Tiscia (Szeged) Vol. XXII, pp. 61—73 (1987)

ИЗУЧЕНИЕ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ ЭФЕМЕРОИДОВ БАССЕЙНА РЕКИ ТИСЫ (ЗАКАРПАТЬЕ)

В. В. Кричфалуший, В. И. Комендар, Г. Н. Мезев-Кричфалуший, В. И. Сабадош, С. С. Фесенко, Н. В. Шумская

Ужгородский государственный университет, кафедра ботаники

(Поступила 11 декабря 1986 года)

Аннотация

Проведены исследования особенностей репродуктивной биологии (семенного и вегетативного размножения) 7 редких и исчезающих видов эфемероидов Карпат на организменном и популяционно-видовом уровнях. На основании многолетних исследований установлено, что способность к генеративному размножению у изученных растений может быть низкой (высокогорные популяции *Narcissus angustifolius* Curt.), удовлетворительной (*Leucojum aestivum* L., *L. vernum* L., равнинно-предгорные популяции *N. angustifolius*), хорошей (*Erithronium dens-canis* L.) и высокой (*Colchicum autumnale* L., *Crocus heuffelinaus* Herb.). Процент обсеменения у *Ornithogalum umbellatum* L. в разные годы изменяется от удовлетворительного до высокого уровня или вовсе не обеспечивается. Определены факторы, влияющие на величину семенной продуктивности и энергию вегетативного размножения эфемероидов. Установлены особенности их репродуктивной стратегии в разных экологофитоценотических условиях и режимах антропогенного воздействия.

Введение

Однойиз перв оочередных задач при разработке мероприятий по охране и воссозданию редких и исчезающих видов природной флоры в естественных местообитаниях и в условиях интродукции является изучение их репродуктивной биологии. Как известно, она охватывает биологию и экологию возобновления популяций, т.е. стратегию жизни вида в разных условиях физико-географической среды и антропогенного воздействия.

Целью наших исследований являлось изучение репродуктивной биологии эфемероидов Закарпатья на организменном и популяционно-видовом уровнях. Поскольку данная проблема имеет комплексный, многогранный характер в настоящей работе мы остановимся на наиболее важных ее аспектах — генеративном и вегетативном размножении.

Особенности репродуктивной биологии исследовались у таких растений как *Colchicum autumnale* L., *Crocus heuffelianus* Herb., *Erythronium dens-canis* L., *Leucojum aestivum* L., *L. vernum* L., *Narcissus angustifolius* Curt., *Ornithogalum umbellatum* L. Перечисленные виды относятся к биологической группе эфемероидов — растениям с коротким, обычно весенним периодом раз-

вития (лишь *C. autumnale* — гистерантный вид). Будучи высокодекоративными растениями, они интенсивно уничтожаются: срываются в больших количествах на букеты и выкапываются для пересадки. В последнее десятилетие отмечается прогрессирующее сокращение ареалов многих видов, фрагментация и исчезновение отдельных популяций, уменьшение их численности до критического уровня и вследствие этого усиливающаяся эррозия раритетного генофонда (Кріичфалушій та ін., 1987). В то же время большинство из них на территории СССР произрастают только в данном регионе, являются медоносными, эфиромасличными, пищевыми и лекарственными растениями, а также обладают прекрасными декоративным свойствами. В связи и ускорением процессов антропогенной трансформации местообитаний, прямого уничтожения вышеупомянутых видов и отдельных популяций они занесены в «Красную книгу СССР» (1984) и «Червону книгу Української РСР» (1980). Насегодня назрела настоятельная необходимость изучения эколого-биологических особенностей эфемероидов, в частности их репродуктивной биологии с целью организации эффективной системы мероприятий, направленных на сохранение их генофонда и восстановление естественного ареала.

Материал и методика

Изучение особенностей семенного и вегетативного размножения исследуемых видов проводилось в следующих географических пунктах Закарпатья:

I. Притисянская низменность — 1. урочище Переш, окрестности с. Червоное Ужгородского р-на, заплавная дубрава, 110 м над ур. м.; 2. окрестности г. Чоп того же р-на, мезогигрофильный луг, 109 м над ур. м.; 3. окрестности с. Сторожница того же р-на, мезофильный луг, 116 м над ур. м.; 4. окрестности с. Оноковцы того же р-на, дубрава на холмистых низкогорьях, 180 м над ур м.

II. Предгорный пояс Карпат — 5. окрестности с. Холмец Ужгородского р-на, дубняк грабовый, 250 м над ур. м.; 6. окрестности с. Ставное, В. Березнянского р-на, мезофильный луг, 399 м над ур. м.; 7. окрестности с. Березинка Мукачевского р-на, дубняк грабовый, 230 м над ур. м.; 8. урочище Била Млака, окрестности с. Иза Хустского р-на, мезофильный луг, 200 м над ур. м.; 9. урочище Киреши, окрестности г. Хуста, мезогигрофильные луга, 180—200 м над ур. м.; 10. урочище Шаян, окрестности пос. Вышково того же р-на, дубняк грабово-буковый, 240 м над ур. м.; 11. урочище Дубровы, окрестности пос. Буштино Тячевского р-на, пойменная дубрава, 250 м няд ур. м.; 12. урочище Дубки, окрестности с. Нересница того же р-на, дубняк буковый, 386 м над ур. м.

III. Нижний горный пояс Карпат — 13. окрестности пос. Н. Ворота Воловецкого р-на, мезофильный луг, 515 м над ур. м.

IV. Высокогорный пояс Карпат (Свидовецкий хребет) — 14 г. Апецка, мелкозлаковый луг, зеленоольховое криволесье, верхняя граница букового леса, 1300—1400 м над ур. м.; 15. г. Подпула, можжевеловое криволесье, 1450 м над ур. м.; 16. г. Стог, крупнозлаковый луг, 1500 м над ур. м.

При изучении генеративного размножения определялись: потенциальная семенная продуктивность (ПСП) — количество семяпочек на плод; фактическая семенная продуктивность (ФСП) — количество семян на плод; процент обсеменения (ПО) — рпроцент семяпочек, развившихся в семена. У многоцветковых растений вычислялся процент плодоцветения — количество цветков образовавших плод (Работнов 1950, Вайнагий 1974). Для определения этих показателей в каждой из популяций рендомным методом исследовалось по 50 учетных особей. Полученный цифровой материал обрабатывался статистическими методами (Зайцев 1973 и др.). Для каждого среднего арифметического ($\overline{X}$) рассчитывались: стандартная ошибка ($S_{\overline{x}}$), коэффициент вариации (V), критерий достоверности Стьюдента (t) и показатель точности исследования (P). Разница между средними значениями показателей семенной продуктивности оценивалась с помощью критерия Стьюдента. Особенности вегетативного размножения исследовались согласно методике М. С. Шалыта (1960).

Результаты и обсуждение

Colchicum autumnale — исчезающий, осенне-цветущий вид; произрастает в логовых сообществах Карпат на высотах от 100 до 800 м над ур. м. Количественные показатели его семенной продуктивности показывают достаточную обеспеченность семенного возобновления. Во всех исследованных популяциях наблюдается высокий процент развития семязачатков в полноценные семена (табл. 1). Несколько меньшие значения ПО популяции Ставное, по сравнению с другими местообитаниями, можно объяснить, наверное, более интенсивным антропогенным воздействием (пастбищный сбой).

Crocus heuffelianus — сокращающееся в численности ранневесеннее растение Закарпатья. Встречается во всех поясах растительности: от низменности до альпийских лугов. Как видно из табл. 2, потенциальная и фактическая семенная продуктивность вида в разных эколого-фитоценотических и погодно-климатических условиях практически не отличаются. Это свидетельствует, наряду с высокими значениями процента обсеменения (ПО = 77,54—80,45%), о хорошей приспособленности *C. heuffelianus* к изменяющимся условиям внешней среды (разные типы фитоценозов, вертикальная амплитуда местообитаний от 100 до 2000 м над ур. м. и др.).

Erythronium dens-canis — исчезающий ранневесенний вид широколиственных лесов предгорного пояса Карпат. Очень редко встречаются изолированные местообитания растения на высокогорных лугах Свидовца и его отрогов. Проведенные исследования показали, что предгорные популяции вида по основным параметрам семенной продуктивности существенно между собой не отличаются. Процент обсеменения в разные годы наблюдений изменялася от 52,34% до 54,15% (табл. 3), что указывает на хорошее семенное пополнение популяций.

Leucojum aestivum — исчезающее средневесеннее растение пойменных дубрав Притисянской низменности. Отдельные сведения о генеративном размножении вида публиковались нами ранее (Сабадош, Комендар 1986). Установлено, что значительное влияние на уровень его семенной продуктивности оказывает режим разлива рек, затопляющих местообитания вида. В табл. 4 приведены данные о семенной продуктивности *L. aestivum* за последние три года. Из них следует, что в 1985 г. процент плодоцветения был минимальным — 48,83% и существенно отличался ($P = 0,001$) от аналогичных показателей в предыдущий и последующий годы. Это можно объяснить вымоканием нижних цветков соцветия вследствие чего плоды образовались лишь на верхних, более высокопродуктивных побегах. За счет этого заметно увеличился процент обсеменения, однако общий урожай семян популяции, естественно, уменьшился.

Leucojum vernum — сокращающийся в численности ранневесенний вид с широкой амплитудой распространения — от равнины до высокогорных лугов. Изучение особенностей генеративного размножения показало, что популяции *L. vernum* произрастающие на низменности и в предгорном поясе по значениям ПСП существенно превышают ($P = 0,001$) популяции верхнегорного пояса (табл. 5). В отношении ФСП равнинные и предгорные популяции, несмотря на сходные значения ПСП отличаются между собой. Максимальное число семян на плод (ФСП = 13,18—13,87) образуется в популяции Дубки, обитающей в поясе дубовых лесов. Низкое значение ПСП в популяции Киреши, приуроченной к луговым ценозам, может быть связано с их ежегодным затоплением, совпадающим по времени с цветением и завязыванием плодов у *L.*

Таблица 1. Потенциальная и фактическая семенная продуктивность Colchicum autumnale

Популяция	Год наблюдения	ПСП						ФСП						ПО (%)
		$\bar{X}$	$S_{\bar{x}}$	V	t	P	лимиты	$\bar{X}$	$S_{\bar{x}}$	V	t	P	лимиты	
Низменность														
Чоп	1984	136,48	6,80	35,23	20,07	4,98		119,02	3,80	26,88	31,32	3,19		87,20
	1985	134,79	5,66	29,68	23,81	4,20		100,84	4,24	29,73	23,78	4,20		74,81
	1986	138,40	3,93	20,07	35,21	2,84		94,98	2,68	19,98	35,44	2,82		68,63
Предгорный пояс														
Ставное	1984	155,04	2,94	13,42	52,73	1,84		99,00	1,15	8,22	86,08	1,16		63,85
	1985	147,80	2,44	17,27	60,57	1,65		100,20	3,13	22,09	32,01	3,12		67,79
	1986	164,62	4,22	18,13	39,01	2,56		112,32	3,40	21,44	33,03	3,03		68,23
Нижний горный пояс														
Нижние Ворота	1984	129,58	3,91	21,32	33,17	3,02		111,20	3,07	19,50	36,22	2,75		85,75
	1985	140,96	3,07	15,38	45,91	2,17		119,52	2,21	13,08	54,08	1,85		84,79
	1986	164,08	3,99	28,21	41,12	2,43		121,64	2,98	17,37	40,82	2,45		74,13

Тадлица 2. Потенциальная и фактическая сетенная продуктивность Crocus heuffelianus

Популяция	Год наблюдений	ПСП						ФСП						ПО (%)
		$\bar{X}$	$S_{\bar{x}}$	V	t	P	лимиты	$\bar{X}$	$S_{\bar{x}}$	V	t	P	лимиты	
Предгорный пояс														
Березинка	1985	30,11	0,90	21,13	33,46	3,00	5—48	24,11	1,32	38,71	18,27	5,49	4—50	80,07
	1986	30,84	1,01	23,15	30,53	3,27	4—49	24,81	1,49	42,46	16,65	6,03	3—53	80,45
Дубки	1985	30,62	1,03	23,78	29,73	3,35	4—50	24,31	1,24	36,06	19,60	5,09	5—45	79,40
	1986	31,18	1,09	22,90	28,61	3,49	3—47	24,98	1,46	41,32	17,11	5,84	4—48	80,12
Высокогорный пояс														
Апецка	1985	31,30	1,00	22,59	31,18	3,20	3—49	24,27	1,37	39,91	17,72	5,64	3—44	77,54
	1986	30,87	1,15	26,34	26,84	3,71	3—51	24,19	1,49	43,55	16,23	6,17	4—51	78,35

Таблица 3. Потенциальная и фактическая семенная продуктивность Erythronium dens-canis

Популяция	Год наблюдения	ПСП						ФСП						ПО (%)
		$\bar{X}$	$S_{\bar{x}}$	V	t	P	лимиты	$\bar{X}$	$S_{\bar{x}}$	V	t	P	лимиты	
Предгорный пояс														
Шаян	1985	41,09	1,75	30,11	23,48	4.27	9—81	22,03	1,28	41,08	17,21	5,82	3—42	53,61
	1986	40,26	1,88	32,94	21,41	4,66	10—86	21,80	1,13	36,74	19,29	5,18	2—39	54,15
Дубки	1985	40,72	1,76	30,56	23,14	4,33	10—71	21,31	1,24	41,14	17,19	5,84	1—40	52,34
	1986	41,90	1,89	31,89	22,17	4,51	9—74	22,32	1,19	37,69	18,76	5,33	2—37	53,27

Таблица 4. *Семенная продуктивность Leucojum aestivum*

Популяция	Год наблюдения	Учетная единица	Побег			Плод		
		Показатель	Цветоножки	Плоды	Плодоцветение (%)	ПСП	ФСП	ПО %
Низменность		$\bar{X}$	3,82	2,90	76,97	23,88	3,88	15,99
Перещ		$S_{\bar{x}}$	0,14	0,15	3,11	0,49	0,23	0,84
	1984	t	27,29	19,33	27,75	48,73	16,87	19,04
		V	26,18	35,86	28,54	14,45	42,27	37,02
		P	3,72	5,05	4,04	2,05	5,93	5,24
		лимиты	2—6	1—5	25—100	17—33	1—9	5—31,03
		$\bar{X}$	3,56	1,62	47,07	26,60	4,92	18,50
		$S_{\bar{x}}$	0,13	0,12	3,55	0,46	0,28	1,01
	1985	t	26,47	13,41	13,82	57,83	17,57	18,32
		V	26,71	52,75	53,47	12,33	40,45	38,59
		P	3,77	7,46	7,56	1,74	5,72	5,46
		лимиты	2—6	0—4	0—100	20—33	1—10	4,76—35,71
		$\bar{X}$	4,12	2,52	60,73	27,80	4,18	14,93
		$S_{\bar{x}}$	0,16	0,14	2,39	0,57	0,30	1,03
	1986	t	25,75	18,00	25,41	48,77	13,93	14,50
		V	27,91	39,29	27,76	14,53	50,72	48,83
		P	3,96	5,58	3,93	2,06	7,19	6,90
		лимиты	2—7	1—5	25—100	19—39	1—11	3,23—36,67

vernum. В связи с этим ПО этой популяции минимальный, несмотря на максимальные значения ПСП. В более суровых погодно-климатических условиях верхнегорного пояса у *L. vernum* образуется примерно такое же число семян на плод, как и в затапливаемых местообитаниях низменности (табл. 5). Однако ПО горных популяций заметно выше и практически соответствует таковому предгорных популяций.

Narcissus angustifolius — редкий, сокращающийся в численности ранневесенний вид лугов и криволесий субальпийского пояса Карпат, а также пойменных дубрав предгорий и влажных лугов низменности. По всем параметрам семенной продуктивности исследованные популяции разделяются на две группы. Первую образуют популяции, произрастающие в равнинно-предгорном поясе, вторую — высокогорные популяции. Значения величины ПСП популяций субальпийского пояса в среднем за 4 года наблюдений на 19,55% ниже, чем равнинно-предгорных, ФСП соответственно — на 67,61%, а ПО — на 59,42% (табл. 6). Интересно, что ПСП популяции Дубровы несколько выше (при $P = 0{,}05$), чем у двух других равнинно-предгорных популяций. Это, по-видимому, связано с тем, что в данном местообитании реализуется экологический оптимум вида. Проведенный нами (Комендар, Кричфалуший 1986) дисперсионный анализ и сравнение показателей количества семяпочек и семян по критерию Дункана показал, что разница между популяциями из разных высотных поясов достоверна по всем порогам вероятности безошибочных прогнозов ($P = 0{,}001$). С помощью двухфакторного дисперсионного анализа было установлено, что сила влияния климатических условий на величину ПСП, например в 1983. г., составляла $\eta^2 = 0{,}36 \pm 0{,}072$ (достоверность влияния $F = 13{,}4$), а на

Таблица 5. *Потенциальная и фактическая семенная продуктивность Leucojum vernum*

Популяция	Год наблюдения	ПСП						ФСП						ПО (%)
		$\bar{X}$	$S_{\bar{x}}$	V	t	P	лимиты	$\bar{X}$	$S_{\bar{x}}$	V	t	P	лимиты	
Низменность														
Киреши	1985	38,47	0,58	10,66	66,33	1,51	6—39	7,79	0,23	20,87	33,87	2,95	0—18	20,25
	1986	39,23	0,69	12,44	56,86	1,76	5—37	8,22	0,24	20,64	34,25	2,92	0—17	20,95
Предгорный пояс														
Дубки	1985	36,89	1,21	19,07	30,41	3,29	9—42	13,18	0,49	26,28	26,89	3,72	2—23	35,81
	1986	37,49	1,30	24,51	28,83	3,47	8—45	13,87	0,50	25,49	27,74	3,60	1—21	36,69
Верхний горный пояс														
Апецка	1985	24,00	0,57	16,79	42,11	2,38	4—35	8,46	0,30	25,07	28,20	3,55	1—24	35,23
	1986	24,10	0,54	15,84	44,63	2,24	4—36	8,62	0,28	22,97	30,79	3,25	2—22	35,76

величину ФСП — $\eta^2 = 0{,}22 \pm 0{,}072$ (достоверность влияния $F = 8{,}5$). Следовательно, суровые условия высокогорья в значительной мере снижают уровень семенной продуктивности N. angustifolius.

Ornithogalum umbellatum — сокращающееся в численности средневесеннее растение. Встречается в дубовых лесах и на мезофильных лугах низменности и предгорного пояса. Исследование особенностей его генеративного размножения показало, что элементы семенной продуктивности вида в разных эколого-фитоценотических условиях отличаются между собой (Мезер-Крічфалушій 1987). Наблюдается увеличение показателей ПСП и ФСП с изменением условий от луговых к лесным ценозам (табл. 7.) Семенная продуктивность вида в разные годы исследований может изменяться от очень высокой (ПО = 88,36—95,59%) и средней (ПО = 42,79—47,97), до низкой (26,90—28,91) или вовсе не обеспечиваться (в 1984 г.) вследствие повреждения генеративной сферы особей сильными заморозками. Таким образом, семенное пополнение популяций *O. umbellatum* осуществляется нерегулярно, а его интенсивность и периодичность определяются комплексом экологофитоценотических и погодно-климатических условий.

Помимо генеративного размножения эфемероидов, нами также исследовались особенности их вегетативного размножения, которое имеет не меньшее биологическое значение, во многих случаях обеспечивая стойкое завоевание пространства.

Вегетативное размножение *C. autumnale* осуществляется посредством клубнелуковиц. К вегетативному размножению растения приступают в средневозрастном генеративном состоянии, образуя 1 дочернюю особь. В процессе вегетативного размножения возникают клонынгнезда с 25—32 клубнелуковицами. Энергия вегетативного размножения популяций *C. autumnale* с увеличением абсолютной высоты их местопроизрастаний почти не изменяется.

C. heuffelianus способен хорошо размножаться вегетативным путем. На клубнелуковице ежегодно образуются 1—2 или изредка 3—4 боковые почки. Темпы вегетативного размножения вида примерно одинаковы как в популяциях предгорного, так и высокогорного поясов. Однако соотношение генеративного и вегетативного размножения не одинаково, вследствие низкой приживаемости ювенильных особей в высокогорьях.

У *E. dens-canis* вегетативное размножение происходит с помощью 1—2 изредка 3 дочерних клубнелуковиц. Удельный вес вегетативно размножающихся особей в исследуемых популяциях равен 40—45% от числа всех взрослых особей. Энергия вегетативного размножения вида в пределах предгорного пояса довольно стабильна.

Вегетативное размножение *L. aestivum* начинается в виргинильном возрастном состоянии, достигая максимума в генеративном периоде развития. Боковые почки (1—2) закладываются параллельно с развитием почек возобновления. В результате многократных делений возникают крупные клоны, в которых может насчитываться до 100 побегов. Следует отметить, что образованию таких гнезд способствуют и особенности диссеминации вида. В исследуемой популяции вегетативно размножающиеся особи составляют 30—40% численности всех взрослых растений.

Способность к вегетативному размножению у *L. vernum* обнаруживается, как и у *L. aestivum*, в виргинильном возрастном состоянии. Энергия вегетативного размножения популяций и степень омоложения их потомства, в разных высотных поясах существенно отличаются. На низменности и в предгорье

Таблица 6. *Потенциальная и фактическая сетенная продуктивность Narcissus angustifolius*

Популяция	Год наблюдения	ПСП						ФСР						ПО (%)
		$\bar{X}$	$S_{\bar{x}}$	V	t	P	лимиты	$\bar{X}$	$S_{\bar{x}}$	V	t	P	лимиты	
Равнинно-предгорный пояс														
Дубровы	1983	94,24	2,15	16,11	43,83	2,28	65—129	27,52	1,86	47,76	14,79	6,76	3—58	29,20
	1984	91,60	2,09	18,18	43,83	2,28	59—127	19,48	1,61	58,42	12,10	8,26	2—46	21,27
	1985	91,74	2,04	15,71	44,97	2,22	66—120	22,52	1,75	54,94	12,87	7,77	1—45	24,54
	1986	91,32	1,90	14,73	48,06	2,08	63—116	23,44	1,29	38,91	18,17	5,50	3—47	25,67
Киреши	1983	94,78	1,93	14,37	49,11	2,04	62—121	21,38	2,05	68,87	10,43	9,59	1—60	22,56
	1984	91,60	2,13	16,44	43,00	2,33	54—120	15,48	1,48	67,60	10,46	9,56	3—48	16,89
	1985	92,50	1,54	11,77	60,06	1,66	75—120	20,18	1,64	57,38	12,30	8,13	0—58	21,82
	1986	90,72	2,12	16,51	42,79	4,95	55—120	20,24	1,48	51,83	13,68	7,31	8—48	22,31
Била	1983	94,28	2,66	19,94	35,44	2,82	53—137	23,46	1,75	52,77	13,41	7,46	4—50	24,88
Млака	1984	91,20	2,81	21,79	32,46	3,08	46—123	16,88	1,36	56,96	12,41	8,06	1—43	18,51
Высокогорный пояс														
Апецка	1983	70,36	1,89	18,98	37,23	2,69	43—105	7,86	0,97	87,28	8,10	12,34	0—28	11,17
	1984	73,92	2,04	19,47	36,24	2,76	49—113	6,68	0,76	80,05	8,79	11,38	0—19	9,04
	1985	75,94	1,79	16,67	42,42	2,36	52—99	7,42	0,85	80,59	8,73	11,46	0—25	9,77
	1986	73,36	1,89	18,21	38,31	2,58	45—107	7,00	0,86	87,29	8,14	12,28	0—27	9,54
Подпула	1983	72,40	1,54	15,03	47,01	2,13	46—103	7,02	0,72	72,72	9,75	10,26	0—19	9,69
	1984	75,82	1,87	17,48	40,55	2,47	54—104	5,84	0,55	66,95	10,62	9,46	0—15	7,70
	1985	74,00	2,39	22,81	30,96	3,23	52—105	7,20	0,84	82,92	8,57	11,67	0—25	9,73
	1986	74,56	1,59	15,09	46,89	2,14	48—105	6,22	0,72	81,35	8,64	11,58	0—19	8,34
Стог	1983	73,26	2,04	19,70	35,91	2,78	45—108	7,12	0,81	80,18	9,79	11,38	0—21	9,72
	1984	76,60	2,37	21,88	32,32	3,09	44—111	5,96	0,54	63,85	11,04	9,06	0—16	7,78
	1985	76,00	1,54	14,29	49,35	2,03	42—111	7,10	0,77	76,76	9,22	10,85	0—21	9,34
	1986	75,78	2,05	19,06	36,97	2,71	45—105	6,84	0,79	82,16	8,66	11,55	0—21	9,03

Примечание: В 1984 г. вследствие распашки земель популяция полностью уннчтожена

Таблица 7. *Потенциальная и фактическая семенная продуктивность Ornithogalum umbellatum*

Популяция	Год наблюдения	ПСП						ФСП						ПО (%)
		$\bar{X}$	$S_{\bar{x}}$	V	t	P	лимиты	$\bar{X}$	$S_{\bar{x}}$	V	t	P	лимиты	
Низменность														
Сторожница	1983	44,02	0,76	12,22	57,91	1,72	11—58	42,08	0,62	28,51	67,87	1,47	8—45	95,59
	1985	36,08	4,17	63,08	8,65	11,55	10—96	15,44	1,95	63,27	7,91	11,17	5—44	42,79
	1986	40,16	1,63	28,69	24,64	4,05	10—45	11,82	0,81	48,45	14,59	6,89	2—15	29,43
Предгорный пояс														
Оноковцы	1983	46,81	0,62	24,32	75,50	1,32	22—73	41,36	0,64	26,51	64,62	1,54	5—43	88,36
	1985	51,36	4,55	44,32	11,29	8,86	19—104	22,68	2,10	46,21	10,80	9,26	4—40	44,16
	1986	41,34	1,39	23,92	29,74	3,36	23—64	11,12	0,78	49,82	14,26	7,02	3—23	26,90
Холмец	1983	47,37	0,74	11,15	63,83	1,56	20—59	44,80	0,54	21,23	92,96	1,20	9—49	94,58
	1985	52,36	3,37	41,80	11,98	8,34	19—100	25,12	2,03	40,32	12,37	7,39	5—42	47,97
	1986	44,00	1,99	31,98	22,11	4,54	19—80	12,72	0,64	35,57	19,88	5,03	8—35	28,91

удельный вес вегетативно размножающихся особей в популяциях (4,26—4,59%) примерно в четыре раза ниже, чем в верхнем горном поясе (17,08%). В первом типе местообитаний на материнской особи образуется не больше одной дочерней луковицы, а во втором — до четырех побегов одновременно. Основную массу вегетативного потомства генеративных растений в равнинно-предгорных условиях составляют виргинильные особи (83,34—100%), а в нижнегорных — имматурные (56,89%). Очевидно, экологические условия у верхней границы буковых лесов неблагоприятные для семенного размножения *L. vernum* и высокая энергия вегетативного размножения, как и более глубокое омоложение вегетативного потомства являются приспособлением для самоподдержания численности популяций в экстремальном окружении.

У *N. angustifolius* вегетативное размножение начинается в виргинильном возрастном состоянии. Органами размножения являются боковые побеги, образующиеся из вегетативных почек (1—2 или редко 3), которые закладываются в пазухах ассимилирующих листьев. В генеративном периоде энергия вегетативного размножения растений наиболее высока. При переходе в следующее возрастное состояние она уменьшается и вегетативное размножение превращается в сенильный распад старческих особей. По степени омоложения вегетативное потомство *N. angustifolius* в зависимости от формы партикуляции варьирует от имматурного до генеративного состояния. В процессе вегетативного размножения возникают группы тесно растущих особей (до 79 экз.), которые проходят три этапа развития: молодого, зрелого и стареющего клона. Энергия вегетативного размножения вида зависит от эколого-фитоценотических условий местообитания и коррелирует с интенсивностью семенного размножения. В равнинно-предгорной зоне его роль в самоподдержании лесных популяций ничтожно мала (к вегетативному размножению способны 3,05—3,48% особей от общего числа растений) и лишь несколько возрастает на разнотравно злаковых (5,31—5,60%) и высокотравных (7,27—7,63%) лугах, однако заметно уступает эффективности семенного размножения. В высокогорном поясе вегетативное размножение полностью преобладает (26,65—36,36%), поскольку семенное возобновление популяций здесь практически не совершается.

O. umbellatum весьма интенсивно вегетативно размножающийся вид. Вегетативное размножение наблюдается у него уже в имматурном возрастном состоянии. В меру перехода к следующему этапу онтогенеза способность к вегетативному размножению усиливается и достигает максимума в генеративном периоде. На одном материнском растении образуется до 60—80 дочерних луковиц-деток. Вегетативное потомство *O. umbellatum* глубокоомолоненное, его составляют ювенильные и имматурные особи. Несмотря на многочисленное вегетативное потомство растение клонов не образует. Это можно объяснить интенсивной деятельностью контрактильных корней, в результате которой луковички перемещаются не только в вертикальном, но и в горизонтальном направлении. В связи с этим распределение особей в популяциях имеет диффузный характер.

Таким, образом, у исследованных видов эфемероидов выявлен ряд общих закономерностей генеративного размножения: 1. у них хорошо выражены все элементы семенной продуктивности; 2. число семяпочек значительно более стабильно, чем семян; 3. разница между числом семяпочек по годам почти у всех видов гораздо меньше, чем для семян, что свидетельствует, наряду с предыдущей характеристикой, о наследственной детерминированности ПСП; 4. уровень ФСП определяется главным образом условиями внешней среды.

По способности к генеративному размножению изученные растения разделяются (на основании величины ПО) на виды с низкой (менее 10%) — высокогорные популяции *Narcissus angustifolius*; удовлетворительной (10—30%) — *Leucojum aestivum*, *L. vernum*, равнинно-предгорные популяции *N. angustifolius* хорошей (30—60%) — *Erythronium dens-canis* и высокой (более 60%) — *Colchicum autumnale*, *Crocus heuffelianus* семенной продуктивностью. ПО у *Ornithogalum umbellatum* сильно варьирует и в разные годы изменяется от удовлетворительного до высокого уровня или вовсе не обеспечивается.

Для вегетативного размножения эфемероидов характерны следующие особенности: 1. совершается посредством боковых побегов, образующихся из вегетативных почек (1—2, редко 3—4 и лишь у *Ornithogalum umbellatum* их число достигает нескольких десятков); 2. начинается в виргинильном возрастном состоянии (у *O. umbellatum* в имматурном), достигает максимума в генеративном, а при переходе в сенильное превращается в партикуляцию старческих особей; 3. степень омоложения вегетативного потомства варьирует от имматурного до генеративного возрастного состояния; в *O. umbellatum* размножение сопровождается глубоким омоложением потомства (преобладают ювенильные и имматурные особи); 4. у высокогорных популяций *Narcissus angustifolius* и *Leucojum vernum* размножение начинается в более ранних возрастных состояниях, чем у равнинно-предгорных популяций и сопровождается образованием более глубокоомоложенного потомства; 5. в ходе размножения растений (за исключением *O. umbellatum*) возникают компактные группы особей, которые проходят три этапа развития: молодого, зрелого и стареющего клона.

В заключение следует отметить, что репродуктивная стратегия большинства исследуемых видов изменяется в зависимости от условий физико-географической среды, обеспечивая тем самым оптимальное сочетание вегетативного и семенного возобновления. В благоприятном эколого-фитоценотическом окружении преобладает генеративное возобновление популяций, способствующее возрастанию их генотипической гетерогенности. Наряду с этим осуществляется и вегетативное возобновление, стабилизирующее генотипическую структуру популяций. В экстремальных условиях соотношение способов возобновления популяций изменяется в сторону преобладания вегетативного размножения особей, образования клонов и уменьшения роли семенного потомства.

Литература

Вайнагий И. В. (1974). О методике изучения семенной продуктивности растений. — Ботан. журн. *59*, 6, 826—831.

Зайцев Г. Н. (1973). Методика биометрических расчетов. — Москва: Наука. — 256 с.

Комендар В. И., Кричфалуший В. В. (1986). К изучению биологии размножения некоторых редких и исчезающих видов растений Украинских Карпат. — В кн.: Растительный покров высокогорий. — Ленинград: Наука, 186—192.

Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Изд. 2-е, перераб. и доп. (1984). — Москва: Лес. пром-сть, 2. — 480 с.

Крічфалушій В. В., Мезев-Крічфалушій Г. М., Сабадош В. І. Шумська Н. В. (1987). Ефемероіди Українських Карпат: біоморфологічні особливості, охорона і перспективи використання. — Укр. ботан. журн. *44*, 2, 81—83.

Мезев-Крічфалушій Г. М. (1987) Насінна продуктивність *Ornithogalum umbellatum* L. у Закарпатті. — Укр. ботан. журн., 44 (в печати).

Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — Тр. Бот. ин-та Ан СССР. Сер. 3. Геобот. *6*, 7—204.

Сабадош В. І., Комендар В. І. (1986). Деякі питання екології та морфології *Leucojum aestivum* L. (Amaryllidaceae). — Укр. ботан. журн. *43*, 4, 18—20.

Червона книга Української РСР. (1980). — Київ: Наук. думка. — 504 с.
Шалыт М. С. (1960). Вегетативное размножение и возобновление высших растений и методы его изучения. — В кн.: Полевая геоботаника. — Москва; Ленинград: Наука *2*, 163—205.

Ritka növényfajok reproduktív biológiájának vizsgálata a kárpátalljai Tisza-völgyben

V. V. Kricsfalusy, V. I. Komendár, G. N. Mező-Kricsfalusi
V. I. Szabados, Sz. Sz. Feszenka és N. V. Sumszkája
Uzsgorodi Állami Egyetem Botanikai Tanszéke, Szovjetunió

Kivonat

Kárpátalja hét ritka illetve veszélyeztetett évelő növényfaja reproduktív biológiájának vizsgálati eredményei kerültek itt közlésre. Több év adatainak feldolgozása során megállapítható volt, hogy e fajoknál a generatív szaporodás lehetősége meglehetősen eltérő. Amíg a *Narcissus angusticolius* Curt. magashegyi populációiban alacsony, a *Leucojum aestivum* L., a *L. vernum* L, s a *Narfissus angustifolius* síksági populációiban kielégítő, az *Erythronium dens-canis* L. esetében jó, a *Colchicum autumnale* L. és a *Crocus heuffelianus* Herb.-nél magas. Ugyanakkor viszont az *Ornithogalum umbellatum* L. magtermése igen változó, a kielégítőtől a magas hozamig. Megállapítást nyertek azok a tényezők, amelyek hatással vannak a mag útján történő szaporodás mennyiségére és a vegetatív szaporodás mértékére. Meghatározást nyertek ezen évelő fajok reproduktív stratégiájának sajátosságai, a különböző ökológiai fitocönologiai és antropogén hatások figyelembevételével.

Ispitivanje reproduktivne biologije retkih vrsta biljaka u dolini reke Tise na podnožju Karpata

Kricsfalusy V. V., Komendar V. I., Mező-Kricsfalusy G. N.,
Szabados V. I., Feszenka Sz. Sz., Sumszkaja N. V.
Katedra za botaniku, Državni univerzitet, Užgorod, SSSR

Abstract

U radu su prikazani rezultati ispitivanja reproduktivne biologije 7 retkih odnosno ugroženih višegodišnjih vrsta biljaka sa podnožja Karpata. Višegodisnji rezultati ispitivanja pokazuju da su mogućnosti razmnožavanja generativnim putem kod pojedinih vrsta veoma različita. Tako ono je u populacijama *Narcissus angustifolius* Curt. sa visokoplaninskih predela niska, u slučaju populacija *Leucojum aestivum* L., *L. vernum* L., i *Narcissus angustifolius* sa nizijskih područja zadovoljava, kod *Erythronium dens-canis* L. dobra, dok je u slučaju Colchicum autumnale L. i *Crocus heuffelianus* Herb. visoka. S druge strane fruktifikacija je kod *Ornithogalum umbellatum* L. promenljiva od prosečnog do visokog prinosa. Utvrdjeni su i oni faktori koji utiču na obim razmnožavanja putem plodova i nivo vegetativnog razmnožavanja. Utvrdjeni su specifičnosti reproduktivne strategije navedenih vrsta višegodišnjih biljaka u funkciji ekološkog, fitocenološkog i antropogenog uticaja.