.44 до 8.84 шт. Дисперсійний аналіз показав значну гетерогенність матеріалу ($F = 70,74$, $P > 0,05$, $F_{0,05} = 1,79$), проте жодних закономірностей, які б підтвердили залежність цієї ознаки від фітоценотичних умов, не виявлено. Також не вдалось встановити наявності кореляції між кількістю листків та їх площею. Наприклад, у асоціаціях *Alnetum viridis*, де площа листя була найбільшою ($58,5 \text{ см}^2$) та *Polytrichetum saxangulare* – з найменшою площею листя ($6,6 \text{ см}^2$), кількість листків була майже однаковою. У першій асоціації – 8,8 шт., у другій – 8,1 шт. на особину. Натомість було виявлено залежність сумарної площі листків від фітоценотичних умов. Найбільша площа листків у зрілої генеративної особини сольданели угорської відмічена в асоціаціях вільхи зе-

леної, інших чагарникових угрупованнях та смеречниках, найменша – у відкритих щільнодернинних та мохово-політрихових угрупованнях. Перевірка гомогенності матеріалу за площею листової поверхні дала істотне значення $F = 3,56$ ($F_{0,05} = 1,79$). Тобто, коливання показників сумарної площі листків на особині в різних угрупованнях мають не випадковий, а закономірний характер, зумовлений неоднорідністю умов місцезростань.

В результаті досліджень було виявлено істотні відмінності у середніх арифметичних значеннях маси особин сольданели угорської в залежності від фітоценотичних умов. Різниця середньої маси особин в окремих рослинних угрупованнях перевищує 3,7 рази, при максимальному значенні 681 мг та мінімальному – 183 мг. Найбільшою маса особин виявилась в рододендронниках, сланниках сосни та вільхи зеленої, ялівечниках та смеречниках. У вторинних чорничниках, а також трав'яних альпійських та субальпійських ценозах, маса особин сольданели зменшується. Найменшим цей показник виявився в угрупованнях *Caricetum curvulae* та *Polytrichetum sexangulare*. Дисперсійний аналіз вказує на існування гетерогенності у масі особин – $F = 41,49$ ($F_{0,05} = 1,79$). Натомість, не виявлено кореляції між загальною масою рослин та масою коріння. Найбільшою маса підземних органів у сольданели була у смерековому лісі (412,0 мг). Співвідношення між надземною масою, яка прийнята за одиницю, та підземною масою в різних асоціаціях коливається від 1:0,71 до 1:3,55.

На зрілих генеративних особинах сольданели угорської, в залежності від еколого-ценотичних умов, утворюються від одного до кількох генеративних пагонів. У досліджених асоціаціях середнє арифметичне значення кількості генеративних пагонів на одну особину коливалось від 1,0 до 1,13. Водночас, у межах окремих вибірок по асоціаціях спостерігались значні відхилення від середнього значення. Середнє арифметичне значення кількості плодів на пагоні коливалось в межах від 2,73 до 4,03. Найбільше плодів формується на особинах сольданели в ценозах сланникових асоціацій сосни гірської та смеречниках. Найменше – в щільнодернинних угрупованнях. Середні арифметичні кількості насіння в плодах не виходить за межі 27 – 37. Це також стосується насінневої продуктивності, котра в широких межах коливалась в залежності від умов місцезростання. Найбільшою насінневою продуктивністю (155,8) була у популяції сольданели угорської в соснових сланниках, найменшою – у щільнодернинних асоціаціях біловуса – 82,1. Залежності морфометричних параметрів від висоти над рівнем моря подано на рисунку 1.

Кластерний аналіз, здійснений із врахуванням висоти над рівнем моря, дозволив виділити найбільшкші за параметрами насінневої продуктивності (кількість генеративних пагонів, плодів на 1 особину, насіння у плоді та на особину) ценопопуляції сольданели угорської (рис. 2).

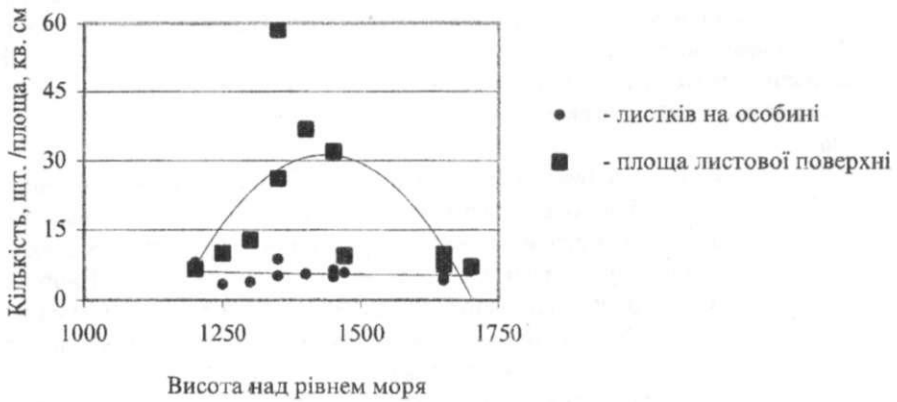


Рис. 1. Кількість листків та площа листової поверхні генеративних особин сольданели угорської на різних гіпсометричних рівнях.

Примітка: тут і далі побудова згладжуючих ліній трендів на всіх рисунках проводилась з використанням поліноміального рівняння ($y=b+c_1x+c_2x^2+c_3x^3+\dots+c_6x^6$).

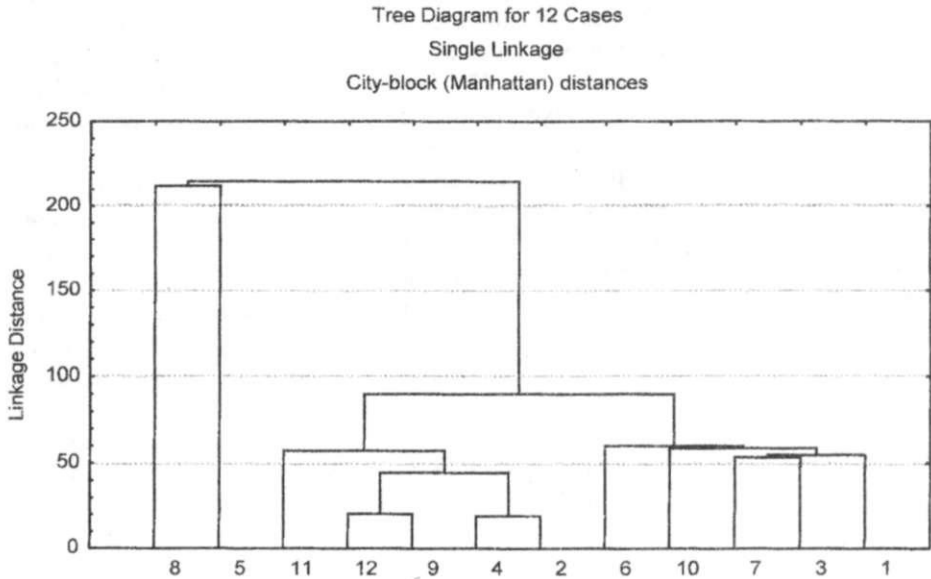


Рис. 2. Дендрограма кластерного аналізу за параметрами насіннєвої продуктивності *Soldanella hungarica*. Умовні позначення: 1. Mugetum hylocomiosum (1550 м н.р.м.), 2. Piceetum myrtillosum (1300), 3. Alnetum athyriosum (1500), 4. Myrtilletum hylocomiosum (1300), 5. Rhodoretum myrtillosum (1740), 6. Alnetum herbosum (1410), 7. Juniperetum myrtillosum (1500), 8. Caricetum curvulae (1910), 9. Calamagrostietum villosae (1300), 10. Juniperetum sibiricae (1450), 11. Nardetum strictae (1350), 12. Nardetum strictae (1300).

Порівняльний аналіз таких параметрів, як висота і маса генеративних пагонів, чисельність плодів, кількість, площа та маса листя, маса підземних органів, дозволив виявити близькість ценопопуляцій *Soldanella* угорської за цими морфометричними ознаками (рис. 3).

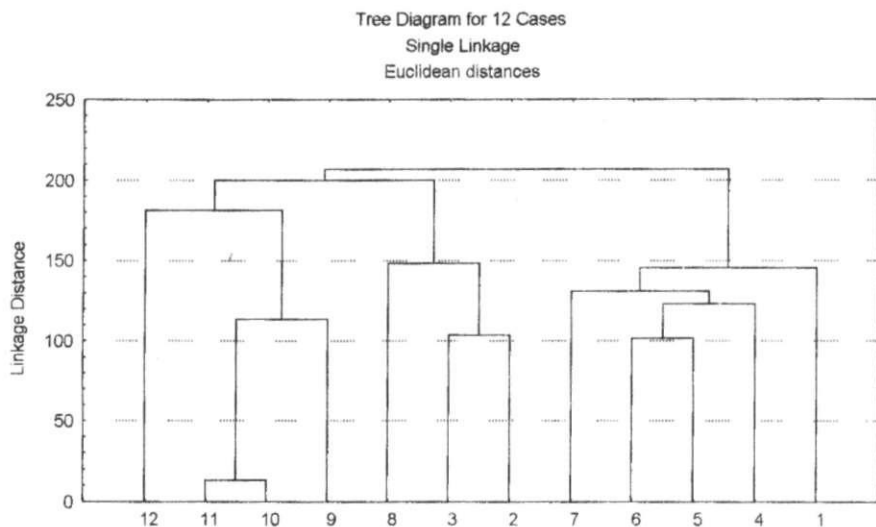


Рис. 3. Дендрограма кластерного аналізу за морфометричними параметрами ценопопуляцій *Soldanella hungarica* Умовні позначення: 1. *Piceetum myrtillosum* (1300 м н.р.м.), 2. *Nardetum strictae* (1300), 3. *Myrtilletum hylocomiosum* (1250), 4. *Rhodoretum myrtillosum* (1450), 5. *Mugetum sphagnosum* (1450), 6. *Mugetum myrtillosum* (1400), 7. *Alnetum herboso-myrtillosum* (1350), 8. *Polytrichetum sexangulare* (1200), 9. *Caricetum curvulae* (1700), 10. *Juncetum trifidi* (1650), 11. *Seslerietum coeruleans* (1650), 12. *Juniperetum myrtillosum* (1470).

Дослідження насінневої продуктивності зубниці залозистої засвідчили наявність чіткої залежності цього показника від висоти над рівнем моря. У карпатській популяції виду спостерігається стійке зменшення насінневої продуктивності в угрупованнях субальпійського поясу (*Alnetum pulmonarioso-seneciosum*), деяких угрупованнях смерекових лісів (*Piceetum oxalidosum*) та Гологоро-Кременецького кряжу (*Fagetum oxalidosum*), у порівнянні з лісовими (*Fageto-Piceetum galeobdolosum-oxalidosum*, *F. oxalidoso-galeobdolosum*), де відмічається їхній оптимум. Особливості плодоношення зубниці залозистої у різних популяціях та ценопопуляціях представлені на рисунку 4.

Рівень варіації кількості плодів на одну особину є порівняно низьким як на міжпопуляційному рівні, так і для окремих ценопопуляцій. Дещо вищою є варіабельність кількості насіння у плодах і насіння на одну особину. Останній показник коливався у межах від 6,2 до 25,8.

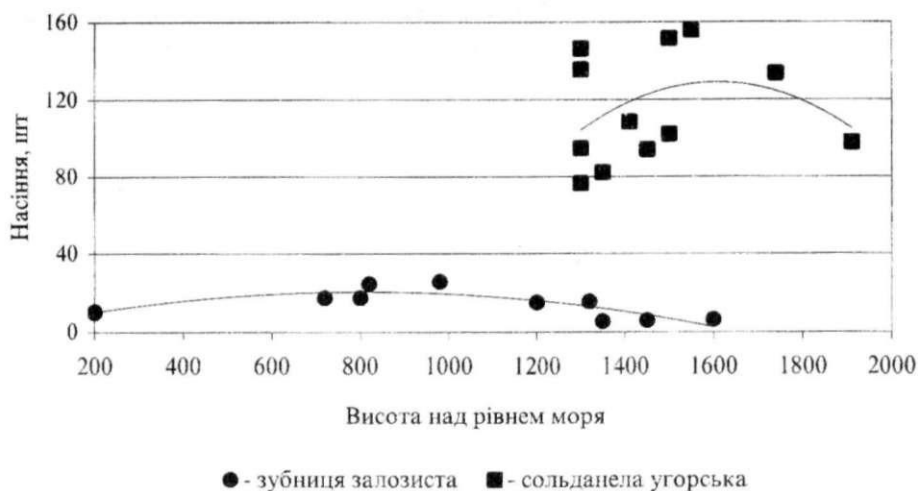


Рис. 4. Насіннева продуктивність сольданели угорської та зубниці залозистої на різних гіпсометричних рівнях

У популяції підбілика альпійського значення досліджених параметрів також змінювались в залежності від ценотичних умов та висоти над рівнем моря. Зокрема, висота генеративних пагонів загалом мала тенденцію до зменшення при зростанні ізомертричних показників. Наприклад, у асоціації *Eriophoretum latifolii* на висоті 1340 м розміри генеративних пагонів становлять у середньому 37,5 см. Це майже вдвічі більше, ніж у *Seslerietum coeruleans* (1900 м), де середня висота генеративного пагону дорівнювала всього 17,1 см. Водночас, на мінливість окремих параметрів у популяції підбілика альпійського значний вплив мали ценотичні умови. В асоціації біловуса стиснутого (1370 м) висота пагонів виявилась значно меншою, ніж у розміщених на приблизно однаковому гіпсометричному рівні сланниках сосни гірської та смеречниках. Майже на третину більшою у порівнянні з біловусником була висота генеративних пагонів у популяції підбілика альпійського в ялівчнику та рододендроннику, хоча ці асоціації розміщені значно вище по вертикальному профілю. Збільшення висоти генеративних пагонів, як правило, супроводжується збільшенням загальної маси всієї особини. Водночас, відношення надземної маси до маси підземних органів не було незмінним, а коливалось у різних асоціаціях від 0,36 до 0,69. При збільшенні загальної маси особини істотноше зростала частка надземних асимілюючих органів та генеративного пагону. В результаті досліджень було виявлено також пряму залежність між сумарною площею листової поверхні та висотою особин підбілика. Результати кластерного аналізу ступеня близькості окремих ценопопуляцій за морфометричними показниками представлені на рисунку 5.

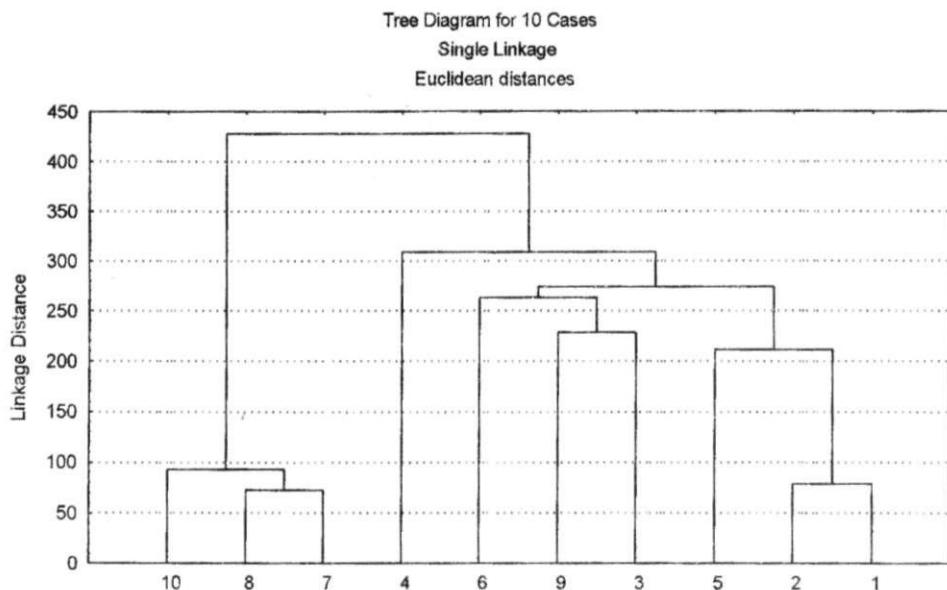


Рис. 5. Дендрограма кластерного аналізу за морфометричними параметрами ценопопуляцій *Homogyne alpina*. Умовні позначення: 1. *Piceetum myrtillosum* (1350 м н.р.м.), 2. *Nardetum strictae* (1370 м), 3. *Eriophoretum latifolii* (1340 м), 4. *Rhodoretum myrtillosum* (1700 м), 5. *Mugetum sphagnosum* (1340 м), 6. *Mugetum myrtillosum* (1500 м), 7. *Caricetum curvulae* (1910 м), 8. *Seslerietum coeruleans* (1900 м), 9. *Juniperetum myrtillosum* (1550 м), 10. *Juncetum trifidi* (1830 м).

У результаті досліджень було виявлено внутрішньопопуляційну мінливість окремих параметрів генеративної структури у аденостилеса сіролистого. При вивченні будови репродуктивних органів було встановлено, що висота генеративного пагону, а також кількість зонтикоподібних суцвіть на ньому, кількість кошичків та квіток у них істотно змінюються в залежності від висоти над рівнем моря та ценотичного складу угруповання. Кількість суцвіть на генеративному пагоні аденостилеса сіролистого коливалась від 1 до 3. Найбільшим цей показник виявився у ценопопуляціях аденостилеса в сланниках вільхи зеленої та сосни гірської, а також у високотравних асоціаціях аденостилеса та жовтозілля дібровного. Найнижчим – у зімкнутих смеречниках. Залежність даного параметру від висотного фактору виражена слабо. Однак, на відкритих, достатньо освітлених і вологих ділянках в асоціаціях щучки середня кількість суцвіть на генеративному пагоні зростала від 1,8 на 1460 м до 2,0 – на 1650 м. У смеречниках на висотах від 1280 до 1375 м цей показник не виходив за межі 1,4-1,7 (рис. 6). Кількість квіток у окремих кошичках також змінювалась у залежності від еколого-ценотичних умов. Найвищим цей показник виявився у ценопопуляції, що входять до складу високотравних та чагарникових угруповань з достатньо високим рівнем доступної радіації. Разом з тим, він поступово знижується у ценопопуляції, розташованих вище по висотному профілю, а також у смерековому лісі. Подібна закономірність виявляється і в чисельності кошичків у зонтикоподібному суцвітті.



Рис. 6. Структура генеративної сфери аденостилеса сіролистого на різних гілсометричних рівнях.

В цілому, зниження середньорічних температур повітря, недостатня зволоженість і трофність субстрату в комплексі негативно впливають на формування репродуктивних структур у аденостилеса сіролистого. Зокрема, недостатня освітленість в смеречниках та низькі середньорічні температури на вищих ізометричних рівнях [1, 2, 3.] в обох випадках зумовлюють зменшення середньої кількості квітів на генеративному пагоні (рис. 7).

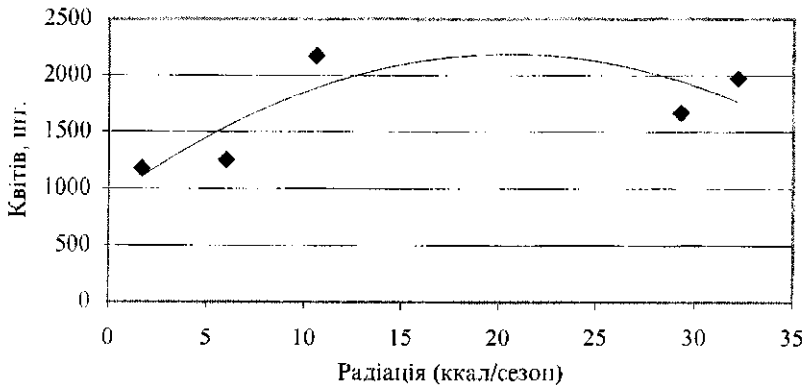


Рис. 7. Доступна радіація в угрупованні та кількість квітів на генеративному пагоні аденостилеса сіролистого.

Винятком є лише кількість зонтикоподібних суцвіть на генеративному пагоні. У відкритих ценозах з домінуванням щучки при збільшенні висоти над рівнем моря цей показник може дещо зростати.

Отже, коливання популяційних і морфометричних параметрів у межах популяцій рослин пов'язані із змінами фітоценотичних та екологічних умов. Насіннева продуктивність є надзвичайно мінливим показником і, в залежності від конкретних умов місцезростання, може зростати або зменшуватись у кілька разів. Мінливість, як і діапазони мінливості окремих параметрів, визначаються фітоценотичними умовами – набором дії різних екологічних факторів і рівнями конкуренції. Важливе значення у широті діапазону мінливості мають також екобіоморфологічні властивості конкретних видів, які систематично і фітоценотично добре ізольовані, мають виразні, хоч і частково перекриті, екологічні ніші.

1. Биологическая продуктивность горнососнового криволесья / Под ред. Малиновского. А.К. – Киев: Наук. думка, 1973. – 159 с.
2. Біологічна продуктивність лучних біогеоценозів субальпійського поясу Карпат / Під ред. Малиновського К.А. – Київ: Наук. думка, 1974. – 244 с.
3. Біологічна продуктивність смерекових лісів Карпат / Під ред. Голубця М.А. – Київ: Наук. думка, 1975. – 239 с.
4. Вайнагий И.В. Семенная продуктивность и всхожесть семян некоторых высокогорных растений Карпат // Ботан. журн. – 1974. – 59, №11. – С. 1439-1451.
5. Жилиев Г.Г. Ценопопуляції *Soldanella hungarica* Simonk. Чорногірського хребта // Укр. ботан. журн. – 1985. – 42, № 4. – С. 27-30.
6. Жилиев Г.Г., Климишин О.С. Насінне розмноження рослин у первинних та вторинних угрупованнях Українських Карпат // Укр. ботан. журн. – 1979. – 39, №3. – С. 219-224.
7. Малиновский К.А. и др. Популяции травянистых растений // Дигрессия биogeоценотического покрова на контакте лесного и субальпийского поясов в Черногоре. – Киев: Наук. думка, 1984. – С. 92-135.
8. Малиновский А.К. Монтанный элемент флоры Украинских Карпат. – Київ: Наук. думка, 1991. – 240 с.
9. Структура високогірних фітоценозів Українських Карпат / Під ред. Малиновського К.А. – Київ: Наук. думка, 1993. – 178 с.

Державний природознавчий музей НАН України, Львів