



УДК 581.9+581.584+581.55

ОСОБЛИВОСТІ ВІТАЛІТЕТНОЇ СТРУКТУРИ ПОПУЛЯЦІЙ *FRITILLARIA MONTANA* NORPE (LILIACEAE) НА ПІВНІЧНО-СХІДНІЙ МЕЖІ АРЕАЛУ

МАРІЯ А. КАЗЕМІРСЬКА

Анотація. На основі проведених досліджень встановлені особливості віталітетної структури популяцій *Fritillaria montana* в Україні, визначена структура варіабельності морфологічних ознак виду та їх пластичність, а також виявлені основні риси онтогенетичної тактики виду в умовах північно-східної межі його ареалу.

Ключові слова: *Fritillaria montana*, життєвість, віталітет, онтогенетична тактика виду

Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича, Інститут біології, хімії та біоресурсів, кафедра ботаніки та охорони природи, вул. Федьковича, 11, м. Чернівці, 58022, Україна; mariya-arabella@mail.ru

Вступ

Приспособування того чи іншого виду до певних умов середовища в межах свого ареалу пов'язане з його життєвістю. Життєвий стан особин, який оцінюється на основі аналізу особливостей морфології чи росту рослин, називають віталітетом. У цьому контексті віталітет є морфоструктурним вираженням життєвого стану рослини (Злобин 2009). Іншими словами, морфологічну розмірність особин, що пов'язана з комплексом їхніх біологічних властивостей, розглядають як їх життєвий стан або віталітет.

У популяційних дослідженнях аналіз віталітетного складу популяцій має особливе значення, оскільки спирається на зміни віталітету особин, які є первинними по відношенню до змін їх віку або генотипу. Окрім того, він придатний для оцінки ролі еколого-ценотичних факторів у житті популяцій, оскільки віталітет особин у разі змін еколого-ценотичного режиму змінюється в першу чергу (Царик 2009).

Знання біології, екології і, що особливо важливо, стратегії виду, лежить в основі актуального в наш час завдання збереження популяцій рідкісних видів рослин. В останні

десятиріччя, у зв'язку з втратою біотичного різноманіття й загальною деградацією довкілля, дослідження і збереження популяцій таких видів набувають особливої актуальності. Прикладом може слугувати рідкісний цибулинний вид – *Fritillaria montana* Норпе. У списку IUCN цей вид знаходиться в категорії DD (Bilz 2011), а також включений до Додатку I Бернської конвенції (Чопик 1999; Попович 2002; Вінченко 2006). В Україні *F. montana* включено до другого й третього видань Червоної книги України (Собко 1996; Чорней та ін. 2009) у статусі виду, що зникає.

F. montana – це південно-європейсько-балканський вид з диз'юнктивним ареалом. Загальний ареал виду охоплює Центральну та Південну Європу. На території України *F. montana* знаходиться на північно-східній межі ареалу й відома з Хмельницької, Чернівецької й Одеської областей (Собко 1996; Любінська 2000, 2006; Діденко 2006; Чорней та ін. 2009; Каземірська і Чорней 2010).

Попередньо, на підставі опрацювання літературних матеріалів, фондів Гербарію Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW), Львівського національного університету імені Івана Франка (LW), Львівського природознавчого музею НАН

України (LWS), Інституту екології Карпат НАН України (LWKS), Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича (CHER) та результатів власних польових досліджень було встановлено, що на території України *F. montana* представлена у 12 локалітетах, більшість яких зосереджена на Прут-Дністровському межиріччі (КАЗЕМІРСЬКА 2013).

Матеріали і методи досліджень

Розрахунки проведено для дев'яти популяцій *F. montana* впродовж чотирьох років (період 2008-2012 рр.), протягом яких було отримано найбільш повні біоморфологічні характеристики особин. Матеріал збирали у популяціях, які локалізовані у різних районах Прут-Дністровського межиріччя на території Чернівецької області:

Популяція № 1 (П1) – Хотинський р-н, окол. с. Каплівка, урочище Третій ліс, кв. 39 Хотинського АПК, висота 248 м н.р.м., N 48°27'28.8" E 026°30'43.1".

Популяція № 2 (П2) – Хотинський р-н, окол. с. Крутеньки, кв. 2 Новоселицького л-ва, ДП «Хотинський лісгосп», 188 м н.р.м., N 48°23'25.3" E 026°33'38.5".

Популяція № 3 (П3) – Кельменецький р-н, окол. с. Михайлівка, Кельменецьке л-во, Кельменецький АПК, 239 м н.р.м., N 48°22'11.3" E 026°36'10.3".

Популяція № 4 (П4) – Кельменецький р-н, окол. с. Подвір'ївка, урочище Бортос, лучно-степові схили, 213 м н.р.м., N 48°20'34.5" E 026°48'46.0".

Популяція № 5 (П5) – Кельменецький р-н, окол. с. Зелена, кв. 48, в. 16 Кельменецького л-ва, Кельменецький АПК, 268 м н.р.м., N 48°20'53.5" E 026°45'35.8".

Популяція № 6 (П6) – Кельменецький р-н, окол. с. Ленківці, кв. 1 Кельменецького л-ва, ДП «Сокирянський лісгосп», на схилі північно-східної експозиції з ухилом 20-25°, 172 м н.р.м., N 48°31'39.6" E 026°43'1.81".

Популяція № 7 (П7) – Сокирянський р-н, окол. с. Шебутинці, ландшафтний заказник місцевого значення «Шебутинський яр», Романківське л-во, ДП «Сокирянський

лісгосп», на схилі західної експозиції з ухилом 15-20°, 234 м н.р.м., N 48°32'28.5" E 027°11'12.0".

Популяція № 8 (П8) – Сокирянський р-н, окол. с. Михаїлково, кв. 26 Ломачинського л-ва, ДП «Сокирянський лісгосп», на схилі північно-західної експозиції з ухилом 15-20°, на схилах до р. Дністер, 182 м н.р.м., N 48°34'34.4" E 027°16'05.7".

Популяція № 9 (П9) – Сокирянський р-н, окол. с. Розкопинці, (до м. Сокиряни), Сокирянське л-во, ДП «Сокирянський лісгосп», 216 м н.р.м., N 48°29'14.8" E 027°25'53.8".

Для оцінки життєвості популяцій використовували популяційний індекс – індекс віталітету ценопопуляцій (IVC), який розраховували за розмірним спектром особин популяції генеративного вікового стану (ИШБИРДИН И ИШМУРАТОВА 2004 а, б; ИШБИРДИН *и др.* 2005). Індекс розраховували з використанням вирівнювання методом зважених середніх:

$$IVC = \frac{\sum_{i=1}^N X_i / \bar{X}_i}{N}$$

де \bar{X}_i – середнє значення i -го показника в популяції, X_i – середнє значення i -го показника для всіх популяцій, N – число показників.

Для оцінки ступеня процвітання чи депресивності ценопопуляції А.Р. Ішбірдин (ИШБИРДИН *и др.* 2005) застосовує відношення $I_Q = (a+b)/2c$. У цьому випадку позитивні значення відповідають процвітаючому стану, негативні – депресивному, а ступінь відхилення від 1, що дорівнює рівноважному стану, буде відображати ступінь процвітання чи депресії.

Співвідношення IVC_{\max} / IVC_{\min} відображає розмірну пластичність виду (ISP) (ИШБИРДИН И ИШМУРАТОВА 2004 а, б; ИШБИРДИН *и др.* 2005).

Індекс IVC розрахований усередненням нормованих значень усіх оцінюваних ознак рослини за середніми для всієї вибірки особин

Табл. 1. Характеристика життєвості й віталітетного типу популяцій *Fritillaria montana* за 2008-2009 роки спостереження.

Table 1. The characteristics of vitality and vitality type of *Fritillaria montana* populations in 2008-2009 years of observation.

Популяція	Загальна детермінація (R^2m)			IVC	Ступінь проц. (депр.) (від 0 до 100)	Q	(IVC)
	заг.	вег.	ген.				
Зелена-2009 (П5)	0,099	0,112	0,081	1,084	100	процв.	процв.
Зелена-2010 (П5)	0,132	0,137	0,124	1,030	5,634	процв.	процв.
Зелена-2011 (П5)	0,136	0,126	0,150	1,003	6,512	процв.	рівн.
Каплівка-2009 (П1)	0,169	0,199	0,127	0,962	2,427	процв.	депр.
Каплівка-2010 (П1)	0,169	0,199	0,127	1,074	100	процв.	процв.
Каплівка-2011 (П1)	0,112	0,133	0,082	1,036	100	процв.	процв.
Каплівка-2011 (П1)	0,151	0,155	0,145	1,021	4,286	процв.	процв.
Крутеньки-2009 (П2)	0,095	0,104	0,082	1,052	12,609	процв.	процв.
Крутеньки-2010 (П2)	0,106	0,127	0,076	1,118	100	процв.	процв.
Крутеньки-2011 (П2)	0,103	0,125	0,071	1,057	100	процв.	процв.
Ленківці-2011 (П6)	0,147	0,177	0,104	0,952	1,350	процв.	депр.
Михайлівка-2009 (П3)	0,143	0,157	0,123	0,991	1,608	процв.	рівн.
Михайлівка-2010 (П3)	0,099	0,114	0,078	1,094	100	процв.	процв.
Михайлівка-2011 (П3)	0,101	0,126	0,065	1,052	12,609	процв.	процв.
Михалково-2010 (П8)	0,122	0,145	0,087	0,918	0,741	депр.	депр.
Михалково-2011 (П8)	0,080	0,098	0,053	0,980	10,667	процв.	депр.
Подвір'ївка-2009 (П4)	0,129	0,147	0,102	0,879	0,495	депр.	депр.
Подвір'ївка-2010 (П4)	0,111	0,129	0,085	0,883	0,331	депр.	депр.
Подвір'ївка-2011 (П4)	0,242	0,257	0,219	0,824	0,099	депр.	депр.
Розкопинці-2009 (П9)	0,139	0,158	0,112	1,015	12,987	процв.	рівн.
Розкопинці-2010 (П9)	0,094	0,114	0,065	1,055	12,609	процв.	процв.
Розкопинці-2011 (П9)	0,164	0,201	0,110	0,996	4,286	процв.	рівн.
Шебутинці-2010 (П7)	0,157	0,193	0,105	0,968	0,741	депр.	депр.
Шебутинці-2011 (П7)	0,116	0,128	0,099	0,921	1,148	процв.	депр.

популяцій. Ранжований за індексом ряд особин розбитий на три класи – а (високий), б (середній) та с (низький віталітет) (Ишбирдин и др. 2005). Отримані дані зведені в Табл. 1.

Для оцінки ступеня інтегрованості (взаємозалежності) розвитку структур організму використовували індекс морфологічної інтеграції (Злобин 1989). Адаже, побудова кореляційних матриць дає можливість провести інтегральну оцінку ступеня «цілісності рослинних організмів»

(іншими словами, взаємозумовленості їхніх морфологічних характеристик), при цьому стійкість кореляційних зв'язків є мірою реакції особин на стресові впливи. Для інтегральної оцінки кореляції морфологічних ознак структури особин використовували індекс морфологічної інтеграції особин (I) у вигляді відношення числа статистично достовірних зв'язків (B) у матриці до їх загальної кількості.

Проте, для оцінки середнього рівня зв'язків у кореляційній матриці доцільніше

Табл. 2. Показники IVC та дані погодних умов протягом 2009-2011 рр. дослідження.**Table 2.** IVC indicators and the weather conditions for 2009-2011 years of investigations.

Рік дослідження	2009			2010			2011			
	Популяція	IVC	t°C	Опади	IVC	t°C	Опади	IVC	t°C	Опади
Зелена		1.13	9.1	535.9	1.01	8.7	716.3	1.01	9.1	285.4
Капівка (П1)		0.93	10.2	535.9	1.05	9.9	161.1	1.05	10.3	509.94
Капівка1 (П1)		-	-	-	-	-	-	1.02	10.3	509.94
Крутьки (П2)		1.08	10.2	535.9	1.02	9.9	161.1	1.08	10.3	509.94
Ленківці (П6)		-	-	-	-	-	-	0.97	9.1	285.4
Михалково (П8)		-	-	-	0.97	10.6	716.3	1.01	13.1	285.4
Михайлівка (П3)		1.01	9.1	535.9	1.08	8.7	161.1	1.10	9.1	509.9
Подвір'ївка (П4)		0.81	9.1	535.9	1.10	8.7	716.3	0.76	9.1	285.4
Розкопинці (П9)		1.03	9.8	458.8	1.01	9.1	786.5	1.00	9.4	343.8
Шебутинці (П7)		-	-	-	0.76	9.1	786.5	0.94	9.4	343.8

використовувати коефіцієнт детермінації, який розраховують як усереднений по всій матриці квадрат коефіцієнту кореляції – R^2 (ИШБИРДИН и ИШМУРАТОВА 2004 а, б; РОСТОВА 1999, 2000). Зміну рівня варіювання ознаки оцінювали на градієнті (екокліні), визначеному по IVC (ИШБИРДИН и др. 2005). Координацію індексу здійснювали за популяціями впродовж року досліджень, далі порівнювали між роками.

Результати та їх обговорення

Індекс віталітету ценопопуляцій (IVC)

За результатами дослідження встановлено, що для п'яти досліджених популяцій характерний депресивний віталітетний тип і, відповідно, низький рівень життєвості. Ймовірно, що такий віталітетний тип популяцій *F. montana* пояснюється еколого-ценотичними умовами існування виду, адже дослідження проведені у популяціях на межі свого природного ареалу, де умови росту *F. montana* лише наближені до оптимальних. Варіювання показника індексу між популяціями в різні роки пояснюється різними погодними умовами (зокрема, різницею у кількості опадів і температурному режимі).

Так, найбільш сприятливим для реалізації ростових процесів виявився 2008 рік з більш теплою весною й помірною кількістю опадів,

а 2011 – з прохолодною весною й великою кількістю опадів – найменш сприятливим (Табл. 2).

Залежність значення IVC від температури впродовж 2009-2011 рр. відображена на Рис. 2-3. Як бачимо, максимальне значення індексу становить 1,13 (2008 р.), мінімальне – 0,76 (2011 р.). А розподіл усередненого для всіх популяцій *F. montana* індексу за роками має позитивну асиметрію (Рис. 4).

Структура варіабельності морфологічних ознак та їх пластичність

Очевидно, що з погіршенням умов росту до певної міри відбувається дезінтеграція морфологічної структури рослини (індекс морфологічної інтеграції особин $I=18,6\%$, $19,0\%$). Тобто зменшення взаємозумовленості їхніх морфологічних характеристик, що пов'язано, вірогідно, зі збільшенням морфологічної гетерогенності особин у популяції. Проте, подальше погіршення умов приводить до зворотного процесу – збільшення морфологічної цілісності рослин, тобто спричиняє морфологічну гомогенізацію популяції. Це зумовлено, очевидно, вичленовуванням певного екотипу, більше пристосованого до змінених умов у кожному конкретному випадку. У межах екологічного оптимуму популяції мають високий рівень морфологічної інтеграції (I досягає $51,5\%$

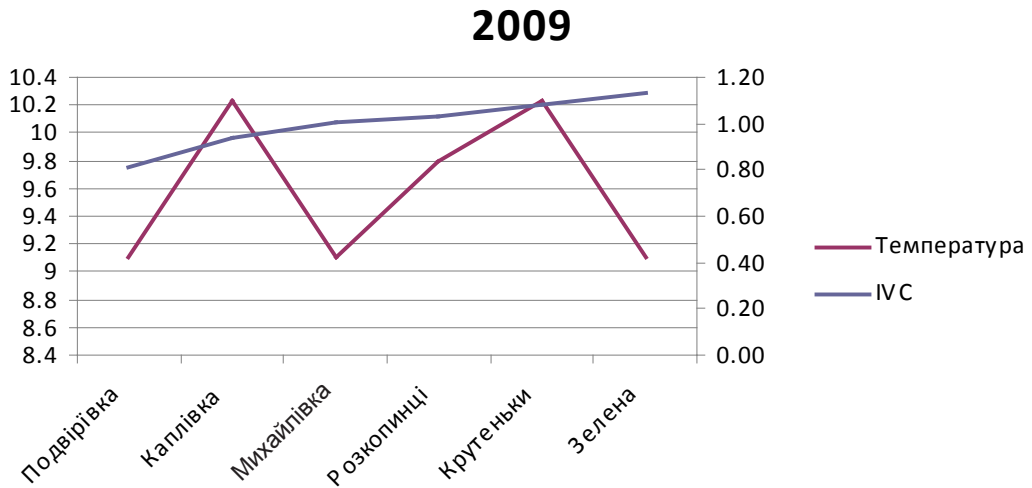


Рис. 1. Залежність IVC популяцій від температури впродовж 2009 року.

Fig. 1. The interdependence of IVC parameters of population and temperature during 2009.

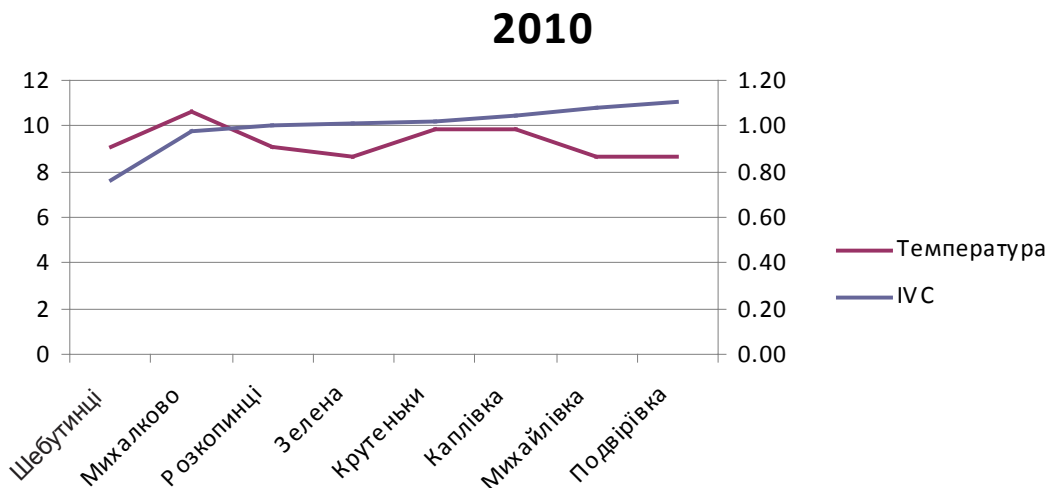


Рис. 2. Залежність IVC популяцій від температури впродовж 2010 року.

Fig. 2. The interdependence of IVC parameters of population and temperature during 2010.

і 69,7%), що пов'язано з домінуванням оптимально пристосованого екотипу, який відповідає умовам існування.

Порівняльний аналіз результатів, отриманих з використанням як коефіцієнта варіації, так і коефіцієнта детермінації, показав їх позитивне співвідношення (Рис. 5). Адаже, процедура піднесення до квадрату посилює відображення у коефіцієнті детермінації

достовірних коефіцієнтів кореляції (ИШБИРДИН И ИШМУРАТОВА 2004 а, б).

У структурі варіабельності морфологічних ознак *F. montana* можна умовно виділити три групи ознак:

– генетичні (таксономічні) індикатори, яким властиві відносно низькі показники загальної та узгодженої варіабельності (ознаки, які стосуються генеративної сфери);

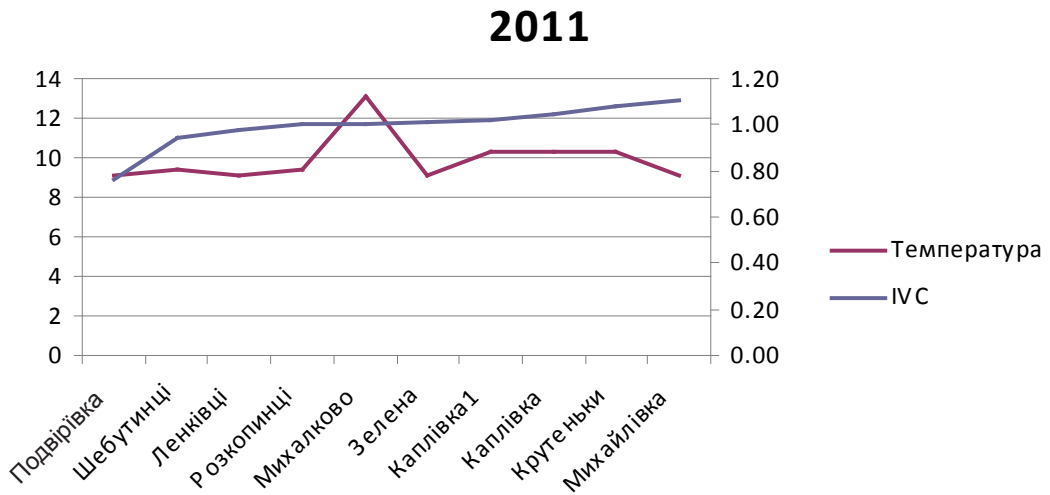


Рис. 3. Залежність IVC популяцій від температури впродовж 2011 року.

Fig. 3. The interdependence of IVC parameters of population and temperature during 2011.

Розподіл індексу популяцій *F. montana* за роками

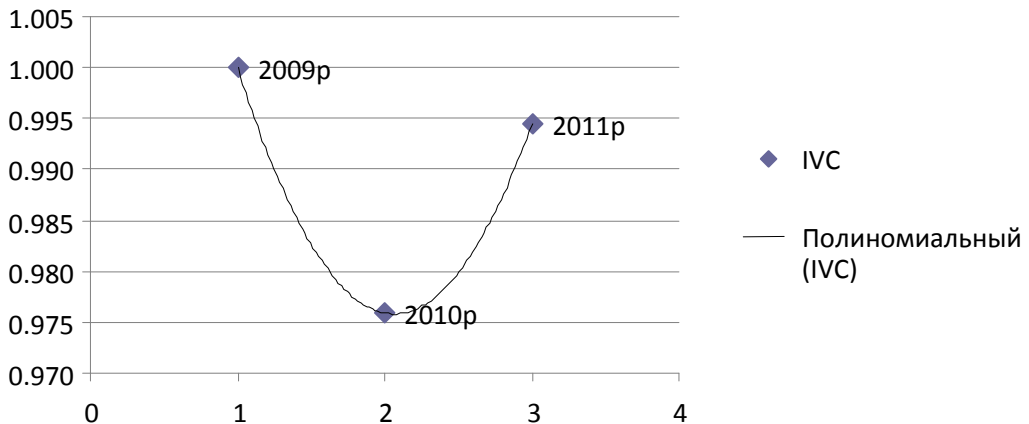


Рис. 4. Розподіл значень IVC індексу популяцій *Fritillaria montana* за роками.

Fig. 4. The distribution of IVC index values of *Fritillaria montana* populations by years.

– біологічні індикатори, яким властива низька загальна й висока узгоджена варіабельність (ознаки, які стосуються загалом вегетативної сфери й залежать від зовнішніх умов);

– еколого-біологічні системні індикатори, яким властиві високі загальна й узгоджена варіабельність (придатні для оцінки системи загалом).

Генетичним індикаторам властиві відносна автономність і мала залежність від зовнішніх умов. Біологічні індикатори визначають морфологічну структуру рослини. Еколого-біологічні системні індикатори залежать від зовнішніх умов, і, при цьому, визначають кореляційну структуру організму, призводячи до узгоджених змін всієї

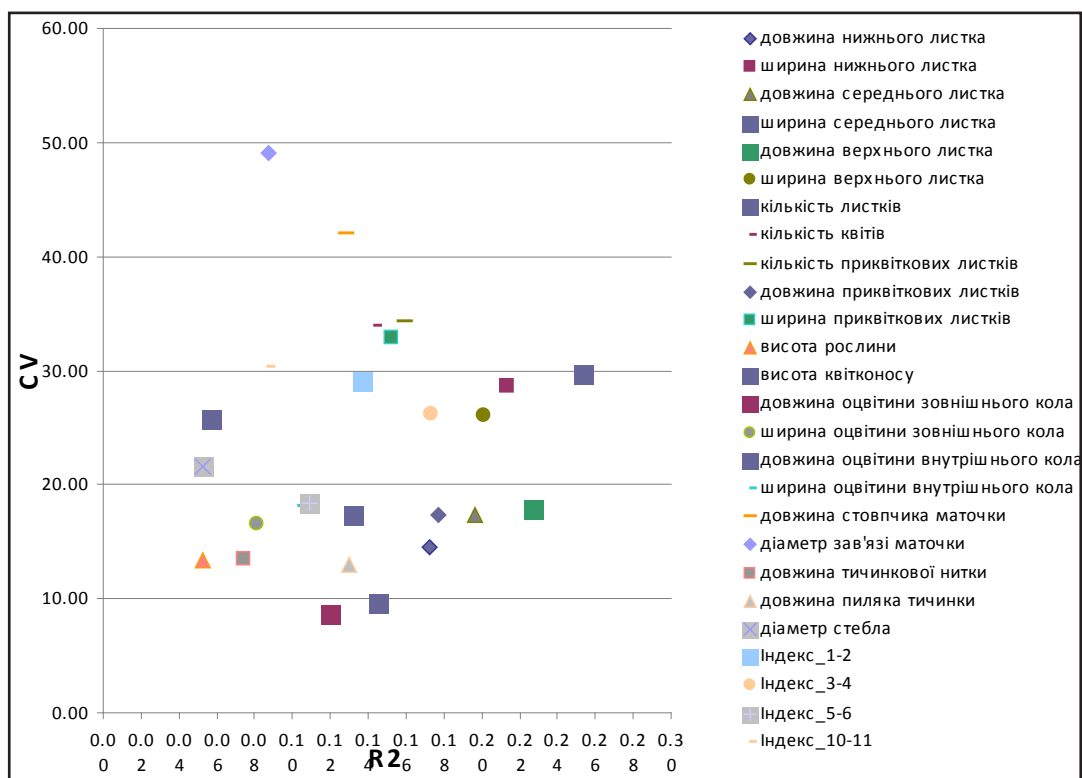


Рис. 5. Співвідношення коефіцієнта детермінації (R^2) та коефіцієнта варіації (CV).

Fig. 5. The ratio of determination coefficient (R^2) and variation coefficient (CV) of studied parameters.

морфологічної системи рослини (ИШБИРДИН і ИШМУРАТОВА 2004 а, б).

Таким чином, такі ознаки як діаметр стебла, висота рослини, кількість квіток і довжина оцвіттини внутрішнього кола можна розглядати як ключові в оцінці стану рослин *F. montana*.

Характер зміни морфологічних параметрів оцінюють за зміною рівня їх варіювання (в онтогенезі чи на екокліні) на підставі оцінки коефіцієнта варіації. Ю.А. Злобін (Злобін 2009) виділяє чотири можливих варіанти онтогенетичних тактик: тактика стабілізації (варіювання ознаки стабілізовано), тактика конвергенції (рівень варіювання ознаки зменшується), тактика дивергенції (рівень варіювання збільшується) і тактика невизначеної мінливості (невизначені зміни рівня варіювання параметра). До прояву онтогенетичних тактик слід зарахувати також співвідношення варіабельності й пластичності ознаки.

Висновки

Даючи оцінку стану показників варіабельності ознак особин *F. montana*, варто відзначити, що у процесі реалізації конвергентної онтогенетичної тактики рівень варіювання параметрів зменшується, а за тактики дивергенції рівень варіювання ознаки збільшується.

Таким чином, за аналізом прояву описаних онтогенетичних тактик, можна припустити, що для виду в дослідженій частині ареалу характерний перерозподіл енергетичних зусиль на стабілізацію структури генеративної сфери за рахунок часткової дестабілізації морфологічної структури вегетативної сфери, що має прояв у більшому варіюванні її показників у досліджених популяціях. За погіршення умов існування реалізується тактика рослини, спрямована на виживання, а в умовах близьких до оптимальних – тактика, спрямована на розмноження.

Подяки

Автор висловлює щире вдячність Айрату Римовичу Ішбірдіну за допомогу та консультації щодо вивчення віталітету особин і за адаптацію методики стосовно об'єкта досліджень.

Використані джерела

- Вінченко Т.С. 2006.** Рослини України під охороною Бернської конвенції: 27–28. Міністерство охорони навколишнього природного середовища України, Київ.
- Діденко І.П. 2006.** Географічне поширення *Fritillaria montana* Норпе в Україні. *Матеріали XII з'їзду Українського ботанічного товариства (Одеса, 2006 р.)*: 28–29.
- Злобин Ю.А. 1989.** Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Изд-во КГУ, Казань.
- Злобин Ю.А. 2009.** Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Университетская книга, Сумы.
- Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. 2004.** Адаптивный морфогенез и эколого-ценологические стратегии выживания травянистых растений. *Методы популяционной биологии (сборник материалов VII Всерос. популяционного семинара, 16–21 февраля 2004 г., Сыктывкар)*. Ч. 2: 113–120.
- Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. 2004.** К оценке виталитета ценопопуляций *Rhodiola imemelica* Boriss. по размерному спектру. *Материалы VI Всероссийского популяционного семинара*: 80–85.
- Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М., Жирнова Т.В. 2005.** Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthra rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника. *Популяции в пространстве и времени (мат-лы VIII Всерос. популяционного семинара, 11–15 апреля 2005 г., Нижний Новгород)*: 85–98.
- КАЗЕМІРСКА М.А. 2013.** *Fritillaria montana* Норпе (Liliaceae Juss.) в Україні (хорологія, стан популяцій, охорона): автореф. дис... канд. біол. наук: спец. 03.00.05 "Ботаніка". Київ.
- КАЗЕМІРСКА М.А., ЧОРНЕЙ І.І. 2010.** *Fritillaria montana* Норпе (Liliaceae): географічна характеристика, поширення в Україні. *Біологічні системи* 2 (3): 63–68.
- ЛЮБІНСКА Л.Г. 2000.** *Fritillaria montana* Норпе (Liliaceae Juss.) в національному природному парку "Подільські Товтри". *Укр. ботан. журн.* 57 (3): 284–286.
- ЛЮБІНСКА Л.Г. 2006.** Рябчик гірський – *Fritillaria montana* Норпе. *Плани заходів щодо збереження популяцій видів флори та фауни, що занесені до Червоної книги України та в міжнародні Червоні переліки, в межах установ природно-заповідного фонду*: 52–53. Райдер, Харків.
- ПОПОВИЧ С.Ю. (ред.) 2002.** Каталог раритетного біорізноманіття заповідників і національних природних парків України. Фітогенетичний фонд, мітогенетичний фонд, фітоценотичний фонд. Фітосоціоцентр, Київ.
- РОСТОВА Н.С. 1999.** Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. 1. Естественные популяции *Leucanthemum vulgare* Lam. (Asteraceae). *Ботан. журн.* 84 (11): 50–66.
- РОСТОВА Н.С. 2000.** Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. 2. Популяции видов рода *Leucanthemum* (Asteraceae) в природе и в условиях культивирования. *Ботан. журн.* 85 (1): 46–67.
- СОВКО В.Г. 1996.** Рябчик руський та рябчик гірський. У кн.: Шеляг-Сосонко Ю.Р. (ред.), Червона книга України. Рослинний світ: 289–290. Укр. Енциклопедія, Київ.
- ЦАРИК Й.В. (ред.) 2009.** Життєздатність популяцій рослин високогір'я Українських Карпат. Інститут екології Карпат НАН України, Львів.
- ЧОПІК В.І. (ред.) 1999.** Конвенція про охорону дикої флори і фауни та природних середовищ існування в Європі. Фітосоціоцентр, Київ.
- ЧОРНЕЙ І.І., КАГАЛО О.О., ЛЮБІНСКА Л.Г. 2009.** Рябчик гірський. *Fritillaria montana* Норпе. У кн.: Дідух Я.П. (ред.), Червона книга України. Рослинний світ: 139. Глобалконсалтинг, Київ.
- WILZ M. 2011.** *Fritillaria montana*. In: IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 25 February 2014.

THE PECULIARITIES OF VITALITY STRUCTURE OF *FRITILLARIA MONTANA* NORPE (LILIACEAE) POPULATIONS AT THE NORTH-EASTERN LIMIT OF ITS NATURE AREA

MARIA A. KAZEMIRSKA

Abstract. The peculiarities of vitality structure of *Fritillaria montana* populations in Ukraine have been investigated. The structure of variability of morphological characteristics and its ductility for *F. montana* populations and ontogenetic tactics of this species in the northeastern limit of its nature area have been determined.

Key words: *Fritillaria montana*, viability, vitality of populations, ontogenetic tactics of species

Yuriy Fedkovich Chernivtsi National University, Faculty of Biology, Chemistry and Biological resources, Department of Botany and Nature Protection, Fedkovycha str. 11, 58022 Chernivtsi, Ukraine; mariya-arabella@mail.ru