

УДК 582.923.1 + 574.3

ИЗМЕНЕНИЕ СТРАТЕГИИ ЧАСТИЧНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *GENTIANA PUNCTATA* L. В УКРАИНСКИХ КАРПАТАХ

Майорова О.Ю., Грицак Л.Р., Петрица В.А., Баран О.Н., Дробык Н.М.

*Тернопольский национальный педагогический университет
им. Владимира Гнатюка, Тернополь, Украина, e-mail: majorova@i.ua*

Анализ онтогенеза растений, возрастной, пространственной и виталитетной структур, плотности, способности к восстановлению и самоподдержанию, семенной продуктивности пяти частичных популяций *G. punctata* показал, что этому виду свойственна стресс-толерантная стратегия. Характерными признаками частичных популяций *G. punctata* являются: длительный онтогенез, невысокая плотность популяций, небольшие морфометрические параметры особей, неглубокое вегетативное омоложение, преобладание в возрастном спектре виргинильных особей, компактная и компактно-диффузная пространственная структура. Однако в благоприятных эколого-географических условиях, при незначительном затенении и задернении почвы в субпопуляциях проявляются признаки конкуренции, а интенсивное антропогенное воздействие, затенение высокими кустарниками и задернение почвы плотнoderновинными злаками приводит к их угасанию. Так, субпопуляция на г. Поп Иван, которая подвергается слабому стрессу и слабым нарушениям, характеризуется конкурентно-стресс-толерантными признаками. В условиях сильного стресса и слабых нарушений на г. Брескул и г. Говерла частичные популяции приобретают признаки стресс-толерантной стратегии. Их выживание обусловлено высокой репродуктивной способностью и большими морфометрическими параметрами. Субпопуляции, которые находятся под сильным стрессом и сильными нарушениями (г. Татул, г. Ворожеска), являются стресс-толерантными на стадии угасания. Полученные в работе результаты могут быть использованы для разработки научно обоснованных подходов к сохранению и восстановлению природных запасов *G. punctata*.

Ключевые слова: *Gentiana punctata* L., популяционные параметры, стратегия, Украинские Карпаты

STRATEGY CHANGE OF *GENTIANA PUNCTATA* L. PARTIAL POPULATIONS IN UKRAINIAN CARPATHIANS

Mayorova O.Y., Grytsak L.R., Petrytsa V.A., Baran O.N., Drobyk N.M.

Volodymyr Hnatiuk Ternopil National Pedagogical University, Ternopil, Ukraine, e-mail: majorova@i.ua

Strategy of *G. punctata* partial populations in Ukrainian Carpathians was investigated. Determination of strategy population type was based on ecological and genetic approach suggested by Y. Tsaryk and co-authors (2001) that combines methods by both J. Grime (1979) and O. Smirnova (1987) and takes into account differential features on the individual and group level. *G. punctata* was established to be stress-tolerant by group and individual strategy differential features. The characteristic features of the species partial populations are as following: long-run ontogenesis, not big density, not high morphometric parameters, not deep vegetative rejuvenation, prevailing virginal individuals in age structure, and compact and compact-diffuse spatial structure. However, under favorable ecological and geographic conditions and insignificant shading and sodding of the soil this species populations show features of competitiveness. Intense anthropogenic influence, shading by high bushes and sodding of the soil by firm bunchgrasses result in extinction of partial populations. For instance, subpopulation on Pip Ivan Mt. exposed to weak stress and weak disturbances are characterized by competitive stress tolerant features. Under intense stress and weak disturbances on Breskul and Hoverla mountains partial populations acquire features of stress-tolerant strategy. Their capability to surviving is caused by high reproductive capacity and big morphometric parameters. Partial populations exposed to intense stress and intense disturbances (Tatul Mt., Vorozheska Mt.) are stress-tolerant on the extinction stage. The obtained results of the investigated strategies of *G. punctata* can be used for development of scientifically substantiated grounds aimed at conservation and restoration of this species natural resources.

Keywords: *Gentiana punctata* L., population parameters, strategy, Ukrainian Carpathians

Исследование популяций редких видов растений не должно ограничиваться только рекомендациями по их охране и использованию. Первоочередной задачей остается углубленное изучение их стратегий в заповедных условиях, а также в условиях эксплуатации их ресурсов. Усилия в этом направлении должны концентрироваться на исследовании стратегии популяций редких видов и их адаптации к новым условиям среды. К группе таких таксонов принадлежит *Gentiana punctata* L. (Gentianaceae) – лекарственный краснокнижный вид [7]. Одной из причин исчезновения этого вида является заготовка местным населением его корневищ с целью использования в на-

родной медицине. Определение стратегий популяций этого вида позволит разработать научно обоснованные подходы к сохранению и возобновлению его естественных запасов. Поэтому **цель нашей работы** – определить изменение стратегии частичных популяций *G. punctata* в разных условиях произрастания в Украинских Карпатах.

Материалы и методы исследования

Во время экспедиционных исследований, проведенных в 2009–2013 гг. в Украинских Карпатах, было изучено пять частичных популяций *G. punctata*, входящих в состав черногорской (гора (г.) Брескул, г. Говерла), свиодецкой (г. Ворожеска, г. Татул) и мрамарошской (г. Поп Иван) метапопуляционных организаций.

Для оценки межпопуляционной вариабельности сопоставляли морфометрические показатели репрезентативной выборки – по 50 генеративных особей с каждой популяции. Биометрический анализ данных проведен с помощью методов математической статистики [2]. Плотность, возрастную и пространственную структуры популяций исследовали на 20 пробных участках размером 1×1 м, заложенных методом случайных чисел [6]. Виталитетный анализ популяций проводили по методике Ю.А. Злобина (1989). По соотношению количества особей генеративного и вегетативного происхождения изучали характер самоподдержания.

Для выбора типа стратегии популяций использовали эколого-генетический подход, предложенный И. Цариком с соавт. [5], объединяющий методики Дж. Грайма [8-10] и О. Смирновой (1987) и учитывающий дифференциальные признаки на индивидуальном и групповом уровнях. Выделяли три типа первичных стратегий: конкурентный (К-тип), стресс-толерантный (S-тип), рудеральный (R-тип). Вторичные типы стратегий популяций определяли на основе комбинации дифференциальных признаков первичных типов [5].

Результаты исследования и их обсуждение

Изученные частичные популяции *G. punctata* различаются по условиям произрастания (антропогенное влияние, фитоценотическое окружение). Во всех субпопуляциях происходит неконтролируемое выкапывание корневищ местным населением, вытаптывание и повреждение генеративных побегов вблизи туристических маршрутов. Вытаптывание особей *G. punctata* на г. Татул связано с близким расположением частичной популяции к черничнику. Интенсивный выпас овец на г. Ворожеска приводит к отчуждению и вытаптыванию надземной части растений этого вида.

Биотическими факторами, негативно влияющими на частичные популяции, является преобладание плотнoderновинных злаков (г. Брескул, г. Говерла), *Juniperus sibirica* Burgsd. (г. Ворожеска) и *Picea abies* L. (г. Татул). Неблагоприятное влияние доминантных плотнoderновинных злаков (*Poa* sp, *Nardus stricta* L.) на горах Поп Иван и Татул компенсируется присутствием в сообществах низких кустарников (*Vaccinium myrtillus* L., *Rhododendron kotschy* Simonk.) с высоким проективным покрытием, что препятствует формированию плотных дернин.

Согласно классификации О.В. Смирновой (1987), *G. punctata* принадлежит к растениям с длительным жизненным циклом и длительным прегенеративным периодом (5–10 лет) [3]. Особенности габитуса растений указывают на то, что *G. punctata* не в состоянии выдерживать конкуренцию с большинством доминантных видов вы-

сокогорных сообществ. Доказательством этого является также его неспособность к формированию популяций с высокой плотностью и диффузным расположением особей. Для *G. punctata* характерна метапопуляционная организация [5].

Условия произрастания растений определяют особенности протекания онтогенеза и способность популяций к самоподдержанию. Так, на г. Поп Иван и г. Татул наблюдается доминирование генеративного размножения над вегетативным (табл. 1). Это обусловлено неплотным задернением и наличием мест нарушения сплошного злакового покрова, что способствует прорастанию семян и приживлению подроста *G. punctata*. В условиях плотного задернения и интенсивного пасторального пресинга наблюдается уменьшение прорастания семян и приживления подроста, что и вызывает интенсификацию вегетативного размножения и его преобладание над генеративным на г. Брескул, г. Говерла, г. Ворожеска (табл. 1). Увеличение численности особей вегетативного происхождения рассматривается как усиление признаков стресс-толерантности [5].

В благоприятных эколого-географических условиях вегетативное размножение генеративных особей происходит за счет неглубокого омоложения к виргинильному состоянию (г. Поп Иван) (рисунок, а). Ухудшение условий роста и увеличение интенсивности антропогенного воздействия приводит к доминированию вегетативного размножения, к вегетативному размножению виргинильных особей, глубокому омоложению генеративных растений к виргинильному и имматурному состояниям (г. Брескул, г. Говерла, г. Татул, г. Ворожеска) (рисунок, б).

Несмотря на условия роста, во всех субпопуляциях *G. punctata* пик численности приходится на особи виргинильного состояния. Исследованные субпопуляции, кроме частичной популяции на г. Ворожеска, относятся к нормальным полночленным с левосторонним возрастным спектром (табл. 1). Отчуждение надземной и подземной массы населением при заготовлении лекарственного сырья и выпасе скота приводят к переходу субпопуляций от нормального к инвазионно-регрессивному или регрессивному типу, а также вызывает потерю дефинитивных признаков. Все вышеперечисленное указывает на усиление признаков стресс-толерантности [5].

Видовые особенности, тип самоподдержания, а также влияние фитоценотического окружения и антропогенной нагрузки определяют особенности

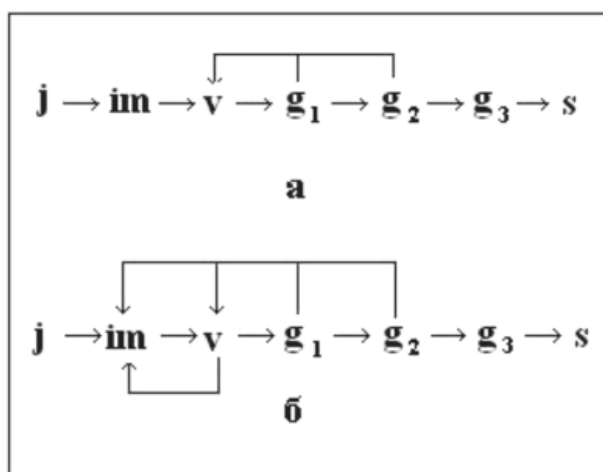
пространственного размещения особей в субпопуляциях. Так, незначительное задернение почвы, доминирование генеративного размножения обуславливают диффузное расположение особей на г. Поп Иван (табл. 1). Ухудшение условий роста приводит к изменению пространственной структуры на компактно-диффузную (г. Говерла,

г. Татул), а значительное задернение злаками и затенение кустарниками, интенсивный выпас скота вместе с преобладанием вегетативного размножения приводят к компактному расположению особей в субпопуляциях (г. Брескул, г. Ворожеска) (табл. 1). Это следует рассматривать как усиление признаков стресс-толерантности [5].

Таблица 1

Характеристики субпопуляций *G. punctata* в Украинских Карпатах

Характеристики	Субпопуляции				
	г. Брескул	г. Говерла	г. Поп Иван	г. Татул	г. Ворожеска
Местоположение	1800–1900 S, N, E, W; 20–40° (> 45°)	1930 S 35–45°	1800–1850 NE 20–40°	1650 N > 45°	1735 SW 5–10°
Плотность, ос/м ²	0,6	3,1	7,2	1,4	0,3
Тип возрастной структуры	Полночленная с левосторонним возрастным спектром	Полночленная с левосторонним возрастным спектром	Полночленная с левосторонним возрастным спектром	Полночленная с левосторонним возрастным спектром	Неполночленная, отсутствуют особи ювенильного состояния
Пик численности особей (часть, %)	Виргинильные (35,4%)	Виргинильные (26,1%)	Виргинильные (33,8%)	Виргинильные (41,7%)	Виргинильные (41,2%)
Тип пространственного размещения	Компактное	Компактно-диффузное	Диффузное, на периферии компактно-диффузное	Компактно-диффузное	Компактное
Генеративное / вегетативное размножение, %	19,9 / 80,1	25,8 / 74,2	72,1 / 27,9	54,5 / 45,5	23,1 / 76,9
Виталитетный тип	Процветающая	Равновесная	Равновесная	Депрессивная	Депрессивная



Последовательность прохождения возрастных состояний особями *G. punctata* в зависимости от условий произрастания и антропогенного воздействия (стрелками обозначены возможные пути переходов особей в разные возрастные состояния):

а – в заповедных условиях; б – при воздействии неблагоприятных факторов

Высокая плотность особей наблюдается в популяции на г. Поп Иван, где отмечено неплотное задернение почвы и присутствие диких животных (табл. 1). Животные вызы-

вают нарушение злакового задернения, что, в свою очередь, способствует прорастанию семян и приживлению подроста *G. punctata*. Высокая плотность растений в популяции

является признаком конкурентности. Ухудшение условий произрастания и влияние антропогенного прессинга приводят к снижению плотности, в отдельных случаях до 0,3 ос/м² (табл. 1), и усилению признаков стресс-толерантности.

Анализ морфометрических параметров растений свидетельствует о том, что самые высокие показатели генеративной и вегетативной сфер характерны для особей субпопуляции на г. Брескул (табл. 2), где зафиксирована низкая плотность и минимальное антропогенное воздействие. Морфометрические показатели растений на г. Говерла и г. Поп Иван несколько меньше, причина этого может заключаться во внутривидовой

конкуренции за ресурсы питания в связи с высокой плотностью растений. В субпопуляциях на г. Татул и г. Ворожеска обнаружены самые малые показатели размеров и количества вегетативных и генеративных органов (табл. 2), что обусловлено влиянием неблагоприятных антропогенных и биотических факторов. Уменьшение количества и размеров органов надземной части способствует изменению виталитетной структуры с процветающей (г. Брескул) на равновесную (г. Говерла, г. Поп Иван) или депрессивную (г. Ворожеска, г. Татул) (табл. 1). Уменьшение морфометрических параметров растений является проявлением признаков стресс-толерантности [5].

Таблица 2

Морфометрические показатели генеративных особей *G. punctata*

Параметры		Субпопуляции				
		г. Брескул	г. Говерла	г. Поп Иван	г. Татул	г. Ворожеска
1		2	3	4	5	6
Ширина листа, мм	X	53	52	51	50	40
	S _x	±3,4	±4	±6	±6	±2
	S _{x²}	13	14	18	19	7
	CV, %	24,5	26,9	35,3	38	17,5
	Min	25	29	25	23	25
Длина листа, мм	Max	55	75	80	76	50
	X	183	125	118	114	127
	S _x	±12	±8	±11	±9	±7
	S _{x²}	38	24	35	29	22
	CV, %	20,8	19,2	29,7	25,4	17,3
Площадь листа, мм ²	Min	87	92	74	85	83
	Max	185	186	178	182	161
	X	654	471	387	338	321
	S _x	±69	±59	±44	±31	±31
	S _{x²}	218	188	139	98	97
Число листьев на вегетативный побег, шт.	CV, %	33,3	39,9	78,1	29,0	30,2
	Min	280	250	210	190	140
	Max	960	840	645	480	430
	X	5,9	5,9	5,5	5,1	4,8
	S _x	±0,4	±0,3	±0,4	±0,3	±0,3
Диаметр вегетативного побега, мм	S _{x²}	1,4	1,1	1,4	1,1	0,9
	CV, %	23,7	18,6	25,5	21,6	18,8
	Min	4	5	4	4	4
	Max	8	8	8	7	6
	X	83	75	69	59	50
Диаметр вегетативного побега, мм	S _x	±0,5	±0,4	±0,4	±0,4	±0,3
	S _{x²}	1,5	1	1	1	1
	CV, %	18,1	13,3	14,5	16,9	20
	Min	5	6	4	4	4
	Max	9	10	8	8	7

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5	6	
Число вегетативных побегов, шт.	X	7,3	4,3	4,1	2	5,9
	S _x	±2,0	±0,7	±0,7	±0,3	±1,1
	S _{x'}	6,5	2,2	2,3	0,8	3,4
	CV, %	89,0	51,2	56,1	40	57,6
	Min	1	1	1	1	1
	Max	19	8	8	3	13
Число генеративных побегов, шт.	X	3,2	2,5	2,7	1,7	2,9
	S _x	±0,6	±0,5	±0,4	±0,2	±1,1
	S _{x'}	2,0	1,5	1,3	0,7	1,4
	CV, %	62,5	60	48,1	41,2	48,3
	Min	1	1	1	1	1
	Max	8	6	5	3	12
Диаметр генеративного побега, мм	X	9	6	7	7	6
	S _x	±0,9	±0,3	±0,4	±0,4	±0,2
	S _{x'}	3	0,9	2	1	0,8
	CV, %	33,3	15	28,6	14,3	66,7
	Min	6	5	5	5	4
	Max	16	9	10	9	10
Высота генеративного побега, мм	X	379	330	358	305	318
	S _x	±26	±23	±24	±12	±19
	S _{x'}	83	72	74	37	60
	CV, %	21,9	21,8	20,7	12,1	18,9
	Min	260	225	270	259	243
	Max	495	435	495	350	420
Число метамеров генеративного побега, шт.	X	5,1	4	4,3	4	4,1
	S _x	±0,3	±0,3	±0,3	±0,3	±0,3
	S _{x'}	0,8	0,8	0,9	1,1	1
	CV, %	15,7	20	20,9	27,5	42,4
	Min	3	3	3	3	3
	Max	6	5	6	6	6
Длина метамеров генеративного побега, мм	X	77	79	79	59	60
	S _x	±12	±13	±14	±7	±9
	S _{x'}	38	41	42	28	29
	CV, %	49,4	51,9	53,1	47,5	48,3
	Min	30	18	25	19	25
	Max	150	140	140	102	103
Количество цветков в кольце, шт.	X	4,8	4,2	4,9	3,7	3,6
	S _x	±0,4	±0,6	±0,7	±0,6	±0,5
	S _{x'}	1,5	2	2,2	1,9	1,7
	CV, %	31,3	47,6	44,9	51,4	47,2
	Min	2	2	2	2	2
	Max	7	7	7	7	7

Окончание табл. 2

1		2	3	4	5	6
Количество цветков на побег, шт.	X	8,6	8,5	8,6	7,4	7,2
	S _x	±0,2	±0,3	±0,3	±0,4	±0,3
	S _{x'}	0,7	1,1	0,9	1,2	0,9
	CV,%	8,1	12,9	10,5	16,2	12,5
	Min	7	7	7	5	7
	Max	9	10	9	9	9

Пр и м е ч а н и е . Полужирным шрифтом выделены самые высокие морфометрические показатели.

Анализ репродуктивной способности популяций показал значительную зависимость генерирования особей *G. punctata* от условий произрастания. Так, на г. Поп Иван в условиях неплотного задернения количество генеративных побегов составляло около 44 шт. на 10 м². В то же время ухудшение фитоценотического окружения, проявляющееся в доминировании в сообществах плотнодерновинных и неплотнокустовых злаков, на г. Брескул и г. Говерла вызывает снижение репродуктивной способности. В указанных местопроизрастаниях количество генеративных побегов уменьшается до 22–28 шт./10 м². Сочетание двух негативных воздействий, а именно затенения и задернения почвы и интенсивного антропогенного прессинга на г. Ворожеска и г. Татул приводит к существенному сокращению количества генеративных побегов (3–4 шт./10 м²). Вместе с сокращением количества генеративных побегов уменьшается и количество цветков в одном узле и на один генеративный побег (табл. 2). Так, в растений *G. punctata* с гор Брескул, Говерла и Поп Иван насчитано по 8–9 цветков на один генеративный побег, а с гор Ворожеска и Татул – по 7–8.

Таким образом, субпопуляция на г. Поп Иван, подвергающаяся слабому стрессу и слабым нарушениям, характеризуется конкурентно-стресс-толерантными признаками (высокая плотность, левосторонний возрастной спектр, диффузная пространственная структура, большие морфометрические показатели, доминирование генеративного размножения и неглубокое вегетативное омоложение, высокие показатели репродуктивной способности). В условиях сильного стресса и слабых нарушений на г. Брескул и г. Говерла частичные популяции приобретают признаки стресс-толерантной стратегии (низкая плотность, преобладание виргини-

льных особей в возрастном спектре, доминирование вегетативного размножения, глубокое омоложение, компактно-диффузная или компактная пространственная структура). Их выживание обусловлено высокой репродуктивной способностью и большими морфометрическими параметрами. Субпопуляции, находящиеся в условиях сильного стресса и сильных нарушений (г. Татул, г. Ворожеска), являются стресс-толерантами на стадии угасания. Им свойственны следующие параметры: преобладание виргиниальных особей в возрастном спектре, отсутствие ювенильных особей (г. Ворожеска), низкая плотность, доминирование вегетативного размножения (г. Ворожеска), компактная (г. Ворожеска) и компактно-диффузная (г. Татул) пространственная структура, глубокое вегетативное омоложение, малые морфометрические параметры, низкая репродуктивная способность, невозможность выдерживать межвидовую конкуренцию в фитоценозе.

Выводы

Таким образом, для *G. punctata* в Украинских Карпатах характерна стресс-толерантная стратегия: длительный онтогенез, невысокая плотность популяций, небольшие морфометрические параметры особей, неглубокое вегетативное омоложение, преобладание в возрастном спектре виргиниальных особей, компактная и компактно-диффузная пространственная структура. Однако в благоприятных эколого-географических условиях и при незначительном затенении и задернении почвы в субпопуляциях этого вида проявляются признаки конкурентности, а интенсивное антропогенное воздействие, затенение высокими кустарниками и задернение почвы плотнодерновинными злаками приводят к их угасанию.

Список литературы

1. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений: учебно-методич. пос. – Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1989. – 147 с.

2. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высш. школа, 1990. – 325 с.

3. Москалюк Б.І. Сучасний стан популяцій високогірних видів роду *Gentiana* L. та наукові основи їх охорони в Українських Карпатах: автореф. дис. ... канд. біол. наук. – Київ, 2010. – 20 с.

4. Смирнова О.В. Структура травяного покрыва широколиственных лесов. – М.: Наука, 1987. – 205 с.

5. Стратегія популяцій рослин у природних і антропогеннозмінених екосистемах Карпат / За ред. М. Голубця, Й. Царика. – Львів: Євросвіт, 2001. – 160 с.

6. Ценопопуляції рослин (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 217 с.

7. Червона книга України. Рослинний світ – Відп. за ред. Я.П. Дідух. – Київ: Глобалконсалтинг, 2009. – 900 с.

8. Grime J.P. Interpretation of small-scale patterns in the distribution of plant species in space and time // *Struct. and func. of plant.* – Amsterdam, Oxford, N.Y., 1978. – P. 101–124.

9. Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. – N.Y., 1979. – 222 p.

10. Grime J.P. Vegetation classification by reference to strategies // *Nature.* – 1974. – Vol. 250. – P. 26–31.

References

1. Zlobin Ju.A. Principy i metody izuchenija cenoticheskikh populjacij rastenij: Uchebno-metodich. pos. Kazan', Izd-vo Kazanskogo un-ta, 1989. 147 p.

2. Lakin G.F. Biometrija. Moscow, Vyssh. shkola, 1990. 325 p.

3. Moskaljuk B.I. Suchasnyj stan populjacij vysokogirnyh vydiv rodu *Gentiana* L. ta naukovi osnovy i' h ohorony v Ukrai'ns'kyh Karpatah: Avtoref. dys. kand. biol. nauk. Kyi'v, 2010. 20 p.

4. Smirnova O.V. Struktura travjanogo pokrova shirokolistvennyh lesov. Moscow, Nauka, 1987. 205 p.

5. Strategija populjacij roslyn u pryrodnyh i antropogennozminenyh ekosystemah Karpat / Za red. M. Golubeja, Y. Tsaryka. L'viv, Jevrosvit, 2001. 160 p.

6. Cenopopuljicii rastenij (osnovnye ponjatija i struktura). Moscow, Nauka, 1976. 217 p.

7. Chervona knyha Ukrai'ny. Roslynnyj svit / Vidp. za red. Ja.P. Diduh. Kyi'v, Globalkonsaltyng, 2009. 900 p.

8. Grime J.P. Interpretation of small-scale patterns in the distribution of plant species in space and time // *Struct. and func. of plant.* Amsterdam, Oxford, N.Y., 1978. P. 101–124.

9. Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. N.Y., 1979. 222 p.

10. Grime J.P. Vegetation classification by reference to strategies // *Nature.* 1974. Vol. 250. pp. 26–31.

Рецензенты:

Барна Н.Н., д.б.н., профессор кафедры ботаники и зоологии Тернопольского национального педагогического университета имени Владимира Гнатюка, г. Тернополь;
Иванников Р.В., д.б.н., старший научный сотрудник, Национальный ботанический сад им. Н.Н. Гришко Национальной академии наук Украины, г. Киев.
Работа поступила в редакцию 07.02.2014.