

УДК 581.524.444

А.К. Малиновський, В.М. Білонога

### **КОРЕЛЯЦІЇ МОРФОМЕТРИЧНИХ ПАРАМЕТРІВ РОСЛИН НА ПОПУЛЯЦІЙНОМУ РІВНІ**

*Малиновський А.К., Білонога В.М. Корреляции морфометрических параметров растений на популяционном уровне // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2003. – 18. – С. 157-168.*

Приведены результаты исследований изменчивости морфометрических и некоторых биометрических параметров растений и уровней их корреляции в зависимости от условий среды. Реакции популяций растений на изменчивость условий среды чрезвычайно разнообразны, что усложняет выявление зависимостей и закономерностей появления признаков и обуславливающих их факторов, поэтому трудно определить характер изменений – на уровне генотипа или фенотипа. Определение усложняется и тем, что в пределах вида реакции отдельных особей на изменение условий могут быть разными. Потенции самоподдержания популяций в реальных условиях среды зависят от запасов биомассы, ее распределения и проявляются в затратах на процессы роста, развития и возобновления. При этом распределение массы и энергии зависит от жизненной формы и конкретных условий среды.

В результате исследований изменчивости морфометрических и биологических параметров особей видов разных жизненных форм получены данные по динамике и уровнях корреляции основных параметров, которые отражают направления и объемы аллокации массы и энергии в зависимости от эколого-ценотических условий. Установлены корреляционные связи между морфометрическими и биологическими параметрами, существование взаимосвязанных параметров, изменчивость которых адекватна условиям среды и которые реализуются параллельно или независимо друг от друга.

*Malynovsky, A., Bilonoha, V. Correlations of morphometric parameters of plants at population level // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – L'viv, 2003. – 18. – P. 157-168.*

The results of the studies of variability of morphometric and biological parameters of populations and levels of their correlation depending on the environmental conditions are given. Various morphometric and biological parameters of plants and their variability depending on the exterior factors were objects of numerous studies. The reactions of plants populations as to the variability of environmental conditions are extremely wide that complicates eliciting the dependences and regularities of appearance of the features and the factors conditioned them. That is why it is difficult to determine if the nature changes occurred at the genotype or phenotype level. The eliciting also becomes complicated by the fact that the reactions of some individuals on condition changes can differ within the species. The potencies of self-support of populations in substantial environmental conditions depend on the reserves of their biomass, its functional allocation and are show themselves in the expenditures on the processes of growth, progressing and iterating. Thus the energy and mass distribution depend on the biotic form and particular environmental conditions.

As a result of the studies of variability of morphometric and biological parameters of species populations of different biotic forms, the authors got the data on dynamic, levels of morphometric and biological parameters correlation. The data show the directions and size of energy and mass allocation, depending on ecological and coenotic conditions. The correlation links between morphometric and biological parameters; existence of interdependent parameters, the variability of which is adequate to variability of environmental conditions, and which are realized collaterally or separately from each other have been established.

Реакції популяцій рослин на зміни екологічних параметрів середовища проявляються у різноманітних формах як на популяційному, так й індивідуальному рівнях. Відбувається перебудова вікової й просторової структур, чисельності, щільності, змінюються маса, розміри особин, інтенсивність і характер розмноження тощо. Уся сукупність таких перебудов спрямована на пристосування до змін у середовищі і, властиво, є адаптаційною реакцією. Адаптація визначається як відповідність між організмом чи популяцією і їх середовищем [2]. Таким чином, адаптація спрямована на підтримку рівноваги у системі “особина–популяція–середовище” і складається із сукупності реакцій – від тимчасових обернених модифікацій до генетичних змін, закріплених природним добром. Спадково незакріплені обернені модифікаційні зміни форми, маси, продуктивності тощо, які є реакцією на умови середовища, водночас, є реалізацією генетичної інформації в онтогенезі організму і спрямовані на пристосування до зовнішніх впливів [7]. Цим забезпечується здатність протидіяти змінам у середовищі на індивідуальному рівні протягом онтогенезу і створюються передумови для існування як окремих популяцій, так і виду загалом [4].

Різнманітність умов середовища є причиною мінливості популяцій, що, поряд із мутаціями і рекомбінаціями, відіграють важливу роль в еволюції рослинного світу і можуть призводити до змін як у фенотипі, так і у генотипі. Фенотипічна пластичність визначає потенції (спроможність) виду до зростання у різноманітних умовах, де формуються їхні відповідні екотипи – популяції або групи особин, що пристосовані до конкретних специфічних умов. Види з широкою екологічною амплітудою формують численні популяції, що мають виразні і притаманні тільки їм морфологічні, фізіологічні та репродуктивні ознаки. У закріпленні набутих ознак головна роль належить ізольованості популяцій. Водночас, реакції рослин на умови середовища надзвичайно різноманітні, що ускладнює виявлення залежностей і закономірностей появи ознак та зумовлюючих їх чинників, тому дуже важко встановити характер змін – на рівні генотипу, чи фенотипу. Крім того, в межах одного виду реакції особин на однакові умови можуть бути різними [7].

Різнманітні морфометричні та біометричні параметри, їхня динаміка, залежність від екзогенних чинників були предметом численних досліджень, які у свою чергу, тісно пов’язані з формуванням та становленням популяційної екології, генетики та еволюційного вчення [1, 5]. Визначальним щодо самопідтримання популяцій у середовищі є, перш за все, запаси біомаси та функціональний її розподіл – алокації речовини [7] на організмовому рівні, що проявляється у витратах енергії на процеси росту, розвитку та поновлення [11]. Встановлено, що розподіл енергії і речовини залежить від життєвої форми та умов середовища [9, 10]. Для видів з коротким життєвим циклом найбільша частка фітобіомаси витрачається на репродукцію, у полікарпічних видів зосереджується у багаторічних надземних чи підземних органах [7]. У несприятливих умовах, зокрема, зміні гідрологічного режиму, освітлення, посилення конкуренції тощо, понад 50% фітобіомаси у окремих трав’яних багаторічників може зосереджуватись у підземній частині [12]. За умови здійснення сукцесійних змін, які супроводжуються появою вільних екологічних ніш у ценозі та їх освоєнням популяцією, значна частина біомаси генеративних особин спрямовується на репродукцію [6], а зі стабілізацією умов – зосереджується у вегетативних органах. Встановлено, що збільшення маси підземних органів стосовно

загальної маси особин, зумовлюється необхідністю нагромадження та збереження енергії й здебільшого зростає з географічною широтою та погіршенням умов місцезростання [8].

Залежно від життєвої форми, пошуки рівноваги популяції чи окремих особин з чинниками конкретного середовища, забезпечення самопідтримання та відновлення, можуть реалізовуватись за рахунок зміни акцентів у функціонуванні репродуктивної сфери. При цьому, в межах останньої, яка розглядається як сукупність різноманітних органів розмноження – статевих і вегетативних, логічним видається виокремлення генеративної та вегетативної сфери, оскільки у багатьох випадках власне співвідношення енергетичних витрат на генеративне та вегетативне розмноження найбільш повно відображає механізми адаптації популяції. Спроможність до перерозподілу, або алокації енергії та речовини окремими особинами, а також і об'єми алокації, відповідно до змін середовища значною мірою визначають життєздатність популяції загалом, їх адаптаційний потенціал та еволюційні перспективи. Перерозподіл енергії та речовини звичайно проявляється у змінах біомаси окремих органів, котрі є структурно-функціональними елементами генеративної або вегетативної сфер. Поряд з цим, опосередкованим свідченням алокації можуть бути й інші параметри та показники, зокрема – розміри та маса генеративних пагонів, кореневищ, асимілюючих листків, кількість суцвіть та квіток, бруньок поновлення тощо.

**Метою досліджень** було встановлення особливостей алокації енергії й речовини та рівнів кореляції окремих морфо- й біометричних параметрів особин у популяції залежно від еколого-ценотичних умов місцезростань, зокрема:

- 1). виявлення кореляцій морфо- й біометричних параметрів як маркерних загальнобіологічних ознак;
- 2). наявність або відсутність універсальних кореляційних параметрів як маркерних біологічних ознак конкретної популяції, а в окремих випадках і виду;
- 3). існування взаємопов'язаних параметрів, змінність яких адекватна змінам середовища і змінність котрих відбувається паралельно;
- 4). існування параметрів, змінність яких адекватна змінам середовища, але змінність котрих відбувається незалежно.

**Предметом досліджень** обрані види різних систематичних, екобіоморфологічних і ценотичних груп: розеткові гемікриптофіти, асектатори і компоненти угруповань (*Soldanella hungarica* Simonk., *Homogyne alpina* (L.) Cass., *Pulmonaria filarszkyana* Jáv.), низькотравні гемікриптофіти (*Veronica baumgartenii* Roemer et Schultes), високотравні гемікриптофіти, едифікатори і субедифікатори угруповань (*Adenostyles alliariae* (Gouan.) Kern., *Cirsium waldsteinii* Rouy), кореневищні гемікриптофіти та кореневищні геофіти – едифікатори, субедифікатори і компоненти (*Calamagrostis epigejos* (L.) Roth, *Anemone nemorosa* L., *Cardamine glanduligera* O.Schwarz).

#### Методика досліджень

Збір матеріалу проводився згідно загальноприйнятих методик [3]; величина вибірки складала 25 зрілих генеративних особин високого рівня життєвості у різних за структурою та походженням (перинних і вторинних) рослинних угрупованнях на

різних гіпсометричних рівнях. Для визначення насіннєвої продуктивності величина вибірки складала 100 особин. Опрацювання матеріалу проведено із застосуванням програми *Corelation matrices* у пакеті *Statistica for Windows*. Результати кореляційного аналізу наведені коефіцієнтом кореляції ( $r$ ) за довірчого рівня  $p < 0,05$ .

### Результати досліджень

Співвідношення між надземною і підземною масою у особин *Soldanella hungarica* показує діапазони її розподілу в залежності від фітоценотичних умов (рис. 1). Загалом відслідковується три варіанти співвідношень: коренева маса особин переважає надземну, зазначені параметри приблизно однакові, надземна маса переважає кореневу.

Найбільша різниця між підземною (405,4 мг) і надземною (229,1 мг) масами виявлена в угрупованнях *Piceetum myrtillosum*, істотна перевага підземної над надземною масою спостерігалась також в *Juncetum trifidi*, *Seslerietum coeruleans* та *Juniperetum myrtillosum*. У вторинних угрупованнях, зокрема біловусниках, надземна маса (198 мг) переважає над підземною (159 мг), це ж спостерігалось у рододендронниках (396 – 281,9) та вільшняках (350,4 – 264,4). Приблизно рівні ці показники в угрупованнях *Polytrichetum sexangulare* та *Caricetum curvulae*.

У особин популяції *Homogyne alpina* також виявлена залежність між підземною та надземною масами у різних угрупованнях (рис. 2.), що підтверджується високим значенням коефіцієнту кореляції ( $r = 0,91$ ). На відміну від сольданели, у особин підбілика підземна маса завжди переважає над надземною. Найістотнішу різницю відмічено в угрупованнях *Mugetum myrtillosum*, де надземна маса становить 271 мг, а підземна – 609 мг, *Eriophoretum latifolii* (відповідно 227 мг і 520 мг), *Juniperetum myrtillosum* (200 мг і 549 мг). Найменші значення різниці спостерігались в угрупованнях *Caricetum curvulae* (101 мг і 147 мг).

У процесі аналізу основних морфометричних параметрів у особин *Soldanella hungarica* виявлено виразний зв'язок між кількістю і площею листків та незалежність цих параметрів від маси листя (рис. 3). Діапазон коливань параметрів маси листків надзвичайно широкий: від 68,2 – 75, 4 мг до 280,4 – 293,7 мг. Найбільшою (305 мг) маса листя була в угрупованнях *Alnetum myrtillosum*, а найменшою – в *Polytrichetum sexangulare* (73,1 мг). Загалом найменші значення маси листків характерні для популяції відкритих угруповань. На відміну від сольданели, у підбілика кількість листків на особині та їхня маса корелюють між собою. Водночас, зазначені параметри не залежать від площі листя (рис. 4).

За результатами досліджень встановлені значення коефіцієнту кореляції деяких морфометричних параметрів (висота і маса генеративного пагону, кількість, площа і маса листя, підземна, надземна і загальна маса особини) для *Soldanella hungarica* та *Homogyne alpina* (рис. 5). Значення  $+0,60$  і більше є такими що корелюють між собою. Зі зменшенням значення коефіцієнта рівень кореляції спадає.

Висота генеративного пагону у особин *Soldanella hungarica* значною мірою корелює з його масою ( $r = 0,70$ ) і не корелює з надземною (0,31) та загальною масою особини (0,45). Натомість, кількість листків на особині пов'язана з висотою генеративного пагону (0,98). Площа листків не залежить від їхньої маси (0,16) і не пов'язана з кореневою, надземною та загальною масою рослини (0,18, 0,00, 0,25),



Рис. 1. Співвідношення надземної і підземної маси *Soldanella hungarica*.

1. Piceetum myrtillosum (1350 м); 2. Nardetum (1300 м); 3. Myrtilletum (1250 м); 4. Rhodoretum myrtillosum (1450 м); 5. Mugetum sphagnosum (1450 м); 6. M. myrtillosum (1400 м); 7. Alnetum herboso-myrtillosum (1350 м); 8. Polytrichetum sexangulare (1200 м); 9. Caricetum curvulae (1700 м); 10. Juncetum trifidi (1650 м); 11. Seslerietum coeruleans (1650 м); 12. Juniperetum myrtillosum (1470 м).

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



Рис. 2. Співвідношення надземної і підземної маси у *Homogyne alpina*.

1. Piceetum myrtillosum (1350 м), 2. Nardetum (1370 м), 3. Eriophoretum latifolii (1340 м), 4. Rhodoretum myrtillosum (1750 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).

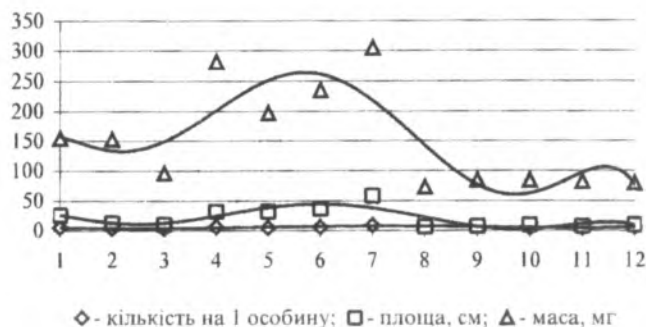


Рис. 3. Співвідношення кількості, площі і маси листя *Soldanella hungarica*. Умовні позначення як на рис. 1.

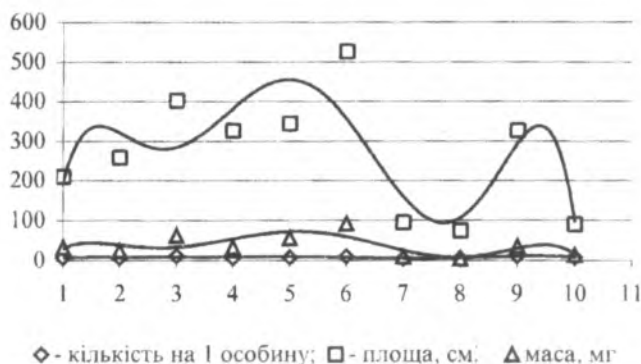


Рис. 4. Співвідношення кількості, площі та маси листя *Homogyne alpina*. Умовні позначення як на рис. 2.

проте корелює з масою генеративного пагону (0,71). Площа листків корелює з висотою генеративного пагону (0,95) та кількістю листків на особині (0,92). Кількість і площа листків не корелюють з масою особини. З підземною, надземною і загальною масою особини корелює тільки маса листків (відповідно 0,61, 0,97 та 0,82). Число суцвіть на особині пов'язане з висотою генеративного пагону (0,99) та площею листя (0,91). Також встановлено високий коефіцієнт кореляції між підземною і надземною масою з загальною масою особини (0,92, 0,91); між підземною і надземною масою коефіцієнт кореляції є суттєво нижчим і складає лише 0,71.

На відміну від сольданели, у особин *Homogyne alpina* висота і маса генеративного пагону не корелюють між собою (0,15), надземною масою (0,16) та загальною масою особини (0,47). Натомість, як й у сольданели, кількість листків на особині тісно пов'язана з висотою генеративного пагону (0,98), площа листків не

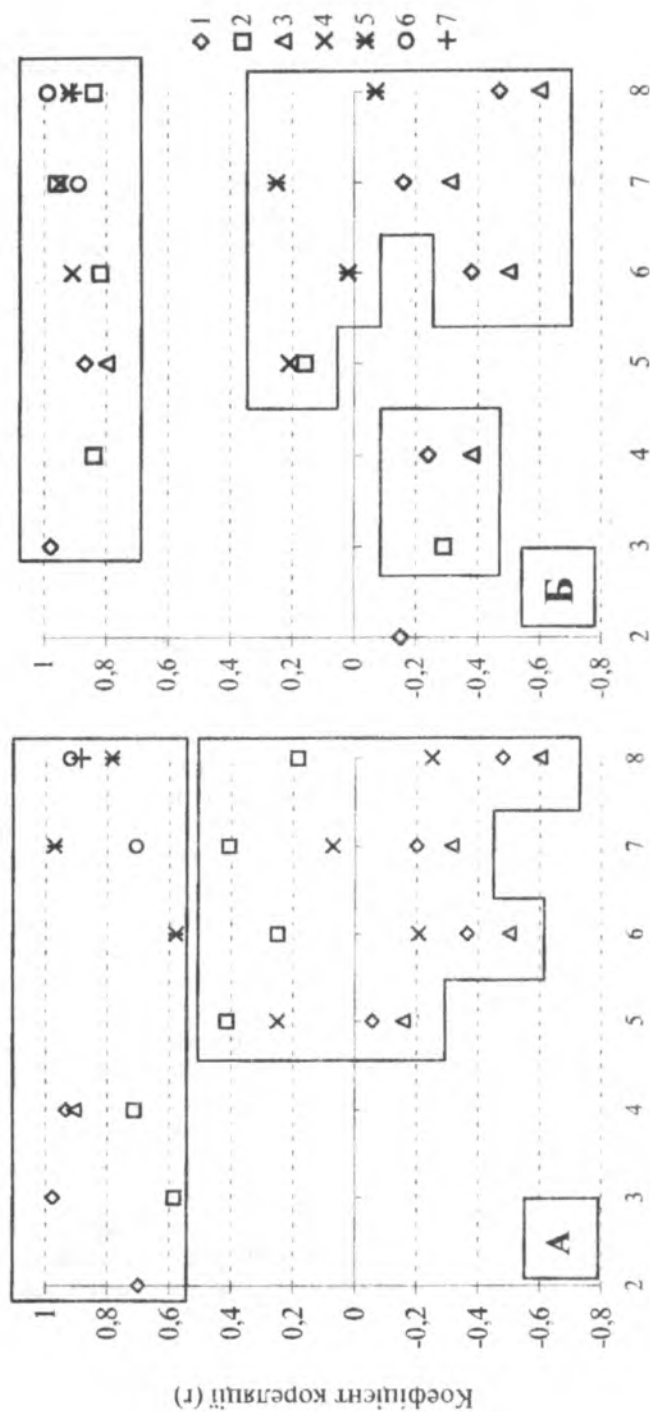


Рис. 5. Кореляції параметрів *Soldanella hungarica* (А) та *Homogune alpina* (Б).  
 1. Висота генеративного пагону, 2. Маса генеративного пагону, 3. Кількість листків на особину, 4. Площа листків на особину, 5. Маса листків, 6. Підземна маса, 7. Надземна маса, 8. Загальна маса.

Примітка: значення від + 0,6 до + 1 вважаються такими, що корелюють між собою.



залежить від їхньої маси (0,21), але корелює з підземною, надземною і загальною масою рослини (0,91, 0,95, 0,92) і масою генеративного пагону (0,84). У підбілка площа листків не корелює ні з висотою генеративного пагону (0,24), ні з кількістю листків на особині (0,38). Площа листків, на відміну від їх кількості, тісно пов'язана з підземною (0,91), надземною (0,95) і загальною (0,92) масою особини. Зв'язок загальної маси найтісніший з підземною (0,99) і, меншою мірою, з надземною масою.

Важливим показником стану популяції, її реакцією на умови середовища є урожай насіння, який, окрім чисельності та вікової структури популяції, залежить також від низки параметрів індивідуального рівня – зокрема, кількості насіння в плоді та числа плодів на особині. У досліджуваних умовах у популяції *Soldanella hungarica* пропорція “особина/плодів на особині/насіння в плоді” в середньому складає – 1:9,6:33,6. Цей послідовний ряд спряжений виключно з фітоценотичними умовами і не корелює з висотою над рівнем моря. Водночас, дослідженнями встановлена наявність певних коливань співвідношень у пропорції, діапазон котрих складає від 1:7,6:26,9 у *Calamagrostietum* до 1:11:42,7 у *Piceetum myrtillosum* – угрупованнях розташованих на одому гіпсометричному рівні (1300 м).

Залежності насінневої продуктивності від ценотичних умов та впливів екзогенних чинників найрізноманітнішого характеру та інтенсивності досліджені достатньо глибоко. Натомість недостатньо вивченим залишається питання кореляції насінневої продуктивності з різноманітними морфометричними параметрами та умовами середовища. Результати досліджень співвідношення висоти особини, площі листків, насінневої продуктивності в різних умовах місцезростань для *Cardamine glanduligera* та *Anemone nemorosa* наведено на рисунку 6. На графіках пробні площі розташовані у напрямку зменшення насінневої продуктивності, що дало можливість виявити кореляцію цього параметру з висотою рослини і площею листя у анемони, і відсутність такої залежності у *Cardamine glanduligera*.

У популяції *Adenostyles alliariae* виявлено тенденцію до збільшення числа суцвіть на генеративному пагоні з підняттям на вищі гіпсометричні рівні. Щодо інших параметрів генеративної сфери, то тут зміни мають інший характер. Наприклад, кількість квіток у антодіях аденостилеса сіролистого зростає в сланиках *Pinus mugo* порівняно з смеречинами, поширеними на нижчих висотах, проте вище межі слаників цей показник знову дещо зменшується. Максимальних значень у сланиках досягають також число квіток на генеративному пагоні, площа листків поліциклічних (генеруючих і тимчасово негенеруючих) пагонів, висота й маса генеративних пагонів (рис. 7). Водночас, спостерігається значне зменшення їх абсолютних значень у клонах, розташованих над верхньою межею слаників. Таким чином, скорочення тривалості вегетаційного періоду, зниження суми річних температур повітря тощо на індивідуальному рівні супроводжується зменшенням маси асимілюючих органів. Вимушені втрати у генеративній сфері, перш за все, відбуваються за рахунок маси генеративного пагону, кількість квіток зменшується менш інтенсивно. Тобто, енергетичні й речовинні потреби формування суцвіть і квіток забезпечуються за рахунок генеративних пагонів, а також збільшенням кількості циклів розвитку пагонів.

У особин *Cirsium waldsteinii* розмір генеративних пагонів, кількість квіток та суцвіть на них, їх розташування на пагоні та інтенсивність формування, насіннева продуктивність – тобто параметри, які відображають характер функціонування



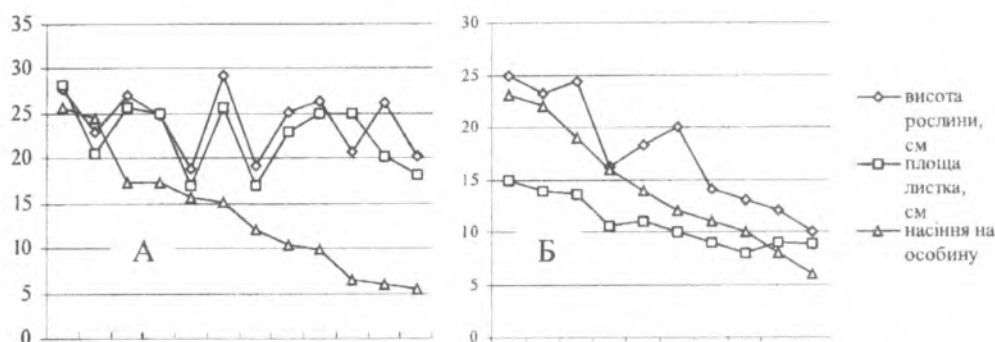


Рис. 6. Залежність біоморфологічних параметрів *Cardamine glanduligera* (А) та *Anemone nemorosa* (Б).

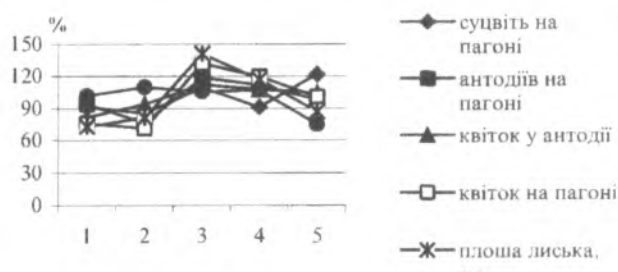


Рис. 7. Співвідношення морфометричних параметрів генеративної сфери *Adenostyles alliariae*.

1. *Piceetum myrtillosum*, 1370 м, 2. *Piceetum myrtillosum* (узлісся), 1400 м, 3. *Alnetum herbosum*, 1500 м, 4. *Deschampsietum*, 1620 м, 5. *Deschampsietum*, 1700 м.



Рис. 8. Морфометричні параметри генеративної сфери *Cirsium waldsteinii*.

1. *Piceetum myrtillosum* (узлісся, 1400 м.), 2. *Deschampsietum* (1650 м.), 3. *Rhodoretum myrtillosum* (1750 м.), 4. *Deschampsietum* (1800).

генеративної сфери в цілому, мають велике значення для самопідтримання популяцій, хоча й не можуть бути рівнозначними. Оскільки особини виду можуть розмножуватись генеративно й вегетативно, в залежності від конкретних обставин, у популяції може варіюватися активність способів розмноження. Цим досягається максимально можлива рівновага з середовищем шляхом алокації енергетичних та речовинних ресурсів у генеративній чи вегетативній сферах. З підняттям на вищі гіпсометричні рівні у популяції *Cirsium waldsteinii* спостерігається зменшення маси та висоти генеративних пагонів, а також кількості квіток в окремих суцвіттях (рис. 8). Загальна тенденція до зменшення біомаси особин позначається на розмірах асимілюючих органів. На вертикальному профілі у 400 м різниця у довжині листової пластинки може сягати майже 50 % від середньої для популяції та майже 100 % між різними клонами. Разом з тим, у відкритих угрупованнях з домінуванням *Deschampsia caespitosa* та *Rhododendron myrtifolium* на значних висотах відмічено збільшення числа суцвіть на генеративному пагоні – переважно за рахунок бокових суцвіть у пазухах стеблових листків. З огляду на різні строки їхнього дозрівання, такі суцвіття можна розглядати як певну форму адаптації до екстремальних умов високогір'я.

У особин *Pulmonaria filarszkyana* у відмінних фітоценотичних умовах поряд із структурною перебудовою плагіотропних кореневищ спостерігаються зміни морфометричних параметрів асимілюючих органів і генеративної сфери. Наприклад, прослідковується тенденція до зменшення середньої довжини пагонів і розмірів листків у клонах *P. filarszkyana* на вищих гіпсометричних рівнях. Зокрема, довжина кореневища в середньому зменшується від 10,3 см до 7,4 см, а його суха маса від 1,9 до 0,6 г, тобто втричі. Окрім цього, спостерігаються певні відмінності у співвідношенні між загальною довжиною листка і довжиною листової пластинки, а також довжиною і шириною листової пластинки в залежності від еколого-ценотичних умов. Виявлено окремі клони, у яких коефіцієнт співвідношення між довжиною і шириною пластинки листка різнився на 30 — 37 % і складав відповідно 3,7 та 2,7. Здебільшого лінійні параметри асимілюючих листків були більшими в сприятливіших умовах місцезростань, наприклад, у вільховому сланику. Натомість різниця ширини листових пластинок сягала 35% залежно від гіпсометричного рівня. При цьому зменшення площі листків може становити від 15% до 40% від середнього значення для популяції в досліджуваних умовах. Порівняльний аналіз окремих параметрів генеративної сфери популяції *Pulmonaria filarszkyana*, проведений у різних угрупованнях, розташованих на висотному профілі від 1420 до 1700 м н. р. м., засвідчив, що з підняттям на вищі гіпсометричні рівні відбувається зниження інтенсивності генеративного розмноження. Це стосується формування квіток та насіння. Майже вдвічі зменшилась кількість квіток на генеративному пагоні. Кількість насінин на пагоні не перевищує 30% (за середнього значення 21%) від максимальних значень у угрупованнях вільхи зеленої.

У особин популяції *Veronica baumgartenii* в різних за інтенсивністю умовах антропогенного навантаження та відмінних еколого-ценотичних умовах виявлено відмінності перебігу онтогенезу та у структурі репродуктивної сфери (рис. 9). З огляду на особливості життєвої форми виду, найбільш консервативними виявились параметри висоти та маси пагонів, хоча й тут відхилення від середніх для популяції значень сягали 50 %. Натомість у генеративній сфері в залежності від умов середовища амплітуда коливань основних параметрів складала більш як 200 %.

Насамперед це стосується кількості квіток, плодів та насіння. У особин *Veronica baumgartenii* в умовах інтенсивного антропогенного навантаження зафіксовано найнижче репродуктивне зусилля, яке обчислювалось як співвідношення кількості сформованих квіток на генеративному пагоні до маси останніх – 24,5. Натомість в умовах із слабким антропогенним навантаженням та за його відсутності на скельних ділянках цей показник становив відповідно – 64,7 та 206,9.

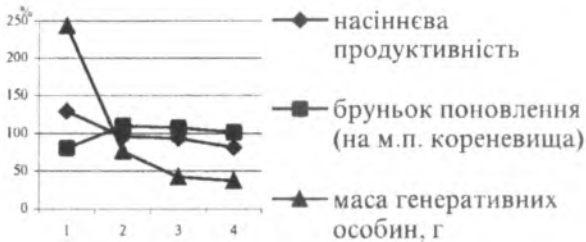


Рис. 9. Основні параметри генеративної сфери популяцій *Veronica baumgartenii* у різних еколого-ценотичних умовах зростання (у % від середньостатистичного).

1. г. Шпиці, 1850 м (інтенсивне антропогенне навантаження); 2. г. Шпиці, 1820 м (помірне антропогенне навантаження); 3. г. Брескул, 1850 м (заповідання).

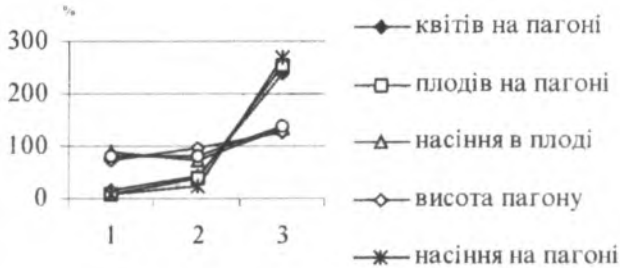


Рис. 10. Кореляції параметрів генеративної та вегетативної сфер *Calamagrostis epigeios* на різних етапах і стадіях первинної сукцесії на девастованих територіях сірчаних родовищ Передкарпаття.

1. Кореневищний етап (стадія *Tussilago farfara*), 2. Кореневищний етап (стадія *Calamagrostis epigeios*), 3. Кореневищно-дернинний етап (стадія *Calamagrostis epigeios*+ *Poa pratensis*), 4. Дернинний етап (стадія *Poa pratensis*+ *Festuca pratensis*).

Вплив ценотичних умов на перерозподіл енергетичних ресурсів на індивідуальному рівні досліджувався на прикладі ценозоутворюючих видів серійних фітоценозів первинних сукцесій на техногенних ландшафтних утвореннях. Поступове заповнення ценотичних ніш у рослинних угрупованнях й загострення проблеми доступності життєво важливих ресурсів ініціюють низку перетворень у репродуктивній сфері окремих особин і популяції загалом. *Calamagrostis epigeios*, який присутній на техногенних елементах ландшафту практично з моменту їх формування, змушений постійно корегувати розподіл енергії між надземними та підземними органами, генеративним і вегетативним розмноженням. У популяції

куничника наземного на відвалотворюючих породах сірчаних родовищ, паралельно з розвитком первинної відновної сукцесії, у генеративних особин спостерігається поступова алокація маси з генеративної у вегетативну сферу (рис. 10). Зокрема, поступово зменшуються розміри генеративних пагонів, кількість квіток й насіння. Це відбувається на тлі загального зменшення запасів надземної маси генеративних особин. Водночас зростають запаси підземних пагонів розмноження – їхня маса, довжина та кількість бруньок поновлення на них. При цьому вегетативний спосіб розмноження стає вирішальним для самопідтримання популяції.

### Висновки

Отримані результати поки що не дозволяють робити остаточних висновків стосовно взаємопов'язаності змін окремих параметрів, їхньої кореляції, і потребують подальших досліджень. Разом з тим, можна стверджувати, що вектори та амплітуда перебудовних процесів на індивідуальному рівні лімітується біологічними особливостями виду. Аналіз змін морфометричних і біологічних параметрів видів рослин різних екобіоморфологічних форм та ценотипів засвідчив їх адекватність змінам умов середовища. При цьому у видів близьких життєвих форм прослідковуються подібність щодо характеру реагування на дії зовнішніх чинників – зміни стосуються чітко окресленої групи морфологічних і біологічних параметрів і, здебільшого, мають подібний вектор. Водночас, можна виділити окремі, характерні виключно конкретному виду, модифікації ознак чи параметрів, які можуть змінюватись синхронно або асинхронно, корелювати між собою або бути незалежними. Зміни слід розглядати як маркерні на видовому і популяційному рівнях, які характеризують стан популяції в конкретних умовах і відповідають цим умовам.

1. Малиновський А.К., Білонога В.М. Вплив еколого-ценотичних умов на внутрішньопопуляційну мінливість морфометричних показників рослин // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – 2001. – Т. 16. – С. 125-133.
2. Пианка Э. Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. – 400 с.
3. Полевая геоботаника / Под ред. Е.М.Лавренко и А.А.Корчагина. – М.; Л.: Изд-во АН СССР. – Т. 1 - 5. – 1959-1976.
4. Словарь ботанических терминов / Под общ. ред. И.А. Дудки. – Киев: К.: Наук. думка, 1984. – 308 с.
5. Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат / За ред. К.А. Малиновського. – Київ.: Наук. думка, 1998. – 175 с.
6. Auge H., Mahn E.G. Zur Plastizität von *Galium aparine* L. Populationen: Wachstum und Biomasseverteilung bei Sommeranullem Lebenszyklus // Flora. – 1988. – 180. – S. 429-443.
7. Falińska K. Ekologia roślin. – Warszawa: Wydaw. Nauk. PWN, 1997. – 453 s.
8. Falińska K. Przewodnik do badań biologii populacji roślin. – Warszawa: Wydaw. Nauk. PWN, 2002. – 587 s.
9. Grime J.P. Plant Strategies and Vegetation Processes. – Chichester; N.-Y.: Wiley, 1979. – 371 p.
10. Harper J.L., Population Biology of Plants. – London: Academic Press. 1977. – 892 p.
11. Stearns S.C. The evolution of life histories // Oxford: Oxford Univ Press, 1992. – 237 p.
12. Werpachowski C. Reproductive strategies of *Caltha palustris* L. under various liviorus conditions // Acta Soc. Bot. Pol. – 1989. – 58,3. – P. 423-437.