

УДК 582.657.24

**В. І. ПАРПАН, Н. Ю. ЛУЧКІВ \***

**РЕПРОДУКТИВНА БІОЛОГІЯ ТА ОСОБЛИВОСТІ ПОНОВЛЕННЯ**

***CENTAUREA CARPATICA* (PORC.) PORC.**

*Прикарпатський національний університет ім. В. Стефаника*

Досліджено особливості репродуктивної біології *Centaurea carpatica* Porc. і способи поновлення популяцій у різних еколого-ценотичних умовах. Установлено два варіанти репродуктивних циклів у популяціях *C. carpatica*: вегетативний і генеративний. Вегетативне поновлення відбувається переважно за типом нормальної партикуляції й супроводжується неглибоким омолодженням потомства. Доведено, що здатність особин *C. carpatica* до вегетативного розмноження залежить від віку й життєвого стану материнської особини та еколого-ценотичних умов місцезростання. Для *C. carpatica* характерним є доволі високий рівень усіх параметрів насінневої продуктивності. В усіх досліджуваних природних популяціях, а також на дослідній ділянці вегетативне розмноження домінує над насінневим і відіграє провідну роль у їх самопідтриманні.

Ключові слова: *Centaurea carpatica* Porc., насіннєве розмноження, вегетативне розмноження, насіннева продуктивність.

Особливості параметрів репродуктивної сфери та способів поновлення рослин в екосистемах мають важливе значення для розуміння механізмів життєдіяльності популяцій та їх здатності до самопідтримання в різних умовах існування. Основними способами самопідтримання чисельності популяцій є насіннєве та вегетативне розмноження.

Насіннєве розмноження відіграє важливу роль у збереженні життєздатності і стратегії життя популяцій, а також визначає можливість відтворення популяційної структури після порушень [6, 8]. Вегетативне розмноження рослин – це природне чи штучне відокремлення від материнського організму його неспеціалізованих чи спеціалізованих частин, здатних до самостійного існування й розвитку. Особливості насінневого та вегетативного розмноження короткочореновищних рослин розглянуто у працях Т. А. Работнова, А. А. Уранова та ін. [11, 12, 14 – 16].

Однак у літературних джерелах відсутні детальні відомості щодо цих способів самопідтримання у *C. carpatica* Porc. Тому метою нашої роботи є вивчення особливостей насінневого та вегетативного способів поновлення досліджуваного таксону у природних місцезростаннях та умовах культури.

Вивчали вісім ценотичних популяцій *C. carpatica* Porc., розташованих в Українських Карпатах у межах Івано-Франківської (популяції I, III, IV, VI – VIII), Закарпатської (популяція V) і Чернівецької областей (популяція II), а також особини на дослідній ділянці в м. Івано-Франківськ. Насіннєву продуктивність і лабораторну схожість насіння вивчали за загальноприйнятими методиками [2 – 4, 9].

Для характеристики насінневого відновлення використовували показники насінневої продуктивності (НП), які визначали за кількістю насінних зачатків на кошик (потенційна насіннева продуктивність – ПНП) та кількістю повноцінних насінин на кошик (фактична насіннева продуктивність – ФНП). Співвідношення ФНП та ПНП, виражене у відсотках, визначали як коефіцієнт насінневої продуктивності (частку обнасінення), який указує на ефективність генеративного розмноження [3, 4, 6].

Установлено, що *C. carpatica* належить до перехреснозапильних ентомофільних рослин із добре вираженою системою первинних і вторинних атрактантів. Первинними є пилок і нектар, вторинними – колір квіток і запах. У результаті штучної ізоляції квіток та особин виявлено, що для виду характерна протандрія та відсутня автогамія. Запилення здійснюється різними запилювачами, основними з яких є *Apis mellifera* L. – у більшості популяцій і на дослідній ділянці, та *Eristalis tenax* L. – найчастіше в популяціях V і VII. На квітах також можна побачити представників родів *Bombus* і *Trichodes*, які переважно живляться нектаром.

\* © В. І. Парпан, Н. Ю. Лучків, 2009

Установлено, що в різних екологічних умовах виростання виду запилення квіток відбувається з різною ефективністю, найбільша кількість запилювачів спостерігається за теплої сонячної погоди з 10<sup>00</sup> до 15<sup>00</sup> годин.

Характер насінневого відновлення рослин тісно пов'язаний зі схожістю їх насіння. В літературних джерелах практично відсутні відомості про особливості схожості насіння *S. carpatica* Roge. Ми вивчали насінневу схожість у лабораторних і природних умовах. Дані щодо лабораторної схожості насіння вже висвітлені у попередніх наших публікаціях.

Важливою диференційною ознакою популяцій на індивідуальному рівні є насіннева продуктивність. Це – кількість насіння, що утворюється в одному плоді, на одному пагоні або на одній особині впродовж вегетаційного періоду [6]. Насіннева продуктивність визначається кількістю плодів, які сформувалися на особині. Кількість останніх залежить від багатьох чинників, серед яких основними є віковий стан і життєвість генеративних рослин, а також умови навколишнього середовища. Так, мала кількість насіння у плоді може бути обумовлена як холодною дощовою погодою й заморозками, так і надмірно жаркою та сухою погодою.

Згідно з літературними даними [6, 14], середня насіннева продуктивність як дуже варіабельна величина не визначається спадковими властивостями всередині видових популяцій і тому може бути лише найближчою характеристикою ставлення виду до умов середовища. Точніше вона характеризує лише погодні умови в окремі фенологічні фази конкретних років. Характер же реакції окремих популяцій виду та умови їх місцезростання може визначити їхня потенціальна продуктивність (ПНП, плодючість). Це – середня кількість насінних зачатків на особину або генеративний пагін. У результаті досліджень встановлено достовірні різниці показників ПНП та ФНП *S. carpatica* (табл. 1). В усіх досліджуваних локалітетах кількість насінних зачатків (ПНП) домінує над кількістю повноцінного насіння (ФНП). Максимальних значень ПНП набуває в популяціях верхнього гірського лісового поясу VII, IV – 129,60 і 112,16 шт. в розрахунку на один генеративний пагін, а також у високогірній популяції I – 110,54 шт.. Мінімальною кількістю насінних зачатків є в популяції V – 95,33 шт.; в усіх інших популяціях ПНП знаходиться в межах 104,32 – 109,88 шт. у розрахунку на генеративний пагін. Кількість повноцінного насіння (ФНП) значно нижча за кількість насінних зачатків (ПНП), за винятком популяцій I, IV, VIII і дослідної ділянки, де ФНП є максимальною і подібною за кількістю до ПНП (99,97; 107,40; 100,32 та 101,04 шт. в розрахунку на один генеративний пагін); для решти локалітетів кількість повноцінного насіння знаходиться в межах 62,00 – 84,21 шт. на генеративний пагін.

Таблиця 1

**Показники потенційної та фактичної продуктивності *S. carpatica***

Місце-зростання*	Насіннева продуктивність (на генеративний пагін)						Частка обнасення, %	Врожайність насіння, шт./м <sup>2</sup>
	потенційна			фактична				
	X	S <sub>x</sub>	V	X	S <sub>x</sub>	V		
I	110,54	4,60	4,16	99,97	3,42	24,26	90,44	1499,55
II	107,45	2,39	15,75	84,21	3,74	31,43	78,37	2105,25
III	108,44	3,90	25,46	74,66	4,85	45,91	68,85	3509,02
IV	112,16	2,89	18,26	107,40	5,11	29,31	95,45	2577,60
V	95,33	2,31	17,14	67,82	2,82	29,42	71,14	1085,12
VI	105,95	1,50	10,01	65,92	2,29	24,53	62,22	791,04
VII	126,90	4,46	24,88	62,00	1,14	13,05	48,86	1116,00
VIII	104,32	2,53	17,76	100,32	2,93	2,76	96,17	1605,12
ДД	109,88	2,05	13,20	101,04	3,90	24,89	91,95	707,28

*Примітки:* \* – I – VIII – популяції, як у тексті; ДД – дослідна ділянка; X – середнє арифметичне; S<sub>x</sub> – середнє відхилення; V – коефіцієнт варіації.

Таким чином, насінні зачатки найкраще утворюються й реалізуються у стигле насіння у високогірних популяціях I, VIII і на дослідній ділянці; однак не всі насінні зачатки

реалізуються в повноцінне насіння, незважаючи, навіть, на їх велику кількість, як, наприклад, у популяції VII.

У ході роботи обчислено також коефіцієнт насінневої продуктивності, або частку обнасенення (ВО), який указує на ефективність генеративного розмноження особин *S. carpatica*. Максимальні значення ВО визначені для високогірних популяцій I, IV, VIII та дослідної ділянки, де він сягає 90,44; 95,75; 96,17 та 91,95 % відповідно. Мінімального значення коефіцієнт насінневої продуктивності набуває в популяції VII (48,86 %). Для решти локалітетів досліджуваного таксону показник ВО становить 62,22 – 78,38 %. Отже, насіннева продуктивність *S. carpatica* загалом за популяціями є доброю (ВО 30 – 60 %) та високою (ВО > 60 %), що вказує на високу конкурентоспроможність виду.

Великий інтерес для розуміння процесів поновлення трав'янистих рослин становить врожайність насіння, оскільки кількість сходів значною мірою залежить від кількості насіння, яке висипається на ту чи іншу ділянку фітоценозу. Врожайність *S. carpatica* на одиницю площі визначали як кількість повноцінного насіння в розрахунку на один генеративний пагін і кількість генеративних рослин на 1 м<sup>2</sup>.

З табл. 1 видно, що урожай насіння в досліджуваних місцезростаннях істотно відрізняється й сягає від 707,28 до 3509,02 насінин на 1 м<sup>2</sup>. Високий рівень врожайності насіння характерний для популяцій III (3509,02 шт./м<sup>2</sup> – максимальне значення), II та IV (2105,25 та 2577,60 шт./м<sup>2</sup> відповідно); в популяціях I, V, VII, VIII врожайність дещо нижча (1449,55; 1085,12; 1116 та 1605,12 насінин на 1 м<sup>2</sup>). Найменшою є кількість насіння на одиницю площі в популяції VI і на дослідній ділянці (791,04 та 707,28 шт./м<sup>2</sup> – мінімальні значення).

Як встановлено в результаті досліджень, для *S. carpatica* характерним є високий рівень усіх параметрів насінневої продуктивності, однак, навіть за таких умов, в усіх досліджуваних місцезростаннях цього таксону переважає не насінневий, а вегетативний спосіб поновлення і самопідтримання. Цей факт можна пояснити комплексним впливом біотичних та абіотичних чинників, серед яких – несприятливі погодні умови. Так, за тривалої дощової погоди зменшується кількість комах-запилювачів, а оскільки у *S. carpatica* самозапилення відсутнє, то цей чинник має важливе значення. Найбільший вплив метеорологічних умов визначено в періоди бутонізації, цвітіння і визрівання плодів. Зниження кількості насіння може бути викликано як холодною дощовою погодою або заморозками, так і посухою.

Дуже часто спостерігалось пошкодження насінних зачатків та поїдання стиглого насіння личинками комах, недорозвиток плодів і насіння, а також їх передчасна загибель, що обумовлено не лише зовнішніми чинниками, але й біологічними особливостями виду.

Важливу роль відіграє співвідношення вікових груп генеративних рослин у популяціях, їх життєвості та щільності. Визначальними є: життєвість і якість насіння; висота й густота травостою, а також рівень задерніння ґрунту, внаслідок чого ускладнюється або стає неможливим потрапляння насіння на поверхню ґрунту.

Вплив господарської діяльності на репродуктивні параметри виявляється у багаторазовому викошуванні (одноразове викошування є корисним, оскільки *S. carpatica* – постсільвант) і витоптуванні рослин при випасанні худоби, що призводить до ушкодження генеративних пагонів і розеток приземних листків. Проте, найгірше те, що в окремих локалітетах спостерігається навмисне винищування рослин, як бур'яну у фазі цвітіння.

Отже, показники насінневої продуктивності є важливим елементом фітоценотичної характеристики і екологічних умов місцезростання виду, що дає змогу оцінити потенційні можливості його природного відновлення та здатність до штучного відновлення рослин досліджуваного таксону в природних локалітетах, ботанічних садах, дендропарках, тощо.

Основним способом самопідтримання популяцій *S. carpatica* є вегетативне поновлення. Згідно із класифікацією О. В. Смірної [13], *S. carpatica* належить до неявнополіцентричного типу біоморф із повною неспеціалізованою дезінтеграцією. Неспеціалізованою дезінтеграція є тому, що у досліджуваного виду відсутні спеціалізовані пагони розростання. Початкові етапи морфологічної дезінтеграції відмічаються ще у прегенеративному періоді

(популяція III). Повна дезінтеграція здійснюється у генеративному періоді, на його початку чи всередині, рідше в кінці. Повна дезінтеграція характерна для більшості досліджуваних популяцій. Дочірні особини, що відокремилися, мають неявнополіцентричну структуру і є самостійними бічними пагонами, що розвиваються із бічних бруньок (рис. 1).



Рис. 1 – Приклад вегетативного розмноження *C. carpatica* Pong.

Їх кореневище спільне з материнським, а відокремлюватися може лише через 3 – 5 років. Розвиток дочірніх особин при вегетативному розмноженні починається з пізніших вікових станів ( $g - g1$ ), ніж розвиток материнської особини насінневого походження ( $p$ ). Дорослі особини *C. carpatica* Pong. мають декілька мало відмінних центрів розростання, тобто центрів зосередження коренів, пагонів і бруньок відновлення. Однак виникають вони настільки близько, що практично їх дуже важко розрізнити. Для досліджуваного таксону також характерним є те, що на перших етапах онтогенезу як окрема одиниця постає особина, а після вегетативного розмноження – партикула. Відбувається така послідовність перетворень: первинний пагін → головна вісь → система первинного пагона (головної осі), що галузиться дифузно, підземно → партикула, що галузиться дифузно, підземно → партикула, що не галузиться.

Загалом особинам *C. carpatica* Pong. притаманна нормальна партикуляція, що починається в генеративному періоді і супроводжується неглибоким омолодженням дочірніх рослин, а інколи і його повною відсутністю. З переходом до субсенільного й сенільного вікових станів здатність до нормального вегетативного розмноження втрачається, відбувається сенільна партикуляція. Спостерігається вона рідше порівняно з попереднім типом – відмічена при відмиранні сенільної рослини з утворенням ювенільної особини (у 2007 році на дослідній ділянці та в деяких популяціях). З описаних типів вегетативного розмноження у природних місцезростаннях досліджуваного таксону найчастіше відбувається нормальна партикуляція, яка супроводжується утворенням вегетативного потомства, котре також перебуває в генеративному віковому стані.

У природі, згідно з нашими спостереженнями, до вегетативного розмноження найчастіше здатні генеративні і дуже рідко – віргінільні рослини. В такому випадку дочірні особини, що відокремлюються, перебувають у прегенеративному віковому стані. Потенціальна продуктивність вегетативних зачатків є доволі високою. Вегетативне розмноження досліджуваного таксону залежить від умов місцезростання і взаємопов'язане з інтенсивністю насінневого розмноження. Більшою мірою вегетативне поновлення простежується в

популяціях, де менша роль насінневого розмноження. В нашому випадку це – більшість досліджуваних природних популяцій, а також рослини на дослідній ділянці.

*C. carpatica* Pong. належить до вегетативномалорухомих видів [13]. Вегетативне розмноження супроводжується слабким розростанням (до 2 см на рік), у результаті якого формуються компактні клони діаметром від 10 до 100 см, а часто і значно більші (популяції III, VIII). Молоді клони нараховують до 10 партикул, особини яких знаходяться переважно в молодому та зрілому генеративних станах (популяції I, II). Зрілі складаються із 15 – 20, які формують компактні утворення до 30 – 100 см (популяції V, VI, VII) і до 100 см і більше (популяції III, IV, VIII) в діаметрі. Партикули, що утворилися, можуть існувати більше року. Кількість партикул у клонах пов'язана з розмірами особин. Залежно від вікового стану материнської особини, партикули, що відокремилися, можуть перебувати в молодому і старому генеративному, субсенільному і сенільному вікових станах. Умовний вік таких партикул зменшується у міру старіння материнської особини. Визначити належність партикули до клону не складно, оскільки непогано прослідковуються межі з'єднання партикул.

Інтенсивність утворення вегетативних нащадків *C. carpatica* Pong. змінюється під впливом чинників навколишнього середовища, а також залежить від еколого-ценотичних умов і розмірів материнських рослин. Так, їхня кількість значно збільшується у вологіші роки, при цьому зростає як загальна довжина кореневищ, так і безпосередньо інтенсивність вегетативного розмноження.

Для досліджуваного таксону характерним є те, що дочірні особини, які відокремилися вегетативним шляхом, зацвітають раніше, ніж особини насінневого походження, і відповідно, швидше переходять до вегетативного розмноження. За габітусом вони майже не відрізняються від материнських рослин, за винятком листків, які мають дещо більші розміри.

Для особин вегетативного походження, як і для рослин, що виростають із насіння, характерна доволі значна смертність. Високі показники виживання вкорінених пагонів, успіх вегетативного розмноження і розростання визначаються взаємними зв'язками між пагонами через кореневище. Зниження смертності рамет спостерігається після формування коріння, а її підвищення – під час старіння рамети. Тобто на початкових етапах розвитку, коли зв'язок із материнською рослиною ще не порушений, загибель дочірніх особин відбувається дуже рідко. Найвища смертність спостерігається в латентному періоді; до моменту укорінення вона варіює залежно від зв'язку з материнською особиною; в періоді молодості та зрілості – вона низька й порівняно стабільна, а високою є в період старіння. Виживання молодих рослин пов'язане із конкуренцією: вищий рівень виживання спостерігається в менш зімкнених угрупованнях, тому що молоді рослини переважно більш чутливі до несприятливих умов зволоження. Виявлено також відмінності у співвідношенні молодих і старих рослин вегетативного походження в досліджуваних популяціях. В усіх випадках переважають старі – до 90 %, молоді становлять лише близько 10 %. Таке вікове співвідношення свідчить про нерівномірність відновлення на різних ділянках у межах локальної популяції.

**Висновки.** Одним із способів самопідтримання чисельності популяцій *C. carpatica* Pong. є насінневе поновлення. Важливою умовою для збереження схожості насіння є постійна наявність вологи у ґрунті. Насінневе поновлення, плодючість та урожайність досліджуваних популяцій *C. carpatica* Pong. чітко залежать від біотичних і абіотичних чинників. Здатність особин *C. carpatica* Pong. до вегетативного розмноження залежить від віку й життєвого стану материнської особини та еколого-ценотичних умов місцезростання. В усіх досліджуваних природних популяціях, а також на дослідній ділянці вегетативне розмноження домінує над насінневим і відіграє провідну роль у самопідтриманні популяцій.

#### **СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ**

1. Ануфриева З. В. Дифференциальная плодovitость особей и жизнеспособность популяций / З. В. Ануфриева // Экологоические аспекты функционирования организменных систем. – Казань : КГУ, 1988. – С. 26 – 31. – Деп. в ВИНТИ 31.08.88, № 6797.

2. *Вайнагий И. В.* О методике изучения семенной продуктивности растений / И. В. Вайнагий // Ботан. журн. – 1974. – Т. 59, № 6. – С. 826 – 831.
3. *Вайнагий И. В.* Семенная продуктивность и всхожесть семян некоторых высокогорных растений Карпат / И. В. Вайнагий // Ботан. журн. – 1974. – Т. 59, №10. – С. 1439 – 1451.
4. *Вайнагий И. В.* Динаміка схожості і життєздатності насіння деяких трав'яних рослин Карпат / И. В. Вайнагий // Укр. бот. журн. – 1971. – Т. 28, № 4. – С. 449 – 455.
5. *Дмитрах Р. І.* Антекологія ентомофільних рослин субальпійського поясу Карпат / Дмитрах Р. І. // Структура високогірних фітоценозів Українських Карпат. – К.: Наук. думка. – 1993. – С. 140 – 148.
6. *Жиляєв Г. Г.* Насіннева продуктивність як ознака життєздатності популяцій трав'яних рослин Карпат / Г. Г. Жиляєв // Укр. бот. журн. – 2003. – Т. 60, № 6. – С. 705 – 713.
7. *Злобин Ю. А.* Принципы и методы изучения ценологических популяций растений / Злобин Ю. А. – Казань : Казан. ун-т, 1989. – 145 с.
8. *Комендар В. И.* К изучению биологии размножения некоторых редких и исчезающих видов растений Украинских Карпат / В. И. Комендар, В. В. Кричфалуший // Растительный покров высокогорий. – Л. : Наука. – 1986. – С. 186 – 191.
9. *Левина Р. Е.* Репродуктивная биология семенных растений / Р. Е. Левина. – М. : Наука, 1983. – 96 с.
10. *Левина Р. Е.* Способы распространения плодов и семян / Левина Р. Е. – М. : Изд-во Моск. ун-та, 1957. – 358 с.
11. *Работнов Т. А.* Луговоедение / Работнов Т. А. – М. : МГУ, 1974. – 383 с.
12. *Работнов Т. А.* Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах / Т. А. Работнов // Полевая геоботаника. – М. ; Л. : АН СССР, 1960. – Т. 2. – С. 278 – 332.
13. *Смирнова О. В.* Структура травянистого покрова широколиственных лесов / Смирнова О. В. – М. : Наука, 1987. – 205 с.
14. *Уранов А. А.* Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) // А. А. Уранов, Г. И. Серебрякова. – М. : Нука, 1976. – 216 с.
15. *Шалыт М. С.* Вегетативное размножение и возобновление высших растений и методы его изучения / М. С. Шалыт // Полевая геоботаника. – М. ; Л. : Наука, 1960. – Т. 2. – С. 163 – 205.
16. *Шалыт М. С.* Партикуляция у высших растений / М. С. Шалыт // Проблемы современной ботаники. – М. ; Л. : Наука, 1965. – Т. 2. – С. 117 – 121.

Luchkiv N. Y., Parpan V. I.

**REPRODUCTIVE BIOLOGY AND FEATURES OF *CENTAUREA CARPATICA* (PORC.) PORC. REGENERATION**

*Precarpathian National University named after V. Stefanyk*

Features of reproductive biology of *Centaurea carpatica* Porc. and ways of population regeneration in different ecological conditions were studied. Two types of reproductive cycles are revealed in *C. carpatica* populations: vegetative one and generative one. Vegetative reproduction occurs by the type of normal particularization and is accompanied by not profound rejuvenation of progeny. It was found that ability of specimens to vegetative propagation depends on age and vital condition of mother specimen as well as on ecological & coenotic conditions of growth. Rather high seed productivity is characteristic for *C. carpatica*. For all investigated coenopopulations of this species vegetative propagation dominates over generative one and plays the main part in renewal of population.

**Key words:** *Centaurea carpatica* Porc., seed reproduction, cloning, seed productivity.

Лучків Н. Ю., Парпан В. І.

**РЕПРОДУКТИВНА БІОЛОГІЯ І ОСОБЕННОСТІ ВОЗОБНОВЛЕННЯ *CENTAUREA CARPATICA* (PORC.) PORC.**

*Прикарпатський університет ім. В. Стефаника*

Исследованы особенности репродуктивной биологии *Centaurea carpatica* Porc., а также способы возобновления популяций в различных эколого-ценологических условиях. Обнаружено два варианта репродуктивных циклов в популяциях *C. carpatica*: вегетативный и генеративный. Вегетативное возобновление осуществляется, главным образом, по типу нормальной партикуляции и сопровождается неглубоким омоложением потомства. Установлено, что способность особей к вегетативному размножению зависит от возраста и жизненного состояния материнской особи, а также эколого-ценологических условий произрастания. У *C. carpatica* отмечен довольно высокий уровень параметров семенной продукции. Во всех исследуемых ценопопуляциях вегетативное размножение преобладает над семенным и играет главную роль в их возобновлении.

**Ключевые слова:** *Centaurea carpatica* Porc., семенное размножение, вегетативное размножение, семенная продукция.

*Одержано редколегією 7.10.2009 р.*