

Зміна параметрів ценопопуляцій *Galanthus nivalis* L. в різних еколого-ценотичних умовах (Львівська область, Україна)

КАТЕРИНА ВАСИЛІВНА ДОРОШЕНКО

DOROSHENKO K.V. 2006: **Parameters Changes in Coenopopulations of *Galanthus nivalis* L. According to Different Ecological and Coenotic Conditions (Lviv Region, Ukraine).** *Chornomors'k. bot. z.*, Vol. 2, N1: 36-49.

The results of investigation of the *Galanthus nivalis* L. coenopopulations parametres in different ecological and coenotical conditions are presented. The demographical (age structure, renewal index, density) and reproductive (factual and potential seed production, index of the seed production, harvest, reproductive effort) coenopopulation's parameters are analysed. According to different ecological and coenotic conditions primary R-strategy can change to the secondary R-S strategy or can have some traits of R-strategy.

Key words: strategy, coenopopulation, ephemeroïd

Ключові слова: стратегія, ценопопуляція, ефемероїд

У попередній публікації [Дорошенко, 2005] було встановлено індикаційну цінність ценопопуляційних параметрів ранньовесняного ефемероїду *Galanthus nivalis* L. для оцінки стану фітоценозів фагетального комплексу на різних етапах їх динаміки та за відмінних режимів використання (заповідання, рекреація, сільськогосподарський вплив). Але питання можливості використання структурно-функціональних параметрів популяцій для індикації стану фітосистем потребує поглибленого вивчення реакції ценопопуляцій в різних еколого-ценотичних умовах та при різних типах навантажень. Тому наступним завданням наших досліджень було детальне вивчення реакції (змін життєвої стратегії) ценопопуляцій цього ранньовесняного ефемероїду в різних еколого-ценотичних умовах.

Galanthus nivalis L. – малоазійсько-європейський гірсько-рівнинний вид широколистяних лісів і субальпійських лук і за класифікацією К.А. Малиновського [1988] належить до монтанно-середньоевропейської групи поширення, європейського типу ареалу неморального елементу флори. Дослідження популяцій цього виду проводились на території Закарпатської низовини, Карпат, Розточчя [Будніков, 1991, 1992, 1993; Діденко, 2000], тоді як північно-західне Поділля, зокрема Гологоро-Кременецький масив, у цьому аспекті є мало вивченим. Оскільки угруповання, в яких закладали дослідні ділянки (в межах Гологоро-Кременецького масиву) є типовими для території Поділля, отримані дані можна екстраполювати на всю територію рівнинної частини західних регіонів України. Слід зазначити, що автори досліджували лише стан ценопопуляцій *G. nivalis*, незалежно від типу угруповання, тоді як особливостям стратегії цього виду в угрупованнях фагетального комплексу та на різних етапах його динаміки не було приділено уваги.

Життєва стратегія ранньовесняних ефемероїдів за системою Л.Г. Раменського [1935], доповненою Т.О. Работновим [1975, 1980, 1985], є експлерентною, хоча Т.О. Работнов зазначає, що в різні сезони одного року особини можуть змінювати її, тобто бути віолентами під час фенологічного піку, а решту часу вегетації – пацієнтами, проте усе це є проявом загальної експлерентної поведінки. За Д. Граймом [Grime, 1979] ефемероїди належать до групи з вторинною стратегією R-S, що є перехідною між

реактивним (експлеренти Раменського) та стрес-толерантним (патієнти) типами. Услід за Т.О. Работновим та Л.Г. Раменським вважаємо, що *G. nivalis* має експлерентний тип стратегії, а в різних еколого-ценотичних умовах може змінювати її і мати риси вторинної R-S або K-стратегії, що буде відображатися у змінах репродуктивної стратегії, віталітетній, віковій та просторовій структурах. Репродуктивну стратегію можна визначити за такими параметрами як фактична та потенційна насіннева продуктивність, коефіцієнт насінневої продуктивності, урожай насіння.

Матеріали та методи дослідження

Дослідні ділянки закладено в околицях с. Лагодів (Львівська область, Золочівський район) у різних фітоценозах на схилах різної експозиції. Межі ценопопуляцій *G. nivalis* визначали за межами фітоценозів. Разом вони утворюють єдину популяцію, оскільки просторово не розділені. Це дало можливість простежити зміни у структурі єдиної популяції та її реакцію на різні форми впливу на рівні окремих ценопопуляцій. Вибір послідовності закладання ділянок здійснювали у відповідності до зростання антропогенного навантаження.

Для вивчення вікової структури ценопопуляцій модельного виду використовували пробні площі [УРАНОВ, СМІРНОВА, 1969]. Рендомним методом у кожній ценопопуляції закладали 10 пробних площ по 1 м², де визначали віковий стан особин виду, обраховували чисельність наявних вікових груп. Індикація вікових станів подана за О.О.УРАНОВИМ [1973].

На основі процентного співвідношення різних вікових груп будували вікові спектри. Облік проростків не проводили, оскільки вони з'являються восени, а навесні, на період польових досліджень, перетворюються в ювенільні особини. Обраховували також індекс відновлення (I_v) (відношення кількості прегенеративних особин до генеративних) [ЖУКОВА, 1987]. Для з'ясування стану ценопопуляцій провели дослідження змін морфологічних показників генеративних особин. Обрано такі параметри, як висота пагона, довжина й ширина листкових пластинок, довжина приквіткового листка та квітконоса, довжина піхви (яка вказує на глибину розташування цибулини). Отримані дані опрацювали статистично, для кожного параметра обчислено середнє арифметичне (M), його похибку (m), коефіцієнт варіації (Cv), абсолютне мінімальне (min) та максимальне (max) значення.

Насіннєве розмноження досліджували за методикою І.В. ВАЙНАГІЯ [1973]. Насіннєву продуктивність (НП) визначали як кількість насінних зачатків на плодолисток (потенційна НП) та як кількість повноцінних насінин на плодолисток (фактична НП). Відношення ФНП до ПНП, виражене у відсотках, визначали як коефіцієнт насінневої продуктивності ($K_{нп}$). Обраховували також кількість генеративних особин на 1 м² та врожай насіння (як добуток фактичної НП та щільності генеративних особин на 1 м²). Оскільки різні типи антропогенного навантаження на угруповання є несприятливими для репродуктивних процесів унаслідок порушення системи міжвидових зв'язків в екосистемах, то це призводить до пригнічення однієї групи видів та, одночасно, до створення сприятливих умов для інших. Фактична насіннева продуктивність (ФНП) характеризує плідність особин, а врожай насінин – плідність популяції. Розвиток запліднених насінневих зачатків залежить від життєвого стану материнських особин. Різниця між ПНП та ФНП – це результат впливу популяційних і ценотичних процесів. Найвищий потенційний урожай рослини мають в умовах еколого-ценотичного оптимуму [ЗЛОБИН, 2000].

Для вивчення змін репродуктивного й фотосинтетичного зусилля дослідили повітряно-суху фітомасу листкових пластинок, квіток, цибулини, пагона генеративних особин. На основі співвідношення загальної фітомаси до маси листків визначали

фотосинтетичне зусилля, а співвідношення загальної маси до маси квіток дозволило дослідити репродуктивне зусилля особин [ЗЛОБИН, 2000].

Фітоценотична характеристика ділянок

Ділянки № 1, 2, 3, 4 не зазнають значного господарського впливу, представлені буковими угрупованнями на схилах північно-східної, південно-західної та південно-східної експозиції, а ділянка № 4 розташована в долині яру у грабняку. На цих ділянках є добре виражений шар підстилки (3-6 см), ґрунт пухкий. Ділянка № 5 розташована на схилі в буковому липняку, зазнає помірного пасквального навантаження, а також витоптування людиною, оскільки тут є чітко виражена мережа стежок. Відповідно, ґрунт ущільнений, підстилка слабо виражена. Ділянки № 6, 7, 8 були закладені в нетипових для виду умовах. Так, ділянка № 6 розташована на межі соснового й букового деревостанів, тобто в екотонних умовах. Слід зазначити, що ценопопуляція не виходить за межу цього екотону, що, ймовірно, зумовлено наявністю шару підстилки з хвої сосни. Ділянка № 7 закладена в чагарниках біля дороги, де високим є рівень інсоляризації та задернованості ґрунту. Плакорна ділянка № 8 використовується як пасовище, на якому також проводять викошування трави. Воно оточене з трьох сторін лісовими ценозами, а з четвертої – господарською ділянкою. Ґрунт сильно задернований. Наявні кротовини (1-2 на м²).

Ділянка № 1 розташована у Fagetum hederosum на північно-східному схилі крутизною 30⁰. Середній вік деревостану – 70 років, середня висота – 20 м. Світлова повнота – 0,8. Підлісок представлений поодинокими особинами *Sambucus nigra* L. Проективне вкриття трав'яного ярусу становить 35%. Домінує *Hedera helix* L., співдомінує *Galeobdolon luteum* Huds. Трапляються також *Anemone nemorosa*, *Galium odoratum* (L.) Scop., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott., *D. carthusiana* Vill. Н.Р. Fuchs., *Maianthemum bifolium* (L.) Schmidt, *Oxalis acetosella* L., *Paris quadrifolia* L. У синузії ефемероїдів представлені *Anemone nemorosa* L., *Corydalis solida* (L.) Clairv., *C. cava* Schweigg. et Koerte, *Isopyrum thalictroides* L., *Gagea lutea* (L.) Ker.-Gawl., *Galanthus nivalis* L., *Scilla bifolia* L. Потужний шар підстилки завтовшки 6-7 см.

Ділянка № 2 розташована у Fageto-Carpinetum aegopodiosum, на південно-західному схилі крутизною (20⁰). Світлова повнота деревостану - 0,8. Середній вік деревостану – 30 років, середня висота – 15 м. Чагарниковий ярус слабо розвинений, представлений поодинокими особинами *Euonymus europaea* L. та *Sambucus nigra*. Проективне вкриття трав'яного ярусу – 30%, з домінуванням *Aegopodium podagraria* L. З проективним вкриттям 1–5% трапляються такі види, як *Asarum europaeum* L., *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Galeobdolon luteum*, *Salvia glutinosa* L., *Pulmonaria officinalis* L., *Carex pilosa* Scop., *Oxalis acetosella*, *Paris quadrifolia*, *Ajuga reptans* L., *Lilium martagon*, *Sanicula europaea*, *Euphorbia angulata* Jacq., *Viola suavis* Bieb., *V. mirabilis*, *V. intermedia* Reichenb., *Hypericum perforatum* L. У синузії ефемероїдів представлені *Anemone nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Corydalis solida*, *Isopyrum thalictroides*, *Gagea lutea*, *Galanthus nivalis*, *Scilla bifolia*. Підстилка 1-2 см завтовшки.

Ділянка № 3 – на південно-східному схилі крутизною 30⁰. Асоціація Acereto-Fagetum caricosum (pilosae). Світлова повнота – 0,8. Чагарниковий ярус представлений поодинокими особинами *Sambucus nigra* та *Euonymus verrucosa*. Загальне проективне вкриття трав'яного ярусу – 10% з домінуванням *Carex pilosa* та *Hedera helix*. Представлені виключно лісові види, а саме *Aegopodium podagraria*, *Anemone nemorosa*, *Asarum europaeum*, *Galeobdolon luteum*, *Maianthemum bifolium*, *Polygonatum multiflorum*. У синузії ефемероїдів представлені лише *Anemone nemorosa* та *Galanthus nivalis*, поодинокі *Scilla bifolia*. Підстилка 5-7 см завтовшки.

Ділянка № 4. Розташована на плакорі в асоціації Carpinetum hederosum. Середній вік деревостану – 50 років, середня висота – 10 м. Світлова повнота – 0,9. Підлісок

представлений поодинокими особинами *Sambucus nigra* та *Euonymus europaea*. Проективне вкриття трав'яного ярусу становить 40%. Домінує *Hedera helix*, співдомінує *Galium odoratum*. Трапляються також *Dryopteris filix-mas*, *Oxalis acetosella*, *Galeobdolon luteum*, *Aegopodium podagraria*, *Viola suavis*, *Asarum europaeum*, *Salvia glutinosa*, *Sanicula europaea*, *Stellaria holostea* L., *Carex pilosa*, *Aposeris foetida* (L.) Less. У синюзії ефемероїдів представлені *Anemone nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Corydalis solida*, *C. cava*, *Isopyrum thalictroides*, *Gagea lutea*, *Galanthus nivalis*, *Scilla bifolia*. Підстилка завтовшки 2-3 см.

Ділянка № 5 розташована в Fageto-Tilietum (cordatae) aegopodiosum з домішкою клена й граба, на південно-західному схилі крутизною 20°. Світлова повнота деревостану – 0,6. Чагарниковий ярус слабо розвинений, представлений поодинокими особинами *Euonymus verrucosa* Scop. та *E. europaea*. Проективне вкриття трав'яного ярусу – 60%, домінує *Aegopodium podagraria*. З проективним вкриттям 1–5% трапляються такі види, як *Asarum europaeum*, *Polygonatum multiflorum*, *Galeobdolon luteum*, *Salvia glutinosa*, *Dentaria glandulosa* Waldst. et Kit., *Convallaria majalis* L., *Poa nemoralis* L., *Dactylis glomerata* L., *Glechoma hederaceae* L., *Chaerophyllum temulum* L. У синюзії ефемероїдів представлені *Anemone nemorosa*, *Corydalis solida*, *Isopyrum thalictroides*, *Gagea lutea*, *Galanthus nivalis*, *Scilla bifolia*. Підстилка 2–3 см завтовшки. Ділянка зазнає пасквального навантаження та викошування.

Ділянка № 6 розташована на межі соснового й букового лісу. Світлова повнота 0,7. Чагарниковий ярус слабо розвинений. Проективне вкриття трав'яного ярусу – 30%. У синюзії ефемероїдів представлені *Anemone nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Corydalis solida*, *Gagea lutea*, *Galanthus nivalis*, *Scilla bifolia*.

Ділянка № 7 розташована на узбіччі дороги в чагарниках (*Sambucus nigra*) з підростом бука. У синюзії ефемероїдів представлені *Anemone ranunculoides*, *Corydalis solida*, *Gagea lutea*, *Galanthus nivalis*, *Scilla bifolia*. Висока освітленість. Високий ступінь задернованості ґрунту. Підстилка 3-4 см завтовшки.

Ділянка № 8 розташована на частині невеликого пасовища, яке межує з лісом. Окрім пасквального навантаження, на ділянці проводять викошування трави. Загальне проективне вкриття трав'яного ярусу – 80%, домінують *Carex pilosa* та *C. sylvatica* Huds., які задерновують ґрунт. З проективним вкриттям 1-20% трапляються *Ajuga reptans* L., *Cruciata glabra* (L.) Ehrend., *Geranium phaeum* L., *Geum urbanum*, *Chaerophyllum aromaticum* L., *Lysimachia nummularia* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Urtica dioica* L. У синюзії ефемероїдів представлені *Anemone nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Corydalis solida*, *C. cava*, *Isopyrum thalictroides*, *Gagea lutea*, *Galanthus nivalis*, *Scilla bifolia*. Підстилка слабо виражена, 1-2 см завтовшки.

Результати досліджень та їх обговорення

Одним з важливих демографічних показників є щільність особин, яка в процесі розвитку ценопопуляції значно змінюється, але в певних межах, які визначаються гомеостатичними механізмами, що діють в угрупованні. Тому динаміка щільності є важливим показником, який дає можливість з'ясувати процеси регуляції чисельності та функції ценопопуляції в угрупованні [МАЛИНОВСЬКИЙ, ЦАРИК, 1983]. Максимальна загальна щільність особин виду була виявлена у Fageto-Tilietum aegopodiosum (ділянка № 5) – 106,0 ос./м², досить висока щільність спостерігалася і на пасовищі. Мінімальна щільність особин була виявлена у сухій бучині осоковій (ділянка № 3), низька – в екотонних умовах – на узбіччі дороги та на межі соснового й букового деревостанів (табл. 1).

У бучині плющевій (ділянка № 1), на схилі північно-східної експозиції, яка не зазнає значного антропогенного впливу, ценопопуляція *G. nivalis* зрілого, нормального типу. Її віковий спектр (BC) у 2003 р. характеризувався бімодальністю (рис. 1).

Мінімум – на ювенільних. У 2004 р. мінімум змістився на іматурну групу, а максимум – на віргінільну. Віковий спектр набув моновершинності. У 2005 р. максимум змістився на генеративні особини.

Таблиця 1
Демографічні параметри ценопопуляцій *Galanthus nivalis* L. в різних еколого-ценотичних умовах

Table 1
The demographical parameters of the *Galanthus nivalis* L. coenopopulations in different ecological and coenotical conditions

Номер ділянки	Угрупування	Рік	Вікові стани (%)				Загальна щільність ос./м ²	Індекс відновлення, %	Віковість
			j	im	v	g			
№ 1	Fagetum hederosum	2003	8,3	36,5	25,3	29,9	40,8	234,5	0,26
		2004	5,2	4,6	50,0	40,3	15,4	148,4	0,34
		2005	10,9	14,1	32,0	42,9	12,8	132,7	0,33
№ 2	Fageto-Carpinetum	2004	2,2	19,7	48,5	29,6	23,3	237,7	0,28
		2005	3,6	17,3	34,5	44,6	13,9	124,2	0,34
№ 3	Fagetum caricosum	2003	2,0	29,1	51,0	17,9	19,6	458,7	0,22
		2004	1,5	29,4	47,0	22,1	13,6	353,3	0,24
		2005	3,6	23,2	35,7	37,5	5,6	166,6	0,31
№ 4	Carpinetum hederosum	2004	3,3	24,2	49,0	23,5	45,1	325,5	0,25
		2005	4,8	18,1	42,2	34,9	16,6	186,2	0,31
№ 5	Fageto-Tilietum aegopodiosum	2003	23,3	23,9	35,0	17,8	106,0	461,8	0,19
		2004	3,9	35,5	45,0	15,5	96,0	544,3	0,21
№ 6	екотон Pinetum та Fagetum	2005	1,4	9,8	39,9	48,9	14,3	104,3	0,37
№ 7	узбіччя дороги	2005	1,7	5,9	21,0	71,4	11,9	40,0	0,47
№ 8	пасовище	2003	5,6	34,5	28,9	30,9	87,8	223,3	0,27
		2004	2,7	23,6	37,9	35,8	104,4	179,1	0,31
		2005	6,5	19,1	35,5	38,9	23,1	156,7	0,32

Примітка: вікові стани: j – ювенільні особини, im – іматурні, v – віргінільні, g – генеративні.

В угрупованні *Fageto-Carpinetum aegopodiosum* (ділянка № 2) на схилі південно-західної експозиції віковий спектр ценопопуляції у 2004 р. був також моновершинним (максимум на віргінільних особинах), з мінімумом на ювенільних особинах (рис. 1). Тип ценопопуляції – молодий нормальний. Але якщо у 2005 р. мінімум не змінив свого положення, то максимум змістився на генеративні особини, що свідчить про перехід ценопопуляції у зрілий стан.

В угрупованні *Fagetum caricosum* (ділянка № 3), у сухій бучині на південно-східному схилі, віковий спектр ценопопуляції за усі три роки досліджень характеризувався стабільністю – розташуванням максимуму на віргінільних особинах, мінімуму – на ювенільних. Досліджувана ценопопуляція була молодого нормального типу. У 2005 р. відбулося зміщення максимуму на генеративні особини, що призвело до зміни типу ценопопуляції, а саме переходу її у зрілий стан.

У грабняку пліщевому (ділянка № 4) на плакорі віковий спектр ценопопуляції у 2004 р. був моновершинний, з максимумом на віргінільних особинах і мінімумом – на ювенільних (рис. 1). У 2005 р. співвідношення вікових груп не змінилося. Таким чином, досліджувана ценопопуляція належить до молодого нормального типу.

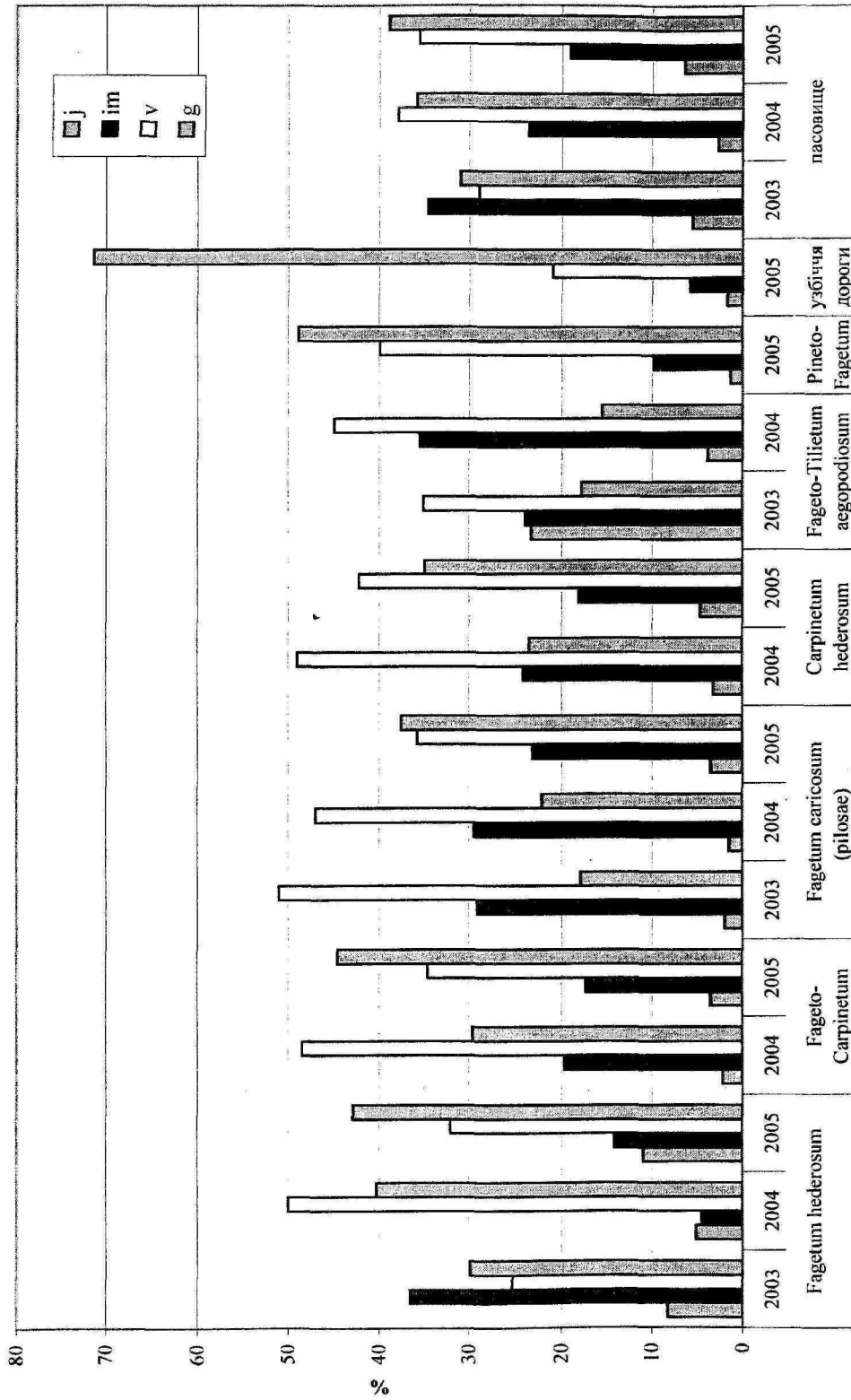


Рис. 1. Динаміка вікових спектрів ценопопуляції *Galanthus nivalis* L. в різних еколого-ценотичних умовах (вікові стани: j – ювенільні особини, im – іматурні, v – віргінільні, g – генеративні).

Fig. 1. The dynamic of the age spectra of the *Galanthus nivalis* L. coenopopulations in different ecological and coenotical conditions (age classes: j – juvenile individuals, im – immature, v – virginile, g – generative).

У липняку буковому, на схилі південно-західної експозиції (ділянка № 5) ценопопуляція є молодою нормальною, оскільки кількість віргінільних особин значно перевищує кількість генеративних. Віковий спектр її у 2003 р. був моновершинним, з максимумом на віргінільних особинах, мінімумом – на генеративних. У 2004 р. мінімум змістився на ювенільні особини. Максимум залишився на віргінільних особинах.

На межі соснового й букового лісу (ділянка № 6) ценопопуляція є зрілою нормальною. Її віковий спектр моновершинний, з максимумом на генеративних особинах. Мінімум – на ювенільних рослинах. Висока частка віргінільних рослин, низька – іматурних.

На узбіччі дороги досліджувана ценопопуляція належить до зрілого нормального типу, оскільки частка генеративних особин значно перевищує частку віргінільних. Віковий спектр ценопопуляції такого ж типу, як і на межі соснового й букового лісу – моновершинний (максимум – на генеративних особинах), з мінімумом – на ювенільних.

На пасовищі (ділянка № 8) в екстремальних екологічних умовах (100% освітлення, витоштування, випасання худоби, викошування трави, задерніння ґрунту, інтенсивна діяльність кротів), ценопопуляція зрілого нормального типу. Вікові спектри мають певну особливість, а саме, вони є полівершинні, без чіткого максимуму. Лише у 2005 р. з'явився чіткий максимум, який відповідав генеративним особинам, мінімум залишився на тій же віковій групі. Віковий спектр став моновершинним. Таким чином, у досліджуваній ценопопуляції відбувалися зміни флуктуаційного характеру.

Загалом, усі досліджені ценопопуляції *G. nivalis* нормального типу, умовно неповночленні (не виявлено сенільних особин), відтворення відбувається двома шляхами – насіннево й вегетативно, з омолодженням до ювенільного стану. Динамічні тенденції у них мають флуктуаційний характер, переважна їх більшість належить до молодих і зрілих нормальних ценопопуляцій [УРАНОВ, СМІРНОВА, 1969].

Отже, власне вікова структура ценопопуляцій *G. nivalis* є мало інформативною щодо індикації стану фітоценозів. Деякі ж інтегральні показники на її основі, як от індекс відновлення та віковість, виявилися інформативнішими.

Індекс відновлення (I_v) є співвідношенням прегенеративної частини вікового спектру до генеративної, вираженим у відсотках. Цей показник є одночасно інтегральним показником вікової структури й характеризує динаміку самопідтримання ценопопуляції. Так, у малопорушених ценозах ценопопуляціям *G. nivalis* притаманні низькі й середні значення індексу відновлення – від 132,7 до 200,7%. Слід зазначити, що у сухій осоковій бучині, яка не зазнає значного впливу, виявлені дещо вищі значення I_v (табл. 1), що, очевидно, зумовлене впливом ценотичних чинників, а саме присутністю *Carex pilosa*. За наявності помірного антропогенного впливу відбувається збільшення значень індексу відновлення. Максимальне значення індексу відновлення було виявлене в буковому липняку (ділянка № 5, яка зазнає пасквального впливу та витоштування) – 544,3%. На пасовищі (ділянка № 8) I_v мав середні значення. В умовах екотонів у ценопопуляціях *G. nivalis* відбувається зменшення значень I_v . Так, мінімальне його значення – 40,0% – виявлене в нетипових для виду умовах – на узбіччі дороги. Низьке значення I_v (до 150,0%) спостерігалось також у ценопопуляції на межі соснового й букового лісів. З року в рік цей показник зменшувався на всіх ділянках.

Якщо зіставити типи ценопопуляцій зі значеннями їхньої віковості, виявляється, що максимальне значення віковості – 0,47 – характерне для старої нормальної ценопопуляції з узбіччя дороги. Середні значення віковості відповідають зрілим нормальним ценопопуляціям – з ділянок № 1 – 0,34, № 6 – 0,37, № 8 – 0,32. Для молодих нормальних ценопопуляцій (№ 2, 3, 4, 5) характерні низькі значення віковості 0,19 – 0,28. З року в рік віковість усіх ценопопуляцій зростала.

Таблиця 2

Параметри насіннєвої продуктивності *Galanthus nivalis* L. в різних еколого-ценотичних умовах

Table 2

The seed production parameters of *Galanthus nivalis* L. in different ecological and cenotical conditions

№ ділянки	Угрупування	рік		M+m	Cv	К _{нп} , %	Щільність ген. ос./м ²	Урожай
№1	Fagetum hederosum	2003	ФНП	4,7+0,3	64,8	37,0	12,2	171,9
			ПНП	12,7+0,3	22,5			
		2004	ФНП	4,3+0,3	69,7	36,1	6,2	79,8
			ПНП	11,9+0,4	31,1			
		2005	ФНП	3,3+0,2	69,7	27,3	5,5	54,5
			ПНП	12,1+0,3	27,3			
№2	Fageto-Carpinetum	2004	ФНП	3,0+0,1	43,3	27,0	6,9	62,1
			ПНП	11,1+0,3	28,8			
		2005	ФНП	4,8+0,3	56,3	49,4	6,2	89,3
			ПНП	9,7+0,5	53,6			
№3	Fagetum caricosum	2003	ФНП	2,8+0,2	78,5	28,3	3,5	29,4
			ПНП	9,9+0,2	18,4			
		2004	ФНП	2,2+0,2	100	21,8	3,0	19,8
			ПНП	10,1+0,5	44,6			
		2005	ФНП	3,0+0,3	73,3	30,6	2,1	18,9
			ПНП	9,8+0,5	35,7			
№4	Carpinetum hederosum	2004	ФНП	2,9+0,1	44,8	23,6	10,6	92,1
			ПНП	12,3+0,4	30,1			
		2005	ФНП	4,8+0,3	50,0	35,3	5,8	83,5
			ПНП	13,6+0,3	21,3			
№5	Fageto-Tilietum aegopodio-sum	2003	ФНП	3,9+0,2	54,4	35,1	18,9	221,1
			ПНП	11,1+0,3	26,7			
		2004	ФНП	3,0+0,1	50,0	28,3	14,9	134,1
			ПНП	10,6+0,2	22,6			
		2005	ФНП	3,7+0,2	59,4	38,9	8,2	91,0
			ПНП	9,5+0,4	53,6			
№6	екотон Pinetum та Fagetum	2005	ФНП	4,4+0,3	56,8	38,3	7,0	92,4
			ПНП	11,5+0,3	26,9			
№7	узбіччя дороги	2005	ФНП	6,2+0,3	48,4	43,6	8,5	158,1
			ПНП	14,2+0,5	32,4			
№8	пасовище	2003	ФНП	6,9+0,4	52,6	49,6	27,2	563,0
			ПНП	13,9+0,3	22,3			
		2004	ФНП	2,9+0,2	58,6	21,6	37,4	325,2
			ПНП	13,4+0,5	34,3			
		2005	ФНП	4,1+0,3	58,5	29,7	9,0	110,7
			ПНП	13,8+0,3	23,2			

Примітка: К_{нп} – коефіцієнт насіннєвої продуктивності, фактична (ФНП) та потенційна (ПНП) насіннєва продуктивність.

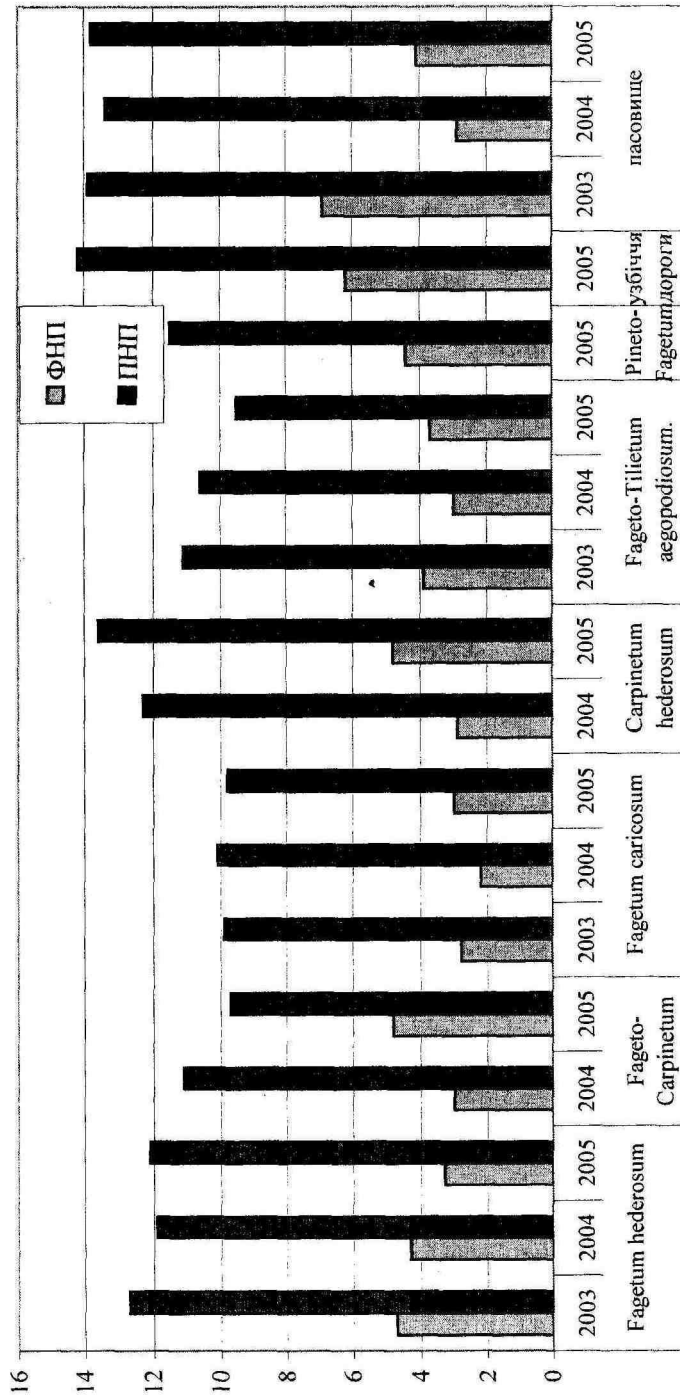


Рис. 2. Динаміка насінневої продуктивності *Galanthus nivalis* L. в різних еколого-сівальних умовах (ФНП – фактична насіннева продуктивність, нас./пл., ПНП – потенційна насіннева продуктивність, нас. зач./пл.).

Fig. 2. The dynamic of the seed production of the *Galanthus nivalis* L. in different ecological and sowing conditions (ФНП – factual seed production, ПНП – potential seed production).

Досліджували також зміни у репродуктивній біології ценопопуляції *G. nivalis*, зокрема, фактичну й потенційну насінневу продуктивність (НП), коефіцієнт НП, урожай насіння. Максимальне середнє значення потенційної насінневої продуктивності (ПНП) було виявлене в ценопопуляції на узбіччі дороги, мінімальне середнє значення – у липняку (ділянка № 5) (рис. 2). Мінімальні середні значення ПНП також спостерігали у ценопопуляції з бучини осокової. Для цього показника характерні низькі й середні (22,2 – 37,1%) значення коефіцієнта варіації, що свідчить про його відносну стабільність (табл. 2). Максимальне середнє значення фактичної насінневої продуктивності було виявлене в ценопопуляції з пасовища – 6,9 нас./пл.

Мінімальне середнє значення цього показника спостерігали у ценопопуляції з бучини осокової (табл. 2). Це вказує, що саме тут умови для формування та дозрівання повноцінного насіння є дуже несприятливими. Оскільки на цій ділянці виявлене й мінімальне значення потенційної насінневої продуктивності, то можна зробити висновок, що пригнічення насінневого відтворення ценопопуляції *G. nivalis* зумовлене присутністю *Carex pilosa*, оскільки антропогенний вплив тут мінімальний. Дослідження інших авторів також вказують на негативний вплив осоки на ранньовесняні ефемероїди [ГОРЬШИНА, 1969, ЕЛАГІН, 1957, МИТИНА, 1965, СМІРНОВА, 1968]. Негативний вплив осоки та інших задерновувачів ґрунту пояснюється тим, що основна маса їхніх коренів розташована на тій же глибині, що й підземні органи ефемероїдів. Це ускладнює аерацію ґрунту, до чого ефемероїди є дуже чутливими.

Абсолютні значення фактичної насінневої продуктивності коливалися в межах 1 – 17. Коефіцієнт варіації цього показника високий – сягає 78,5%, що свідчить про його значну варіабельність.

Максимальне значення коефіцієнта насінневої продуктивності не перевищувало 49,6% – на пасовищі, мінімальне – 21,8% – виявлене в ценопопуляції з осокової бучини, що знову підтвердило висновок про негативний вплив *Carex pilosa*. З року в рік Кнп у ценопопуляції з ділянок № 2 та 4 зростав, на ділянці № 1 зменшувався, а на ділянках № 3, 5, 8 спочатку зменшився, а потім зріс.

Щільність генеративних особин у ценопопуляції має важливе значення для визначення врожаю насіння. Середнє значення щільності генеративних особин коливалося від 2,1 ген. ос./м² (ділянка № 3) до 37,4 ген. ос./м² (пасовище). Максимальна щільність генеративних особин була виявлена на пасовищі, мінімальна – в бучині осоковій (табл. 2). Урожай насіння виявився мінімальним у ценопопуляції з бучини осокової – 18,9, максимальним – 563,0 – на пасовищі (табл. 2).

Чутливим показником змін умов середовища є зміни розмірів особин. Тому були проведені дослідження основних морфологічних параметрів генеративних особин (табл. 3). Найбільші розміри генеративних особин виду виявлені в бучині плющевій (ділянка № 1), а саме, параметри вегетативної сфери – висота пагона та довжина листка, тоді як найбільші розміри репродуктивної сфери – довжина квітконоса та приквіткового листка – у генеративних особин з ценопопуляції на узбіччі дороги. Високі значення параметрів вегетативної сфери мали й особини з ценопопуляцій у грабняку (ділянка № 4) та на межі соснового й букового деревостанів. Найменші розміри пагона, листків і довжини піхви мали особини з липняку букового (ділянка № 5). Параметри цибулин (довжина та ширина) у досліджених особин змінювалися від 1,4 до 1,7 см та 0,9 – 1,1 см відповідно.

Загальна біомаса та співвідношення її фракцій дуже варіабельні і відображають як реакцію особин різної життєвості, так і періодичні зміни їх життєвого стану в онтоморфогенезі чи сезонному розвитку [МАРКОВ, 1990, ЖИЛЯЄВ, 2005].

Найбільше середнє значення маси листків виявлене в генеративних особин з бучини плющевої (ділянка № 1), найменше – в особин з липняку (ділянка № 5) (табл. 4). Найбільші середні значення маси цибулини та загальної маси виявлені в

ценопопуляції на межі соснового й букового лісів, найменші – в особин з липняка. Високе середнє значення маси квітки виявлене в особин з ценопопуляції на узбіччі дороги, мале – в особин з бучини осокової.

Таблиця 3

Морфологічні параметри генеративних особин *Galanthus nivalis* L. в різних еколого-ценотичних умовах (см)

Table 3

The morphological parameters of the generative individuals of the *Galanthus nivalis* L. in different ecological and cenotical conditions (cm)

№ ділянки	Угрупування	Морфологічні параметри							
		висота пагона	довж. піхви	довж. листка	шир. листка	довж. квітконоса	довж. прикв. лист.	довж. цибулини	шир. цибулини
№1	Fagetum hederosum	18,3	6,0	20,2	0,6	3,2	3,1	1,6	1,0
№2	Fageto-Carpinetum	13,7	4,1	14,9	0,5	3,3	2,8	1,6	1,1
№3	Fagetum caricosum	13,9	4,7	15,1	0,4	3,0	2,7	1,5	0,9
№4	Carpinetum hederosum	16,6	5,4	18,1	0,6	3,2	2,9	1,7	1,1
№5	Fageto-Tilietum aegopodiosum	11,5	3,6	12,5	0,4	2,9	2,6	1,4	0,9
№6	Екотон Pinetum та Fagetum	17,6	5,4	19,3	0,6	3,4	3,1	1,7	1,1
№7	узбіччя дороги	16,9	4,9	18,5	0,7	3,5	3,4	1,5	1,1
№8	пасовище	13,2	4,9	13,7	0,4	3,1	2,8	1,6	0,9

Таблиця 4

Біомаса генеративних особин *Galanthus nivalis* L. в різних еколого-ценотичних умовах

Table 4

The biomass of the generative individuals of the *Galanthus nivalis* L. in different ecological and cenotical conditions

Номер ділянки	Угрупування	Маса цибулини мг	Маса квітки, мг	Маса листків мг	З. М., мг	П. М., мг	Р. З.	Ф. З.
№1	Fagetum hederosum	139	20	88	268	158	7,5	32,8
№2	Fageto-Carpinetum	184	23	50	274	201	8,4	18,3
№3	Fagetum caricosum	116	14	33	175	128	8,0	18,8
№4	Carpinetum hederosum	163	24	59	260	176	9,2	22,7
№5	мішаний деревостан	96	16	31	156	108	10,3	19,8
№6	екотон Pinetum та Fagetum	212	31	69	321	221	9,6	21,5
№7	узбіччя дороги	202	36	76	302	188	11,9	25,2
№8	пасовище	135	22	39	206	145	10,7	18,9

Примітка: З. М. – загальна маса особини, П. М. – маса підземної частини, Р. З. – репродуктивне зусилля, Ф. З. – фотосинтетичне зусилля.

Загалом, для особин ценопопуляції з липняка (ділянка № 5) характерні мінімальні значення маси листків, загальної маси, маси цибулини й квітки, середнє репродуктивне й фотосинтетичне зусилля. Для особин з ценопопуляції в бучині осоковій (ділянка № 3) характерні низька маса квітки, цибулини й загальна маса, низьке репродуктивне й фотосинтетичне зусилля. Для особин на межі соснового й букового деревостанів (ділянка № 6) виявлено максимальні значення маси цибулини, квітки й загальної маси, в особин з узбіччя дороги виявлене максимальне значення репродуктивного зусилля. Для особин з бучини плющевої (ділянка № 1) характерне мінімальне репродуктивне та максимальне фотосинтетичне зусилля, а також максимальна маса листків.

Таким чином, у бучині плющевій, яка не зазнає значного антропогенного впливу ценопопуляція *G. nivalis* зрілого, нормального типу, з високою віковістю. Для особин цієї ценопопуляції характерні максимальні розміри й маса листових пластинок, що у свою чергу зумовило максимальне значення фотосинтетичного зусилля та мінімальне – репродуктивного.

В угрупованні *Fageto-Carpinetum aegopodiosum* ценопопуляція за віковою структурою є молодого нормального. У генеративних особин виявлене мінімальне значення фотосинтетичного зусилля.

В угрупованні *Fagetum caricosum* ценопопуляція за віковою структурою молода нормальна, з високим значенням індексу відновлення. Проте усі інші показники тут мінімальні. Так, саме тут виявлена мінімальна загальна щільність особин і щільність генеративних особин. Усі репродуктивні процеси сильно пригнічені, на що вказують мінімальні значення потенційної та фактичної насінневої продуктивності, коефіцієнта насінневої продуктивності й урожаю насіння. Для особин характерне мінімальне значення маси квітки та низьке фотосинтетичне й репродуктивне зусилля.

У грабняку буковому ценопопуляція є молодого нормального. Особини цієї ценопопуляції характеризуються великими значеннями морфологічних параметрів (порівняно з іншими досліджуваними ценопопуляціями).

У липняка ценопопуляція (ділянка № 5) за віковою структурою є молодого нормального, з мінімальним значенням віковості, але з максимальним значенням індексу відновлення. Тут виявлена максимальна загальна щільність особин та мінімальна потенційна насіннева продуктивність. Для генеративних особин характерні мінімальні значення морфологічних параметрів, мінімальна загальна маса та маси листків і цибулин, проте репродуктивне зусилля особин високе.

В екотонних умовах – на межі соснового й букового деревостанів ценопопуляція за віковою структурою – зріла нормальна, з високим значенням віковості та з низьким значенням індексу відновлення. Для розвитку генеративних особин умови тут сприятливі, що підтверджується їх великими розмірами та максимальною загальною масою.

Ценопопуляція на узбіччі дороги за віковою структурою – стара нормальна, з максимальним значенням віковості та з мінімальним значенням індексу відновлення. Тут також низькою є загальна щільність особин. Для генеративних особин характерне підвищення інтенсивності репродуктивних процесів, на що вказує максимальне значення потенційної насінневої продуктивності та максимальна маса квітки. Для особин також притаманні максимальні значення фотосинтетичного й репродуктивного зусилля.

Для ценопопуляції з пасовища (ділянка № 8) характерна максимальна щільність генеративних особин, висока загальна щільність. За віковою структурою ценопопуляція є зрілою нормальною з високою віковістю. Параметри репродуктивної сфери свідчать про надзвичайну активізацію насінневого розмноження, а саме, максимальні значення ФНП та ПНП, Кнп та врожаю, тобто тут максимальна плідність як особин, так і

ценопопуляції. У генеративних особин виявлене мінімальне фотосинтетичне зусилля і максимальне – репродуктивне.

Таким чином, певні ценопопуляційні параметри *G. nivalis*, а саме індекс відновлення та віковість, щільність особин, показники репродуктивної біології можна використовувати для індикації стану фітоценозів. У малопорушених ценозах ценопопуляціям *G. nivalis* притаманні низькі й середні значення індексу відновлення – від 132,7 до 200,7%, середня щільність особин, великі розміри генеративних особин, велике значення фотосинтетичного зусилля та мале – репродуктивного. За наявності помірного антропогенного впливу відбувається збільшення значень індексу відновлення, значне зростання щільності, збільшення фактичної та потенційної насінневої продуктивності, урожаю, зменшення розмірів генеративних особин, значне зростання репродуктивного зусилля і зменшення фотосинтетичного. В умовах екотонів у ценопопуляціях *G. nivalis* відбувається зменшення значень індексу відновлення, співвідношення репродуктивного і фотосинтетичного зусиль оптимальне.

У стабільних малопорушених ценозах ценопопуляції *G. nivalis* характеризуються середньою щільністю, низьким значенням віковості, середніми значеннями насінневої продуктивності, високим фотосинтетичним зусиллям, що вказує на переважання процесів асиміляції над процесами репродукції. Максимальні значення морфологічних параметрів та загальної фітомаси свідчать про реалізацію екологічного оптимуму. Усе це вказує на експлерентний тип стратегії.

У ценотично несприятливих умовах (угруповання з домінуванням *Carex pilosa*) у ценопопуляції виду пригнічуються усі біотичні процеси (мінімальні показники насінневої продуктивності, мінімальна щільність, низьке репродуктивне та фотосинтетичне зусилля), що вказує на стрес-толерантність.

За наявності порушень антропогенного характеру зростає репродуктивний тиск ценопопуляції на середовище за рахунок активізації насінневого відтворення, зростання щільності, що свідчить про виражений експлерентний тип стратегії.

Список літератури

- Будніков Г.Б. Малый жизненный цикл *Galanthus nivalis* L. в Закарпатье // Научные разработки молодых ученых и специалистов: Тез. докл. науч. конф. мол. ученых. – Ужгород, 1991. – С. 101-102.
- Будніков Г.Б. Насінне розмноження *Galanthus nivalis* L. в Закарпатті // Укр. ботан. журн. – 1992. – Т. 49, №4. – С. 31-34.
- Будніков Г.Б. Популяційний моніторинг підсніжника білосніжного в Карпатах та питання його охорони // Проблеми охорони видів фауни і флори, занесених до Червоної книги України: Тез. доп. – Миколаїв, 1992. – С. 29-30.
- Будніков Г.Б. К вопросу об онтогенезе *Galanthus nivalis* L. в Закарпатье // Изучение онтогенеза видов природных флор в ботанических учреждениях Евразии. – Київ, 1993. – С. 11-12.
- ВАЙНАГИЙ И.В. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. // Растит. ресурсы. – 1973. – Т. 9, вып. 2. – С. 287-296.
- ДІДЕНКО С.Я. Види роду *Galanthus* L. (Amaryllidaceae) в природі і в культурі в Україні. Автореф. дис... канд. біол. наук. – Київ, 2000. – 20 с.
- ДОРОШЕНКО К.В. Індикаційне значення деяких популяційних параметрів ефемероїдів (на прикладі *Galanthus nivalis* L.) для оцінки стану фітоценозів // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. – 2005. – Вип. 39. – С. 83-95.
- ЖИЛЯЕВ Г.Г. Жизнеспособность популяций. – Львів, 2005. – 303 с.
- ЖУКОВА Л.А. Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах // Динамика ценопопуляций травянистых растений: Сб. науч. тр. – Київ: Наук. думка, 1987. – С. 9-19.
- ЗЛОБИН Ю.А. Репродуктивное усилие. // Эмбриология цветковых растений. – Санкт-Петербург: Мир и семья, 2000. – С.247-251.
- ЗЛОБИН Ю.А. Репродуктивный успех // Эмбриология цветковых растений. – Санкт-Петербург: Мир и семья, 2000. – С.251-258.
- МАЛИНОВСЬКИЙ К.А., ЦАРИК Й.В. Основні напрямки у вивченні популяцій рослин // Укр. ботан. журн. – 1983. – № 6. – С.14-22.

- МАРКОВ М.В. Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений. – Казань: КЗУ, 1990. – 188 с.
- РАБОТНОВ Т.А. Изучение ценоотических популяций в целях выяснения "стратегии жизни" видов растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1975. – Т. 80, вып. 2. – С. 5-17.
- РАБОТНОВ Т.А. Некоторые вопросы изучения автотрофных растений как компонентов наземных биогеоценозов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1980. – Т. 85, вып. 3. – С. 64-80.
- РАБОТНОВ Т.А. О типах стратегий растений // Экология. – 1985. – №3. – С. 3-12.
- РАМЕНСКИЙ Л.Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Совр. ботаника. – 1935. – №4. – С. 25-42.
- УРАНОВ А.А. Большой жизненный цикл и возрастной спектр ценопопуляций цветковых растений // Тез. докл. V делег. Всесоюз. ботан. об-ва. – Киев: Наук. думка, 1973. – С. 217-219.
- УРАНОВ А.А., СМИРНОВА О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1969. – Т.74, вып.1. – С. 119-134.
- GRIME J.P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester etc.: Wiley, 1979. – 371 p.

Рекомендує до друку
М.Ф. Бойко

Отримано 31.08.2006 р.

Адреса автора:

К.В. Дорошенко
Институт екології Карпат НАН
України
вул. Козельницька, 4,
м. Львів, 79026
Україна
e-mail: dorkat@mail.ru

Author's address:

K.V. Doroshenko
Institute of Ecology of the Carpathians
National Academy of Sciences of Ukraine
4, Kozelnytska Str.
Lviv, 79026
Ukraine
e-mail: dorkat@mail.ru