

1	2
—"	204. <i>P. pratensis</i> L.
—"	205. <i>Sieglingia decumbens</i> (L.) Bernh.

Висновки

В результаті польових обстежень північних околиць м. Володимир-Волинський, розташованого на межі двох природних зон, виявлено 205 видів судинних рослин із представниками степової рослинності, прикладом яких є *Carlina biebersteinii*, *Eryngium planum*, *Falcaria vulgaris* тощо.

Література

1. Геоботаничне районування Української РСР / Відп. ред. А.І. Барбарич. – К.: Наук. думка, 1977.– 304 с.
2. Заверуха Б.В. Сосудистые растения // Природа Украинской ССР. Растительный мир / Б.В. Заверуха // Отв. ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонко. – К.: Наук. думка, 1985.– С. 20-46.
3. Определитель высших растений Украины / Отв. ред. Ю.Н. Прокудин.– К.: Наук. думка, 1987. – 547 с.

Стаття поступила до редакції 05.10.2012р.; прийнята до друку 17.10.2012 р.

УДК 581.5

РІЗНОСТАТЕВІ ВИДИ РОСЛИН, ЇХ ПОПУЛЯЦІЙНА ОРГАНІЗАЦІЯ, ОСОБЛИВОСТІ ФУНКЦІОНУВАННЯ ТА САМОВІДНОВЛЕННЯ В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ

Р.І. Дмитрах

Інститут екології Карпат НАН України, e-mail: ecotusika@gmail.com

Наведено результати досліджень, які стосуються структурно-функціональної організації популяцій різностатевих видів та специфіки їх самовідновлення в умовах впливу різних факторів, як природного, так і антропогенного характеру. Установлено, що умови навколишнього середовища є визначальними в статевому співвідношенні між особинами, їх репродуктивній здатності та самовідновленні.

Ключові слова: різностатеві види, диференціація за статтю, функціональні особливості, вплив умов

Dmytrakh R.I. Heterosexual plant species, their organization, functional characteristics and recruitment in the Ukrainian Carpathians. *The results of research which concerning the structure-functional organization of heterosexual populations of species and specific of their self-healing under the influence of different natural and anthropogenic factors It was established that different environmental factors effect the sex ratio of individuals, their reproductive ability and recruitment.*

Key words: heterosexual species, sexual differentiation, functional characteristics, influence of conditions

Вступ

Вивчення структурно-функціональної організації природних популяцій рослин зумовлено необхідністю оцінки комплексу ознак і властивостей, якими забезпечується їх відновлення, самопідтримання й виживання. На особливу увагу заслуговують популяції різностатевих видів, які за специфікою будови генеративної сфери вносять свої особливості в структурно-функціональну їх організацію. Основними компонентами популяцій різностатевих видів є сукупності генетично неоднорідних особин, які по різному проявляють свої статево-функціональні властивості та реалізують відповідні механізми самовідновлення у відповідь на дію різних чинників середовища. Основною умовою існування популяцій є підтримання необхідного рівня їх генетичної гетерогенності та структурної цілісності [1; 7; 9]. Тому, структурно-функціональні особливості популяцій різностатевих видів визначається тими умовами середовища, з якими взаємодіє як популяція, так і кожна особина, яка входить до її складу. Відповідно, зміни статевого складу популяцій – один із суттєвих механізмів їх адаптації та виживання в різних умовах існування.

Результати та обговорення

На основі проведено аналізу статевої диференціації трав'яних видів та їх кількісного розподілу у флорі Українських Карпат встановлено, що близько 20% видів є одно- і дводомними [4]. Найчастіше диференціація

особин за статтю є характерною для представників роду *Antennaria*, *Dianthus*, *Melandrium*, *Rhodiola*, *Rumex*, *Thymus*, *Valeriana* та ін. Популяції різностатевих видів, які сформувалися в специфічних умовах високогір'я є компонентами унікальних типів оселищ у різних рослинних поясах: скельних, лучних, чагарниково-лучних, лісових, а також болотних і прируслових. У відношенні до екологічних умов найбільша частка різностатевих видів є представниками мезофітної (64%), решта мезогігрофітної (17%) та гігрофітної (19%) флори. Однодомні види частіше трапляються в лучних і лісових ценозах, дводомні – в значно спеціалізованіших за екологічними умовами оселищах (скелясті виступи, круті схили льодовикових котлів, болота, прируслові ділянки вздовж рік і потоків тощо).

Зважаючи на те, що до складу популяцій різностатевих видів входять генетично різноякісні особини з неоднозначною реакцією на зміни умов середовища, доцільним є виявлення важливих інтегральних і диференціальних параметрів неоднорідності особин на різних рівнях організації їх репродуктивної сфери – індивідуальному й груповому (популяційному). До основних параметрів структурно-функціональної організації популяцій різностатевих особин необхідно віднести:

- структурно-морфологічні, які відображають будову й особливості формування окремих статей та їх диференціацію;
- функціональні, які визначають статеві співвідношення особин, їх просторовий розподіл та взаємозв'язок між ними;
- динамічні, які впливають на динаміку синхронізації різностатевих структур та їх реакцію на дію різних чинників середовища.

Характерною ознакою популяцій різностатевих видів є статевий поліморфізм, який оцінюється за диференціацією особин на андроецичні (з тичинковими квітками), гіноецичні (з маточковими квітками) та гермафродитні (з двостатевими квітками). Тому, важливим критерієм популяцій таких видів є індивідуальна спеціалізація генеративної сфери особин та особливості поділу їх функцій. В залежності від характеру формування різностатевих (тичинкових й маточкових) структур в популяціях досліджуваних видів формуються різні статеві типи: андромонецичні, гіномонецичні, гінодієцичні, дієцичні тощо. Останні є неоднозначними як за структурно-морфологічними, так й функціональними ознаками. При цьому, параметри структурно-функціональної організації популяцій виду оцінюються як системи конкретних макроструктур на рівні квітки, суцвіття, генеративного пагона, особини.

Основним функціональним параметром статевої диференціації популяцій різностатевих видів є показник співвідношення різних за статтю особин та участь кожної з них в процесі розмноження. Обліковою одиницею при цьому є підрахунок частки або процентної участі в популяціях особин різної статі. Однак, найчастіше кількісне співвідношення статей є нерівнозначним, що має безпосередній вплив на статеву структуру їх популяцій та різний характер розподілу в просторі [3]. Зважаючи на це, статева структура є важливим індикаційним показником стану популяцій, оскільки будь-які зміщення в співвідношенні статей відображають умови їх існування та різну адаптаційну здатність. Відповідно, потенційні можливості різностатевих особин в популяціях по-різному впливають на процеси їх відновлення й виживання.

Оскільки, основна генетична функція в процесі розмноження полягає в різному призначенні різностатевих структур, відповідно, кожна із статей має різне функціональне призначення. Установлено, що статева структура в популяціях різних видів є показником індивідуальним і характеризує різний кількісний розподіл в них особин за статевими формами (таблиця).

Таблиця. Співвідношення особин різної статі в популяціях дієцичних видів (усереднений показник), %.

Назва виду	Статеві форми особин, %		
	андроецичні	гіноецичні	гермафродитні
<i>Valeriana simplicifolia</i>	67,5	32,5	-
<i>Rhodiola rosea</i>	71,2	28,8	-
<i>Antennaria dioica</i>	74,2	25,8	-
<i>Antennaria carpatica</i>	65,2	34,8	-
<i>Rumex carpaticus</i>	27,2	72,8	-
<i>Rumex acetossela</i>	39,6	61,4	-
<i>Melandrium dioicum</i>	30,3	69,7	-
<i>Valeriana tripteris</i>	-	45,4	55,6
<i>Valeriana transsilvanica</i>	-	32,6	67,4
<i>Thymus subalpestris</i>	-	47,1	52,9
<i>Dianthus carpaticus</i>	-	49,3	51,2
<i>Dianthus compactus</i>	-	54,1	45,9

Загальною тенденцією у популяціях досліджуваних видів є те, що співвідношення статей, здебільшого, є неурівноваженим і має зміщення в бік однієї з них. В популяціях дієцичних видів з чітким розподілом на андроецичні й гіноецичні особини таких як *Antennaria dioica* (L.) Gaerth., *Rhodiola rosea* L., *Valeriana simplicifolia* (Rchb.) Kabath переважають андроецичні особини (60-70%) і, навпаки, в *Melandrium*

dioicum (L.) Cass.et Germ., *Rumex carpaticus* Zapal., *R. acetosella* (L.) та ін. - гіноєичні. Серед частково дводомних видів, зокрема гінодієичних, у співвідношеннях між гермафродитними й гіноєичними особинами деяку перевагу мають гермафродитні особини (50-60%).

Установлено, що важливим критерієм стану популяції різностатевих видів є індивідуальна спеціалізація генеративної сфери особин певної статі, особливості поділу їх функцій та реакція кожної з них на дію різних чинників середовища. Тому, будь-які зміни в чисельності особин та співвідношенні їх статей є важливим параметром популяції, який характеризує їх динамічні тенденції та різні адаптаційні здатності в залежності від впливу умов. Кожній різностатевій формі особин властивий відповідний екологічний диференціал, який відображає різні їх потреби до умов середовища. Відповідно, співвідношення в популяціях різностатевих особин визначається різною їх реакцією на зміни умов - еколого-ценотичних, едафічних, гідрологічних тощо. Непропорційний розподіл особин засвідчує про неоднакові їх екологічні вимоги та репродуктивні здатності. Кожна стать по-різному реагує на покращення або погіршення умов існування.

Дослідження показали, що андроеичні й гіноєичні особини мають різні вимоги до умов середовища і, в першу чергу, до вологості, температури, світлового режиму, мінерального живлення тощо. Зокрема, швидка реакція гіноєичних особин на тепловий режим забезпечує їм кращі життєві позиції та підвищує ймовірність відтворення насінневого потомства. Власне існуючі умови середовища модифікують взаємовідносини між особинами тої чи іншої статі та визначають стратегію їх самовідновлення.

Умовами середовища зумовлений і різний ритмологічний розвиток особин, який супроводжується різночасовим формуванням їх генеративної сфери. Гіноєичні особини вступають у вегетацію переважно раніше від інших, що й вносить певні розбіжності у співпаданні ритмів їх цвітіння в порівнянні з іншими статевими формами популяції. Дослідженнями встановлено, що найвищою є чисельність особин з жіночими квітками на початку цвітіння. Згодом, вона поступово змінюється на користь інших статевих форм, унаслідок чого виникає можливість реалізації різних систем запилення.

Водночас, статева структура популяції видів характеризує особливості функціонування та перспективи їх існування в конкретних умовах середовища. Відповідно до специфіки існуючих умов, як наприклад, у популяціях *Valeriana simplicifolia* на сфагново-мохових болотах і вологих луках, *Rhodiola rosea* в наскельних і різнотравно-лучних угрупованнях, *Valeriana tripteris* L. на різнотравних високогірних луках й серед лісових угруповань, *Thymus subalpestris* Klok.et Shost. в різнотравно-лучних та рідколісних угрупованнях формується характерний для популяції виду комплекс адаптаційних змін: болотний і лучний, скельний і різнотравний, субальпійський і лісовий, різнотравний і чагарниково-лісовий і т.д. Внаслідок неоднакового відношення різностатевих особин до еколого-ценотичних умов, окремі їх групи займають лише властиві для них умови. Вважається, що адаптаційний потенціал особин визначається сукупністю генетично детермінованих ознак їх поведінки, набутої в процесі онтогенезу при взаємодії з факторами існуючого середовища [6, 8].

Непропорційний характер статевого співвідношення особин та динамічність цього показника є показовим на прикладі популяції *Valeriana simplicifolia* в різних типах їх оселищ. Установлено, що в популяціях, які приурочені до бідних за мінеральним живленням сфагново-мохових боліт зростає частка андроеичних особин, а до вологих різнотравно-лучних – частка гіноєичних. Специфіка різного розподілу особин викликана різною їх реакцією на неоднотипні умови середовища. Окрім цього, такі особливості визначаються різним їх енергетичним потенціалом та затратами на репродуктивне відтворення [1, 10]. Гіноєичні особини є більш толерантними до умов середовища і чутливо реагують на його зміни, андроеичні – краще адаптуються до несприятливих умов. Таким чином, адаптаційний потенціал різностатевих особин по-різному скеровується на подолання несприятливих впливів та здатність адаптуватися до тих чи інших умов. Особливо показовою є ця залежність в популяціях, які знаходяться в різних висотних поясах над р.м. Так, у високогірних популяціях значну перевагу мають андроеичні особини (67,7%). Однак, із зміною кліматичних поясів до нижчих рівнів, у передгірських популяціях співвідношення статей змінюється на користь гіноєичних особин. На межі свого висотного мінімуму (250-300 м н.р.м.) співвідношення андроеичних особин до гіноєичних становить 52,6% і 47,4%.

Схильність андроеичних форм до екстремальних і менше сприятливих умов прослідковується й в інших різностатевих видів, зокрема в *Rhodiola rosea* (78,0%), популяції якої займають відкриті скельні угруповання високогір'я, в *Antennaria dioica* (65,2%) – в ксерофільних угруповання біловусових пасовищ і т.д. Така екологічна диференціація особин пов'язана з несинхронним використанням ресурсів середовища та їх диференціацією за екологічними нішами. Останні є тим важливим функціональним чинником, який впливає на діапазон коливань у співвідношенні статей та визначає їх співіснування в одному у тому ж фітоценозі.

Зважаючи на те, що репродуктивний потенціал популяції різностатевих видів визначається неоднаковою участю особин різної статі в процесах розмноження, актуального значення набувають ці показники за умов різної дії антропогенних чинників (випас, викошування трав, рекреація, заготівля рослин, механічне видалення окремих частин особин як лікарської сировини та ін.). Проведені дослідження показали, що внаслідок їх впливу порушується статевий склад популяції та знижується ефективність їх генеративного розмноження. Назагал, властивий різностатевим особинам репродуктивно-адаптаційний

потенціал по-різному скеровується на досягнення ними генеративних функцій та їх виживання в популяціях. Це безумовно впливає на перерозподіл стосунків між особинами різної статі та вносить зміни в статеву-просторову структуру їх популяцій. Установлено, що внаслідок пасовищного й рекреаційного навантаження в популяціях *Valeriana simplicifolia* чисельність гіноєцичних особин у відношенні до андроєцичних змінюється від 32% до 18%. Негативні наслідки, які пов'язані з інтенсивним вилучення підземної фітомаси особин у *Rhodiola rosea*, також супроводжується порушенням структурної цілісності популяцій та випаданням із їх складу в першу чергу гіноєцичних особин. Будь-яка елімінація структурних одиниць сповільнює процеси генерації, що призводить до зниження рівня генеративного розмноження та життєвості популяцій загалом. Характерною ознакою негативного впливу антропогенних чинників є зміни багатьох морфологічних показників, які пов'язані з розмірами особин, фітомасою, площею надземних і підземних органів тощо. Враховуючи те, що різностатеві особини вирізняються за енергетичними ресурсами, акумульованими в масі, то й затрати на репродуктивне відтворення в них будуть різними. Очевидно, в стресових ситуаціях андроєцичні особини підтримують свій життєвий потенціал за рахунок морфологічної пластичності та більшої їх вегетативної рухливості. Унаслідок вилучення значної частки генеративних особин порушується статева й просторова структура популяцій, послаблюються мікроеволюційні процеси та знижується рівень популяційного різноманіття виду.

Особливий вплив на характер мінливості структури природних популяцій різностатевих видів мають кліматичні зміни і, зокрема, гідрологічний і едафічний режими та їх вплив на динаміку видового складу рослинних угруповань. Актуального значення набувають ці показники за умов зміни екологічних умов внаслідок природної трансформації середовища, зокрема сукцесій, які пов'язані з заростанням угруповань та фітоінвазією невластивих для них видів. Сукцесійні зміни є однією з форм динаміки рослинних угруповань, що може призводити до появи одних та зникнення інших популяцій видів [2; 7]. Назагал, дигресивні зміни на заповідних територіях в останній період часу починають набирати значних масштабів і в майбутньому популяції верхніх рослинних поясів можуть бути витіснені внаслідок проникнення компонентів лісового й чагарникового ярусів та щільного заростання високотрав'ям. У випадку, коли вид не здатен проявляти достатньої пластичності, відбуваються зміни, які пов'язані з трансформацією його популяцій та рослинних угруповань загалом. Наприклад, в екологічно спеціалізованих популяціях болотних видів і, зокрема *Valeriana simplicifolia* в разі заростання й зміни умов середовища знижується стійкість особин, що створює несприятливі умови для їх розвитку й самовідновлення [5]. Такий стан популяцій в болотних угрупованнях пов'язаний як з незавершеною відновною сукцесією після введення заповідного режиму, так і глобальними процесами змін клімату, що призводить до збільшення участі видів з нижніх висотних поясів.

За умов заростання оселищ виду, розвиток пагонових й кореневищних структур пригнічується значно потужнішою кореневою системою інвазійних видів. Основною причиною є погіршення умов існування особин унаслідок негативного впливу задерніння, затінення, конкурентних відносин та обмеженого для них життєвого простору. Вплив цих чинників та подальша перебудова взаємостосунків між видами знаходить своє відображення в змінах багатьох онтогенетичних параметрів різностатевих особин та їх здатностей до відновлення. За таких умов знижуються показники річних приростів на пагонах, зменшується кількість бруньок поновлення, інтенсивність й циклічність розвитку пагонових структур та тривалість життєвого циклу загалом. Проведені дослідження за змінами онтогенетичних показників показали, що за несприятливих умов пагони мають неповний цикл розвитку й деякий час знаходяться в вегетативному стані, а потім відмирають, так і не досягнувши генеративного стану й фази цвітіння. Унаслідок зміни еколого-ценотичних умов у болотних угрупованнях збільшується кількість особин з низькою життєвістю та послабленою їх здатністю до поновлення. Участь генеративних особин є обмеженою, а насіннєве поновлення епізодичним, оскільки проростання насінин в умовах ксерофітизації та впливу конкуренції й заростання є не ефективним.

Умови середовища безумовно впливають на перебудову статевих стосунків в популяціях та їх внутрішньопопуляційну організацію. Важливим показником у самовідновленні особин є їх здатність до відновлення та формування нових репродуктивних структур. У випадку, коли статевий механізм не проявляє достатньої пластичності в підтриманні популяційної структурності виду відбуваються зміни, які можуть негативно впливати на процеси їх відновлення та виживання. При цьому необхідно враховувати різну стійкість різностатевих особин до впливу тих чи інших чинників середовища. Варіантів може бути кілька: коли особини різної статі змінюють свою чисельність стосовно дії факторів впливу, в іншому випадку – зумовлюють одночасну їх елімінацію, що призводить до порушень цілісності їх популяцій.

На основі проведених досліджень установлено, що основні тенденції змін у структурно-функціональній організації популяцій різностатевих видів спостерігаються внаслідок впливу різних чинників як природного, так і антропогенного характеру. Важливими популяційно-індикаційними параметрами при цьому є статева диференціація особин, їх репродуктивна здатність та стратегія виживання. Останні визначаються індивідуальними особливостями різностатевих особин та різним їх відношенням до умов середовища. Це дає можливість встановити характерні риси функціонування популяцій, а також перспективи їх існування. Маючи різний репродуктивний потенціал, різностатеві особини, здатні по-різному реагувати на зміни умов, а це в свою чергу впливає на процеси відновлення популяцій, їх самопідтримання та виживання.

З метою збереження популяційного різноманіття різностатевих видів важливим є врахування особливостей їх репродуктивної біології, специфіки просторово-статевого розподілу особин та характеру мінливості індивідуальних й групових ознак залежно від стану фітосистем та адаптації видів до умов існування. В місцях порушених впливом як природними так й антропогенними чинниками, найпридатнішою формою збереження популяцій є застосування диференційованого режиму їх охорони. Важливою є організація біогенетичних резерватів з метою збереження цінного генофонду їх популяцій. Актуальним є ведення регулярних фітосозологічних моніторингових досліджень, на основі яких можна оцінити життєвий стан популяцій та з'ясувати причини, які зумовлюють зниження рівня їх біорізноманіття та спрогнозувати можливі наслідки змін.

Література

1. Грант В. Эволюционный процесс: критический обзор эволюционной теории / В. Грант. – М.: Мир, 1991. – 488 с.
2. Дигрессия биоценологического покрова на контакте лесного и субальпийского поясов в Черногоре / [под ред. К.А.Малиновского]. – К.: Наук. думка, 1984. – 208 с.
3. Дмитрах Р.І. Структурно-функціональні особливості та статева диференціація популяцій різностатевих видів рослин Карпат / Р.І. Дмитрах // Наук. вісник Ужгород. нац. ун-ту. Серія біологія. – 2003. – № 2. – С. 19 - 22.
4. Дмитрах Р.І. Статева диференціація рослин різних життєвих форм та особливості самопідтримання їх популяцій в Українських Карпатах / Р.І. Дмитрах // Наук. записки Держ. природозн. музею. – Львів. - 2009. – Вип. 25. – С. 65 - 70.
5. Дмитрах Р.І. *Valeriana simplicifolia* (Rchb.) Kabath в Україні: поширення, морфологія, еколого-ценотична приуроченість / Р.І. Дмитрах // Укр. ботан. журн. – 2011. - Т. 68, № 5. – С. 701 - 710.
6. Казначеев В.П. Современные аспекты адаптации / В.П. Казначеев. – Новосибирск: Наука, 1980. – 192 с.
7. Миркин Б.М. Фитоценология. Принципы и методы / Б.М. Миркин, Г.С. Розенберг. – М.: Наука, 1978. – 210 с.
8. Северцов А.С. Основы теории эволюции / А.С. Северцов. – М.: изд-во МГУ, 1987. – 320 с.
9. Яблоков А.В. Популяционная биология / А.В. Яблоков. – М.: изд-во МГУ, 1987. – 303 с.
10. Harper J. Population Biology of Plants. – London; New York: Acad. Press, 1977. – 892 p.

Стаття поступила до редакції 22.10.2012р.; прийнята до друку 01.11.2012 р.

УДК 582.998-152.2

ДЕМЕКОЛОГІЧНІ ДОСЛІДЖЕННЯ *SAUSSUREA DISCOLOR* (WILLD.) DC. У ЧИВЧИНСЬКИХ ГОРАХ

О.В. Баглей

Чернівецький національний університет ім. Ю.Федьковича, кафедра екології та біомоніторингу,
e-mail: bagley_oks@ukr.net

У статті розглянуто головні принципи комплексних демографічних досліджень популяцій рідкісних видів рослин на прикладі *Saussurea discolor* (Willd.) DC. Встановлена фітоценотична приуроченість дослідженого виду, екологічні параметри місцезростання, вікова та віталітетна структура популяції.

Ключові слова: рідкісний вид, популяція, демографічні параметри, моніторинг

Baglej O.V. Demographic-ecological researches of *Saussurea discolor* (Willd.) DC. in Chyvcshny Mountains. The main principles of complex demographic researches of populations of rare species plants on the example of *Saussurea discolor* (Willd.) DC. are considered in this article. Phytocoenotic affinity studied species, environmental parameters habitat, the age structure of the population and vitality was determinate.

Keywords: rare species, population, demographic parameters, monitoring.

Вступ

Щороку у науковій літературі з'являється значна кількість публікацій, присвячених дослідженню рідкісних видів рослин. Проте, більшість спеціалістів погоджується з думкою, що гарантованого механізму збереження біорізноманіття поки що не досягнуто. З одного боку, це пов'язано з проблемами організації та ефективності наукових досліджень у галузі рідкісних видів рослин, з іншого – з правовими та соціальними проблемами фітосозології [1]. Для забезпечення збереження рідкісних видів рослин науковцями рекомендується [1; 2] проводити різносторонню роботу, яка повинна охоплювати щонайменше три напрями: перший -