

УЖГОРОДСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

На правах рукопису

ФЕЛЬБАБА-КЛУШИНА Любов Михайлівна

**БІОЕКОЛОГІЯ COLCHICUM AUTUMNALE L. ТА  
МОНІТОРИНГ СТАНУ ЙОГО ПОПУЛЯЦІЙ В  
УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ**

03.00.01. - ботаніка

АВТОРЕФЕРАТ

дисертації на здобуття наукового ступеня

кандидата біологічних наук

Ужгород - 1995

Дисертацією є рукопис

Робота виконана на  
кафедрі ботаніки Ужгородського державного університету

Науковий керівник - доктор біологічних наук, проф. В.І.Комендар

Офіційні опоненти:

*д.б.н., проф. Сікура Ц.Ц.*  
*д.б.н. Гамор Ф.Д.*

Провідна організація - *Інститут екології Карпат*  
*АН України*

Захист відбудеться "22" серпня 1995 р. о \_\_\_\_ год.  
на засіданні спеціалізованої вченої ради К. 15.01.01  
Ужгородського державного університету,  
м. Ужгород, вул. Волошина, 54, ауд. 242.

З дисертацією можна ознайомитись у бібліотечі Ужгородського  
державного університету, м. Ужгород, вул. Капітульна, 9

Автореферат розісланий "\_\_\_\_" "ЛНБ ім. В. Стефаника  
АН України 1995 р.

Вчений секретар спеціалізованої вченої ради

ЛНБ України ім. В. Стефаника

*Голітук*

Голітук П.І.



00779135 (W)

## ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність проблеми. Постійна антропопресія, якої зазнає за останні десятиріччя флора Українських Карпат, ставить під загрозу своєрідний генофонд флори Карпат, і, зокрема, лучної флори, призводить до зникнення окремих видів та ценозів, вульгаризації флористичного і ценотичного складу лук та нивелювання їх регіональних особливостей. Пізньовіт осінній - *Colchicum autumnale* L. - гістерантний ефемероїд, геофіт, представник лучної рослинності Карпат.

*C. autumnale* - джерело цінних алкалоїдів, що використовуються в генетиці, селекції, медичині, а також - високодекоративна рослина, медонос.

Під впливом антропогенного фактору зникають популяції виду, зменшується його генетична різноманітність, скорочується ареал. *C. autumnale* занесений до "Червоної книги Української РСР" (1980), як зникаючий вид. В зв'язку з тим, що *C. autumnale* порівняно маловивчений вид у Карпатах, для припинення дигресії його популяції, організації наукових основ охорони генофонду виду і реабілітації в природних умовах, а також з метою введення його в культуру, нами проведені комплексні біоекологічні дослідження виду на рівні мікро-, мезо-, та макробіосистем в різних умовах еко- і біотопу, на луках з різним режимом господарювання, та в умовах флористичних заказників, де вид охороняється з 1983 року. Проведені дослідження - важливий крок до охорони всього лучного екофлороценотичного комплексу Українських Карпат.

Мета і завдання досліджень. Метою досліджень було вивчення біоекологічних особливостей *C. autumnale*, проведення моніторингу стану його популяцій, їх динамічних тенденцій в умовах Карпат, для того, щоб розробити наукові основи охорони і відновлення генофонду виду в біотопах досліджуваного регіону, припинити процес скорочення його ареалу, а також розробити практичні рекомендації по введенню в культуру.

Основні завдання досліджень:

- визначити сучасний ареал *C. autumnale* в Українських Карпатах, встановити екологічну та ценотичну приуроченість:

- вивчити таксономічну структуру, фенотипічну та морфолого-географічну мінливість виду;

- дослідити морфогенез та ритм сезонного розвитку *S. autumnale* в різних рослинних поясах Карпат;

- вивчити великий життєвий цикл розвитку виду;

- вивчити репродуктивну біологію виду:

а) типи вегетативного розмноження та інтенсивність вегетативного поповнення популяцій;

б) цвітіння та запилення;

в) насінну продуктивність особин і популяцій;

г) схожість, проростання, способи розповсюдження насіння та його запас у ґрунті, індекс відновлення популяцій;

- провести моніторинг стану популяцій *S. autumnale* (вивчити вікову, віталітетну, функціональну структури);

- визначити тип динаміки та тип еколого-ценотичної стратегії популяцій в різних умовах зростання;

- провести аналіз екологічних та фітоценотичних умов зростання досліджуваних популяцій, виявити оптимум зростання;

- розробити наукові основи охорони *S. autumnale*, виходячи з його внутрішньовидової структури, загальної структури популяцій та напрямків успішних змін угруповань, що відбуваються під впливом природних та антропогенних факторів, вивчити принципи створення нових флористичних заказників.

Наукова новизна. В регіоні Українських Карпат вперше встановлено синтаксономічну структуру *S. autumnale*, вивчено внутрішньо- та міжпопуляційну мінливість в залежності від умов зростання.

- Вивчено морфогенез та ритм сезонного розвитку виду в різних ландшафтно-географічних поясах Карпат.

- Детально досліджено онтогенез, встановлено його поліваріантність.

- Вивчено типи вегетативного розмноження виду та інтенсивність вегетативного поповнення популяцій в різних умовах еко- та біотопу.

- Досліджено насінну продуктивність особин та популяцій, фактори впливу на окремі її елементи та ступінь взаємозв'язку між ними, індекс відновлення популяцій, польову схожість насіння, динаміку його проростання, а також способи розповсюдження.

- Встановлено тип динаміки популяцій *C. autumnale* в умовах флористичних заказників, а також на луках з різним режимом господарювання.

- Встановлено типи базових вікових спектрів *C. autumnale*.

- Вивчено віталітетну та функціональну структуру популяцій.

- Проведено аналіз екологічних умов зростання особин *C. autumnale* та фітоценотичних умов зростання його популяцій, встановлений еколого-ценотичний оптимум зростання виду.

- Визначено тип еколого-ценотичної стратегії популяцій.

- Розроблено наукові основи охорони генофонду *C. autumnale* в Карпатах, виходячи із його внутрішньовидової структури, особливостей біології, структури і динаміки популяцій.

На захист виносяться такі положення:

1. Вертикальна зональність Українських Карпат, просторова і репродуктивна ізольованість популяцій - основні мікроеволюційні фактори, які спричиняють політипічну структуру *C. autumnale*. В досліджуваному регіоні вид представлений двома підвидами: *C. autumnale* ssp. *autumnale* Dostal, 1985 (в гірському поясі), ssp. *pannonicum* (Griseb et Schenk) Dostal, 1985 (на низовині та в передгір'ї).

2. Співвідношення способів поповнення популяцій знаходиться в прямій залежності від режиму господарювання, який підтримується на луках, де зростає вид, та від фітоценотичних умов угруповань.

3. Великомасштабно-флуктуаційний (циклічно-сукцесійний) тип динаміки популяцій, обумовлений загальними сукцесійними змінами рослинних угруповань з участю виду, що відбуваються, в основному, під впливом антропопресії.

4. Віталітетна структура низовинно-передгірних популяцій визначається порівняно високою фітомасою особин, а гірських - високими показниками репродуктивного зусилля.

5. В перегір'ї на вторинних сінокісних луках з невисоким травостосом, нещільним дерном та свіжими ґрунтами, реалізуються екологічний та фітоценотичний оптимуми зростання виду.

#### Практичне значення.

1. Розроблено наукові основи охорони виду виходячи з його внутрішньовидової структури, загальної структури популяцій та напрямків сукцесійних змін екосистем, що відбуваються під впливом природних та антропогенних факторів.

2. Виявлені оптимальні екологічні умови зростання особин виду та оптимальні фітоценотичні умови зростання популяцій для моделювання антропоценозів з участю виду.

3. Отримані результати по вивченню онтогенезу та структури популяцій *C. autumnale* доповнюють відомості про досліджуваний об'єкт складають наукову цінність і можуть бути використані при читанні лекцій в наукових і навчальних цілях.

4. Результати комплексного вивчення виду, як елементу екосистем, стали основою для розробки рекомендацій по введенню виду в культуру - одного з найважливіших засобів збереження генофонду.

5. В ботанічному саду УжДУ створено генофондову ділянку популяції *C. autumnale*, яка може бути використана як джерело посівного матеріалу для створення штучних насаджень виду з промисловою метою.

Апробація роботи. Результати досліджень по темі дисертаційної роботи доповідалися на наукових конференціях (Київ, 1992; Київ, 1993; Кривий Ріг, 1994; Львів, 1994; Ужгород, 1994), присвячених вивченню онтогенезу інтродукованих

видів природних флор в ботанічних садах, охороні генофонду рослин України, структурі та динаміці популяцій та на засіданні Спеціалізованої Вченої Ради біологічного факультету Ужгородського університету (23.12.1994).

Публікація результатів досліджень. Автором опубліковано 12 наукових робіт, з них 4 статті в провідних біологічних журналах та 8 тезисних доповідей у наукових збірниках.

Об'єм і структура роботи. Робота викладена на ... сторінках машинопису і складається із вступу, ... розділів, списку цитованої літератури, який включає ... назв, в т.ч. ... іноземних, та додатку. Ілюстративний матеріал складає ... таблиці, ... рисунків і графіків.

## РОЗДІЛ I. МАТЕРІАЛ І МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ.

Основою для написання роботи послужили власні дослідження, що проводилися в період з 1991 по 1994 рік в Закарпатській та Чернівецькій областях України, результати спостережень та експериментів, проведених в польових та лабораторних умовах, а також літературні відомості. Вивчали 6 популяцій виду, що зростають на низовині, в передгір'ї та нижньому гірському поясі Карпат на луках з різним режимом господарювання. За робочу одиницю прийнято об'єм популяції в розумінні Т.О.Работнова (1950) т.б. ценопопуляцію. Для встановлення сучасного ареалу виду в Українських Карпатах проводилися експедиційні дослідження, використано гербарні матеріали. Обробка описів і виділення одиниць рослинності виконані згідно принципів флористичної класифікації Braun-Blanquet (1964). Органо- та морфогенез вивчали шляхом препарування бульбоцибулин (Скритчинский и др., 1970). Фенологічні спостереження проводилися круглорічно шляхом реєстрації фаз росту і розвитку рослин (Бейдеман, 1974). Вивчення онтогенезу та вікової структури, щільності, фітомаси та обсягу популяцій в різних еколого-ценотичних умовах проводилось на трансектах (1x5 м), які закладали рандомним методом (Ценопопуляції

растений, 1976). Біоморфологічну характеристику вікових груп складено на основі обмірювань 25-30 особин. Вікові стани особин та типи популяцій виду визначали за Т.О.Работновим (1950 а, б, 1964) з доповненнями О.В.Смірної (1969). Віталітетна структура популяцій та еколого-ценотичні умови зростання виду вивчалися за Ю.А.Злобіним (1989, 1984).

Веgetативне розмноження та енергію вегетативного поповнення популяцій вивчали згідно з методикою М.С.Шалит (1960), цвітіння і запилення - за О.Н.Пономарьовим (1960, 1970). Фертильність пилку вивчали шляхом його пророщування на покривному скельці у вологій камері на поживному середовищі, морфологію досліджували за допомогою скануючого мікроскопу (ІЕМ-2). Дослідження насінної продуктивності проводили згідно методик Т.А.Работнова (1950) та І.В.Вайнагія (1973), схожість насіння в польових умовах вивчали за методикою Вл.В.Скрипчинського (1973), в лабораторних - за методикою І.В.Вайнагія (1960), енергію насінного поповнення популяцій - згідно методики Л.А.Жукової (1985).

Цифровий матеріал обробляли методами варіаційної статистики (Плохинский, 1970; Зайцев, 1973) на комп'ютері IBM PC/XT.

## РОЗДІЛ 2. СИСТЕМАТИЧНЕ ПОЛОЖЕННЯ ТА ВНУТРІШНЬОВИДОВА МІНЛИВІСТЬ

### 2.1. Систематичне положення.

За класифікацією А. Engler (1964) *C. autumnale* відноситься до родини Liliaceae Juss., порядку Liliales. Згідно з класифікацією однодольних R. Dalgren et al. (1985), вид належить до родини Colchicaceae Nees., порядку Liliales, а за системою магнолофітів А.Л.Тахтаджяна (1987) - до підродини Colchicoide, родини Melanthiaceae Batsch., порядку Liliales.

На обширному ареалі *C. autumnale* проявляє значну мінливість за багатьма морфоознаками, що було причиною виділення цілого ряду

внутрішньовидових таксонів різного рангу, в межах виду описані рослини, які виділяються як типова різновидність: *C. autumnale* var. *autumnale* (Soo, 1973) або ж підвид *C. autumnale* ssp. *autumnal* (Dostal, 1958, 1985), а також ті, які відрізняються від типових за комплексом морфоознак: *C. autumnale* var. *pannonicum* (Soo, 1973), ssp. *pannonicum* (Grisebach, Schenk, 1852; Dostal, 1985).

## 2.2. Фенотипічний поліморфізм та тератологія.

За результатами досліджень фенотипічного поліморфізму шести популяцій виду виявлено чотири форми квітки за особливостями її морфологічної будови. На рис. 1 зображена фенотипічна структура популяцій виду в різних ландшафтно-географічних поясах.

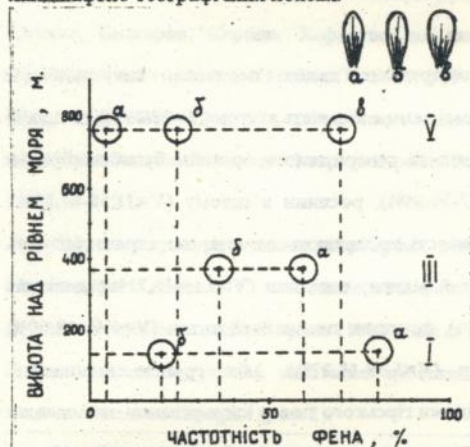


Рис. 1. Вплив вертикальної зональності на фенотипічну структуру популяцій *C. autumnale*; I - популяція на низовині; II - в передгір'ї; III - у гірському поясі.

У гірському поясі домінує форма I, що найбільше відповідає *C. autumnale* ssp. *autumnale* Dostal, 1985. Явище весняного цвітіння *C. autumnale* спостерігалось нами тільки в гірському поясі, що також є характерною ознакою типових екземплярів *C. autumnale* ssp. *autumnal* (Ascherson, Graebner, 1906).

На низовині та в передгір'ї Карпат домінує форма 4, що відповідає *C. autumnale* ssp. *pannonicum* (Griseb. et Schenk) Dostal, 1989. Такі ознаки, як форма плода, форма та розміри бульбоцибулини перекриваються в різних популяціях і тому не можуть мати важливого діагностичного значення. Отже, в Українських

Карпатах вид представлений двома підвидами: *S. autumnale* ssp. *autumnal* та ssp. *rapponicum*.

Для квітки *S. autumnale* характерні часті тератологічні зміни (Артемчук, 1960). Нормальна формула квітки виду:

$$[P_{(3+3)} \cdot A_{3+3}] G_{(3)}$$

Ми спостерігали тератологічні зміни квітки, що описувалися формулами:

$$[P_{(3+2)} \cdot A_{3+2}] G_{(3)}; [P_{(3+2)} \cdot A_{3+2}] G_{(2)}; [P_{(3+4)} \cdot A_{3+4}] G_{(3)}; [P_{(3+4)} \cdot A_{3+4}] G_{(4)}$$

Найчастіше зустрічається явище розщеплення лопатей відгину оцвітини, рідше - фасціяції. Описані нами весняноквітучі екземпляри виду за всіма ознаками відповідають *S. autumnale* f. *speciosissimum* та f. *vernum*.

### 2.3. Мофролого-географічна мінливість.

Статистична обробка біометричних даних показала, що найбільш мінливими морфологічними параметрами є кількість квіток ( $V=25-49\%$ ) та плодів ( $V=24-62\%$ ), фітомаса вегетативних та генеративних органів: бульбоцибулини ( $V=19,47-50,61\%$ ), плода ( $V=23,57-39,05\%$ ), рослини в цілому ( $V=21,58-47,55\%$ ). Низький та середній рівень мінливості проявляють ознаки, що характеризують квітку: довжина та ширина лопатей відгину оцвітини ( $V=9,15-12,71\%$ ), довжина та ширина пшняка ( $V=5,05-19,23\%$ ), довжина тичинкової нитки ( $V=6,61-18,00\%$ ) та довжина стовпчика маточки ( $V=5,38-18,27\%$ ). Між групою низовинно-передгірних популяцій та популяціями гірського поясу існує різниця, що складає  $66,60-77,00\%$ . Всі популяції, що досліджувалися в Закарпатській області відрізняються від популяції VI, що зростає в Прикарпатті на  $50,00-83,30\%$ . Аналіз трансресії ( $\chi^2$ ) підтверджує і доповнює ці дані. У більшості популяцій існує достовірний кореляційний зв'язок між такими ознаками: кількість листків та фітомаса рослини; фітомаса бульбоцибулини та фітомаса плода та ін. Індекс морфологічної інтегралії особин (Olson, Miller, 1985) коливається в межах  $18,00-54,50\%$ , що також свідчить про значну неоднорідність умов зростання виду.

Політипічна структура *S. autumnale*, очевидно, є результатом мікросволюційної трансформації та дивергенції популяції, зумовлених їх адаптацією до різноманітних умов зростання.

### РОЗДІЛ 3. АРЕАЛ ТА ЕКОЛОГО-ЦЕНОТИЧНА ПРИУРОЧЕНІСТЬ.

#### 3.1. Ареал.

Аналіз регіональних флор свідчить про те, що ареал *S. autumnale* охоплює гірські та рівнинні райони середньої частини Європи: на заході та півдні - Францію, Бельгію, Південну-Німеччину, Данію, Південну Англію, Італію, Іспанію, Болгарію, Сербію, Хорватію; на сході - Польщу, Румунію, Чехію, Словаччину, Угорщину, Україну (Boissier, 1884; Ascherson, Graebner, 1905-1907; Negi, 1939). Виходячи з хорологічного аналізу можна вважати, що вид - мультирегіональний елемент флори з європейським типом ареалу (Крічфалушій, Мигаль, 1993).

Згідно літературних даних, гербарних матеріалів та власних досліджень, в Українських Карпатах *S. autumnale* поширений від низовини (106 м н.р.м.) до нижнього гірського поясу Карпат (1100 м н.р.м.) в десяти флористичних районах. В досліджуваному регіоні відмічено зростання виду в 70 пунктах, 8 з них встановлено нами вперше (рис. 2).



Рис. 2. Поширення *S. autumnale* в Українських Карпатах та місцезнаходження досліджуваних популяцій.

В Українських Карпатах *C. autumnale* зустрічається в зоні теплого, помірно-теплого і помірного клімату. Добре переносить низькі температури (мезотермофіт). Аналіз ґрунтів свідчить про те, що вид зростає на буроземних, дерново-буроземних алювіальних, бурих лісових опідзолених, бурих гірсько-лісових, свіжих, добре дренованих ґрунтах з порівняно невисоким вмістом гумусу (1,84-2,71%). Ґрунти сильно кислі, рН содової витяжки 3,4-4,9. За механічним складом це здебільшого середньо-суглинкові, пухкі ґрунти. Отже, за відношенням до ґрунтових умов *C. autumnale* - мезотроф, мезогірофіт.

*C. autumnale* - компонент лучної рослинності. Зустрічається переважно на вторинних луках, в садах, на гірських схилах, вздовж доріг, в долинах річок (Стефанов, 1926; Hegi, 1939).

Згідно наших досліджень, в Українських Карпатах *C. autumnale* зустрічається в угрупованнях класу *Molinio-Arrhenatheretea* Tx.37, де лежить еколого-ценотичний оптимум зростання виду та класу *Sedo-Scleranthetea* Br.-Bl. 55, в асоціаціях *Sileno-Festucetum ovinae* Libb. 33, *Alchemillo-Arrhenatheretum* (Oberd. 57) Sougn. 63, *Festuco-Cynosuretum* Tx. 40. ap. Buk. 42, *Juncetum effusi* (Walyt. 50) Pass. 64, *Polygono-Scirpetum* (Schwick. 44) Oberd. 57, *Astrancio-Trisetetum* Knapp 52, *Filipendulo-Ranunculetum* (Hundt 54) Tagl 55, *Phyteumato-Festucetum* (Issb. 42) Pass. 69, *Geranio-Festucetum* (Issb. 42) Pass. 69, *Alchemillo-Cynosuretum* Tx. 40 ap. Buk. 42.

#### РОЗДІЛ 4. БІОМОРФОЛОГІЯ.

##### 4.1. Морфогенез та ритм сезонного розвитку.

Будьбошибулина *C. autumnale* тунікатна з симподіальним типом галуження на протязі всього життя (Irmisch, 1856; Troll, 1937). Листорозміщення на пагоні починається з трьох прикореневих лускоподібних листків (Jachn et al., 1986). В пазусі першого зеленого листка закладається брунька, за рахунок якої щорічно

відбувається вегетативне поновлення материнської особини; в пазусі другого - брунька, за допомогою якої відбувається вегетативне розмноження; в пазухах наступних листків закладаються квіткові бруньки. Згідно наших досліджень, в

природніх умовах закладання бруньки відновлення відбувається в кінці червня (в гірському поясі) - в середині липня (на низовині). На перших етапах органогенезу відбувається закладання вегетативної сфери, на більш пізніх - генеративної. Через 11-12 місяців після закладання у бруньці починається диференціація елементів квітки, а в пазухах листочків закладаються бруньки наступного порядку. В серпні-вересні квітки виносяться на поверхню ґрунту. Після закінчення цвітіння рослина знаходиться в стані ростового спокою на протязі 5-6 місяців. Весною пагія вступає в стадію розвитку пластинчастих листків і плодів, а материнська бульбоцибулина поступово відмирає. Із середини червня починається дисемінація і поступове відмирання надземної частини пагона. На протязі 1-2 місяців рослина знаходиться у стані ростового спокою. Монокарпічний пагія проходить фазу розвитку всередині бруньки (11-12 місяців), фазу підземного і надземного пагону (11-12 місяців) і фазу материнської бульбоцибулини (8-9 місяців). Малий життєвий цикл розвитку рослини в гірському поясі відбувається на протязі 30-32 місяців, а на низовині - 33-35 місяців.

#### 4.2. Онтогенез.

В онтогенезі *S. autumnale* ми виділяємо наступні періоди і вікові групи:

I - Латентний період. Насіння (sm) овальної форми, 2-3 мм у діаметрі. Вага 1000 шт. насіння - 2,52 г.

II - Прегенеративний період. Проростки (p) з'являються в жовтні-листопаді, або ж весною. Проростання насіння підземне. Головний корінь росте вертикально вниз, сім'ядоля диференційована на піхву, зв'язник і гаусторій.

Ювенільні особини ( $j_1$ ) 1-го, 2-го рр. життя розвивають один трубочкоподібний листок, в основі піхви якого формується бульбоцибулина з

невеличкою "шпоркою". На другому році життя рослина розвиває 3-6 додаткових коренів типу контрактильних.

Сіянци 3-го - 5-го рр. життя ( $j_2$ ) розвивають листок вузьколанцетної форми. Коренева система представлена 10-16 коренями, з них 3-4 потовшсні.

Імагурні особини (im) розвивають щорічно 2 зелені листки, 30-40 коренів (3-5 потовшснених). Бульбоцибулина залягає в ґрунті на глибині 7-8 см. В цьому стані особини перебувають 3-4 роки.

Віргінільні особини (v) ми поділяємо на 2 підгрупи: v1 - особини з нормальним періодом проходження віргінільного стану (5-6 років), які розвивають 3 зелені листки, 70-90 коренів (3-4 типу контрактильних); v2 - особини з пролонгованим періодом проходження віргінільного стану (8 років і більше), які розвивають 4 зелені листки, 100-150 коренів (1-2 типу контрактильних).

III - Генеративний період. Згідно даних O. Kirchner et al. (1934) та W. Troll (1937). *S. autumnale* вперше зацвітає на 20-му році життя. Судячи з тривалості окремих вікових станів, у природних умовах Карпат рослин зацвітає не раніше, ніж на 15-му році життя. Молоді генеративні особини ( $g_1$ ) розвивають 3-4 зелені листки, 1-2 квіткі і стільки ж плодів.

Середньовікові генеративні особини ( $g_2$ ) характеризуються максимумом розвитку вегетативної та генеративної сфер. В цьому стані рослина перебуває 6-8 років.

Старі генеративні особини ( $g_3$ ) характеризуються наявністю товстого шару покривних лусок, припиненням росту всіх органів, зниженням репродуктивної діяльності. Часто спостерігаються перерви у цвітінні.

IV - Постгенеративний період. Сенільні особини (s) розвивають 2-3 листки, які швидко жовтіють. Бульбоцибулина маленька, сплюснута у дорзвентральному напрямку, покрита товстим шаром покривних лусок і залягає в ґрунті на глибині 18-20 см.

Встановлено, що *S. autumnale* належить до рослини з тривалим онтогенезом (не менше 25 років), а за темпами розвитку - з повільним проходженням

прегенеративного періоду (не менше 15 років). За класифікацією біоморф (Ценопопуляції рослин, 1976) рослина належить до моноцентричного типу з повною, пізньою неспеціалізованою дезінтеграцією. Цикл відтворення здійснюється насінням (довгий) і, в основному, неглибокоомолодженими вегетативними зачатками (короткий), що спричиняє значну поліваріантність онтогенезу (рис. 3).

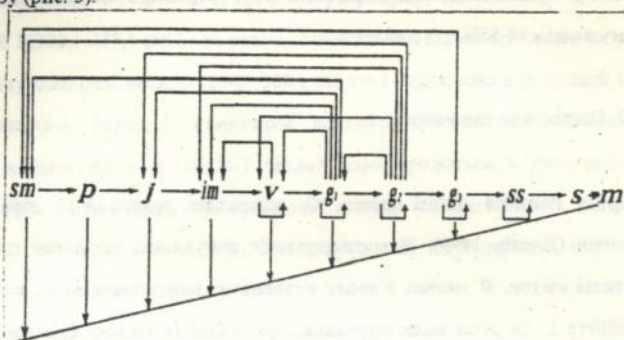


Рис.3. Схема поліваріантності онтогенезу *C. autumnale*: sm-s - індекси вікових станів.

## РОЗДІЛ 5. РЕПРОДУКТИВНА БІОЛОГІЯ.

### 5.1. Вегетативне розмноження.

Як показали спостереження, в прегенеративному періоді онтогенезу даного виду щорічно відбувається вегетативне поновлення особин, а вегетативне розмноження - у генеративному або віргінільному стані. Вегетативне потомство генеративних особин знаходиться, здебільшого, у віргінільному чи генеративному стані (нормальна партикуляція). Вегетативне розмноження віргінільних особин супроводжується утворенням віргінільного, а також іматурного і ювенільного потомства (віргінільна партикуляція). Вегетативне потомство старіючих генеративних та сеньільних особин поповнює когорту

сенільних рослин (сенільна партикуляція). Внаслідок вегетативного розмноження утворюються компактні клони-гнізда. Процес від інвазії до регресії клону може тривати 50-70 років.

Вегетативна продуктивність гірських популяцій *C. autumnale* значно вища (8-9 шт./м<sup>2</sup>), ніж низовинно-передгірних (1-2 шт./м<sup>2</sup>). Кількість особин, що зростають у вигляді клонів на низовині та в передгір'ї складає 15-28%, а в гірському поясі - 48-55%.

### 5.2. Цвітіння та запилення.

Період цвітіння однієї квітки *C. autumnale* триває 9-11 днів. Квітки протогінічні (Knuth, 1899). У досліджуваних популяціях відмічена триморфна гетеростилія квіток. В умовах Карпат основними запилювачами *C. autumnale* є *Apis mellifera* L. та різні види журчалок, що поїдають пилок: *Eristalis tenax* L., *Syrphid pipiens* L., *Syrphus arcuatus* Fall. Первинними аттрактантами служать пилок і нектар, а вторинними - колір оцвітіння і аромат.

Досліджувані популяції характеризуються однаковою формою пилкових зерен, рисунком скульптури. В незначній мірі варіюють такі ознаки, як розміри пор, товщина екзени, відсоток деформованого пилку і, трохи більше, розміри пилкових зерен. Фертильність пилку в популяціях варіює від 88,2% до 96,6%.

### 5.3. Насінна продуктивність.

*C. autumnale* належить до рослин, що характеризуються високою насінною продуктивністю (Фесенко, 1984; Фельбаба-Клушина, 1993, 1995). Результати досліджень елементів насінної продуктивності вказують на те, що їх варіабельність зростає у напрямку: кількість квіток на особину - кількість насінин на особину. Ефективність плодоутворення в природних умовах коливається в межах 60,7-95,3%, а в умовах ботанічного саду - 82-96%. Найнижчий відсоток плодоутворення спостерігається в популяції III, де

інтенсивно зриваються квіти. Достовірна різниця за елементами насінного розмноження існує між популяціями VI (Передкарпаття) та I-V (Закарпаття). А в межах Закарпаття - між групою низовинно-передгірних популяцій (I-III) та гірською популяцією (V).

Найвищі показники урожаю насінних зачатків на плід спостерігаються в гірській популяції V (118,8-127,7 шт.), а в розрахунку на особину - в низовинній популяції I (300,1-337,1 шт.) - за рахунок найбільшої кількості плодів на особину. Найбільшу кількість насіння (234,8-260,0 шт./ос.) - відмічено в популяції II, в якій спостерігаються найвищі показники відсотку обнасінення. Максимальний урожай насіння (86544,6-116629,7 шт./м<sup>2</sup>) спостерігається в популяції III, де подіюються високі значення щільності особин та чисельності генеративної вікової групи. Між всіма елементами репродукції існує прямий кореляційний зв'язок.

#### 5.4. Розповсюдження та проростання насіння.

Як показали спостереження, важливу роль у розповсюдженні насіння *S. autumnale* відіграє процес заготівлі сіна. Про це свідчить дифузна просторова структура популяцій, зростаючих на сінокосах. У проростанні насіння спостерігаються два піки: осінній та весняний. Загальна (за 3 роки) польова схожість насіння складає 38%. Після трьох років перебування у ґрунті 41% насіння залишається непошкодженим. Індекс відновлення значно вищий у популяцій I і II (130-150%), ніж у популяцій III-VI (50-60%). Основним лімітуючим фактором у насінному поновленні виступає щільність дернини, що заважає інспермації та проростанню насіння. *S. autumnale* з року в рік формує в ґрунті банк насіння 254-310 шт./м<sup>2</sup>.

ЛНБ ім. В. Стефаника  
АН України

## РОЗДІЛ 6. МОНІТОРИНГ СТАНУ ПОПУЛЯЦІЙ.

## 6.1. Вікова структура.

У вікових спектрах більшості досліджуваних популяцій (II, IV-VI) максимум припадає на віргінійську групу (31,04-41,56%). Частина популяцій (I, III) характеризується віковим спектром, у якому максимум припадає на групу генеративних особин (26,47-38,23%). Загальною рисою популяцій цього виду є те, що всі вони повноцвітні, молоді, нормального типу, з лівосторонніми віковими спектрами. Вікову структуру популяцій характеризують 2 типи базових спектрів (рис. 4). Повноцвітні вікові спектри і їх лівосторонність свідчать про значну роль насінного самопідтримання популяцій і нормальне приживання молодих особин в ценозах. Велика частка віргінійської групи особин зумовлена, в основному,

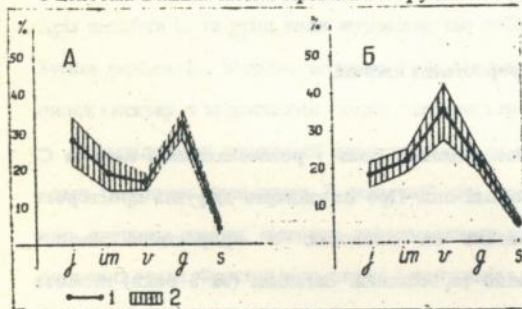


Рис. 4. Базові вікові спектри популяцій *C. autumnale*: А - популяції I, III; Б - популяції II, IV-VI; 1 - базовий спектр, 2 - величина  $\pm 3\sigma$ .

тривалістю цього вікового стану, а також тим, що найчастіше вегетативне потомство знаходиться у віргінійському стані.

## 6.2. Віталітетна структура.

Більшість досліджуваних популяцій (I, III-VI) за типом віталітету належать до процвітаючих. Популяції I і III, що зростають в умовах близьких до екологічного оптимуму, зберігають процвітаючий тип віталітету за рахунок високої фітомаси особин, а популяції IV і V, які зростають у сприятливих фітоценозних умовах - за рахунок високих значень показника репродуктивного зусилля особин (RE). Дигресивний тип віталітету

спостерігається в популяції II. У віковому спектрі цієї популяції групу генеративних особин складають особини  $g_1$  - підгрупи, для яких характерна низька репродуктивна діяльність. У випадку зміни вікового спектру популяції від молодшої до зрілої, тип віталітету, очевидно, змінюватиметься від депресивного до процвітаючого, якщо цьому сприятимуть суцесійні зміни рослинного угруповання в заказнику.

### 6.3. Функціональна структура та продуктивність популяцій.

Для з'ясування функціональної структури популяції C. autumnale проводилося дослідження їх щільності, фітомаси та просторової структури. Найбільші за площею місцезростання виду спостерігаються в нижньому гірському поясі, де досліджувалися популяції IV і V. Саме тут відмічені найвища щільність (77-78 ос./м<sup>2</sup>) та обсяг особин (46680-57720 шт./площу) в межах місцезростань.

Низовинно-передгірні популяції (I-III, VI) характеризуються дифузною просторовою структурою, оскільки поповнюються, в основному, за рахунок насіння. Гірські популяції (IV, V) мають дифузно-клонову структуру завдяки змішаному способу їх поповнення.

При порівнянні окремих елементів репродукції популяції I з низькою щільністю (34 ос./м<sup>2</sup>) з популяцією V з найвищою щільністю (78 ос./м<sup>2</sup>) виявилось, що в популяції I спостерігаються вищі показники потенціальних елементів насінної продуктивності і нижчі - реальних, ніж у популяції V. Можливо, що висока щільність популяції негативно впливає на потенціальні елементи репродукції виду, але дифузно-клонова структура популяції з високою щільністю сприяє посиленню аттрактивного ефекту, в результаті чого покращується ефективність запилення, зростає відсоток обнаєнення і відповідно - реальні показники насінної продуктивності.

Загальна фітомаса особин змінюється від 0,34-2,52 г у ювенільних до 40,0-60,0 у дорослих генеративних рослин. Дослідження розподілу фітомаси у генеративних особин показало, що найвищі значення фітомаси всіх органів рослини спостерігаються у популяції III. У популяціях V, VI фітомаса особин

найнижча (21,0-24,4), але у популяції V фітомаса плодів складає максимальну частку (28,8%) від загальної фітомаси особин, як і фітомаса всієї надземної частини рослини (69,5%) у порівнянні з іншими популяціями. Загальна фітомаса особин і популяцій в значній мірі залежать від ступеня зволоженості ґрунтів. В гірському поясі в умовах сильного стоку вод фітомаса особин становить 21,2-37,4 г, а у низовинно-передгірних популяціях - 42,0-60,0 г. При однаковій щільності (78 ос./м<sup>2</sup>) передгірної популяції III і гірської V, фітомаса першої складає 2002,53 г/м<sup>2</sup>, а останньої - 767,86 г/м<sup>2</sup>. У зв'язку з цим, популяції гірського поясу відрізняються від низовинно-передгірних вкладом особин різних вікових груп в загальну фітомасу популяцій.

#### 6.4. Стратегія популяцій та оцінка екологічних і фітоценотичних умов зростання виду.

На основі міжпопуляційного порівняння 7 параметрів генеративних особин та 6 параметрів популяцій виявилось, що на низовині та в передгір'ї умови зростання більш близькі до екологічного оптимуму особин, а в гірському поясі - до фітоценотичного оптимуму популяцій. Лише в популяції III спостерігається поєднання сприятливих екологічних та фітоценотичних умов зростання, чому, очевидно, сприяють умови флористичного заказника.

З метою оцінки еколого-ценотичних стратегій популяцій *C. autumnale* нами використано 12 параметрів, які визначають поведінку виду в різних умовах еко- і біотопу. За схемою еколого-ценотичних стратегій (Миркин, 1985) всі популяції виду найбільш близькі до патентів екоотічних, оскільки основна їх інтегральна властивість - толерантність.

#### 6.5. Динаміка популяцій.

Вікова структура досліджуваного виду в Закарпатті раніше вивчалася В.І.Комендаром та ін. (1984). Ми проводили дослідження вікових спектрів популяцій I (низовина) та III (передгір'я) в межах тих місцезростань, на яких проводили спостереження вищезгадані автори. За останні десятиріччя у вікових

спектрах популяцій I і III частка генеративних особин знизилася на 30-40%. Вікові спектри трансформувалися із правосторонніх у лівосторонні.

Популяція III із старіючої нормальної перетворилася в молоду, нормальну. Щільність популяцій I, III зменшилася на 54-75%. Це свідчить про те, що в популяціях відбуваються великомасштабні флуктуації, або шкідливі sukcesії. Популяція I зростає в антропоценозі, де за останні роки спостерігається значна депресія трав'яного покриву через інтенсивне випасання худоби. Популяція III зростає у флористичному заказнику. Різке скорочення чисельності особин у деякій мірі є наслідком антропогенного впливу, що мав місце до створення заказника (внесення добрив). Однак, не виключено, що на даному етапі sukcesійних змін, що відбуваються в трав'яному покриві заказника, (згущення травостою та ущільнення дернини) не сприяють процвітанню популяції і охоронний режим потребує оптимізації.

## РОЗДІЛ 7. ОХОРОНА ТА ПЕРСПЕКТИВИ ВИКОРИСТАННЯ.

Як показали дослідження, основну загрозу існуванню *S. autumnale* спричиняє антропогенний пресинг. В проблемі охорони виду слід виділити два аспекти: режимний і територіальний. Перший повинен включати систему таких науково-обґрунтованих заходів: 1) заборона розорювання земель, зривання квітів, викопування бульбоцибулин, випасання худоби, скошування травостою до дозрівання насіння; 2) заборона внесення добрив та отруто-хімікатів, що змінюють рН ґрунту; 3) на пасовищах, де зростає вид, проводити штучне порушення дернини та підсів свіжозібраного насіння (червень - початок липня); 4) заборона господарської діяльності, яка веде до зміни гідрологічного режиму ґрунтів (вирубання лісів, меліорація). У флористичному заказнику, що в околицях с. Волосянка, в 1993 р. нами закладено дослід по вивченню впливу строків сінокосіння на sukcesійні зміни угруповань з участю виду, результати якого стануть основою для обґрунтування оптимального заповідного режиму на територіях заказників.

Територіальний аспект пов'язаний з проблемою підвищення репрезентативності існуючого генофонду в межах територій, що будуть охоронятися. Виходячи з результатів дослідження внутрішньовидової структури виду необхідно створити флористичні заказники в Закарпатті:

- 1) на низовині, в околицях с. Тісаашвань (Ужгородський р-н, 1,5 га);
- 2) в гірському поясі - в околицях с. Нова Розтока (Воловецький р-н, 3 га);
- 3) в околицях с. Сарата, що в Передкарпатті (Путильський р-н, 1,5 га);
- 4) в передгір'ї, в околицях с. Заволока (Сторожинецький р-н, 1 га).

Вищезгаданими місцезростаннями не вичерпується весь генофонд виду, але в їх межах буде взято під охорону різноманітність біохорологічних груп популяцій та внутрішньовидові таксоїди виду, що виявлені в досліджуваному регіоні.

#### ОСНОВНІ ВИСНОВКИ.

1. Встановлено, що дія таких мікроеволюційних факторів, як росторова, репродуктивна ізолюваність популяцій та вплив вертикальної фанальності в Українських Карпатах спричинили політипічну структуру виду. В досліджуваному регіоні вид представлений підвидами: *C. autumnale* ssp. *autumnale* Dostal, ssp. *pannonicum* (Griseb et Schenk) Dostal, та трьома біохорологічними групами популяцій, між якими існує різниця ( $x \pm t$ ) 50-83%.

2. За відношенням до екологічних факторів вид проявляє себе як мезогігрофіт, мезотроф, мезотермофіт. Зустрічається в угрупованнях класів *Molinio-Arrhenatheretea* Tx. 37, *Sedo-Scleranthetea* Br.-Bl. 55.

3. Малий життєвий цикл розвитку рослини завершується на протязі 31-32 місяців у гірському поясі і 34-36 - на низовині та в передгір'ї. За особливостями онтогенезу *C. autumnale* належить до рослин з тривалим прегенеративним періодом (не менше 15 р.) та повільним періодом проходження онтогенезу (не менше 25 р.); за типом біоморф - до моноцентричного типу з пізньою повною неспеціалізованою дезінтеграцією. Для виду характерна значна поліваріантність проходження онтогенезу.

4. Досліджувані популяції повночленні, молоді, нормального типу з лівосторонніми спектрами, які виражаються двома типами базових спектрів; за типом віталітетної структури більшість популяцій належить до процвітаючих.

5. Для *C. autumnale* характерні 3 типи партикуляції пагону: нормальна, віргінійська та сенільна.

6. Із зростаннями відносної висоти місцезростання зростає щільність популяцій (низовина - 34 ос./м<sup>2</sup>, гірський пояс - 78 ос./м<sup>2</sup>), а продуктивність популяцій знижується через недостатнє зволоження ґрунтів (при однаковій щільності передгірної та гірської популяції фітомаса першої складає 2002,53 г/м<sup>2</sup>), другої - 767,86 г/м<sup>2</sup>).

7. Популяції *C. autumnale* характеризуються великомасштабно-флуктуаційним (шкідливо-сукцесійним) типом динаміки.

8. За типом еколого-ценотичних стратегій популяції виду найбільш близькі до патентів скотопічних, оскільки їх основна інтегральна властивість - толерантність.

9. Еколого-ценотичний оптимум зростання виду реалізується в передгір'ї (флористичний заказник) на дерново-буроземних свіжих ґрунтах в асоціації *Festuco-Cynosuretum* Тх. 40 ар. Буқ. 42.

ПРОПОЗИЦІЇ: 1. Для збереження генофонду *C. autumnale* створювати антропоценози на слабозадернованих різнотравно-злакових луках з добре зволеними і дренованими середньосуглинковими кислими ґрунтами (рН 3,5-4). 2. При створенні промислових плантацій посадковий матеріал слід брати на рівні популяцій, які істотно відрізняються своїми пристосувальними властивостями. Для отримання насіння в промислових цілях створювати плантації в гірському поясі, де спостерігається посилене вегетативне розмноження, зростання щільності популяцій, збільшення кількості генеративних особин і підвищене репродуктивне зусилля. Внаслідок цього зростає урожай насіння. Для отримання сировини бульбоцибулин - плантації створювати на низовині або в передгір'ї, де умови зростання виду близькі до екологічного оптимуму і особини швидко накопичують фітомасу. 3. Для селекційних цілей використовувати матеріал з гірських популяцій, де спостерігається значна ритмологічна подвійність

розвитку особин і фенотипічна мінливість. Як високодекоративна осінньо-квітуча рослина та хороший медонос *C. autumnale* може бути використаний для потреб квітництва та бджолярства. 4. Оскільки при повному дозріванні коробочок насіння впадає в стан спокою, рекомендується збирати його з недозрілих коробочок та свіжозібраним висівати в ґрунт на глибину 1-1,5 см. На другому році життя сіянці потрібно розсаджувати на відстані не менше 30 см один від одного.

#### ОСНОВНІ ПУБЛІКАЦІЇ ПО ТЕМІ ДИСЕРТАЦІЇ:

Фельбаба-Клушина Л.М. Распространение и биологическая характеристика *Colchicum autumnale* L. в Закарпатской области // Раст. ресурсы, 1993. Т. 28, вып. 3. - С. 35-42.

Фельбаба-Клушина Л.М. Онтоморфогенез *Colchicum autumnale* L. (Melanthiaceae) в Українських Карпатах // Укр. ботан. журн., 1994 а. Т. 51, N 2-3. - С. 19-24.

Фельбаба-Клушина Л.М. Моніторинг стану популяцій *Colchicum autumnale* L. (Melanthiaceae) в Карпатах // Укр. ботан. журн., 1994 б. Т. 51, N 4. - С. 25-30.

Фельбаба-Клушина Л.М. Репродуктивна біологія і екологія возобновлення популяцій *Colchicum autumnale* L. в Українських Карпатах // Раст. ресурсы, 1995. Т. 30, вып. 1. - С. 22-32.

Фельбаба-Клушина Л.М.

#### БІОЕКОЛОГІЯ *COLCHICUM AUTUMNALE* L. ТА МОНІТОРИНГ СТАНУ ЙОГО ПОПУЛЯЦІЙ В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ

Рукопис

03.00.04.Ботаніка

Ужгородський державний університет

Ужгород-1995

#### Abstract

Bioecology of *Colchicum autumnale* L. and monitoring of state, its populations in Ukrainian Carpathians.

The results of complex bioecological investigations of *Colchicum autumnale* L. in the Carpathians are presented. The recent area of this species, its ecology and phytocenotic peculiarities, the state and structure of different populations are analysed. The seasonal rhythm of the vegetation and the morpho- and ontogenesis are studied and the intra- and interpopulation variability of the species is investigated by using 25 morphological parameters. The most important aspects of reproductive biology (vegetative reproduction, flowering and pollination, seed regeneration) are elucidated. Some opinions about protection and human use of the species are also stated.

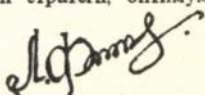
#### Резюме

Біоекологія *Colchicum autumnale* L. і моніторинг стану його популяцій в Українських Карпатах.

В роботі представлені результати комплексних біоекологічних досліджень *Colchicum autumnale* L. в Українських Карпатах. Установлені сучасний ареал виду, його екологічні та фітоценологічні особливості, проаналізовані стан та структура різних популяцій. Вивчені сезонний ритм розвитку, морфо- та онтогенез, а також внутрі- та міжпопуляційна змінюваність виду на основі 25 морфопараметрів рослин. Освітлені найбільш важливі аспекти репродуктивної біології (вегетативне розмноження, цвітіння та запилення, насінне розмноження). Вивчені питання збереження генофонду виду та введення його в культуру.

---

Ключові слова: *Colchicum autumnale* L., ареал, внутрішньовидова структура, екологія, фітоценологія, внутрішньо-, міжпопуляційна мінливість, морфо-, онтогенез, структура популяцій, динаміка, тип стратегій, оптимуми зростання, репродуктивна біологія, охорона генофонду.







AB 32.508