

УЖГОРОДСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

На правах рукопису

БУДНІКОВ Геннадій Борисович

**ЕКОЛОГО-БІОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ТА
ЗАХОДИ ПО ОХОРОНІ GALANTHUS NIVALIS L.
У ЗАХІДНИХ ОБЛАСТЯХ УКРАЇНИ**

03.00.01 - ботаніка

АВТОРЕФЕРАТ

дисертації на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук

Ужгород - 1996

AB 34.630

Дисертацією є рукопис

Робота виконана на кафедрі ботаніки в Міжвідомчій науково-дослідній лабораторії охорони природних екосистем Ужгородського державного університету

Наукові керівники:

доктор біологічних наук, професор В. І. Комендар,
кандидат біологічних наук,
провідний науковий співробітник В. В. Крічфалушій

Офіційні опоненти:

доктор біологічних наук,
головний науковий співробітник С. М. Зиман,
кандидат біологічних наук,
старший науковий співробітник В. П. Ткачик

Провідна організація:

Львівський державний університет ім. І. Я. Франка

Захист відбудеться "30" травня 1996 року о ___ год. на засіданні спеціалізованої вченої ради К. 15.01.01 Ужгородського державного університету, м. Ужгород, вул. Волошина, 54.

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

Автореферат розісланий " ___ " квітня 1996 р.

ЛНБ ім. В. Стефаника
АН України

Вчений секретар
спеціалізованої вченої ради
кандидат біологічних наук, доцент

Томич

П. І. Голінка

ЛНБ України ім. В. Стефаника

00754416 (R)

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Тенденції зменшення різноманітності природної флори, що характерне для сучасного етапу розвитку суспільства, висуває на передній план проблему охорони, відтворення та раціонального використання ресурсів рослинного світу. Для розкриття біологічних особливостей рослин, які потребують охорони, та розробки науково обгрунтованих заходів по збереженню генофонду перспективним є комплексний еколого-біологічний підхід, заснований на популяційних дослідженнях.

Одним з найбільш чутливих до антропогенного впливу представників флори України є підсніжник білосніжний (*Galanthus nivalis* L.), ареал якого останнім часом скоротився внаслідок руйнування первинних місцезростань та прямого винищення. Вид включений до Червоної книги України (1980), пропонується до її нового видання (Заверуха, 1992), а також занесений у список рідкісних та зникаючих рослин Українських Карпат. *G. nivalis* є високодекоративною та цінною лікарською рослиною, а також ранньовесняним медоносом.

G. nivalis вивчений недостатньо. У літературі є відомості про морфологічні, анатомічні, цитоембріологічні особливості виду (Irmisch, 1850, 1860; Артошенко, 1970; Остапенко, Хведьнич, 1987), більш детально висвітлені питання систематики і внутрішньовидової таксономії (Priszter, Isepy, 1974), а також його біохімічного складу (Калашников, 1970). В межах виду з дослідженого регіону описано ряд таксонів (Фодор, 1974 та ін.), статус яких є дискусійним. Вищезгадані обставини і зумовили необхідність проведення наших досліджень, які становлять інтерес для систематики, популяційної біології та аутозоології.

Мета і завдання досліджень. Основною метою роботи було комплексне біосистематичне та популяційно-біологічне дослідження *G. nivalis* на Західній Україні й на підставі отриманих результатів опрацювання пропозицій по його охороні.

Основні завдання досліджень:

- уточнити сучасний ареал виду;
- проаналізувати внутрішньо- та міжпопуляційну мінливість морфологічних ознак;
- визначити внутрішньовидову біохорологічну структуру;
- встановити екологічну та фітоценотичну приуроченість;
- вивчити сезонний ритм розвитку, малий та великий життєві цикли;
- з'ясувати особливості репродуктивної біології (вегетативного розмноження, цвітіння, запилення, ембріології, насінної продуктивності, схожості насіння);

- дослідити сучасний стан та структуру популяції виду у найбільш типових місцезростаннях та їх еколого-ценотичні стратегії;
- розробити заходи по охороні та пропозиції по використанню.

Наукова новизна роботи. Вперше в умовах природних місцезростань на Західній Україні вивчені біологічні особливості *G. pivalis*. Висвітлені питання систематичного положення; вивчено внутрішньо- та міжпопуляційно мінливість ознак вегетативних та репродуктивних органів рослин. Зібрані відомості про поширення та еколого-фітоценотичні особливості виду, досліджені найбільш важливі аспекти великого та малого життєвих циклів. У досить повному обсязі вивчені питання репродуктивної біології виду, виявлений взаємозв'язок між способами його поновлення. Проведений аналіз вікової та віталітетної структури, щільності та продуктивності популяцій, визначена їх еколого-фітоценотична стратегія. Виявлені причини скорочення чисельності виду, запропоновані заходи по збереженню його генофонду.

Практичне значення і реалізація результатів досліджень. За матеріалами досліджень розроблено практичні рекомендації по охороні виду. В Держуправління охорони природи і екобезпеки по Закарпатській області передані пропозиції для створення ботанічних заказників.

Отримані при виконанні роботи результати досліджень використовуються при викладанні спецкурсів на кафедрі ботаніки Ужгородського держуніверситету. Матеріали досліджень увійшли у комп'ютерний банк даних видів рослин Східних Карпат, що потребують охорони, який створений в МНДЛ охорони природних екосистем Ужгородського держуніверситету.

Апробація роботи. Дисертація розглянута і рекомендована до захисту рішенням МНДЛ охорони природних екосистем і заключенням кафедри ботаніки Ужгородського держуніверситету. Основні положення дисертації доповідались на конференції молодих вчених Університету ім. П. Й. Шафарика (Кошице, Словаччина, 1989), на конференціях молодих вчених Ужгородського університету (Ужгород, 1991 в, г), на всесоюзній конференції з популяційної біології рослин (Йошкар-Ола, 1991), на всесоюзній нараді з онтогенезу інтрадуктованих рослин (Київ, 1991) та міжнародній нараді з проблем онтогенезу видів природних флор (Біла Церква, 1993), на науково-практичному семінарі "Проблеми охорони видів фауни і флори, занесених до Червоної книги України" (Миколаїв, 1993), на науково-практичній конференції молодих вчених та спеціалістів Інституту агропромислового виробництва (Нижні Ворота, 1993), а також на 48-50-й наукових конференціях Ужгородського університету (Ужгород, 1994-1996).

Положення, що вносяться на захист.

1. *G. nivalis* - поліморфний вид зі складною внутрішньовидовою структурою. В межах досліджуваного регіону встановлено кілька біохорологічних груп популяцій, які різняться між собою за суттєвими морфологічними ознаками. Даний вид - молодий в еволюційному відношенні таксон, ступінь таксономічної диференціації якого досягає рівня різновидностей.

2. Популяції *G. nivalis* поновлюються переважно шляхом насінного розмноження. Із збільшенням висоти місцезростання над рівнем моря закономірно зменшуються показники фактичної насінної продуктивності, обнасення та врожаю насіння. Між вегетативним і насінним способами розмноження існує взаємозворотний зв'язок.

3. Популяції *G. nivalis* характеризуються стабільною віковою структурою та повночленим віковим складом. Рівень життєвості популяцій високий, за віталітетною структурою вони належать до рівноважного чи процвітаючого типу. Екологічний та фітоценотичний оптимуми виду співпадають і реалізуються в умовах передгірного та нижнього гірського появів.

4. За типом стратегії *G. nivalis* є несправжнім експлерентом з окремими рисами віолентності. За характером поведінки виділено три групи популяцій, що зростають у відкритих і напіввідкритих ценозах, в умовах еколого-фітоценотичного оптимуму та на межі ареалу виду. Популяції характеризуються стійким положенням у складі ценозів, а зменшення щільності або повне їх зникнення пов'язане не з біологічними особливостями виду, а з надмірним антропогенним навантаженням.

Публікації. За матеріалами досліджень опубліковано 13 наукових праць; з них три статті (одна у закордонному виданні) та 10 тез доповідей.

Об'єм і структура роботи. Загальний об'єм дисертації - 208 сторінок машинописного тексту, у тому числі 16 таблиць та 27 рисунків. Дисертаційна робота складається з вступу, семи розділів, висновків та пропозицій, списку використаної літератури та додатків. Огляд літератури окремо не виділявся, поскільки стан вивченості досліджуваних питань висвітлюється у відповідних розділах. Список літератури включає 209 найменувань, з них 82 іноземних, додаток - 21 сторінка.

ЗМІСТ РОБОТИ

Розділ 1. МАТЕРІАЛ І МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ

Основу роботи складають матеріали досліджень, виконаних у період з 1988 по 1996 рік. Спостереження та збір матеріалу проводили у популяціях, що розміщені в різних географічних пунктах Західної України (Закарпатська низовина, Українські Карпати, Розточчя).

В основу роботи покладений комплексний еколого-біологічний підхід до вивчення видів рослин, що потребують охорони (Кричфалуший, Комендар, 1990 та ін.). В процесі досліджень застосовували маршрутні та лабораторні методи. Під час досліджень на закладених ділянках проводили геоботанічні, флористичні та екологічні спостереження. Маршрутні дослідження здійснювали з метою встановлення сучасного ареалу *G. nivalis* і стану його локальних популяцій, для опису та характеристики угруповань, в яких вони зростають, а також для вивчення біоморфологічних особливостей і насінної продуктивності. Робота в лабораторії полягала в опрацюванні матеріалів польових досліджень, а також вивченні морфологічних і анатомічних особливостей.

У кожному з досліджених місцезростань зроблений повний геоботанічний опис, асоціації визначені у відповідності з принципами флористичної класифікації (Braun-Blanquet, 1964).

При вивченні біоморфологічних особливостей, а також внутрішньо- та міжпопуляційної мінливості виду з кожної популяції рендомним методом відбирали по 25 генеративних рослин, які досліджували за 15 морфологічними ознаками.

Морфогенез та розвиток бруньок поновлення вивчали методом препарування цибулин. Вивчення онтогенезу, визначення структури та щільності популяцій у різних еколого-фітоценотичних умовах проводили на трансектах, які закладали рендомним методом. Біоморфологічна характеристика кожної вікової групи складена на основі обмірювань 12-15 особин. Вікові стани виділяли за схемою Т. О. Работнова (1950 а) з доповненнями О. В. Смірної та ін. (1976).

Насінну продуктивність визначали за методикою Т. О. Работнова (1950 б, 1960) та І. В. Вайнагія (1973 б, 1974 а). Природну схожість насіння вивчали за методикою Вол. В. Скрипчинського (1973).

В основу фенологічних спостережень покладена реєстрація послідовних фаз розвитку і росту *G. nivalis* на протязі року (Бейдеман, 1960). Вивчення процесів цвітіння та запилення проводили за методикою О. М. Пономарьова (1960).

Обробку матеріалу для каріологічних та анатомічних досліджень проводили за загальною цитологічною методикою (Методические указания ... 1991).

Отримані цифрові дані обробляли варіаційно-статистичними методами (Лакін, 1988; Компьютерная биометрика, 1990 та ін.).

Розділ 2. СИСТЕМАТИКА І ВНУТРІШНЬОВИДОВА СТРУКТУРА

2.1. Систематичне положення та внутрішньовидовий склад

Згідно з системою А. Л. Тахтаджяна (1987), рід *Galanthus* L. належить до підродини Galantheae родини Amaryllidaceae Jaume St.-Hilaire порядку Amaryllidales надпорядку Liliales підкласу Liliidae класу Liliopsida (Monocotyledones).

У межах досліджуваного виду виділяються два підвиди - *G. nivalis* subsp. *nivalis*, *G. nivalis* subsp. *angustifolius* (G. Koss) Artjush. та дві різновидності - *G. nivalis* var. *nivalis*, *G. nivalis* var. *major* Red., а також 19 форм за окремими морфологічними відмінностями. Крім цього, виділяються 19 форм на підставі тератологічних змін (Priszter, Iseby, 1974). На нашу думку, надання подібним рослинам окремого таксономічного рангу є недоцільним у силу того, що такі особини в межах популяції зустрічаються надзвичайно рідко, ці зміни генетично не закріплені, не успадковуються нащадками і проявляються в одних і тих же рослин не кожного року.

Рослини з помітно більшими значеннями всіх вегетативних та генеративних ознак виділялись багатьма дослідниками (Schur, 1866; Ascherson, Graebner, 1906; Zahariadi, 1966, Фодор, 1974 та ін.) в окремі таксони рангом від різновидності до виду. В одному з досліджуваних нами локалітетів (популяція III - Анталовецька поляна) С. С. Фодором (1974) ці рослини були описані як новий підвид - *G. nivalis* subsp. *carpathicus* Fodor. Пізніше автор понизив його таксономічний ранг до різновидності - *G. nivalis* var. *carpathicus* Fodor (Свешнікова, Фодор, 1983). Проведені дослідження (Кричфалуший, Будников, 1992; Budnikov, Kricsfalussy, 1994) показали, що різниця між даними рослинами не досягає рівня підвиду. Крупні особини можуть бути виділені тільки як різновидність. Описані С. С. Фодором (1974, 1983) таксони, у відповідності з правилами пріоритету, переведені нами в розряд синонімів *G. nivalis* var. *major* Red.

2.2. Морфологічна мінливість

З аналізу внутрішньопопуляційної мінливості *G. nivalis* випливає, що більшості морфологічних ознак властивий середній ступінь варіювання ($V=10.3-19.3\%$). Серед параметрів з високим рівнем мінливості (від 20.45 до 28.63%) цей показник ненабагато перевищує максимальне значення середнього рівня варіабельності. Низький рівень мінливості ознак (від 4.58 до 9.55%) спостерігається в окремих випадках.

Для кожної популяції був обчислений індекс стабільності. Він знаходиться в межах 60-100%. Найменші значення цього показника відмічені в популяціях II і VI, де виявлені найвищі показники індексу морфологічної інтеграції.

Найбільша кількість мінімальних середніх значень (10) припадає на популяцію I, а максимальних (13) - на популяцію III.

Вивчення міжпопуляційної мінливості показало, що досліджені популяції розрізняються між собою за більшістю морфологічних ознак. Ступінь розходження між популяціями I і II (в долях одиниці) становить 0.667, I і III - 1.000, I і IV - 0.600, I і V - 0.667, I і VI - 0.400, II і III - 0.667, II і IV - 0.667, II і V - 0.533, II і VI - 0.333, III і IV - 0.667, III і V - 0.933, III і VI - 1.000, IV і V - 0.733, IV і VI - 0.867, V і VI - 0.467.

Відсутність тронгстрєї стандартних відхилень середніх арифметичних ознак між популяціями I і II відмічена в 7 випадках (0.467), I і III - 15 (1.000), I і IV - 7 (0.467), I і V - 4 (0.267), I і VI - 4 (0.267), II і III - 7 (0.467), II і IV - 4 (0.267), II і V - 5 (0.333), II і VI - 7 (0.467), III і IV - 6 (0.400), III і V - 13 (0.867), III і VI - 13 (0.867), IV і V - 4 (0.267), IV і VI - 9 (0.600), V і VI - 5 (0.333).

На підставі обох варіантів аналізу виділені три біохорологічні групи популяцій *G. nivalis*. Першу з них складає відособлена популяція III, в якій виділена різновидність *G. nivalis* var. *major* Red. Другу, чітко окреслену групу, складають популяції I, II, V, VI (локалітети центральної частини ареалу). Окреме місце займає популяція IV, що зростає на верхній межі поширення виду.

Кореляційна структура морфологічних ознак параметрів усіх популяцій описується великою кількістю достовірних зв'язків, однак, відмічені лише чотири пари ознак, між якими встановлений зв'язок на різних рівнях достовірності в усіх шести популяціях, тобто в цілому зв'язки між ними мають стохастичний характер. Індекс морфологічної інтеграції у досліджуваних популяціях знаходиться в межах 27.5-66.7%. Найвищі його показники в популяціях II (62.5) і VI (66.7), в яких встановлено найбільша кількість високоваріабельних ознак. Найнижчі значення виявлені в

популяціях IV (27.5) і V (32.5), які зростають у найнесприятливіших еколого-фітоценотичних умовах.

2.3. Каріотипічна мінливість

Стандартний каріотип *G. nivalis* описується таким чином: $2n=24=4M+12SM+2ST+6M$ (Свешнікова, 1971). У популяціях Українських Карпат виявлено наступні варіанти каріотипу з додатковими хромосомами: $2n=24+1B$; $24+1-2B$; $24+3B$; $24+10B$.

Значний інтерес представляють результати каріологічних досліджень, проведених Л. І. Свешніковою (Свешнікова, Фодор, 1983) в одному з досліджених нами локалітетів (популяція III) - Анталовецька поляна. Тут зростають особини, в каріотипі яких виявлено до 10 додаткових хромосом; крім того, зустрічаються анеуплоїди з однією зайвою SM-хромосомою, а також дицентрики і транслоканти. Можна припустити, що в даній популяції мають місце мікроеволюційні процеси.

Проведені нами каріологічні дослідження підтверджують основне хромосомне число виду та наявність у каріотипі додаткових хромосом.

Розділ 3. АРЕАЛ І ЕКОЛОГО-ФІТОЦЕНОТИЧНА ПРИУРОЧЕНІСТЬ

3.1. Хорологія

Згідно з класифікацією К. А. Малиновського (1980), *G. nivalis* належить до рослин монтанно-середньоевропейської групи поширення європейського типу ареалу неморального елементу флори.

Вид розповсюджений майже по всій Європі; в Україні суцільна частина ареалу проходить у Карпатах; на прилеглих територіях (Закарпатська низовина, Прикарпаття, Розточчя) зустрічаються острівні місцезростання. На основі опрацювання гербарних матеріалів, літературних джерел та власних досліджень у даному регіоні виявлено 94 місцезростання виду, 28 із яких наводяться нами вперше.

3.2. Екологія і фітоценологія

В досліджуваному регіоні *G. nivalis* зростає переважно в широколистяних лісах, по берегах потоків, на вирубах, зрідка на вторинних луках, від Закарпатської низовини (130 м над р. м.) до субальпійського поясу Карпат (до 6700 м над р. м.).

Найчастіше зустрічається у вологих зрілих лісах, тобто, це типовий лісовий вид *G. nivalis* - мезогірофіт, добре переносить тимчасове перезволоження та пересушення ґрунту. За відношенням до кислотності субстрату - індіферентний вид, зростає на слабокислих, рідше на нейтральних ґрунтах. Є індикатором багатства ґрунту (гумусні, піщані, намулисті, з більш-менш хорошою аерацією ґрунту). За відношенням до тепла - мезотермофіт. Найчастіше трапляється у розріджених лісах, повного затінення не витримує.

В роботі представлена фізико-географічна характеристика місцезростань досліджуваних популяцій, наведено фізико-хімічна характеристика ґрунтів, на яких вони зростають, подані детальні геоботанічні описи ценозів. Наведено також списки угруповань, в яких зустрічається *G. nivalis*. Досліджені популяції приурочені до таких ценозів: *Aegopodio-Sambucetum* Doing 62, *Dentario-Fagetum* (Zlatn. 35) Hartm. 53, *Fraxino-Fagetum* Scam. 56, *Luzulo-Fagetum* Meusel 37, *Lathyro-Fagetum* Hartm. 53, *Aegopodio-Petasitetum* Tx. 47. Оптимум поширення виду реалізується в угрупованнях класу *Quercu-Fagetea* та порядку *Quercetalia pubescentis* класу *Quercetalia pubescenti-petraeae*, в яких він виступає характерним видом. У складі трав'яного покриву *G. nivalis* є домінантом ранньовесняних синузій з проєктивним покриттям 15-40%.

Розділ 4. БІОМОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ

4.1. Загальна морфологія та анатомія

На основі власних досліджень доповнений морфологічний опис *G. nivalis*. Будова нормальної квітки описується формулою: * P 3+3, A 3+3, G (3). Дуже рідко спостерігаються відхилення - особини з чотиричленим типом будови квітки (* P 4+4, A 4+4, G(4)), а також з двома квітконосами. В популяції III зустрічається також махрова форма квітки.

В роботі описана анатомічна будова цибулини, листка та квітконоса рослини. За нашими даними, кількість продихів на одиницю поверхні у верхній та нижній епідермі неоднакова, але суттєво не відрізняється в особин з різних висотних поясів, а також у типових та крупних рослин. Середня кількість продихів у нижній епідермі становить $59 \pm 1.9 - 72 \pm 2.5$ шт./мм², у верхній - $28 \pm 0.9 - 34 \pm 1.5$ шт./мм².

4.2. Морфогенез і сезонний цикл розвитку

Малий життєвий цикл *G. nivalis* був вивчений недостатньо. Фрагментарні відомості з питань його розвитку наведені в роботах W. Troll (1937) і З. Т. Арпошенко (1970).

G. nivalis - багаторічний цибулинний ефемероїдний геофіт. Щороку новий пагін поновлення розвивається з бруньки, яка закладається в цибулині за два роки до початку реалізації даного пагону. У перший рік у бруньці поновлення формуються зачатки асимілюючих листків та лусок, у другий - репродуктивні структури, а також закладається нова брунька поновлення. Таким чином, у цибулині одночасно є дві бруньки поновлення, що знаходяться на різних стадіях розвитку. У третьому вегетаційному сезоні (другий календарний рік розвитку) пагін поновлення зацвітає. Отже, малий життєвий цикл триває три роки (36-38 місяців).

Термини початку і кінця вегетації залежать, головним чином, від висоти розміщення місцезростання популяцій над рівнем моря. Із її збільшенням строки вегетації рослин зміщуються і дещо ущільнюються. За феноритмом розвитку *G. nivalis* належать до рослин ранньовесняного цвітіння з літньо-зимовим спокоєм.

4.3. Онтогенез

Загальні питання розвитку цибулинних рослин, серед яких знаходимо окремі дані і про *G. nivalis*, висвітлені в багатьох роботах (Irmisch, 1850, 1860; Velenovsky, 1907; Troll, 1937; Speta, 1984 та ін.). Деякі особливості ранніх етапів онтогенезу *G. nivalis* описані у З. Т. Арпошенко (1970). У літературі відсутні дані про життєвий цикл *G. nivalis* від проростання насіння до природного відмирання рослин.

На основі аналізу онтогенезу *G. nivalis* нами виділені чотири періоди вікових станів та сім вікових груп.

I. Латентний період

sm - насіння. Насіння округле, жовтувато-біле; ендосперм добре розвинутий, містить багато крохмалю (Комар, 1985). Вага 1000 насінин - 10.554-12.067 г.

II. Прегенеративний період

p - проростки. Свіже насіння проростає через чотири місяці - в кінці вересня. Головний корінь та перший зелений листок енергійно ростуть, а з настанням холодного періоду листові пластинки відмирає і в такому стані проросток зимує.

j - ювенільні рослини. Наприкінці надземної вегетації замкнута піхва зеленого листка утворює єдину запасуючу луску моноподіальної цибулини. Наступного року з'являються два листки, низовий та осимілюючий.

im - іматурні рослини. Листкова пластинка ширша, ніж у ювенільних рослин, і має центральну жилку. Кількість м'ясистих лусок збільшується до 3-4, сухих плівчастих - 1-2.

v - віргінільні рослини. В річному прирості завжди нараховуються три листки: один низовий та два осимілюючі. В кореневій системі є два типи коренів - всмоктуючі та контрактильні.

III. Генеративний період

g - генеративні рослини. *G. nivalis* зацвітає, як правило, на 4-5-му році життя. У генеративних рослин, на відміну від попередніх груп, піхва верхнього осимілюючого листка завжди незамкнута. З пазушної бруньки цього листка виходить квіткова стрілка. Цибулини зберігають моноподіальне наростання.

IV. Постгенеративний період

s - севільні рослини. У складі популяції зустрічаються надзвичайно рідко, а в більшості локалітетів взагалі не були виявлені.

G. nivalis характеризується поліваріантною проходження окремих фаз онтоморфогенезу. У групі генеративних рослин виявлені особини, у яких спостерігається перерва в цвітінні. В ході онтоморфогенезу рослини послідовно проходять такі фази: первинний пагін (p-im), первинний кущ (v-g), партикула, яка не галузиться (g). За тривалістю великого життєвого циклу *G. nivalis* слід віднести до рослин з тривалим онтогенезом - не менше 12-15 років, а за темпами розвитку - з повільним проходженням прегенеративного періоду - 4-5 років. Генеративний цикл відтворення нетривалий (3-5 років), вегетативний - короткий (2-3 роки).

Розділ 5. РЕПРОДУКТИВНА БІОЛОГІЯ

5.1. Вегетативне розмноження

За нашими спостереженнями у природі вегетативне розмноження відбувається у віргінільних та генеративних рослин. Дочірні особини за віковим станом належать до віргінільної та генеративної вікових груп. Бічні пагони зацвітають, як правило, на другому році життя. Через 1-3 роки після відокремлення вони у свою чергу можуть переходити до вегетативного розмноження.

Із збільшенням висоти місцезростання популяцій спостерігається збільшення відносної частки особин вегетативного походження (від 9.6 до 18.4%), а також енергії вегетативного розмноження (від 7.8×10^{-2} до 18.4×10^{-2}).

5.2. Цвітіння та запилення

G. nivalis - перехреснозапилювана ентомофільна рослина з добре розвинутою системою первинних (пилок, нектар) та вторинних (запах, колір віночка) атрактантів. *G. nivalis* - протерандрична рослина, проте, іноді має місце самозапилення (Артюшенко, 1982).

Детально описані антекологічні особливості виду. В умовах Українських Карпат рослина запилюється медоносною бджолою (*Apis mellifera* L.) й продукує велику кількість нектару.

5.3. Ембріологія

Мікроспорогенез проходить за сукцесивним типом (Ворсобина, Солнцева, 1990). Пилкові зерна на момент розсіювання пилку двоклітинні. На підставі даних світлової мікроскопії (Куприянова, 1983) та власних досліджень наведений морфологічний опис пилкових зерен. Фертильність пилку, за нашими даними, не залежить від погодно-кліматичних умов і є досить стабільним показником в усіх популяціях (знаходиться в межах 95-96%).

Насінний зачаток анатропний, з двома інтегументами, красинуцелятний. Археспорій одноклітинний. Згідно з даними Л. І. Ворсобіної та М. П. Солнцевої (1990), у насінному зачатку функціонують дві мегаспори, які формують два зародкові мішки, один з яких гине. Зародковий мішок розвивається за Polygonum-типом.

Процес запліднення проходить за кількома варіантами (Хведьнич, 1991). Як правило, спермії входять у зародковий мішок, обминаючи синергіду. При цьому, крім звичайного злиття сперміїв з яйцеклітиною та центральною клітиною, може відбутися в одному випадку - злиття з яйцеклітиною та синергідою (замість центральної клітини), у другому - злиття з центральною клітиною та однією з синергід (замість яйцеклітини). Іноді пилкова трубка входить у синергіду, а спермії, пройшовши через неї, розходяться у жіночі клітини.

Подвійне запліднення відбувається за премітотичним типом. Тип розвитку ендосперму нуклеарний (Ворсобина, Солнцева, 1990). Іноді у *G. nivalis* має місце явище апоміксису (апоспорова апогаметія) (Караг'язова, 1970).

5.4. Насінне розмноження

В дисемінації *G. nivalis* має місце мірмекохорія. Тип проростання насіння осінній, підземний. Природна схожість насіння - 52-60%.

Вивчення насінної продуктивності показало, що середні значення потенційної насінної продуктивності досліджених популяцій між собою суттєво не відрізняються, тоді як показники фактичної насінної продуктивності в популяціях південно-західних макросхилів Карпат із збільшенням висоти місцезростання над рівнем моря зменшуються від 13 до 7 насінин на особину. Показники обнасення у рівнинно-передгірних популяціях змінюються від 32.09 до 46.19%, а у гірських - від 20.03 до 30.48%.

Потенційний урожай насіння також зменшується (від 1419 до 480 шт/м²) з підвищенням висоти місцезростання популяцій у зв'язку із зменшенням абсолютної частки генеративних рослин у популяціях; зменшується і фактичний урожай насіння (від 536 до 113 шт/м²).

Індекс відновлення популяцій поступово зменшується (від 454 до 171%) із збільшенням висоти їх місцезростання. У популяції V на широтній межі ареалу він має мінімальне значення (90%).

Популяції *G. nivalis* регулярно поновлюються шляхом насінного розмноження, яке підтримує стабільність їх вікової структури. Але інтенсивність насінного розмноження у різних поясах неоднакова, на підставі чого досліджені популяції можна розділити на дві групи: рівнинно-передгірні та гірські.

Виявлена кореляція між вегетативним та насінним способами поновлення. В популяціях з низьким рівнем вегетативного розмноження спостерігаються вищі показники фактичної насінної продуктивності, і навпаки, в популяціях з низьким рівнем насінної продуктивності інтенсивність вегетативного розмноження вища.

Розділ 6. ДЕМОГРАФІЯ ПОПУЛЯЦІЙ

6.1. Структура популяцій

Просторова структура досліджених популяцій випадкова (слободифузна).

Результати досліджень показали, що вікові спектри популяцій I і II досить подібні. У їх складі переважають ювенільні рослини (40.2 та 40.0% відповідно), дещо менше віргінільних (29.1 та 26.5) та генеративних (18.0 та 21.8). В популяціях III та IV спостерігається менше ювенільних рослин й більше генеративних. Вікова структура популяції V характеризується малою кількістю ювенільних рослин (12.5%) і великою

відносною часткою генеративних (52.5%). За віковою структурою популяція VI в основних рисах нагадує популяції I і II.

Спільними для вікової структури всіх досліджених популяцій є повночленний віковий склад та мінімальна частка в ньому проростків (до 5.5%). Для популяцій I, II і VI властивий лівосторонній тип структури, для популяцій III, IV, V - правосторонній. На підставі аналізу вікових спектрів виділені два типи базових спектрів. Перший тип включає популяції I і II, в яких домінує група підросту (p-im), другий - популяції III-VI, в яких переважає доросла група (v-g).

За віталітетною структурою більшість досліджених популяцій (I, II, V, VI) є рівноважними. Тут співвідношення особин з високими показниками репродуктивного зусилля та окремих морфологічних параметрів і особин з низькими та середніми значеннями згоданих показників приблизно дорівнює одиниці. Дві популяції (III і IV) є процвітаючими. Тут переважають особини з високим (популяція III) або середнім (популяція IV) значенням досліджених показників.

6.2. Щільність і фітомаса

Досліджувані популяції займають площу від 0.4 до 4.0 га. У місцезростаючих на південно-західних макросхилах простежується зменшення щільності популяцій від 244 особин на m^2 на низовині до 57 особин на m^2 у верхньому гірському поясі. З щільністю в певній мірі корелюють розміри рослин (висока щільність спричинює здрібнення особин).

Показники фітомаси популяцій досягають максимуму в умовах передгірного поясу (за рахунок великої щільності і значної долі генеративних особин) та нижнього гірського поясу південно-західних макросхилів (за рахунок більш крупних розмірів особин всіх вікових груп).

Аналіз розподілу фітомаси особин *G. nivalis* показує, що більша її частина припадає, як правило, на листки - від 37 до 45% загальної ваги рослини; дещо менше на цибулину - від 31 до 38, і ще менше на квітконос з квіткою - 21-28.

6.3. Еколого-ценотична стратегія

Згідно з синтетичною системою Б. М. Мірїна (1985), *G. nivalis* за типом стратегії можна віднести до несправжніх експлерентів (RL) з окремими рисами віолентності (K).

Екологічний оптимум виду реалізується в умовах передгірного та нижнього гірського поясів південно-західних макросхилів (популяції II, III). Тут морфологічні параметри і загальна фітомаса рослин досягають максимальних показників. Межі фітоценотичного оптимуму дещо ширші. Приблизно однакові показники встановлені для популяцій I, II і VI. Саме в цих умовах спостерігається максимальна щільність особин та високий урожай насіння за рахунок переважання частки генеративних особин. Отже, екологічний та фітоценотичний оптимуми *G. nivalis* співпадають і реалізуються в умовах передгірного поясу (популяція II). Максимально наближеними до еколого-фітоценотичного оптимуму за сукупністю всіх показників є також умови нижнього гірського поясу південно-західних макросхилів (популяція III). Найнижчі значення цього показника відмічені в популяціях IV та V, де умови для зростання *G. nivalis* найгірші.

Розділ 7. ПИТАННЯ ОХОРОНИ І ПРАКТИЧНОГО ВИКОРИСТАННЯ

7.1. Заходи по охороні

В останні десятиріччя в межах усього ареалу виду спостерігається значне зменшення щільності окремих локалітетів або повне їх зникнення.

G. nivalis взятий під охорону і включений у національні Червоні книги або списки рослин, що потребують охорони, у всіх суміжних країнах Карпатського регіону - Польщі (Zarzycki, Wojewoda, 1976), Угорщині (Vörös könyv, 1980), Словаччині (Maglocky, 1983) та Румунії (Boscaiu, Purdela, 1989).

G. nivalis належить до рідкісних рослин і занесений до Червоної книги України (1980). У Карпатах він охороняється в Карпатському біосферному заповіднику та деяких інших об'єктах природно-заповідного фонду. На скорочення ареалу виду в Україні на північно-східній межі поширення вказує В. І. Мельник (1987). В досліджуваному регіоні небезпечними є місця, переважно у рівнинно-передгірній зоні, що безпосередньо прилягають до населених пунктів, а також райони масового відпочинку (санаторії, дитячі табори) або господарської діяльності. З усіх досліджених нами популяцій найімовірнішої загрози зникнення підлягає популяція V - Янове. Тут спостерігається найменша щільність особин та дуже низький відсоток підросту. В загрозовому стані знаходиться також популяція II - Шаян, яка підлягає інтенсивному рекреаційному навантаженню. Сучасний стан інших популяцій поки не викликає тривоги. Вони мають достатній рівень життєвості, регулярно поновлюються вегетативним та насінним шляхами, характеризуються повноцвітним віковим

складом і займають стійке положення в складі ценозів. Тому можна стверджувати, що зменшення щільності або повне зникнення окремих локалітетів пов'язане не з біологічними особливостями виду, а є наслідком впливу антропогенного фактору.

У справі збереження критичних локалітетів виду ключову роль, на нашу думку, повинні зіграти моніторинг та здійснення заходів по охороні популяцій, а також активна освітня робота серед населення з метою збереження генофонду *G. nivalis* нами розроблені та передані в Держуправління охорони природи і екобезпеки по Закарпатській області пропозиції по створенню мережі ботанічних заказників (ок. с. Шаян Хустського р-ну; г. Апецька, хр. Свидовець; г. Анталовецька поляно, Вигорлат-Гутинський хр.). Для підвищення рівня екологічної свідомості населення опубліковано ряд статей у місцевій пресі та прийнято участь у громадських акціях по охороні ранньовесняних рослин. В околицях сіл Ворочево та Шаян, які найбільше підлягають антропогенному впливу, організовано стеження за динамікою основних параметрів популяцій під впливом різних режимів антропогенного навантаження.

7.2. Перспективи використання

G. nivalis - високодекоративна рослина ранньовесняного періоду цвітіння з тонким ароматом квітів. Цінні декоративні якості підсніжника відмічені у багатьох авторів (Артошенко, 1963; Дьяченко, 1990 та ін.). Як було показано вище, *G. nivalis* є невибагливою рослиною, характеризується широкою екологічною та фітоценотичною амплітудою умов зростання, що спрощує заходи по введенню його в культуру. Зважаючи на його високі декоративні якості в природних умовах, слід визнати, що рослина повинна широко використовуватись в озелененні парків, скверів, садів і стати істотною прикрасою міських ландшафтів у ранньовесняний період. Але в даний час *G. nivalis* як декоративна рослина використовується мало. Відоме лише його використання в озелененні Центрального ботанічного саду (м. Київ), де з цим видом ведеться селекційна робота, а також у колекційних ділянках деяких ботанічних садів України (Ужгородського, Львівського державних університетів та ін.).

Завдяки наявності алкалоїдів, *G. nivalis* може використовуватись як цінна лікарська рослина, завдяки наявності алкалоїдів. У надземній та підземній частинах виділено ряд алкалоїдів, найбільш цінним і широко вживаним серед яких є галантамін (Калашников, 1970). Основним джерелом отримання галантаміну повинні бути штучні плантації.

ОСНОВНІ ВИСНОВКИ

1. *G. nivalis* характеризується середнім ступенем варіювання більшості морфологічних ознак. В межах досліджуваного регіону встановлені три біохорологічні групи популяцій, які різняться між собою за суттєвими морфологічними ознаками. До першої належить популяція з максимальною кількістю найбільших середніх значень морфологічних параметрів, у якій виділена різновидність *G. nivalis* var. *major* Red., до другої - популяції центральної частини ареалу, до третьої - популяція, що зростає на висотній межі поширення.

2. Кореляційна структура морфологічних параметрів популяцій описується великою кількістю достовірних зв'язків. Проте, будь-які чіткі і закономірні кореляційні плеяди не простежуються на жодному рівні достовірності. З погіршенням еколого-фітоценотичних умов зростання морфологічна інтеграція особин знижується, а із збільшенням рівня мінливості морфологічних ознак вона різко зростає. Це свідчить про високу лабільність реакції особин і популяцій на різноманітні еколого-ценотичні умови їх місцезростань.

3. У досліджуваному регіоні суцільна частина ареалу виду проходить в Карпатах; острівні місцезростання трапляються на прилеглих територіях рівнини та передгір'я. Вид поширений від Закарпатської низовини (130 м над р. м.) до субальпійського поясу Карпат (до 1700 м над р. м.).

4. *G. nivalis* - індіферентний вид, мезогігрофіт, мезотермофіт, еутроф. Це типовий лісовий вид, зрідка трапляється у чагарниках та лучних ценозах. Оптимум поширення реалізується в угрупованнях класу *Querc-Fagetea* та порядку *Quercetalia pubescentis* класу *Quercetalia pubescenti-petraeae*, де він виступає характерним видом. У складі трав'яного покриву є домінантом ранньовесняних синузій з проективним покриттям 15-40%.

5. Малий життєвий цикл розвитку триває 36-38 місяців. У перший рік формуються зачатки асимілюючих листків і лусок, у другий - репродуктивні структури. У третьому вегетаційному сезоні (другий календарний рік розвитку) пагін поновлення зацвітає. Цибулинні луски даного циклу зберігають життєздатність ще один рік.

6. В онтогенезі виділені чотири періоди та сім вікових груп особин. Етапи проходження рослинами онтогенезу в різних висотних поясах співпадають. Встановлена поліваріантність розвитку особин, яка полягає у наявності клонального та аклонального підциклів онтогенезу.

7. В природних умовах вегетативне розмноження відбувається у віргінільних та генеративних особин. Із збільшенням висоти місцезростання над рівнем моря

зростає відносна частка особин вегетативного походження та енергія вегетативного розмноження. В популяціях з низьким рівнем насінної продуктивності інтенсивність вегетативного розмноження вища.

8. Середні значення потенціальної насінної продуктивності популяцій істотно не відрізняються, тоді як показники фактичної насінної продуктивності, обнасінення та урожаю насіння зменшуються із зростанням висоти місцезрозрашування над рівнем моря. Найбільші показники індексу відновлення (359-454) відмічені в популяціях з найвищою щільністю, найменші (90-171) - в популяціях з низькою щільністю, які зростають у несприятливих еколого-фітоценотичних умовах.

9. Вікова структура популяції характеризується повночленим віковим складом з мінімальною участю в ньому проростків. За будовою вікових спектрів досліджені популяції відносяться до молодих нормальних та зрілих нормальних. На підставі аналізу вікової структури виділені два типи базових спектрів. Перший тип включає популяції, в яких переважає група підросту, другий - популяції, в яких домінує доросла група.

10. За типом стратегії *G. nivalis* відноситься до несправжніх експлерентів з окремими рисами віолентності. Екологічний оптимум реалізується в лісових ценозах, де морфологічні параметри та загальна фітомаса рослин досягають максимальних значень. Фітоценотичний оптимум реалізується в лучних, чагарникових і тих лісових ценозах, де досягається максимальна щільність та високий урожай насіння. Екологічний та фітоценотичний оптимуми виду співпадають в умовах передгірного та нижнього гірського поясів південно-західних макросхилів Карпат.

11. Для популяції *G. nivalis* характерні повночлений віковий склад, регулярне поновлення насінним та вегетативним шляхами, достатній рівень життєвості (за віталітетною структурою досліджені популяції є рівноважними або процвітаючими), що забезпечують їм стійке положення у складі ценозів. Зменшення щільності або зникнення окремих локалітетів пов'язане не з біологічними особливостями виду, а є наслідком надмірного антропогенного впливу.

ПРОПОЗИЦІЇ

1. *G. nivalis* - перспективна декоративна ранньовесняна рослина і може широко використовуватись в міському озелененні.

2. Вид є цінною лікарською рослиною і може бути використаний для отримання лікарської сировини шляхом створення штучних плантацій.

3. Для створення високодекоративного трав'яного покриву з участю *G. nivalis* у міських ландшафтах та для закладання штучних плантацій можна використати окремі особини та стигле насіння з популяцій, які зростають в умовах еколого-фітоценотичного оптимуму і відзначаються вищими показниками морфометричних та вагових параметрів.

4. Для охорони генофонду *G. nivalis* необхідно створити ряд ботанічних заказників (окол. с. Шаян, Хустського р-ну; г. Апелька, хр. Свидовець; г. Анталовецька поляна, Вигорлат-Гутинський хр.). Важливими є також проведення моніторингу та активної освітньої роботи серед населення.

ПУБЛІКАЦІ ПО ТЕМІ ДИСЕРТАЦІЇ:

1. Будников Г. Б. Возрастная структура ценопопуляций подснежника белоснежного в Закарпатье // Популяции растений: принципы организации и проблемы охраны природы: Мат. Всес. конф. - Йошкар-Ола, 1991 а. - С. 22-23.

2. Будников Г. Б. Онтогенез *Galanthus nivalis* L в Закарпатье // Онтогенез интродуцированных растений в ботанических садах Советского Союза: Тез. докл. Всес. совещ. - К., 1991 б. - С. 25.

3. Будников Г. Б. Особенности развития подснежника белоснежного в условиях Закарпатья // УжГУ - 45: Сборник научных работ молодых ученых УжГУ. - Ужгород, 1991 в. - С. 92-95.

4. Будников Г. Б. Малый жизненный цикл *Galanthus nivalis* L в Закарпатье // Научные разработки молодых ученых и специалистов: Тез. докл. науч. конф. молодых ученых. - Ужгород, 1991 г. - С. 101-102.

5. Кричфалуший В. В., Будников Г. Б. Еколого-біологічні особливості *Galanthus nivalis* L (Amaryllidaceae) у Закарпатті. - Там же. - С. 99-100.

6. Будников Г. Б. Насінне розмноження *Galanthus nivalis* L в Закарпатті // Укр. ботан. журн. - 1992. - Т. 49, № 4. - С. 31-34.

7. Будников 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.

8. Кричфалуший В. В., Будников Г. Б. Биоморфологическая и экологическая характеристика *Galanthus nivalis* L в Закарпатье // Раст. Ресурсы. - 1992. - Т. 28, вып. 1. - С. 13-27.

9. Будников Г. Б. К вопросу об онтогенезе *Galanthus nivalis* L. в Закарпатье // Изучение онтогенеза видов природных флор в ботанических учреждениях Евразии. - К., 1993. - С. 11-12.
10. Будников Г. Б. Біолого-екологічне дослідження *Galanthus nivalis* L. в Карпатах // Тез. доп. 48-ї наук. конф. Ужгород. ун-ту. Сер. біол. - Ужгород, 1994. - С. 7-8.
11. Крічфалушій В. В., Андрик Є. Й., Будников Г. Б. та ін. Пріоритетні напрямки фітосозологічних досліджень в Карпатах: стан і перспективи. - Там же. - С. 24-25.
12. Budnikov G. B., Kricfalussy V. V. Bioecological study of *Galanthus nivalis* L. in the East Carpathians // *Thaiszia* (Kosice). - 1994. - Vol. 4, № 1. - P. 49-75.
13. Будников Г. Б. Екофітоценологія *Galanthus nivalis* L. в Карпатах // Тез. доп. 49-ї наук. конф. Ужгород. ун-ту. Сер. біол. - Ужгород, 1995. - С. 30.

Abstract

Budnikov G. B. Ecological and biological characteristics and measures of protection of *Galanthus nivalis* L. in the Western Regions of Ukraine. Dissertation for the degree of Candidate of Biological Sciences, speciality 03.00.01 - Botany. Uzhgorod State University, Uzhgorod, 1996.

Results of complex biosystematic and population-biological research of *Galanthus nivalis* L. in the Western Regions of Ukraine are presented. Intra- and interpopulation variability of characters of vegetative and reproductive organs is researched, intraspecies structure is revealed. Chorology, ecological and phytocoenotic peculiarities of this species, the most important aspects of morphogenesis and ontogenesis are studied. Problems of reproductive biology of the species are elucidated, research of age and vital structure, density and productivity of populations are carried out, their ecology-phytocoenotic strategy is determined. Causes of reduction of its area are established; measures of protection of its gene pools and prospects of use are suggested.

Резюме

Будников Г. Б. Эколого-биологическая характеристика и меры по охране *Galanthus nivalis* L. в западных областях Украины. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.01 - ботаника. Ужгородский государственный университет, Ужгород, 1996.

В работе представлены результаты комплексного биосистематического и популяционно-биологического исследования *Galanthus nivalis* L. в западных областях Украины. Исследованы внутри- и межпопуляционная изменчивость вегетативных и репродуктивных признаков, раскрыта внутривидовая структура. Изучены хорология, эколого-фитоценоотические особенности вида; наиболее важные аспекты большого и малого жизненного циклов. Освещены вопросы репродуктивной биологии вида, проведено исследование возрастной и виталитетной структуры, плотности и продуктивности популяций, определена их эколого-фитоценоотическая стратегия. Установлены причины сокращения ареала вида, предложены меры по охране его генофонда и практическому использованию.

Ключові слова: *Galanthus nivalis* L., внутрішньовидова структура, ареал, екологія, фітоценологія, морфо-, онтогенез, репродуктивна біологія, структура популяцій, еколого-ценоотична стратегія, оптимуми зростання, охорона та використання.

Підписано до друку 19.04.96 р. Формат 60 x 84/16

Друк офсетний. Ум. друк.арк. 1,2. Тираж 100. Зам. 3660

Виробничо-видавничий комбінат "Патент". 294013 м. Ужгород, вул. Гагаріна. 101.

110108

AB 34.650

AB 34.650