

УДК 551.524.04

**КОНСОРТИВНА СТРУКТУРА АКОНІТУ МОЛДАВСЬКОГО ТИПОВОГО
(*ACONITUM MOLDAVICUM* НАСҚ. EX REICHENB. SUBSP. *MOLDAVICUM*)
Й АКОНІТУ ДЕГЕНА ТИПОВОГО (*ACONITUM DEGENII* GÁYER SUBSP.
DEGENII) МАСИВУ ЧОРНОГОРА (УКРАЇНСЬКІ КАРПАТИ). (I)**

О. Решетило*, Т. Микітчак*, Й. Царик**

*Інститут екології Карпат НАН України
вул. Козельницька, 4, Львів 79026, Україна
e-mail: reshetylo@yahoo.com

**Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського, 4, Львів 79005, Україна
e-mail: zoomuz@franko.lviv.ua

До складу консорцій аконіту молдавського типового (*Aconitum moldavicum* Насқ. ex Reichenb. subsp. *moldavicum*) належить 21 таксон (genera), аконіту Дегена типового (*A. degenii* Gáyer subsp. *degenii*) – 25. Істотної різниці між консорціями цих двох видів не відзначено. Найбільше різноманіття консортів виявлено для середньої частини стебла та листків (16 родин). Серед трофічних груп консортів переважають фітофаги (40%) й антофіли (35%). 71% таксонів усіх досліджених консортів належить комахам. Структура консорцій аконітів залежить від гетерогенності умов їхніх оселищ.

Ключові слова: аконіти, запилювачі, консортивна структура, Чорногора, Українські Карпати.

Цією публікацією ми започатковуємо серію статей, які стосуються консортивної структури різних видів рослин Українських Карпат.

Концепція консорції, яка в 50-х роках минулого століття була запропонована В. М. Беклємишевим [1], Л. Г. Раменським [16] і яку в подальшому розробляли Є. М. Лавренко, М. В. Диліс [8, 5, 6], Т. О. Работнов [15, 13, 14], О. О. Корчагін [7], В. В. Мазинг [9, 10], М. А. Голубець, Ю. М. Чорнобай [4], Й. В. Царик [18, 19, 17] та багато інших дослідників, значно допомогла під час вивчення структурно-функціональної організації біогеоценозів. Одним із вагомих результатів цієї роботи стало виділення консорції як елементарної екосистеми, що має велике теоретичне і практичне значення під час дослідження біотичного різноманіття, оцінки стану та розроблення дієвих шляхів його збереження і відтворення [21, 20, 22].

Під час дослідження консорцій виділяють індивідуальні, популяційні та синузальні (біоморфні) їх групи [2]. У межах індивідуальної консорції відбувається взаємоадаптація організму детермінанта і консортів, зміна середовища. Консорти другого та подальших концентрів (хижаки, паразити), котрі є спільними як для більшості індивідуальних, популяційних, синузальних консорцій, так і для консорцій різних видів і різних біоморф, пов'язують різноманітні консортивні ядра у консортивну мережу біогеоценозу. Для прикладу зауважимо, що гусінь метеликів-синявців, типових комах-фітофагів степового Придніпров'я, – консортів першого порядку, входить до складу консорцій 15-ти родин автотрофів [3]. Кількість видів-детермінантів для консортів другого і третього концентру є набагато вищою, ніж для першого.

У біогеоценозах лісового, субальпійського й альпійського поясів Українських Карпат дослідження консортивних зв'язків активно проводять з 1978 р. [19]. Зважаючи на важливість вивчення консортивної структури для розуміння механізмів, якими забезпечується життєздатність популяцій, їх самовідтворення та збереження, дослідження були зосереджені насамперед на особинах-детермінатах тих видів, що поширені на обмежених територіях лісового поясу Українських Карпат і потребують охорони (такими є види роду *Aconitum* L.). Консортив обраних видів вивчали за загальноприйнятими екологічними та зоологічними методами протягом 2004–2006 рр.

Основними об'єктами досліджень були консорції особин-детермінантів таких видів:

– Аконіт молдавський типовий (*Aconitum moldavicum* Hacq. ex Reichenb. subsp. *moldavicum*): цвіте у червні–серпні; росте в лісовому поясі, на вологих ґрунтах, мезофіт, багаторічник, ентомофіл; середньо-східноєвропейський рівнинно-субальпійський вид [11, 12].

– Аконіт Дерена типовий (*Aconitum degenii* Gáyer subsp. *degenii*): цвіте у липні–серпні; росте у лісовому поясі, на узліссях, біля потоків, мезофіт, багаторічник, ентомофіл, автохор; середньо-південноєвропейський високогірний монтанно-субальпійський вид [12].

Дослідження проводили на шістьох ділянках Чорногірського хребта, які розташовані на берегах потоку Орендар на висотах 1000–1300 м н.р.м. (*A. d. degenii*, *A. m. moldavicum*) й у двох ділянках на південно-східних схилах г. Данціж в екотоні між *Rumicetum alpinum*, смерековим лісом і вторинною різнотравною лукою на висоті 1350 м (*A. d. degenii*).

Оскільки особливих відмінностей у консортивній структурі *A. d. degenii* й *A. m. moldavicum* нами не відзначено, то опишемо в загальних рисах структуру особин-детермінантів консорцій роду *Aconitum* (зауважимо, що для інших видів аконітів з інших оселищ можливі певні відмінності). До консортив цього роду належать представники 25 родин багатоклітинних тварин, перш за все комах. Серед запилювачів найважливіша роль належить джмелям *Bombus lucorum* L., *B. wurflenii* Radoszkowski, *B. pascuorum* Scopoli, *B. hortorum* L., *B. pratorum* L., мухам-дзюрчалкам *Eristalis* sp., *Scaeva* sp. і городнім мухам *Delia* sp., другорядними запилювачами виступають самці комарів *Tendipedia*, коловодниці мухи *Stratiomyidae*, білан *Pieris tryonica* L. та дрібні жуки-пилкоїди *Isomira* sp. Ці тварини, а також мурахи-лазії і трипси *Thripidae*, споживають нектар і пилок аконітів (антофіли).

Для підтвердження тези про облігатну ентомофілію аконітів нами були проведені експерименти з повної ізоляції їхніх суцвіть від запилювачів. Загальною тенденцією, що простежується незалежно від виду аконіту, є те, що пагони, які не були ізольовані, дали звичну кількість насіння, а ізольовані, незважаючи на те, що упродовж сезону формували нормальні квітки (повноцінні пелюстки, тичинки з пиляками, плодолистки), утворювали кількість насіння лише 2–3% від потенційно можливої. За формою та характером поверхні насінини ізольованих пагонів істотно відрізнялися від звичайних. Таким чином, на основі отриманих даних можна висловити гіпотезу про те, що аконіти, за умов відсутності комах-запилювачів, усе ж зберегли додатковий механізм формування насіння за рахунок запилення вітром, дощем і внаслідок механічного струшування. Це підтверджується низкою фактів: послідовним базипетальним розвитком квіток на пагоні, протерандрією в межах однієї квітки, дозріванням насіння лише в найнижчих плодолистках у межах одного "ізолятора". Однак відсутність консортив-запилювачів, очевидно, унеможливує основне видоспецифічне запилення аконітів, і, відповідно, весь подальший процес формування насіння, що є однією з основних умов підтримання життєздатності популяцій.

Незважаючи на отруйність цих рослин, їхніми генеративними органами і листками харчуються гусінь нічних *Noctuidae*, молюски *Oxuchilus* sp., *Perforatella* sp., пінявки *Cercopidae*, рослинними соками – справжні попелиці *Aphidoidea*, трав'яні клопи *Miridae*, *Phyllotreta nigripes* F. (синя блішка), у кореневищах і на стеблах паразитують нематоди і кліщі. У вологу погоду пошкоджені чи відцвілі квіти заселяють личинки двокрилих.

Топічно аконіти використовують довгоносики *Otiorrhynchus* sp., *Phyllobius* sp., листоїди *Chrysomela* sp., *Crepidodera* sp., вусачі *Rhagium* sp., мошки *Simulidae*, павуки-тенетники *Araneidae*, кліщі-червонотілки *Trombidiidae*, косарики *Opiliones*. Довгоносики часто проводять акти копуляції на листках аконітів, *Araneidae* на них сплітають свою павутину.

Загалом найбільш поширеним у консорціях аконітів взаємозв'язком між консортами й детермінантами є трофічний, 60% таксонів консортів родинного рівня пов'язані з детермінантом саме цим зв'язком; на топічний зв'язок припадає близько 22% (рис. 1, а).

Найбільш різноманітними консортами аконітів є ті, що локалізуються на стеблах і листках, – 15 таксонів родинного рівня; на суцвіттях трапляються представники 6 родин (рис. 2). Оскільки досліджені види аконітів не формують істотного шару власної підстилки чи своєрідного мікроклімату, то у нижній частині стебла рослини

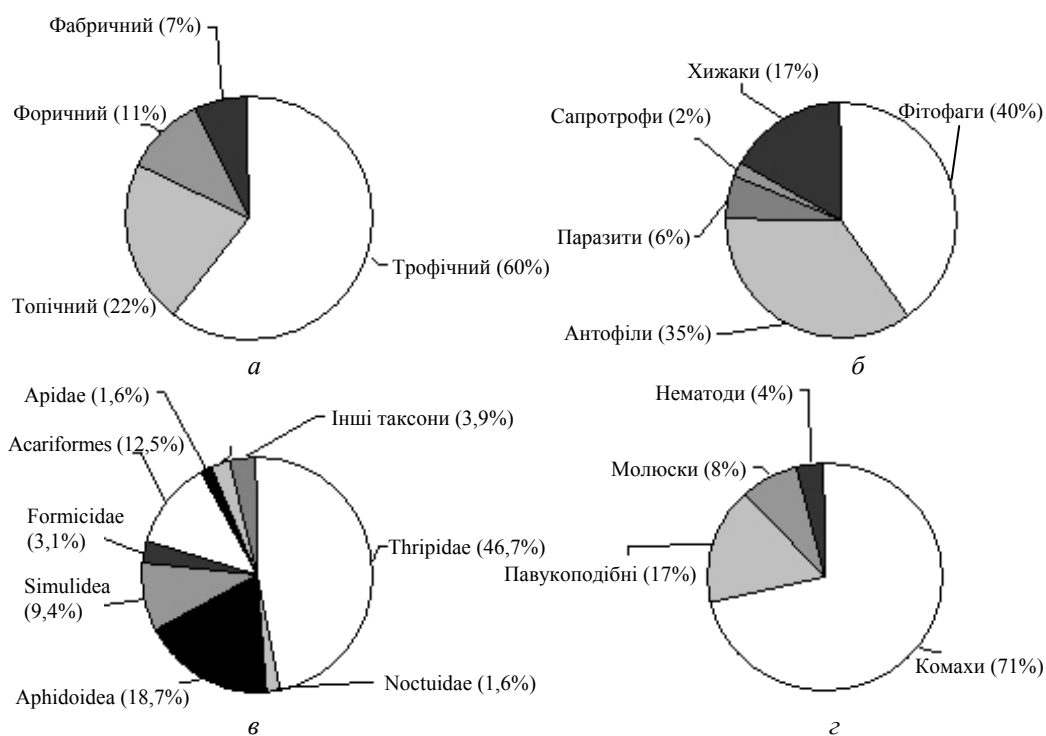


Рис. 1. Характеристика консорцій *Aconitum degenii* Gáyer subsp. *degenii* північно-східного схилу хребта Чорногора: а – співвідношення типів зв'язків між консортами й особинами-детермінантами консорцій; б – якісна представленість консортів за типами живлення; в – кількісна представленість найбільш численних родин консортів; г – якісна представленість основних груп тварин у консорціях.

й кореневій системі трапляються лише загальнопоширені в тих чи інших угрупованнях нематоди й кліщі.

Якщо розглядати облігатність консортивів не як вибірккову видоспецифічність до певного детермінанта, а як перебування на детермінанті протягом більшості життєвого циклу, то до облігатних консортивів аконітів можна зарахувати лише трипсів і попелиць.

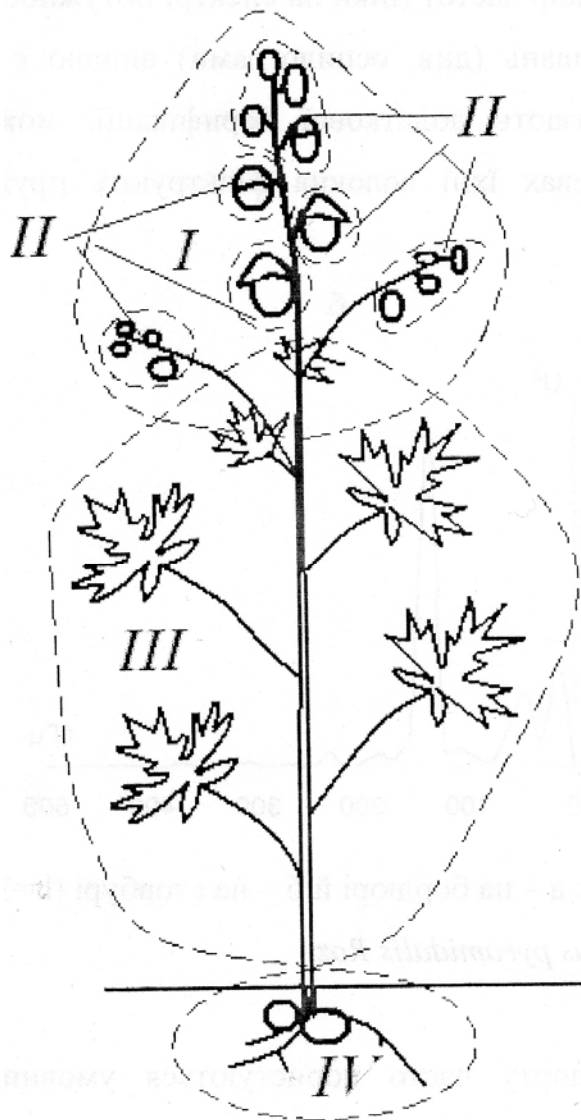
Переважає більшість консортивів аконітів належить до першого концентру (в середньому 85%), оскільки вони є фітофагами й антофілами. До другого концентру слід віднести хижаків: павуків, косариків і кліщів-тромбідій. Серед досліджених консортивів переважають фітофаги (40%), інші належать до антофілів, сапротрофів, хижаків і паразитів (рис. 1, б). Найбільш численними на аконітах є трипси (рис. 1, в). Загалом у клоні аконіту з 20 стебел у середньому трапляються 150 особин трипсів, 60 попелиць, 30 мошок, 40 кліщів, інші тварини мають чисельність менше 10 особин.

Загальна чисельність консортивів на 20 стеблах аконіту на ділянці узлісся становить 250–350 особин, тоді як у долинах лісових потоків і струмків – 50–150 особин. У лісових ділянках, на відміну від узлісся, у консорціях аконітів трапляються молюски *Oxychilus* sp., *Perforatella* sp., пінявки *Cercopidae*. Це зумовлено тим більшою вологістю лісових біотопів, що відповідає екологічним потребам названих видів. В екотонах у консорціях аконітів з'являються вусачі-рагії, збільшується різноманіття і кількість крилатих форм комах. Якісна ж представленість основних груп тварин у консорціях, яка показана на рис. 1, з, свідчить про значну перевагу членистоногих (88%).

У таблиці подаємо загальний таксономічний список досліджених нами консортивів аконітів. Менша кількість таксонів у консорціях аконіту молдавського типового пояснюється тим, що цей вид трапляється значно рідше за аконіт Дегена типовий. Коли ж особини цих двох видів ростуть в одному біотопі, істотних відмінностей у таксономічному складі їхніх консортивів і відповідній структурі не встановлено.

Аконіти не є видами-едифікаторами, проте таксономічна різноманітність консортивів для них достатньо висока (28–35 видів, родів, інших таксонів), порівняно з консорціями едифікаторних видів, що ростуть на цій же території. Так, для щавлю альпійського (*Rumex alpinus* L.) відзначено 93 таксони консортивів [19], для гірської сосни (*Pinus mugo* Турта) – понад 150 [21]. Різноманітність консортивів значною мірою залежить від місця росту рослини-детермінанта. У консорціях, детермінанти яких ростуть в екотонах (узлісся, луки посеред болота, на берегах потоків у лісі, луки біля скель), як правило, трапляється більша кількість таксонів, пов'язаних із рослинами різноманітнішими зв'язками, ніж у типових ценозах (ліс). Чим у більш гетерогенному оселищі розташована популяція виду-детермінанта консорції, тим складнішою є її структура. Досліджені консорти другого порядку у своїй більшості є спільними для консорцій різних видів, об'єднуючи таким чином їхні популяційні консорції у консортивну мережу ценозу.

Таким чином, підсумовуючи результати проведених досліджень і узагальнюючи їх, слід вказати на важливу роль консортивної організації загалом і певних консортивних зв'язків, зокрема, для збереження та самовідтворення ентомофільних рослин високогір'я Українських Карпат. Необхідно, перш за все, підкреслити важливу роль запилювачів, які єдині здатні забезпечити відтворення популяцій, підтримуючи необхідний рівень панміксії. Значною потенцією володіють також консорти-фітофаги, які за певних екологічних умов можуть мати вагомий вплив на життєздатність популяцій рослин.

**Таксони консортів:**

- I* – Miridae;
 – Alleculidae;
 – Apidae;
 – Syrphidae;
 – Muscidae;
 – Pieridae;
- II* – Thripidae;
 – Muscidae;
- III* – Zonitidae;
 – Helicidae;
 – Trombidiidae
 – Acariformes;
 – Opiliones;
 – Araneidae;
 – Cerambycidae;
 – Chrysomelidae;
 – Curculionidae;
 – Aphidoidea;
 – Cercopidae;
 – Tendipedia;
 – Miridae;
 – Stratiomyidae;
 – Simuliidae;
 – Noctuidae;
- IV* – Nematoda;
 – Acariformes.

Рис. 2. Основні місця локалізації консортів *Aconitum moldavicum* Hacq. ex Reichenb. subsp. *moldavicum* і *Aconitum degenii* Gayer subsp. *degenii*: *I* – генеративні пагони; *II* – квітки безпосередньо; *III* – стебло з листками; *IV* – кореневище.

Окрім цього, зважаючи на збалансованість консортивних взаємозв'язків досліджуваних видів рослин у високогір'ї Українських Карпат за умов заповідання, слід зазначити, що вплив будь-яких екологічних чинників, головно антропогенних, може розбалансувати складні та чутливі до надмірних впливів консортивні системи.

Таксономічний склад консорцій аконітів

№ п/п	Таксон	Детермінант консорції	
		<i>Aconitum m. moldavicum</i>	<i>A. d. degenii</i>
1.	Клас <i>Nematoda</i> (власне круглі черви)	+*	+
2.	Родина <i>Zonitidae</i> (равлики блискучі)		
	– <i>Oxuchilus</i> sp. (равлик кислий)	+	+
3.	Родина <i>Hygromiidae</i> (равлики несправжні)		
	– <i>Perforatella</i> sp. (равлик двозубий)	–	+
4.	Ряд <i>Acariformes</i> (акариморфні кліщі)	+	+
5.	Родина <i>Trombididae</i> (кліщі-тромбідії)	+	+
6.	Ряд <i>Opiliones</i> (косарики)	+	+
7.	Родина <i>Araneidae</i> (пауки-тенетники)	+	+
8.	Родина <i>Cercopidae</i> (пінявкові)	+	+
9.	Надродина <i>Aphidoidea</i> (справжні попелиці)	+	+
10.	Родина <i>Miridae</i> (трав'яні клопи)	+	+
11.	Родина <i>Thripidae</i> (справжні трипси)	+	+
12.	Родина <i>Cerambycidae</i> (жуки-вусачі)		
	– <i>Rhagium inquisitor</i> L. (рагій ребристий)	–	+
13.	Родина <i>Chrysomelidae</i> (листоїдові)	+	+
	– <i>Phyllotreta nigripes</i> F. (синя блішка)	–	+
	– <i>Crepidodera</i> sp. (блішка вербова)	+	+
14.	Родина <i>Curculionidae</i> (довгоносикові)		
	– <i>Otiorrhynchus</i> sp. (скосар)	+	+
	– <i>Phyllobius</i> sp. (слоник листовий)	+	+
15.	Родина <i>Alleculidae</i> (пилкоїдові)		
	– <i>Isomira</i> sp. (пилкоїд-ізоміра)	+	+
16.	Родина <i>Noctuidae</i> (совкові)	+	+
17.	Родина <i>Pieridae</i> (біланові)		
	– <i>Pieris trionica</i> L. (білан-тріоніка)	–	+
18.	Родина <i>Apidae</i> (бджолині)		
	– <i>Bombus lucorum</i> L. (джміль малий земляний)	+	+
	– <i>B. wurfleini</i> Radoszkowski (джміль шестизубий)	+	+
	– <i>B. pascuorum</i> Scopoli (джміль польовий)	+	+
	– <i>B. hortorum</i> L. (джміль садовий)	+	+
	– <i>B. pratorum</i> L. (джміль лучний)	+	+
19.	Родина <i>Formicidae</i> (мурашки справжні)		
	– <i>Lasius</i> sp. (мурашки-лазії)	+	+
20.	Родина <i>Simuliidae</i> (мошкові)	+	+
21.	Родина <i>Fungivoridae</i> (грибні комарики)	+	+
22.	Родина <i>Tendipedia</i> (дзвінцеві)	+	+
23.	Родина <i>Stratiomyidae</i> (коловодницеві)	–	+
24.	Родина <i>Syrphidae</i> (мухи-дзюрчалки)	+	+
	– <i>Eristalis tenax</i> L. (бджоловидка звичайна)	–	+
	– <i>Scaeva</i> sp. (сцева)	+	+
	– <i>Episyrphus</i> sp. (дзюрчалка)	–	+
25.	Родина <i>Muscidae</i> (мухи справжні)		
	– <i>Delia</i> sp. (мухи городні)	+	+
Разом: 35 таксонів (25 родин)		28 (21)	35 (25)

Примітка. + встановлено наявність таксону; – таксон відсутній.

1. *Беклемишев В. Н.* О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 61. Вып. 5. С. 3–30.
2. *Быков Б. А.* Фитоценоз как саморегулирующая система // Вести АН КазССР. 1967. № 1. С. 29–37.
3. *Голобородько К. К.* Консортивные зв'язки синявців (Lepidoptera: Lycaenidae) плакорних трав'яних біогеоценозів степового Придніпров'я: Дис. ... канд. біол. наук. Дніпропетровськ, 2005. 171 с.
4. *Голубець М. А., Чорнобай Ю. М.* Консорція як елементарна екологічна система // Укр. ботан. журн. 1983. Т. 40. № 6. С. 78–85.
5. *Дылис Н. В.* О структуре консорций // Журн. общ. биол. 1973. Т. 34. С. 575–580.
6. *Дылис Н. В.* Основы биогеоценологии. М.: Изд-во МГУ, 1978. 150 с.
7. *Корчагин А. А.* Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Т. 5. Л.: Наука, 1976. С. 7–319.
8. *Лавренко Е. М., Дылис Н. В.* Успехи и очередные задачи в изучении биогеоценозов суши в СССР // Ботан. журн. 1968. Т. 53. С. 155–167.
9. *Мазинг В. В.* Консорции как элементы функциональной структуры биогеоценозов // Труды МОИП. 1966. № 27. С. 117–126.
10. *Мазинг В. В.* Проблемы изучения консорций. Значение консортивных связей в организации биогеоценозов // Уч. зап. Перм. пед. ин-та. 1976. Вып. 150. С. 18–27.
11. *Нестерук Ю. Й.* Рослиний світ Українських Карпат. Чорногора. Екологічні мандрівки. Львів: БаК, 2003. С. 124–131.
12. *Определитель высших растений Украины.* К.: Наук. думка, 1987. С. 46–49.
13. *Работнов Т. А.* Значение консортивных связей в определении взаимных отношений растений в фитоценозах // Бюлл. МОИП. 1970. Т. 75. Вып. 2. С. 68–76.
14. *Работнов Т. А.* Некоторые вопросы изучения консорций // Журн. общ. биол. 1973. Т. 34. № 3. С. 407–416.
15. *Работнов Т. А.* О консорциях // Бюлл. МОИП. 1969. Т. 74. Вып. 4. С. 109–116.
16. *Раменский Л. Г.* О некоторых принципиальных положениях современной ботаники // Ботан. журн. 1952. Т. 37. № 2. С. 181–201.
17. *Царик Й. В.* Консорція і збереження біологічного різноманіття // Праці НТШ. 2001. Т. 7. С. 13–18.
18. *Царик И. В., Жилияев Г. Г., Марфенина О. Е.* Роль консортов в размножении растений высокогорий Карпат // Экология. 1988. № 3. С. 19–24.
19. *Царик И. В., Малиновский К. А.* Популяционно-консортивный анализ биогеоценозов // Журн. общ. биол. 1988. Т. 49. № 4. С. 455–463.
20. *Царик Й. В., Царик І. Й.* Консорція як загальнобіотичне явище // Вісн. Льв. ун-ту. Сер. біол. 2002. Вип. 28. С. 163–169.
21. *Царик Й. В., Царик І. Й.* Консорція як один із базових рівнів біологічного різноманіття // Карпатський регіон і проблеми сталого розвитку: Матеріали конф. Рахів, 1998. С. 303–304.
22. *Царик Й. В., Царик І. Й.* Різноманіття консортивів і функціонування екосистем // Біо-різноманіття в природних і антропогенних екосистемах: Матер. III міжнар. конф. Дніпропетровськ, 2005. С. 168–169.

THE CONSORTIVE STRUCTURE OF *ACONITUM MOLDAVICUM* HАСQ. EX REICHENB. SUBSP. *MOLDAVICUM* AND *ACONITUM DEGENII* GÁYER SUBSP. *DEGENII* IN CHORNOHORA MASSIF (UKRAINIAN CARPATHIANS). (I)

O. Reshetylo*, T. Mykitchak*, J. Tsaryk**

**Institute of Ecology of the Carpathians of NAS of Ukraine
4, Kozelnytska St., Lviv 79026, Ukraine
e-mail: reshetylo@yahoo.com*

***Ivan Franko National University of Lviv
4, Hrushevskiy St., Lviv 79005, Ukraine
e-mail: zoomus@franko.lviv.ua*

21 taxa (genera) belong to the consortion of *Aconitum moldavicum* Hасq. ex Reichenb. subsp. *moldavicum*, and 25 ones to *Aconitum degenii* Gáyer subsp. *degenii* consortion. There were not noticed any essential distinctions between the species. The highest consortive diversity was found out in the middle part of stem and on the leaves (16 familiae). Phytophages (40%) and anthophilous organisms (35%) dominate over the trophic consortive groups. 71% all of the investigated consort taxa belong to Insecta. The consortive structure of monkshoods depends on heterogeneity of their localities.

Key words: monkshoods, pollinators, consortive structure, Chornohora, Ukrainian Carpathians.

КОНСОРТИВНАЯ СТРУКТУРА АКОНИТА МОЛДАВСКОГО ТИПИЧНОГО (*ACONITUM MOLDAVICUM* HАСQ. EX REICHENB. SUBSP. *MOLDAVICUM*) И АКОНИТА ДЕГЕНА ТИПИЧНОГО (*ACONITUM DEGENII* GÁYER SUBSP. *DEGENII*) МАССИВА ЧЕРНОГОРА (УКРАИНСКИЕ КАРПАТЫ). I

О. Решетило*, Т. Мыкитчак*, И. Царик**

**Институт экологии Карпат НАН Украины
ул. Козельницкая, 4, Львов 79026, Украина
e-mail: reshetylo@yahoo.com*

***Львовский национальный университет имени Ивана Франко
ул. Грушевского, 4, Львов 79005, Украина
e-mail: zoomuz@franko.lviv.ua*

В состав консорций аконита молдавского типичного (*Aconitum moldavicum* Hасq. ex Reichenb. subsp. *moldavicum*) входит 21 таксон (genera), аконита Дегена типичного (*A. degenii* Gáyer subsp. *degenii*) – 25. Существенной разницы между консорциями этих двух видов не выявлено. Наибольшее разнообразие консортов обнаружено для средней части стебля и листьев (16 семейств). Среди трофических групп консортов преобладают фитофаги (40%) и антофилы (35%). 71% таксонов всех исследованных консортов принадлежит насекомым. Структура консорций аконитов зависит от гетерогенности условий их местообитаний.

Ключевые слова: акониты, опылители, консортивная структура, Черногора, Украинские Карпаты.

Стаття надійшла до редколегії 04.12.08

Прийнята до друку 11.12.08