

УДК 581.9

В.М. Білонога

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ *PULMONARIA FILARSKZYANA* JÁV. В ПРИРОДНИХ І АНТРОПОГЕННО ЗМІНЕНИХ ЕКОСИСТЕМАХ КАРПАТ

Билонога В.М. Структура популяцій *Pulmonaria filarszkyana* Jáv. в природних и антропогенно измененных экосистемах Карпат // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 59-64.

Приведены результаты исследований структуры популяций и индивидуального развития *Pulmonaria filarszkyana* в различных условиях местопроизрастания. Установлен характер изменений в генеративной сфере, обусловленных эколого-ценотическими особенностями растительного покрова.

Bilonoha V.M. Population structure of Pulmonaria filarszkyana Jáv. in different ecological and coenotic situation of Carpathians // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 59-64.

The results of studying of the *Pulmonaria filarszkyana* population's structure and individual development in different ecological and coenotic situation are presented. Trait of some changes in reproductive sphere is revealed.

Дослідження спрямовані на вивчення структури популяцій рослин мають визначальне значення для вирішення низки теоретичних і практичних завдань, пов'язаних із визначенням життєздатності, самовідновлення та еволюційних перспектив популяцій, а також їхнього раціонального використання, збереження і охорони. Аналіз динаміки основних популяційних параметрів, як і особливостей індивідуального розвитку, дозволяє виявляти чинники загрози, передбачати спрямованість та інтенсивність змін як в межах окремих популяцій, так і для систем вищого рівня організації. Це є особливо актуальним для рідкісних чи загрожених видів, які водночас претендують на специфічну роль у екосистемі. Це може стосуватись популяцій ценозоутворюючих, ключових чи діагностичних видів.

Матеріал і методика досліджень

Дослідження проводились протягом 2006-2008 років в рамках проекту „Оцінка стану популяцій рослин міжнародних червоних списків в Українських Карпатах” за підтримки Науково-технологічного центру в Україні. Об'єктом дослідження були популяції *Pulmonaria filarszkyana* Jáv. в межах основних масивів поширення виду в Українських Карпатах. Застосовано стаціонарні та маршрутні методи, спрямовані на вивчення основних популяційних параметрів, особливостей індивідуального розвитку та самопідтримання популяцій в різноманітних еколого-ценотичних умовах середовища [6-13].

Pulmonaria filarszkyana Jáv. є діагностичним видом ендемічної для Східних Карпат асоціації *Pulmonario-Alnetum viridis* Pawł. et Wal. 1949 corr. Kricsfalusy et Malynovski 2000 (Syn.: *Pulmonarieto-Alnetum* Pawłowski et Walas 1949) разом з *Alnus viridis* (Chaix) DC, *Cirsium waldsteini* Rouy, *Adenostyles alliariae* (Gouan) A.Kerner, *Rumex alpestris* subsp. *carpaticus* Zapał. Угрупування асоціації поширені у висотному

діапазоні від 1370 до 1750 м н.р.м. на стрімких схилах льодовикових котлів переважно північної та північно-східної експозиції. Ґрунти добре розвинуті гумусні буроземні з високою вологістю у верхніх горизонтах. Угруповання з участю *P. filarszkyana* представлені у Чорногорі, Свидовецькому та Гринявському масивах, Чивчинах і Мармароських горах. У структурі угруповань чітко виражені три вертикальні яруси з домінуванням у першому *Alnus viridis*, високотрав'я – у другому і *P. filarszkyana* у трав'яному. У двох останніх ярусах, окрім *P. filarszkyana*, істотно представлені *Senecio nemorensis* L., *Adenostyles alliariae*, *Calamagrostis arundinaceae* (L.) Roth, *Vaccinium myrtillus* L. В антропогеннозмінених внаслідок інтенсивного випасу чи знищення у минулому (вирубка, випалювання) екосистемах стелюхів вільхи зеленої відбувається заростання звільнених ділянок чорничниками, щучниками та різнотрав'ям. Здебільшого в підсумку сукцесії прямують до формування рослинних угруповань з домінуванням *Deschampsia cespitosa* (L) Beauv [4]. Водночас, згідно з Європейським Червоним Списком *P. filarszkyana* є східнокарпатським ендеміком і відноситься до групи видів, які вимагають певних заходів охорони. В Українських Карпатах вид перебуває під охороною в Карпатському біосферному заповіднику. При цьому статус виду, на думку різних дослідників, варіює від „невизначеного” до „рідкісного”, „вразливого” чи „зникаючого” [1, 2, 3, 5]. З огляду на існуючі розбіжності щодо статусу виду, відсутність інформації про реальний стан популяцій в межах основних гірських масивів Українських Карпат дослідження, спрямовані на вивчення популяційної структури, особливостей онтогенезу, розмноження та самопідтримання *P. filarszkyana*, є цілком вмотивованими.

Результати досліджень

Аналіз основних популяційних параметрів *P. filarszkyana* проводився в угрупованнях з домінуванням *Deschampsia cespitosa*, *Alnus viridis* та *Picea abies* (L.) Karst. розташованих на різних гіпсометричних рівнях. Відмінність умов місцезростання, зумовлена як природними, так і антропогенними чинниками, провокує низку спрямованих змін структурно-функціональної організації популяцій *P. filarszkyana*. У залежності від характеру та глибини трансформацій в угрупованні можливі зміни ценотичної ролі виду, чисельності популяції і запасів фітомаси, особливостей онтогенезу, способів самопідтримання тощо. Біологічні особливості, сукупність еколого-ценотичних умов, а також поточне антропогенне навантаження визначають як поширення, так і розміри популяцій виду. В ході багаторічних досліджень зафіксовано існування популяцій чисельністю від декількох тисяч особин (Чорногора) до кількох пагонів (потік Паркалаб, 1010 м н.р.м.).

За типом біоморфи *P. filarszkyana* належить до групи явнополіцентричних трав'яних багаторічників з ранньою дезінтеграцією материнської особини і відзначається високою вегетативною рухливістю. Остання забезпечується інтенсивним розростанням, вкоріненням і автономізацією монокарпічних пагонів. Дициклічний тип пагоноутворення у *P. filarszkyana* передбачає формування розеткового пагону з бруньки поновлення у пазусі листка минулорічного пагону. Протягом першого року на такому пагоні закладаються бруньки вегетативного поновлення і термінальна брунька. Наступного року за сприятливих умов розвиток

пагону завершується формуванням генеративних структур і відмиранням ортотропної частини пагону. Базальна плагіотропна частина може залишатись живою протягом кількох років і зберігати зв'язок з фрагментами пагонів попередніх років. На таких кореневищах зі сплячих бруньок періодично можуть утворюватись розеткові пагони. Останні, проте, здебільшого є низької життєвості і не завжди спроможні формувати повноцінні генеративні структури. Виходячи з особливостей життєвої форми, оцінювання вікової структури популяції *P. filarszkyana* є проблематичним, оскільки окремі вікові стани, в їх традиційному розумінні, у окремому онтогенезі відсутні. Вивчення загального онтогенезу внаслідок швидкої автономізації і відмирання попередніх парціальних утворень є проблематичним. Натомість, для даного виду цілком задовільним у інформативному плані щодо вікової структури популяції може бути кількість парціальних утворень і співвідношення пагонів, які перебувають на різних стадіях розвитку. Зокрема, превалювання протягом кількох років пагонів, які не спроможні нормально завершувати розвиток формуванням генеративних структур, може свідчити про існування певних загроз для окремих локусів чи популяції загалом.

Наявність великої кількості нових центрів розростання на вкорінених плагіотропних пагонах попередніх років сприяє формуванню достатньо щільних клонів площею до кількох м². У зеленівільхових стелюхах такі клони розміщені відносно рівномірно і можуть досягати щільності до 300 пагонів/м² (г. Пожижевська, Чорногора). В угрупованнях з домінуванням щільнокущових злаків кількість і щільність клонів *P. filarszkyana* зменшується в декілька разів. В окремих випадках у клони чи популяції нараховується лише кілька пагонів. Співвідношення кількості генеративних і вегетативних (віргінільних та іматурних) пагонів у клонах відчутно варіює залежно від еколого-ценотичних умов. В угрупованні з домінуванням *Deschampsia cespitosa* на висоті 1750 м н. р. м. (г. Пожижевська) таке співвідношення становило близько 0,05, а в зеленівільховому криволіссі на висоті близько 1550 м н. р. м. – 0,13. При цьому, вплив висотного параметра на стан популяції може посилюватись або нівелюватись як ценотичною структурою угруповання, так і особливостями рельєфу. Наприклад, у виявленого на г. Піп-Іван (Мармарош) локусу популяції *P. filarszkyana*, розміщеного під скельним карнізом на висоті близько 1730 м н.р.м. співвідношення між генеративними і вегетативними пагонами виявилось найбільшим і становило 0,85.

Насіннєве розмноження *P. filarszkyana* визначається багатьма внутрішньопопуляційними та зовнішніми чинниками і суттєво варіює в окремі роки та в різних локалітетах. В умовах екологічного та ценотичного оптимуму – в угрупованнях з домінуванням *A. viridis*, щільність проростків у різні роки коливалась від 0 до 4-5 на м² при стабільно високій насіннєвій продуктивності та життєздатності насіння. Встановлено, що з підняттям на вищі гіпсометричні рівні відбувається зменшення активності генеративного розмноження. Це стосується формування квітів і насіннєвої продуктивності. У локусах, розташованих на висоті 1750 м н.р.м., кількість квіток на генеративних пагонах зменшується майже вдвічі, а насіннєва продуктивність не перевищує 30% (при середньому значенні 21%) від максимальних значень у криволіссі на висоті 1550 м. Життєздатність насіння є достатньо високою з чітко вираженим максимумом у лолітетах, приурочених до екологічного оптимуму – в угрупованнях вільхи зеленої. Найменш життєздатним виявилось насіння зібране на

верхній межі поширення *P. filarszkyana*. В лабораторних умовах життєздатність насіння протягом року знижувалась до 40-25%. Найістотнішими виявились втрати життєздатності у зразках, відібраних в локалітетах на вищих гіпсометричних рівнях і в умовах інтенсивного антропогенного навантаження.

Зміни основних параметрів, які стосуються функціонування генеративної сфери, є найвідчутнішими в локусах розташованих на верхній межі зеленовільхових стелюхів і в угрупованнях з домінуванням щільнокущових злаків, сформованих на місці зведеного криволісся (Рисунок). Зменшення абсолютних показників спостерігається за усіма без винятку параметрами. Певні відхилення від середніх для популяції значень є і у локусах на нижчих висотах. Однак в даному випадку зміни не є однонаправленими.

У результаті досліджень встановлено наявність внутрішньопопуляційної різноманітності рівня омолодження окремих парціальних утворень та зміни їх будови у процесі вегетативного розмноження. У особин популяції *P. filarszkyana* у сприятливих екологічних і фітоценотичних умовах, наприклад, на добре зволжених і захищених від вітру ділянках з домінуванням *Alnus viridis*, звичайними є випадки глибокого омолодження субсенільних особин, чого не спостерігається на вищих висотах й у відкритих трав'яних ценозах із домінуванням щільнокущових злаків.

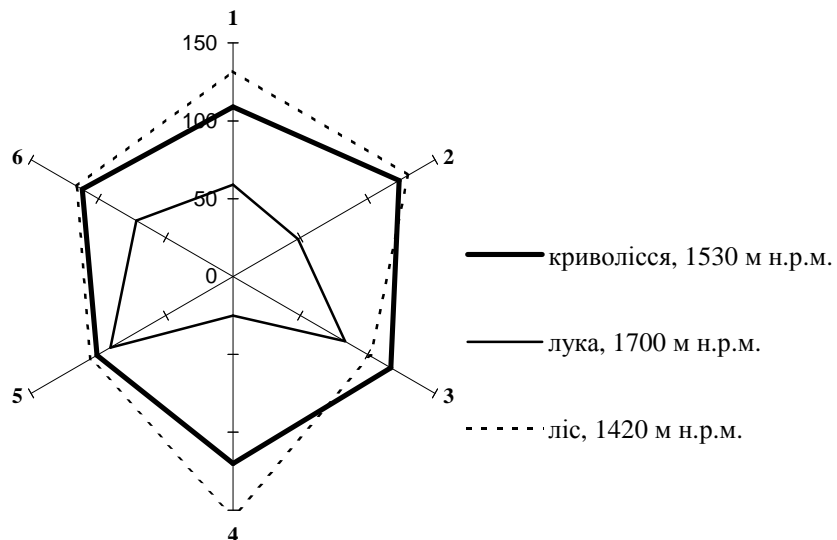


Рис. Деформація морфометричних параметрів *Pulmonaria filarszkyana* в різних еколого-ценотичних умовах, % (1 – квіток на пагоні, 2 – насіння у квітці, 3 – ефективність квітування, 4 – насіннева продуктивність, 5 – довжина листкової пластинки, 6 – ширина листка).

У клонах *P. filarszkyana* у відмінних фітоценотичних умовах поряд із структурною перебудовою плагіотропних кореневищ у особин спостерігаються зміни морфометричних параметрів асимілюючих органів і генеративної сфери. Наприклад,

прослідковується тенденція до зменшення 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 відрізнявся на 30–37 % і становив відповідно 3,7 та 2,7. Здебільшого, лінійні параметри асимілюючих листків були більшими в сприятливіших умовах місцезростань, наприклад у вільхових стелюхах. 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. Загалом це має негативні наслідки для популяції *P. filarszkyana* – зменшується чисельність і щільність, насіннева продуктивність і насіннєве розмноження. Водночас вид залишається стабільним компонентом ценозу, а популяція демонструє високий рівень життєвості.

Висновки

Виходячи з еколого-біологічних особливостей виду і характеру деформації основних параметрів популяційної структури *P. filarszkyana* в різних екологічних і ценотичних умовах, до можливих чинників загрози слід віднести знищення стелюхів вільхи зеленої, інтенсивний випас, рекреаційне навантаження та можливі кліматичні зміни. Трансформації рослинного покриву в першу чергу провокують зниження вегетативного розмноження. Оскільки самопідтримання популяцій забезпечується в основному саме вегетативним розмноженням це призводить до зменшення чисельності та щільності популяцій, розпаду їх на окремі фрагменти. Насіннєве розмноження, незважаючи на стабільно високий врожай насіння, є епізодичним і протягом періоду спостережень не мало істотного впливу на основні демографічні параметри популяцій. Причини ізоляції окремих локалітетів також є орографічні фактори за низької екологічної пластичності виду та обмеженості можливостей поширення насіння на великі відстані. Отримані результати засвідчили існування загрози зникнення окремих локальних популяцій. Разом з тим, значна кількість виявлених локалітетів, їх загальна площа та щільність, особливості самопідтримання не дозволяють категорично стверджувати, що вид загалом перебуває під загрозою.

1. Антосяк Т., Волощук М., Сухарюк Д. Раритетні судинні види рослин Карпатського біосферного заповідника та заходи щодо їх збереження // Біорізноманіття Українських Карпат. Матеріали наукової конференції присвяченої 50-річчю Карпатського високогірного біологічного стаціонару Львівського національного університету ім. І. Франка. – Львів, 2005. – С. 91-95.
2. Величко М., Чорней І. Оцінка Чивчинських гір як ключової ботанічної території // Біорізноманіття Українських Карпат: Матеріали наукової конференції присвяченої 50-річчю Карпатського високогірного біологічного стаціонару Львівського національного університету ім. І. Франка. – Львів, 2005. – С.106-108.
3. Крічфалушій В.В., Будников Г.В., Мигаль А.В. Червоний список Закарпаття: види рослин та рослинні угруповання, що знаходяться під загрозою зникнення. – Ужгород, 1999. – 140 с.

4. Малиновський К.А., Крічфалушій В.В. Рослинні угруповання високогір'я Українських Карпат. – Карпатська Фундація. – Ужгород, 2002. – 244 с.
5. Малиновський К., Царик Й., Кияк В., Нестерук Ю. Рідкісні, ендемічні, реліктові та погранично-ареальні види рослин Українських Карпат. – Львів: Ліга-Прес, 2002. – 76 с.
6. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология: принципы и методы. – М.: Наука, 1978. – 212 с.
7. Полевая геоботаника. Т. 3 / Под ред. А.А. Корчагина, Е.М. Лавренко и В.М. Понятовской. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1964. – 530 с.
8. Серебряков Н.Г. Экологическая морфология растений. – М.: Высш. шк., 1962. – 378 с.
9. Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. – М.: Наука, 1971. – 358 с.
10. Серебрякова Т.И. Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций. – М.: МГПИ, 1986. – 73 с.
11. Смирнова О.В. Особенности вегетативного размножения травянистых растений дубрав в связи с вопросами самоподдержания популяции // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. – М.: Наука, 1974. – С. 168-195.
12. Смирнова О.В., Структура травяного покрова широколиственных лесов. – М.: Наука, 1987. – 208 с.
13. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М. и др. Ценопопуляции растений (основные понятия и термины). – М.: Наука, 1976. – 216 с.

Робота виконана за підтримки Українського науково-технологічного центру.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів
e-mail: v_bilonoha@ukr.net