

Г.Г. ЖИЛЯЄВ

Інститут екології Карпат НАН України
Вул. Козельницька, 4, Львів, 79026, Україна

АЛОКАЦІЯ БІОМАСИ ЯК КРИТЕРІЙ ЖИТТЄВОСТІ ОСОБИН У ПОПУЛЯЦІЯХ ТРАВ'ЯНИХ БАГАТОРІЧНИКІВ КАРПАТ

*Ключові слова: алокація, життєвість, популяція, архі-
тектурна модель рослин*

Явища, що характеризують потужність розвитку рослин, нерозривно пов'язані із зовнішнім виглядом (габітусом), особливостями формування і розміщення біомаси (алокацією) в їх органах. Ці ознаки є досить адекватними критеріями статевої, вікової або віталітетної диференціації особин. До того ж показники алокації біомаси змінюються не тільки в ході онтоморфогенезу (життєвого циклу), а й протягом сезонного розвитку особин. Зараз вже проведено багато досліджень, які довели зумовленість алокації віковим станом особин. Проте про закономірності і залежність алокації від життєвості особин відомо мало. Саме такі аспекти функціонування рослинних популяцій розглянуто в цій статті.

Об'єкти і методи досліджень

Дослідження виконувалися на біологічному стаціонарі Інституту екології Карпат НАН України у 1994—2004 рр. У популяціях трав'яних багаторічників з угруповань лісового, субальпійського й альпійського рослинних поясів Карпат вивчено закономірності накопичення біомаси й алокації особин з урахуванням їх вікового стану та рівня життєвості. Оскільки специфіка онтогенезу і життєві стратегії тісно пов'язані з життєвими формами рослин, ми досліджували однорідну за цими ознаками групу видів, що за класифікацією О.В. Смирнової відносяться до неявнополіцентричних біоморф [12]. У переважній більшості це партикулюючі короткокореневищні види: *Arnica montana* L., *Adenostyles alliariae* (Gouan) A. Kerner, *Campanula alpina* Jacq., *C. patula* L. subsp. *abietina* (Griseb.) Simonkai, *C. patula* L. subsp. *patula*, *Hieracium melanocephalum* (Tausch) Juxip, *Leontodon croceus* Haenke, *Lilium martagon* L., *Pedicularis verticillata* L., *Leucanthemum raciborskii* M. Pop. et Chrshan., *Primula elatior* (L.) Hill, *P. minima* L., *P. elatior* (L.) Hill subsp. *poloninensis* (Domin) Fed., *Telekia speciosa* (Schreber) Baumg., *Soldanella hungarica* Simonkai, *Geum montanum* L.

У середині періоду сезонної вегетації (липень) у популяціях визначали всі показники, пов'язані з накопиченням і перерозподілом біомаси в особинах різної життєвості. Оскільки в різні періоди онтоморфогенезу більшість трав'яних рослин змінюють форму від простих до складних індивідуумів або

© Г.Г. ЖИЛЯЄВ, 2006

кондивідуумів [10, 13], ми оперували фітоцентотичними одиницями обліку, які не завжди точно відповідають фізично і фізіологічно відокремленим особинам [12]. Віковий стан особин позначали стандартними індексами: **p** — проростки, **j** — ювенільні, **im** — иматурні, **v** — віргінільні, **g₁** — молоді генеративні, **g₂** — дорослі (зрілі) генеративні, **g₃** — старі генеративні, **ss** — субсенильні, **s** — сенильні, а їх життєвість — **Ж-1** (висока), **Ж-2** (середня), **Ж-3** (низька) [11, 14]. На відміну від традиційних поглядів [2, 7], у нашій інтерпретації життєвість не є синонімом життєвого стану. Власне саме в ознаках віталітету ми розділяємо дві складові: життєвість — первинну властивість, що не змінюється протягом життя особин і зумовлює їх біологічні потенції до існування, і життєвий стан як результат реалізації потенціалу життєвості в конкретних місцезростаннях [4, 5].

Результати досліджень та їх обговорення

Показники, що характеризують ступінь (потужність) розвитку особин (життєвий стан) часто виражають через вагові співвідношення різних (здебільшого вегетативних і генеративних) органів рослин [1, 6, 7]. Але діапазони, в яких ці показники можуть змінюватися, великою мірою детермінуються рівнем життєвості особин [4]. Виявлено, що під час онтоморфогенезу і сезонної вегетації у рослин відбуваються суттєві зміни, спричинені перерозподілом біомаси в їх органах. Ці процеси імперативно залежать від рівня життєвості і вікового стану особин (таблиця). Безпосередня взаємозалежність розвитку пагонової та кореневої систем рослин [19] дозволяє використати

Розподіл біомаси в онтоморфогенезі особин *Hieracium melanocephalum* різної життєвості у популяціях Карпат

Віковий стан	Співвідношення надземної (А) і підземної (Б) біомаси особин за рівнями їх життєвості, %					
	Ж-1		Ж-2		Ж-3	
	А	Б	А	Б	А	Б
p	0,03	0,2	0,006	0,02	0,005	0,01
j	0,07	0,1	0,02	0,06	0,03	0,1
im	0,7	0,5	0,1	0,2	0,2	0,4
v	2,7	2,7	2,1	2,3	0,8	1,0
g₁	3,6	4,0	2,2	3,2	1,0	1,9
g₂	6,4	5,8	3,3	6,7	2,1	4,0
g₃	4,6	5,2	3,2	4,6	4,4	5,8
ss	2,2	3,0	1,3	1,9	0,5	1,6
s	0,5	0,8	0,1	1,2	0,1	0,5
Загалом	20,8	22,3	12,3	20,2	9,1	15,3

Примітка: напівжирним курсивом позначено максимальні показники для кожного рівня життєвості.



Рис. 1. Характерні співвідношення між надземною і підземною біомасою в онтоморфогенезі особин трав'яних багаторічників Карпат високої, середньої і низької життєвості з групи неявинопіцентричних біоморф (у кожному віковому стані біомасу підземних органів прийнято за одиницю, до якої є надземних органів)

Fig. 1. Typical ratio of aerial to subterranean biomass in ontomorphogeny of individuals of Carpathian herbaceous perennials with high, medium and low vitality from the group of shot-rhizomatous biormorphs (for each age stage the biomass of subterranean organs is taken as one, to which the biomass of aerial organs is compared)

вагові співвідношення між відповідними органами для диференціації складу популяцій за рівнями життєвості особин.

Видоспецифічність показників алокації за рівнями життєвості і віковими станами має у рослин досить універсальний, але нелінійний характер (рис. 1). Зрозуміло, що в усіх випадках загальна вага особин високої життєвості вища, ніж інших. Менш очевидним це є у фракційних показниках біомаси. Наприклад, якщо загальну вагу особин середнього рівня життєвості *Hieracium melanocephalum* (Tausch) Juxір прийняти за одиницю, то на високому або низькому рівнях життєвості аналогічні показники становлять близько 1,3 та 0,7, відповідно. Ці особини відрізняються і за співвідношеннями біомаси своїх надземних і підземних органів: 0,93 — у **Ж-1**, 0,61 — **Ж-2** і 0,59 — **Ж-3**. Це свідчить про суттєву відмінність стратегії росту і розмноження особин високої, середньої і низької життєвості, яка зумовлена їх різними

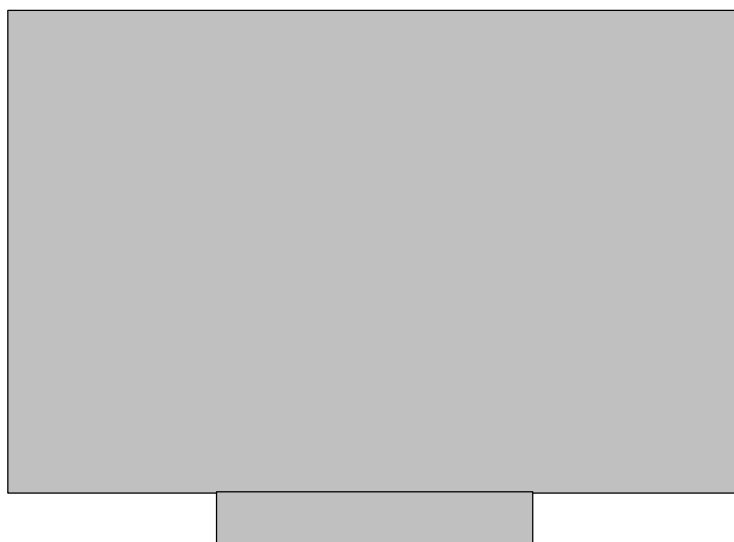


Рис. 2. Закономірності розподілу біомаси в особин *Soldanella hungarica* Simonk. різної життєвості у популяціях Карпат. Біомаса: 1 — надземна, 2 — підземна, 3 — загальна
 Fig. 2. Patterns of biomass allocation in individuals of *Soldanella hungarica* Simonk. with different vitality in the Carpathian populations. Biomass: 1 — aerial, 2 — subterranean, 3 — total

можливостями до акумуляції біомаси у вегетативних і генеративних органах. Більш детальна ординація алометричних показників у координатах життєвості і вікового стану свідчить про принципово різні можливості та внесок відповідних особин у процеси заміщення поколінь у популяціях і за цими ознаками дозволяє виявити у них ключові віталітетно-вікові групи. Так, у групі високої життєвості популяції *H. melanocephalum* ключовими є зрілі генеративні особини, яким притаманна найвища здатність до накопичення біомаси в надземній і підземній сферах, а, відтак, і висока здатність до насінневого і вегетативного розмноження. Співвідношення ваги підземних і надземних органів у них становить 0,91. В особин середньої або низької життєвості, в яких переважають тенденції до вегетативного поновлення, відносний внесок у накопичення біомаси у надземній сфері є значно меншим (див. таблицю).

На середньому рівні життєвості співвідношення між біомасою надземних і підземних органів також є оптимальнішими саме в групі зрілих генеративних особин. Натомість у них на одиницю маси у підземній сфері припадає лише 0,5 одиниці у надземній. І зовсім очевидно така тенденція до зростання пріоритету вегетативного розмноження стає в особин низької життєвості. У них внаслідок низьких витрат на формування і підтримання генеративної сфери роль ключових виконують старі генеративні особини [3]. Цілком аналогічна картина спостерігається і в інших видів рослин (рис. 2).

Загалом алометричні показники досить адекватно розкривають можливості і роль особин тієї чи іншої життєвості в реалізації репродуктивної стра-

тегії конкретних популяцій. Але збільшення внеску цих рослин у власний вегетативний розвиток завжди супроводжується дедалі значнішим недовкладенням у репродукцію (передусім у насіннєве поновлення). Саме притаманне особинам високої життєвості значніше репродуктивне зусилля зумовлює їх порівняно нетривалий, але дуже енергійний життєвий цикл. У свою чергу, це обертається для них підвищеними вимогами до якості екологічного середовища і пояснює випадки деградації віталітетної структури внаслідок зменшення частки особин високої життєвості у складі популяцій. Власне така ситуація і спостерігається у популяціях багатьох видів рослин у зонах господарської діяльності [3].

Зауважимо, що в усіх випадках варіативність і діапазони зміни алометричних показників великою мірою зумовлені життєвістю особин. Але оскільки за принципом нормального розподілу метод загальної вибірки дає статистично коректні результати, факт віталітетної зумовленості часто залишається поза увагою дослідників. Більш раціонально використовувати метод змінної середньої, яку розраховують і відображають графічно за групами життєвості у кожному екотопі.

Узагальнення результатів масового аналізу спектрів алокації трав'яних багаторічників Карпат [15] є підставою для висновків про загальну віталітетну зумовленість алометричних показників і закономірність розподілу біомаси між запасуючими та асимілюючими органами трав'яних рослин різної життєвості (див. рис. 1).

Внаслідок метамірності (модульності) будови рослини значною мірою здатні до зміни стратегії росту, що позначається на всьому спектрі морфологічних ознак — архітектурних моделях [8, 18]. Тому асинхронність розвитку, притаманна особинам високої, середньої або низької життєвості, у деяких випадках спричинює зміни таких моделей [9]. Їх динамічні й статистичні аспекти дослідники трактують як зумовлену програмою реалізації генотипу відповідну морфологічну конструкцію особин [16, 20]. Але в такому контексті поняття «архітектурна модель» майже збігається з поняттям «життєвість». І це дозволяє трактувати типи архітектурних моделей як інтегральний показник життєвості рослин. Однак проблеми, що вирішуються такими дослідженнями, є досить різними. Концепція архітектурних моделей акцентована на морфологічних ознаках, якими узагальнюються основні типи росту, що детермінують конкретну конструкцію рослин. Натомість віталітетна концепція орієнтована на інтерпретацію біоекологічних механізмів індивідуальних віталітетних адаптацій рослин. Цілком природно, що між цими двома аспектами досліджень немає абсолютної межі. Адже неможливо проаналізувати життєвість популяцій, не вивчаючи адаптаційну здатність і закономірності морфологічної конструкції їхніх особин. Навіть елементарна інтерпретація життєвих рівнів базується на тих самих властивостях, що й адаптивна сутність архітектурних моделей. Не випадково, що в деяких дослідженнях йдеться про адаптивну архітектуру рослин [17].

Висновки

Безумовно, що проведені дослідження розкривають лише найзагальніші риси накопичення і перерозподілу біомаси особинами різної життєвості в трав'яних рослин, які належать до морфологічного типу неявнополіцентричних біоморф. Але вони дають підстави думати, що під цим приховані тонші закономірності, які визначають різну здатність таких особин до вегетативного та насінневого поновлення. Детальний аналіз даних аспектів є предметом подальших досліджень.

Диференціація особин за рівнями життєвості сприяє стабілізації функціональних процесів і збереженню життєздатності природних популяцій. Той факт, що ознаки життєвості зберігаються навіть у рослин, які знаходяться в аперіодичному середовищі закритого ґрунту ботанічних садів, свідчить про об'єктивний характер віталітетної диференціації особин.

Закономірний характер розподілу біомаси (алокації) в органах рослин відображає особливості їх розвитку в конкретних умовах і є базою для віталітетної диференціації особин у процесі аналізу природних популяцій. При цьому вкрай необхідно одночасно враховувати як віталітет, так і віковий стан особин в онтоморфогенезі.

1. *Воронцова Л.И., Гатицук Л.Е., Ермакова И.М.* Жизненность особей в ценопопуляциях // Ценопопул. раст. (основные понятия и структура). — М.: Наука, 1976. — С. 44—60.
2. *Гатицук Л.Е., Ермакова И.М.* Общие представления о жизненном состоянии особей и ценопопуляций // Подходы к изуч. ценопопул. и консорций. — М.: МГПИ, 1987. — С. 3—7.
3. *Жиляев Г.Г.* Некоторые механизмы регуляции состава популяций травянистых растений в фитоценозах // Динамика попул. раст. — Киев: Наук. думка, 1987. — С. 79—87.
4. *Жиляев Г.Г.* Життєздатність популяцій трав'яних багаторічників: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. — Дніпропетровськ: ДГУ, 2001. — 34 с.
5. *Жиляев Г.Г.* Життєздатність популяцій // Внутрішньопопул. різном. рідкісних, ендем. і релікт. видів рослин Укр. Карпат. — Львів: Вид-во Поллі, 2004. — С. 47—50.
6. *Злобин Ю.А.* Об уровнях жизнеспособности растений // Журн. общ. биол. — 1981. — 42, № 4. — С. 492—505.
7. *Злобин Ю.А.* Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Ботан. журн. — 1989. — 74, № 6. — С. 769—784.
8. *Кияк В.Г.* Зміни життєвих форм альпійських фітоценозів Карпат // Структура високогірних фітоценозів Укр. Карпат. — К.: Наук. думка, 1993. — С. 89—97.
9. *Марков М.В.* Популяционная биология розеточных и полурозеточных малолетних растений. — Казань: КЗУ, 1990. — 188 с.
10. *Нухимовский Е.Л.* Основы биоморфологии семенных растений. Теория организации биоморф. — Т 1. — М.: Недра, 1997. — 629 с.
11. *Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Геоботаника. — М.; Л.: АН СССР, 1950. — Сер. 3, вып. 6. — С. 7—204.
12. *Смирнова О.В.* Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф // Ценопопул. раст. — М.: Наука, 1976. — С. 72—80.
13. *Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А., Фаликов Л.Д.* Критерии выделения возрастных состояний и особенности онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопул. раст. (основные понятия и структура). — М.: Наука, 1976. — С. 14—43.

14. Уранов А.А. Большой жизненный цикл и возрастной спектр ценопопуляций цветковых растений // V Делегат. съезд ВБО: Тез. докл. (Киев, авг. 1973). — Киев: Наук. думка, 1973. — С. 217—219.
15. Царик Й.В. Стратегия популяций // Структ. попул. рідк. видів флори Карпат. — К.: Наук. думка, 1998. — С. 136—152.
16. Шафранова Л.М. Ветвление растений: процесс и результат // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. — М.: Наука, 1981. — С. 179—212.
17. Bell A.D., Tomlinson P.B. Adaptive architecture in rhizomatous plants // Bot. J. Linnean Soc. — 1980. — **80**, N 2. — P. 125—160.
18. Halle F., Oldeman R.A. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. — Paris, 1970. — 176 s.
19. Schaffer W., Lnovyc R., Whittam T. Energy allocation by an annual plant where the effects of seasonally on growth and reproduction decoupled // Amer. Natur. — 1982. — N 6. — P. 1130—1148.
20. White J. The plant as a metapopulation // Annu. Rev. Ecol. and Syst. — 1979. — **10**. — P. 109—145.

Рекомендує до друку
Я.П. Дідух

Надійшла 26.04.2005

Г.Г. Жиляев

Институт экологии Карпат НАН Украины, Львов

АЛЛОКАЦИЯ БИОМАССЫ КАК КРИТЕРИЙ ЖИЗНЕННОСТИ ОСОБЕЙ В ПОПУЛЯЦИЯХ ТРАВЯНИСТЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ КАРПАТ

На примере 16 видов травянистых многолетников из группы неявнополицентрических биоморф популяций Карпат обобщены закономерности распределения и аккумуляции биомассы у особей высокой, средней и низкой жизненности. Обосновано, что эти показатели можно использовать при виталитетном анализе растительных популяций как объективные критерии жизненности особей. Различия в весовых соотношениях биомассы надземной и подземной сфер таких особей создают предпосылки для изменения характера возобновления в зависимости от виталитетного состава конкретных популяций. Сделано заключение, что виталитетная гетерогенность популяций растений способствует стабилизации функциональных процессов и сохранению их жизненности.

G.G. Zhilyaev

Institute of Ecology of Carpathian, Lviv

ALLOCATION OF BIOMASS AS A CRITERION OF VITALITY OF INDIVIDUALS IN POPULATIONS OF HERBACEOUS PERENNIALS IN THE CARPATHIAN MOUNTAINS

In this article, laws of distribution and accumulation of the biomass are generalized depending on vitality of herbaceous plants of the Carpathian mountains. On the basis of these parameters, methods of differentiation of the structure of populations of herbaceous plants are offered. The fact is confirmed, that vitality heterogeneity promotes stabilization of functional processes and preservation of viability of populations.