

ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ ПОПУЛЯЦІЙ *FESTUCA HETEROPHYLLA* LAM. ЗА ПОКАЗНИКАМИ НАСІННЄВОГО РОЗМНОЖЕННЯ

І.О. Беднарська

*Інститут екології Карпат НАН України,
e-mail: Ibednarska@ukr.net*

Festuca heterophylla Lam. є рідкісним видом флори України, кількість локалітетів якого істотно скоротилася за останні 100 років. Відповідно було поставлено питання щодо оцінки успішності його відтворення у природних популяціях, зокрема, за параметрами генеративної сфери. Здійснений порівняльний аналіз просторової структури, насінневої продуктивності та схожості насіння різних ценопопуляцій виду. Установлено, що оптимальними для *Festuca heterophylla* є не стільки лісові умови, як це традиційно вважалося, скільки умови екотонів. Успішний експеримент з пророщування насіння та висадки його у відкритий ґрунт показали, що вид має закладений достатньо високий потенціал і може бути ренатуралізованим у природних оселищах.

Ключові слова: *Festuca heterophylla*, ценопопуляції, насіннева продуктивність, схожість насіння, Україна.

Bednarska I.A. Comparative analysis of the populations *Festuca heterophylla* Lam. on the parameters of seed reproduction. *Festuca heterophylla* Lam. is rarity species in the flora of Ukraine – significant decrease its localities for the last 100 years was detected. The research results of generative parameters of populations *Festuca heterophylla* are presented. Analysis and comparison of spatial structure, seed production and germination of populations in different habitats are given. The optimal condition for the species was determined ecotones. The germination experiments and planting in open soil were investigated. Good germination and successful survival in outdoor shown that the species has a great potential, and also demonstrate the possibility renaturalisation species in nature habitat.

Key words: *Festuca heterophylla*, population, seed production, germination, Ukraine.

Вступ

Festuca heterophylla Lam. належить до рідкісних і зникаючих видів флори України, кількість локалітетів яких упродовж останнього століття зменшилася майже вдвічі. Цей лісовий тіневитривалий вид дуже рідко трапляється в нижній лісовій смузі Карпат та дещо частіше в рівнинних широколистяних лісах на Північно-Західному Поділлі. Загальний ареал *F. heterophylla* охоплює Атлантичну та Середню Європу; також відома на Кавказі, у Середземномор'ї та в Малій Азії; в Україні росте на східній межі європейської частини ареалу. Основним чинником, що визначає поширення виду, є його екологічні особливості, які тісно пов'язані з природною межею поширення *Quercus robur*.

Основною причиною зникнення виду стало фактично його фізичне знищення внаслідок розростання міст, розширення автотрас, рекреаційних навантажень на локальні популяції та ін. З іншого боку, вид зник унаслідок вирубування та зміни співвідношення площ з домінуванням дуба та бука [3].

Першим кроком до охорони виду стало його включення до нового видання Червоної книги України [6]. Другим – наша спроба оцінити перспективи тих нечисленних популяцій, що залишилися в регіоні.

Матеріали і методи

Дослідження виду проведено на прикладі двох базових локалітетів: на г. Голиця (Тернопільська обл., Бережанський р-н, окол. с. Гутисько) та у с. Підтемне (Львівська обл., Пустомитівський р-н).

Дослідження ценопопуляцій проводили за стандартними методиками [4; 5]. Усі підрахунки виконані у триразовій повторності.

Особливу увагу приділено вивченню насінневого розмноження *F. heterophylla*. Передусім це пов'язано з тим, що вегетативне омолодження у цього виду ми не спостерігали, відповідно партикуляція дернин не веде до розмноження (за рідкісним виключенням), а значить функція відтворення практично повністю залежить від насінневого розмноження.

Вивчення насінневої продуктивності видів проводили з урахуванням таких показників, як кількість усіх квіток на 1 генеративний пагін, кількість колосків на 1 генеративний пагін та кількість генеративних пагонів на дернину.

Потенційна насіннева продуктивність пагону дорівнює кількості квіток у волоті, відповідно, залежить від: 1) кількості квіток у колоску та 2) кількості колосків на волоть. У той же час фактична насіннева продуктивність пагона дорівнює кількості повноцінно сформованого насіння. Чим меншою буде різниця між потенційною та фактичною насінневою продуктивністю, тим краще популяція реалізовує свій потенціал, а значить - тим кращим є її загальний стан.

Оцінити абсолютну кількість сформованого насіння, тобто фактичну насінневу продуктивність у представників роду *Festuca* є досить складно. Передусім це пов'язано з великою кількістю квіток у волоті - їх кількість може сягати 300 штук. Якщо насінина добре достигла й має темно коричневе забарвлення, то її можна побачити крізь напівпрозору верхню квіткову луску (розібравши попередньо колосок на окремі квіти). Та, оскільки вже у фазі середньої стиглості колоски починають масово осипатися, щоб оцінити потенційну насінневу продуктивність, матеріал необхідно збирати недозрілим, відповідно візуально наявність насінини оцінити неможливо. Розбирати під бінокляром кожен дрібну квітку, розмір якої сягає 3-5 мм, а верхня та нижня луски щільно прилягають одна до одної - фізично також мало реально. Проте, з огляду на тривалий досвід роботи з видами роду *Festuca* ми пропонуємо дещо опосередкований спосіб оцінки ступеня обнасення волоті. Суть методу полягає в тому, щоб урахувати кількість колосків у волоті за кількістю квіток у них. Це пов'язано з тим, що у кожному колоску остання (верхня) квітка є майже завжди недорозвинена. Також, у більшості випадків, у двоквіткових колосках насінини не зав'язуються, а у триквіткових, у кращому випадку, може сформуватися одна насінина. Це означає, що чим більше у волоті буде малоквіткових колосків, тим меншою буде фактична насіннева продуктивність. Відповідно, обрахунок «умовно фактичної» насінневої продуктивності необхідно виконувати за такою формулою: із загальної кількості квіток у волоті віднімаємо кількість недорозвинених квіток, яка дорівнює сумі кількості колосків (будь який один колосок – одна недорозвинена квітка) плюс кількість дво- та триквіткових колосків, в яких друга квітка не формує насінину. Оскільки отриманий результат не показує абсолютну кількість насінин, а лише допомагає максимально наблизитись до цього значення, отриманий показник ми пропонуємо називати «умовно фактичною» насінневою продуктивністю. Нижче буде доведено, що навіть такий наближений показник дає хороший результат при порівнянні загального стану популяцій. Відповідно, для обрахунку потенційної та умовно фактичної насінневої продуктивності для кожного генеративного пагону було пораховано кількість одно-, дво-, три-, чотири- і т.д. квіткових колосків.

Просторова організація популяцій *F. heterophylla* у згаданих локалітетах є різною. Якщо у Підтемному поодинокі особини спорадично трапляються в усій смузі (близько 20 м завширшки) по периферії лісу (мала щільність/більш-менш рівномірний розподіл), то на Голиці *F. heterophylla* росте певними локусами (локальні скупчення/висока щільність). При цьому на Голиці можна вирізнити дві субпопуляції: лісову, яка росте під наметом лісу в складі трав'яного покриву корінної чагарникової бучини (*Fagetum fruticosum*) (вік деревостану - понад 120 років, загальна зімкненість - 0,5-0,6) та узлісну або екотонну зі значною кількістю видів термофільного лучно-степового різнотрав'я. Останнє угруповання, розташоване на периферії привершинного лісового насадження й є, очевидно, деградуючим екотоном старого корінного дубово-букового лісу та схилових лучно-степових ценозів *Cariceta humilis*. За наявності такої екологічної диференціації виникло питання – які умови для виду є оптимальнішими й наскільки реалізовується потенціал виду за різних умов.

Результати та обговорення

Субпопуляції на г. Голиця одна від одної не є повністю ізольовані, однак порівняння параметрів генеративної сфери показало, що вони істотно різняться між собою за життєвим станом. Детально зупинятися на аналізі отриманих даних щодо морфометричних параметрів рослин у цій роботі ми не будемо, оскільки це є предметом окремого обговорення, зазначимо лише, що рослини з екотонної смуги на Голиці, порівняно з лісовими, мають істотно більші всі параметри генеративної сфери (більші розміри волотей, колосків, нижньої квіткової луски, більша кількість квіток у колоску та на волоті), що свідчить про кращий загальний стан особин й, відповідно, кращі для виду умови вирощання.

Якщо порівняти вибірки за кількістю різно-квіткових колосків (табл. 1), то видно, що в усіх них максимум припадає на три- та чотирьоквіткові колоски, проте, у рослин з узлісся більшість решти становлять п'яти та шестиквіткові колоски, тоді як у лісових особин цю більшість складають одно- та двоквіткові колоски. Для порівняння, у Підтемному, де еколого-ценотичні умови є більш «вирівняні», співвідношення мало- та багатоквіткових колосків є приблизно однаковим впродовж усіх трьох років спостережень.

Таблиця 1. Сумарна кількість різноквіткових колосків у вибірках *Festuca heterophylla* (у розрахунку на 50 пагонів)

| Вибірка, рік | 1 Голиця, 2006 | 2 Голиця- ліс, 2008 | 3 Голиця- узлісся, 2008 | 4 Голиця- ліс, 2009 | 5 Голиця- узлісся, 2009 | 6 Підтемне, 2007 | 7 Підтемне, 2008 | 8 Підтемне, 2009 |
|----------------|----------------------|------------------------------|----------------------------------|------------------------------|----------------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|
| Колоски | | | | | | | | |
| 1-квіткові | 34 | 108 | 9 | 70 | 15 | 64 | 94 | 45 |
| 2- квіткові | 152 | 404 | 80 | 188 | 178 | 237 | 416 | 205 |
| 3- квіткові | 773 | 508 | 418 | 1110 | 840 | 1018 | 1249 | 1008 |
| 4- квіткові | 710 | 168 | 568 | 912 | 1428 | 661 | 541 | 511 |
| 5- квіткові | 185 | 59 | 140 | 158 | 1020 | 223 | 100 | 203 |
| 6- квіткові | 27 | 4 | 8 | 0 | 60 | 24 | 36 | 27 |
| К-сть колосків | 1881 | 1234 | 1240 | 2438 | 3541 | 2227 | 2436 | 1999 |

Звичайно, це не могло не вплинути й на показники потенційної та фактичної насінневої продуктивності різниця між якими у Підтемному становить майже у два рази. Це ж співвідношення на Голиці у екотонної субпопуляції становить близько 1,5, тоді як у лісової фактична насіннева продуктивність у 2-2,7 разів менша від потенційної (таблиця 2).

Попри коливання показників з року в рік дистанція між субпопуляціями в одному локалітеті, тим не менше, зберігається, причому ця різниця є більшою ніж між середніми показниками вибірок з різних локалітетів.

Таблиця 2. Порівняння насінневої продуктивності у вибірках *Festuca heterophylla*

| № п/п | Вибірка / рік | Потенційна насін. прод. (к-сть квіток на пагін), $M \pm m$ | Cv, % | Умовна фактична насін. прод. (к-сть насінин на пагін), $M \pm m$ | Cv, % | К-сть пагонів на дернину | Потенційна насін. прод. дернини (к-сть квіток на дернину), $M \pm m$ | Cv, % |
|-------|-------------------|--|-------|--|-------|--------------------------|--|-------|
| 1 | Голиця 06 | 131,6 \pm 6,2 | 42,9 | 75,54 \pm 5,24 | 63,6 | 8,6 \pm 0,8 | 1278 \pm 211 | 151,4 |
| 2 | Голиця ліс 08 | 121,6 \pm 9,2 | 39,9 | 45,43 \pm 7,5 | 87,3 | 9,2 \pm 1,2 | 1106 \pm 150 | 71,7 |
| 3 | Голиця узлісся 08 | 211 \pm 14,4 | 31,2 | 128,2 \pm 12,2 | 43,6 | 11 \pm 1,5 | 2356 \pm 393 | 76,4 |
| 4 | Голиця ліс 09 | 164,3 \pm 12,4 | 41,2 | 89,6 \pm 10,2 | 62,5 | 7,4 \pm 0,8 | 11012 \pm 118 | 58,9 |
| 5 | Голиця узлісся 09 | 281,3 \pm 16,9 | 33 | 190 \pm 17 | 49 | 5,9 \pm 0,7 | 6132 \pm 207 | 69,5 |
| 6 | Підтемне 07 | 152,7 \pm 6,5 | 35,8 | 81,5 \pm 6,4 | 66,2 | 8,7 \pm 0,7 | 13591 \pm 123 | 75,4 |
| 7 | Підтемне 08 | 151,1 \pm 8,4 | 39,3 | 69 \pm 7,6 | 78 | 9,1 \pm 0,9 | 1313 \pm 149 | 70,7 |
| 8 | Підтемне 09 | 134 \pm 7,9 | 41,5 | 69,7 \pm 7 | 72 | 5,6 \pm 0,5 | 805 \pm 94 | 82,4 |

Щоб перевірити життєздатність насіння *F. heterophylla* було проведено експеримент з його пророщування. Для цього в чашки Петрі на мокрий фільтрувальний папір було висіяно по 120 насінин зібраних для порівняння з лісу та узлісся. Активне проростання минулорічного насіння спостерігалось вже через тиждень. Через 10 днів було зафіксовано, що узлісних не проросло 13, а лісових - 14 насінин, що свідчить про дуже високу загалом схожість насіння). Попри однакові результати щодо схожості, необхідно зазначити, тим не менше, що життєвість "лісового" насіння є дещо нижчою від "узлісного", що видно в першу чергу за випереджаючими темпами розвитку останніх. Наприклад, через 2 тижні довжина першого листка в середньому у "лісових" становила (20-) 30-35 (45) мм, тоді як в "узлісних" - на 5 мм довше. Така сама тенденція зберігалася й після висадки проростків та ювенільних особин на експериментальну площадку у відкритий ґрунт. За рівних умов, близько 10 % "узлісних" рослин вже на другий рік перейшло до генеративної фази розвитку, тоді як усі "лісові" лишилися у вегетативному стані.

Також був проведений експеримент щодо пророщування насіння з однієї волоті. На відміну від попереднього, відбиралося не лише повноцінне насіння з різних особин, а висівалося все насіння, що формувалося одна волоть. Якщо від рослини з узлісся проростає дві третини насіння (за виключенням останніх недорозвинених квіток у колоску), то з лісової волоті – лише третина, що, на нашу думку, в першу чергу

пов'язано з “малоквітковістю” лісових колосків та, у зв'язку з цим, великим відсотком недорозвинених квіток.

Висновки

Отримані дані показали, що *F. heterophylla*, як і багатьом іншим видам костриць [2] властива порівняно висока насіннева продуктивність та висока схожість насіння. Це підтверджують наші дані як щодо кількості продукованого насіння так й експеримент щодо пророщування насіння *F. heterophylla*, в якому схожість сягла майже 90%. Отже, можна зробити висновок, що біологічних перешкод на етапі формування і проростання насіння нема. Скоріш за все, на нашу думку, однією з основних причин низького рівня виживання молодих особин є слабка їхня конкурентна спроможність.

Згідно з результатами наших спостережень за різними видами костриць (у тому числі й *F. heterophylla*), за умови зняття ценотичного пресу та конкуренції з боку інших видів у вільних екологічних нішах відбувається активне насіннєве відтворення видів роду. Такими плацдармами можуть виступати як периферійні ділянки популяцій так і місця природних зсувів або відслонень. Попри велику кількість проростків, мала кількість ювенільних та іматурних особин свідчить, що саме на цих етапах індивідуального розвитку відбувається елімінація рослин. Спостереження на дослідній ділянці показали, що виживанню молодих рослин суттєво сприяє “ефект групи”, коли поодинокі особини є уразливіші від тих, що ростуть групою близько одна до одної. Це забезпечує до певної міри від незахищеності від вітрів, вибивання сильним дощем, відкритості для механічних пошкоджень та ін.

Порівняння насінневої продуктивності виду в умовах затінення під пологом лісу та в набагато світліших «вікнах» або на узліссях показало, що в другому випадку рослини продукують набагато більше насіння, мають загалом істотно більшу кількість генеративних пагонів, довші волоті, та більш багатоквіткові колоски. У лісі різниця між потенційною та умовною фактичною насінневою продуктивністю є набагато більшою ніж така на узліссях, де насіння набагато краще зав'язується та швидше досягає. Тобто в лісі, вид фактично «пересиджує», тоді як за сприятливих умов, *F. heterophylla* демонструє закладений у ній великий потенціал.

Таким чином, *F. heterophylla* є не стільки сциофілом, як це традиційно вважалося, скільки видом, який просто здатний витримувати умови довготривалого затінення, тоді як оптимальними для виду є екотопи світлих, розріджених лісів, екотонні угруповання узлісь і чагарникових заростей.

Успішність експерименту з пророщування насіння *F. heterophylla* та подальшого високого рівня виживання проростків в умовах відкритого ґрунту свідчать на користь потенційної можливості ренатуралізації виду у природні екотопи. Варто також зазначити, що *F. heterophylla*, з її тонкими волосовидними листками до 40-50 см, виглядає надзвичайно декоративно. Ураховуючи, що помірне затінення є сприятливим для дуже небагатьох видів, така екологічна особливість *F. heterophylla* та її декоративність можуть бути використані для вирощування на клумбах і в ландшафтному дизайні загалом.

Література

1. Бедей М.І. Схожість насіння карпатських видів роду костриця (*Festuca* L.) / М.І. Бедей // Укр. ботан. журн. – 1967. – 24, № 4. – С. 57 - 62.
2. Бедей М.І. Плодоношення костриць в природних фітоценозах Українських Карпат / М.І. Бедей // Укр. ботан. журн. – 1969. – 26, № 4. – С. 41 - 46.
3. Беднарська І.О. *Festuca heterophylla* Lam. (*Poaceae*) – зникаючий вид флори України / І.О. Беднарська, О.О. Кагало // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2005. – Вип.39. – С. 47 - 53.
4. Денисова Л. В. Програма и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР / Л.В. Денисова, С. В. Никитина, Л. Б. Заугольнова. – М.: Госагропро СССР. Всесоюзный научно-исследовательский институт охраны природы и заповедного дела, 1986.– 40 с.
5. Серебрякова Т. И. Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций / Т.И. Серебрякова, Н. М. Григорьева, Л. Б. Заугольнова, Н. С. Сугоркина // Методические разработки для студентов биологических специальностей. Моск. гос. пед. институт им. В.И. Ленина. – М., 1986. – 74 с.
6. Червона книга України. Рослинний світ / За ред. Я.П. Дідуха. – К: Глобалконсалтинг, 2009. – 564 с.

Стаття поступила до редакції 28.09.2012р.; прийнята до друку 10.10.2012 р.