



УДК 581.5

ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА ОРГАНІЗАЦІЯ ТА ПЕРСПЕКТИВИ ЗБЕРЕЖЕННЯ ПОПУЛЯЦІЙ РІЗНОСТАТЕВИХ ВИДІВ РОСЛИН В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ

Р. Дмитрах

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

Наведено дані, які стосуються внутрішньопопуляційної організації різностатевих видів в умовах впливу різних факторів середовища. Установлено, що важливим критерієм існування популяцій досліджуваних видів є їх статева диференціація, функціональні особливості та здатність до відновлення й виживання. Основними чинниками, які впливають на їх внутрішньопопуляційну структуру є фактори як природного, так і антропогенного характеру. Проведені дослідження показали, що співвідношення статей у популяціях є показником індивідуальним і характеризує їх різну реакцію на зміну умов та здатність до розмноження. Установлено, що адаптаційний потенціал різних за статтю особин неоднаково скеровується на їх виживання в мінливих умовах середовища. Відповідно, будь-які зміни, які відбуваються в популяціях різностатевих видів, перебувають у прямій залежності від інтенсивності дії факторів впливу. Важливим при цьому є врахування біологічних особливостей видів та характеру мінливості їх індивідуальних і групових (популяційних) ознак. На основі проведених досліджень визначено, що проблема збереження популяцій різностатевих видів має бути пов'язана насамперед з показниками, які стосуються їх внутрішньостатєвої диференціації, та з реалізацією відповідних механізмів функціонування у відповідь на дію різних чинників як природного, так і антропогенного характеру.

Ключові слова: популяції, диференціація за статтю, функціональні особливості, фактори впливу, збереження.

ВСТУП

Популяції різностатевих видів рослин є складною системою з присутніми в них взаємопов'язаними компонентами – особинами різної статі, яким притаманні значні відмінності в їх структурній і функціональній організації. Відповідно, сукупності неоднорідних за статтю особин можуть по-різному проявляти свої властивості й механізми самовідновлення. Особлива роль останніх пов'язана з функцією генеративного відновлення популяцій і поповнення їх особинами насінневого походження. Основною умовою існування таких популяцій є підтримання необхідного рівня генетичної гетерогенності та їх структурної цілісності [1; 14; 15]. У цьому разі

важливою ознакою є різна стійкість і реакція особин на дію різних факторів середовища. Оскільки основна генетична функція у процесі розмноження популяцій досліджуваних видів полягає в різному призначенні різностатевих структур, це впливає на особливості їх функціонування та відновлення. Однією з основних характеристик популяцій різностатевих видів є їх статева диференціація та співвідношення в них генетично різноякісних особин. Відповідно, різний рівень співвідношення статей впливає на функціональні особливості популяцій, а будь-які зміни статевого складу – один із суттєвих показників їх стійкості та внутрішньопопуляційних адаптацій. Власне наші дослідження і спрямовані на вивчення основних тенденцій статевої диференціації видів з урахуванням як індивідуального, так і групового рівнів їх організації, а також змін цих показників у різних умовах середовища. Важливою є також оцінка динаміки статевого співвідношення особин, особливостей їх поведінки та самопідтримання. Такі дослідження є необхідними для з'ясування питань, які пов'язані з внутрішньопопуляційною організацією видів і механізмами їх функціонування у відповідь на дію різних чинників середовища.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Вивчення внутрішньопопуляційної структури різностатевих видів проведено в різних фітоценозах і флористичних районах Українських Карпат. Основні структурно-функціональні показники визначали протягом кожного вегетаційного сезону в період масового цвітіння виду, що дало змогу виявити характерні реакції популяцій на зміну умов середовища. Внутрішньопопуляційні особливості та основні статеві типи оцінено на рівні організації генеративної сфери особин [2]. З метою отримання даних щодо статевого співвідношення особин у популяціях і змін цього показника в різних умовах їхнього існування застосовано як стаціонарні, так і маршрутні методи [9; 13; 16; 19]. Облік особин проведено на ділянках, які закладені як регулярним способом на трансектах, так і вибірково, з урахуванням випадкового їх розміщення на площі [10; 13]. Вплив різних факторів як природного, так і антропогенного характеру оцінено на підставі аналізу змін індивідуальних і популяційних показників та характеру мінливості статевого співвідношення особин [3; 12; 17].

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ І ЇХНЕ ОБГОВОРЕННЯ

На основі проведеного аналізу статевої диференціації видів і їх кількісного розподілу у флорі Українських Карпат встановлено, що різностатевість є достатньо характерною ознакою для багатьох популяцій [5]. Популяції різностатевих видів, які сформувались у специфічних гірських умовах, є компонентами унікальних типів оселищ у різних рослинних угрупованнях – скельних, лучних, чагарникових, болотних і прируслових. Переважна більшість із них представлена ізольованими, нечисленними популяціями, які займають невеликі площі в альпійському, субальпійському й лісовому поясах. За морфологічною різностатевістю значне поширення мають дводомні види, в популяціях яких присутні дві групи: одна з андроецичними й гіноецичними особинами, друга з гіноецичними й гермафродитними (гінодіеція) особинами. Популяції скельних угруповань представлені видами, значна частка яких є рідкісними, ендемічними й реліктовими, що збереглися в ізольованих оселищах альпійського та субальпійського поясів на крутих схилах з кам'яними виступами й розсилами пісковиків (*Antennaria carpatica* (Wahlenb.) Bluff. et Fingerh, *Dianthus carpaticus* Woloszcz.,

D. speciosus Reichenb., *Rhodiola rosea* L. та ін.). Популяції різнотравно-лучних і болотних видів займають неоднорідні за площею ділянки та розмежовані долинами гір, руслами річок, лісовими угрупованнями тощо (*Antennaria dioica* (L.) Gaerth, *Rumex carpaticus* Zapal., *Thymus alpestris* Tausch, *Melandrium dioicum* (L.) Cass et Germ., *Valeriana simplicifolia* (Rchb.) Kabath, *V. transsilvanica* Schur, *Valeriana tripteris* L.).

Основною функціональною ознакою статевої диференціації популяцій є показник співвідношення різних за статтю особин і неоднакова їх участь у процесах розмноження [4]. Зважаючи на це, статеві структури є важливим показником популяцій, оскільки будь-які зміщення у співвідношенні статей відображають умови їх існування й адаптаційну здатність. Установлено, що внутрішньопопуляційна організація в різних видів є показником індивідуальним і характеризує кількісний розподіл у них особин за статтю (табл. 1). Наприклад, у популяціях *Antennaria dioica*, *Rhodiola rosea*, *Valeriana simplicifolia* переважають особини з чоловічими квітками (60–70%), в *Melandrium dioicum* (L.) Cass. et Germ, *Rumex carpaticus*, *R. acetosella* L. – особини з жіночими квітками. Серед частково дводомних видів, зокрема гінодієцичних, деяку перевагу мають особини з гермафродитними квітками. До основних факторів, які впливають на динамічність таких популяцій і механізми їх самовідновлення, необхідно віднести як природні (кліматичні, едафічні, гідрологічні, ценотичні тощо), так і антропогенні (рекреація, господарська діяльність людини тощо).

Таблиця 1. Співвідношення особин різної статі в популяціях дієцичних видів (усереднений показник), %

Table 1. Sex ratio of individuals in populations of dioecious species (median indicator), %

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

Здатність до розмноження популяцій різностатевих видів під дією різних чинників зовнішнього середовища визначається статевим диференціалом "чутливості" їх особин. Кожна стать диференційовано реагує на покращення або погіршення умов існування. Зважаючи на неоднакову участь статей у розмноженні, вони по-різному впливають на внутрішньопопуляційну їх організацію. Така поведінка видів і різна система їх дій загалом скерована на підтримання існування популяцій у неоднорідних умовах середовища [7; 8; 11; 18]. Власне існуючі умови середовища

модифікують взаємовідносини між особинами тої чи іншої статі й визначають стратегію їх виживання. Це, безумовно, впливає на загальну динаміку чисельності популяцій, а відтак, і на стан їхнього існування. Так, у популяціях *Valeriana simplicifolia*, які трапляються на гірських болотах і торфовищах, значну перевагу, порівняно з гіноєцичними, мають андроецичні особини (67,5%). Схильність останніх до екстремальних і менш сприятливих умов простежується і в інших різностатевих видів, зокрема в популяціях *Rhodiola rosea* (71,2%), *Antennaria carpatica* (65,2%) в наскельних угрупованнях, *Antennaria dioica* (74,2%) у ксерофітних угрупованнях біловусових пасовищ і т.д. Неоднозначний розподіл різностатевих особин у популяціях тісно пов'язаний з їх екологічною диференціацією та різними вимогами до існуючих умов. Наприклад, фактор зволоження є лімітаційним у болотних і приджерельних популяціях. Так, екологічно спеціалізована структура популяцій болотних видів і, зокрема, *Valeriana simplicifolia* в разі осушення, заростання та зміни середовища призводить до зниження їх стійкості, через що вони можуть втратити свої територіальні позиції. Відповідно до рівня зволоження й структури ценозу змінюється просторово-статевий розподіл особин та їх щільність [6]. Погіршення вологозабезпечення створює несприятливі умови для розвитку особин, а тому позначається на їх життєвості й самовідновленні. Це супроводжується, у свою чергу, зміщенням міжстатевого співвідношення особин у бік найменш численної групи і, зокрема, гіноєцичної. Таким чином, адаптаційний потенціал різностатевих особин по-різному скеровується на їх здатність до виживання в непридатних для них умовах. Важливими показниками при цьому є індивідуальна спеціалізація особин певної статі, особливості поділу їх функцій і неоднакова реакція на дію різних чинників середовища.

Враховуючи те, що адаптаційний потенціал різностатевих особин визначається неоднаковою реакцією на дію різних чинників середовища, актуального значення набувають ці показники в умовах різного впливу антропогенних факторів (рекреація, господарська діяльність людини, яка пов'язана з викошуванням трав, випасом худоби, вирубуванням лісу тощо). Зважаючи на локальність та ізольованість досліджуваних популяцій, в гірських умовах вони стають вразливими на дію будь-яких чинників антропогенного характеру. Наслідки останніх зумовлюють зміни в характері онтогенезу особин, статевій структурі популяцій і їх здатності до відновлення й виживання. У таких стресових ситуаціях спостерігається розчленування популяцій на фрагменти з порушеною розбалансованою структурою та локальним скупченням окремих груп особин, між якими обмін генетичним матеріалом є обмеженим. Адаптаційний потенціал особин по-різному скеровується на досягнення самовідновлення популяцій залежно від впливу антропогенних факторів. Тому важливим механізмом у цих умовах є особливості поділу статевих функцій в особин і відповідні реакції кожної з них на дію негативних чинників середовища. Експериментами встановлено, що типовою реакцією на вплив викошування, випасу і рекреації є зменшення чисельності гіноєцичних особин (табл. 2). Так, наприклад, у популяціях *Valeriana simplicifolia* щорічне за сезон викошування знижує чисельність гіноєцичних особин щодо андроецичних від 32% (в контролі) до 18% (під впливом). Відповідно, це впливає на рівень насінневої продуктивності в популяціях та їх відновлення. Очевидно, в екстремальних умовах андроецичні особини є більше адаптованими до несприятливих впливів і можуть значно довше утримувати територію за рахунок швидшого переходу у вегетативний стан і рухливості пагонових

структур. У подальшому інтенсивна дія цих чинників супроводжується змінами чисельності обох статевих груп, що створює несприятливі умови для обнасінення популяцій, ефективності їх росту й виживання. Викошування негативно впливає на просторову структуру популяцій, що супроводжується дезінтеграцією різностатевих особин на площі та скороченням тривалості їх генеративного періоду. Реакція особин на випас проявляється у зниженні не тільки їх чисельності, але й запасів фітомаси. Подальший розвиток цих тенденцій може викликати втрату циклічності поновлення генеративних особин і призвести до просторової фрагментації їх популяцій. Найкритичнішою є ситуація, яка пов'язана зі зменшенням кількості особин унаслідок впливу рекреаційного навантаження і, зокрема, руйнування їх інтегруючих структур. Посилення цього впливу супроводжується відчуженням і травмуванням особин, що призводить до зменшення їх чисельності в популяціях. Так, надмірне руйнування природних оселищ *Rhodiola rosea* з метою вилучення кореневищ як лікарської сировини є в цьому випадку наочним прикладом. Це кардинально впливає на зміни у статевих співвідношеннях особин, зниженні рівня генеративного поновлення та порушенні цілісності популяцій загалом. Зменшується частка генеративних особин і, в першу чергу, гіноєцичних, чисельність яких сягає своїх крайніх меж (5–10%). В умовах екологічного і ценотичного оптимуму щільність проростків у різні роки коливалась у середньому від 2 до 4 екз. на кв.м, а в умовах рекреаційного пресу – знизилась майже вдвічі.

Таблиця 2. Зміни статевої структури популяцій *Valeriana simplicifolia* під впливом антропогенних факторів

Table 2. Changes of sex structure in *Valeriana simplicifolia* populations under the effect of anthropogenic factors

Фактори впливу	Кількість особин, кв. м			
	андроецичні		гіноєцичні	
	екз.	%	екз.	%
Заповідний (контроль)	5,8	68,2	2,7	31,8
Викошування трав	3,9	70,9	1,6	29,1
Випас худоби	3,6	72,0	1,4	28,0
Рекреація (елімінація особин і механічне їх пошкодження тощо)	3,0	75,0	1,0	25,0

Негативний вплив чинників середовища скеровується в першу чергу на одну із статей, що, безперечно, змінює статеву структуру популяцій. Динаміка чисельності у сприятливих умовах характеризується коливаннями флуктуаційного характеру, а під час дії антропогенних чинників спрямована в бік зменшення чисельності однієї з них. Однак частка особин жіночої статі в насінневному відновленні є визначальною. Елімінація останніх знижує насінневу продуктивність і чисельність генеративного потомства, а відсутність проростків і ювенільних особин змінює характер поновлення популяцій. Слід зауважити, що діапазон коливання чисельності різностатевих особин визначається тим співвідношенням, при якому ще є можливим перехресне запилення та формування насіння. Тому базовими параметрами, які необхідно враховувати під час досліджень популяцій різностатевих видів, є показник співвідношення в них особин різної статі й ефективне поповнення молодими особинами насінневого походження. Назагал, відхилення у співвідношенні статей

можна розглядати як адаптаційну ознаку популяцій і здатність переносити різкі коливання чисельності. Відповідно, показники щодо лабільності різностатевих особин доцільно використовувати для моніторингу популяцій.

Специфічною ознакою популяцій досліджуваних видів є характер розподілу в них окремих груп особин і їх агрегованість лише за певною статевою ознакою. Така просторова компактність сприяє перехресному запиленню та обміну генетичною інформацією. Ритмологічна асинхронність їх розвитку збільшує тривалість цвітіння і забезпечує стабільну базу запилювачам, що сприяє насінневному поновленню. Одночасно, вегетативне самопідтримання в популяціях є способом їх збереження в умовах неефективного функціонування системи перехресного запилення. Негативні тенденції в розподілі статей можуть компенсуватися вегетативним самопідтриманням, яке найчастіше пов'язане з поліцентричним типом їх розвитку – інтенсивним розростанням, укоріненням і автоматизацією нових монокарпічних пагонів. Отже, важливими критеріями стану популяцій є їх життєва форма, особливості індивідуального розвитку особин, способи самопідтримання та стратегія виживання. З метою проведення моніторингу популяцій різностатевих видів доцільним є використання комплексного підходу з урахуванням показників як структурного так і функціонального рівнів їх організації. Структурно-морфологічний рівень визначає потенційну здатність популяцій у насінній продуктивності і є важливим для визначення процесів детермінації статей та різних систем схрещування, функціональний – реальний вклад різностатевих особин у процеси запилення, формування насіння та відтворення молодого покоління як важливої умови життєздатності популяцій і перспектив їх розвитку.

Таким чином, збереження популяцій різностатевих видів має бути пов'язане, в першу чергу, з показниками, які стосуються їх структурно-функціональної організації та реалізації відповідних механізмів у відповідь на дію різних чинників як природного, так і антропогенного характеру. Окремі групи особин за статтю можуть суттєво відрізнитися за рівнем їх чисельності та здатністю до розмноження, що, безумовно, впливає на загальну динаміку чисельності популяцій і їх внутрішньопопуляційну організацію. Під час досліджень природного стану популяцій різностатевих видів важливим є урахування особливостей їх репродуктивної біології, специфіки статевої структури та характеру мінливості індивідуальних і групових ознак, залежно від стану фітосистем і адаптації видів до умов існування. Зважаючи на динамічність статевої диференціації популяцій, необхідним є моніторинг чисельності особин, на основі якого можна спрогнозувати їх динамічні тенденції та можливі наслідки змін.

1. Грант В. **Эволюционный процесс: критический обзор эволюционной теории**. Москва: Мир, 1991. 488 с.
2. Голубев В.А., Волокитин Ю.С. **Методические рекомендации по изучению антропологических особенностей цветковых растений** / Гос. Никитский ботсад. Ялта, 1986. 38 с.
3. **Динамика ценопопуляций травянистых растений**: сборник науч. трудов / К.А. Малиновский (ответ. ред.) и др. Киев: Наук. думка, 1987. 128 с.
4. Дмитрах Р.І. Структурно-функціональні особливості та статеві диференціації популяцій різностатевих видів рослин Карпат. **Наук. вісник Ужгород. нац. ун-ту. Сер. біол.** 2003; 2: 19–22.

5. *Дмитрах Р.І.* Статева диференціація рослин різних життєвих форм та особливості самопідтримання їх популяцій в Українських Карпатах. **Наук. записки держ. природозн. музею.** Львів, 2009; 25: 65–70.
6. *Дмитрах Р.І.* *Valeriana simplicifolia* (Rchb.) Kabath в Україні: поширення, морфологія, еколого-ценотична приуроченість. **Укр. ботан. журнал**, 2011; 5(68): 701–710.
7. *Злобин Ю.А.* **Популяційна екологія рослин: современное состояние, точки роста.** Сумы: Университ. книга, 2009. 263 с.
8. *Казначеев В.П.* **Современные аспекты адаптации.** Новосибирск: Наука, 1980. 192.
9. *Корчагин А.А.* Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения. **Полевая геоботаника:** в 5 т. Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, 1964. Т. 3. С. 63–131.
10. *Клейн Р.М., Клейн Д.Г.* **Методы исследований растений.** Москва: Колос, 1974. 190–192.
11. *Миркин Б.М.* **Теоретические основы современной фитоценологии.** Москва: Наука, 1985. 136 с.
12. *Миркин Б.М., Розенберг Г.С.* **Фитоценология. Принципы и методы.** Москва: Наука, 1978. 210 с.
13. *Работнов Т.А.* **Экспериментальная фитоценология.** Москва: Изд-во МГУ, 1987. 160 с.
14. *Северцов А.С.* **Основы теории эволюции.** Москва: Изд-во МГУ, 1987. 320 с.
15. *Яблоков А.В.* **Популяционная биология.** Москва: Изд-во МГУ, 1987. 304 с.
16. Greing-Smith P. **Quantitative plant ecology.** Butterworth. London, 1964. Vol. 2. 256 p.
17. *Grime J.P.* Vegetation classification by reference to strategic. **Nature**, 1974; 250: 26–31.
18. *Grime J.P.* **Plant strategies and vegetation processes.** N.Y., 1979. 222 p.
19. *Harper J.* **Population Biology of Plants.** London; New York: Acad. Press, 1977. 892 p.

INTRAPOPULATION ORGANIZATION AND PERSPECTIVES OF PROTECTION OF POPULATIONS OF HETEROSEXUAL PLANT SPECIES IN THE UKRAINIAN CARPATHIANS

R. Dmytrakh

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

Characteristics of intrapopulation organization of heterosexual plant species under the influence of different environmental factors is presented. It was established that is sexual differentiation, functional features, ability recruitment and survival most important criteria of populations. Among basic factors which influence the intrapopulation structure are natural (ecological, coenotic) and antropogenic factors. It was found that sex ratio of individuals in populations is an individual index and characterizes their different reaction on changing terms and capacity at reproduction. Accordingly, mechanism of realization of their adaptation potential variously affects the ability of populations to survival in changing conditions of environment. Changes taking place in populations of heterosexual plant species are direct by dependent on their intensity. On the basis of conducted study, the purpose of protection of biodiversity of populations of heterosexual plant species is grounded. Application of differentiated mode of protection and conduction of regular monitoring studies for forecasting their dynamic tendencies and possible consequences of changes is necessary.

Keywords: populations, sexual differentiation, functional feature, influence of factors, protect.

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ СОХРАНЕНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ РАЗНОПОЛЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В УКРАИНСКИХ КАРПАТАХ

Р. Дмитрах

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

Приведены данные, касающиеся внутривидовой организации разнополых видов под влиянием различных факторов окружающей среды. Установлено, что важным критерием существования популяций исследуемых видов является их половая дифференциация, функциональные особенности, а также способность к возобновлению и выживанию. Главным источником влияния на их внутривидовую структуру являются факторы как природного, так и антропогенного характера. Проведенные исследования показали, что соотношение полов в популяциях является показателем индивидуальным и характеризует их различную реакцию на изменение условий существования и способность к размножению. Установлено, что адаптационный потенциал разнополых особей по-разному влияет на способность популяций к выживанию в изменчивых условиях среды. Соответственно, изменения, которые происходят в популяциях разнополых видов, находятся в прямой зависимости от интенсивности действия факторов среды. На основании проведенных исследований отмечено, что проблема сохранения популяций разнополых видов, в первую очередь, связана с показателями, которые касаются их внутривидовой дифференциации, а также реализации соответствующих механизмов функционирования в ответ на действие различных факторов как природного, так и антропогенного характера.

Ключевые слова: популяции, половая дифференциация, функциональные особенности, факторы влияния, сохранение.

Одержано: 12.07.2013