

**К ИЗУЧЕНИЮ ЭКОЛОГИИ И НЕКОТОРЫЕ
БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ
LEUCOJUM AESTIVUM L.
В ПОЙМЕННЫХ ДУБРАВАХ ЗАКАРПАТЬЯ**

В. М. КОМЕНДАР, В. М. САБАДОШ

*Ужгородский государственный университет кафедра ботаники
(Поступила 12 сентября 1984 года).*

Аннотация

Leucojum aestivum L. — редкий вид флоры СССР. В Закарпатье он встречается только в Притисянской низменности. В работе характеризуются экологические условия местопроизрастаний вида в пойменных дубравах. Обращается внимание на фитоценологическую характеристику, сезонный ритм развития *L. aestivum*. Сделана попытка установления условного возраста луковиц цветущих особей вида. Для *L. aestivum* свойственна саморегуляция глубины залегания луковицы в пределах 3—7 см, что, возможно, является приспособлением к наносам почвы в период разлива реки. Изучение фертильности пыльцы по ацетокарминовой методике позволяет считать пыльцу *L. aestivum* нормальной (недефектной). Анализируется семенная продуктивность растений открытой местности и растений под древесным пологом.

Введение

Leucojum aestivum L. европейско-западнокавказский вид, занесенный в Красную книгу СССР (“Редкие и исчезающие виды флоры СССР” 1981) как редкий. *L. aestivum* — важное лекарственное, так как служит источником производства галантамина (Черкасов 1975), и декоративное растение.

L. aestivum произрастает в странах Атлантической Европы, Средиземноморья, Балканского полуострова, в Малой Азии, а в СССР — на Украине, в Молдавии и на Кавказе. Западная граница ареала проходит в Ирландии, южная — в Северной Италии, Албании и Болгарии (Артюшенко 1970). На восток *L. aestivum* распространен до Ирана, на севере произрастает в ФРГ, ГДР и Польше (Soó 1973).

На Украине *L. aestivum* встречается в Закарпатье, в Карпатах, в Горном Крыму, реже в Степи (Кузнецова 1965).

В Закарпатской области вид встречается только на Притисянской низменности, произрастает на пойменных лугах, в дубовых лесах, по переувлажненным местам. Больших площадей не занимает, образует локалитеты.

В последние годы ареал *L. aestivum* в Закарпатье значительно уменьшился под влиянием человека. В настоящее время зафиксировано только несколько локалитетов на берегах рек и каналов. Для сохранения существующих еще

естественных произрастаний необходимо обеспечить охрану растений в таких местах, изучить эколого-биологические особенности вида и причины, вызывающие сокращение ареала.

Материал и методика

Изучение ареала *L. aestivum* проводилось путем маршрутных исследований. Одновременно изучался видовой состав растительных сообществ с участием *L. aestivum*. Ход наземного развития вида изучался на фиксированных площадках и маркированных отдельных экземплярах. Анализ лукович производился путем последовательного удаления чешуй от периферии к центру, при этом фиксировалось их положение на донце и по отношению к цветоносу.

При изучении фертильности пыльцы нами использовалась ацетокарминовая методика (Хохлов, Зайцева, Куприянов 1978). Пыльники из цветков помещали в каплю ацетокармина на предметное стекло, вычищали препаровальными иглами пыльцу, и, удалив пустые оболочки, каплю краски с пыльцой накрывали покрывным стеклом. На каждом препарате подсчитывалось не менее 100 пыльцевых зерен.

При изучении образования растениями семян под потенциальной семенной продуктивностью (ПСП) понимается количество семяпочек на учетной единице (плоде или побеге), а под фактической семенной продуктивностью (ФСП) — количество семян на той же учетной единице. По соотношению этих показателей определялся процент семяпочек, развившихся в семена (% семенификации) (Вайнагий 1974). Для *L. aestivum* нами определялась семенная продуктивность побегов на 30 учетных единицах (цветоносах), а коробочек — на 50. Обработка числового материала производилась статистическими методами (Зайцев 1973). Вычислялись: M — среднее арифметическое значение; \bar{b} — среднеквадратическое отклонение t — критерий Стьюдента; V — коэффициент вариации; P — точность исследования.

Результаты

Работы по изучению *L. aestivum* проводились на территории Великодобронского лесничества, во влажных грабовых дубравах вдоль реки Латорицы — притока Тисы. Эта территория относится к зоне дубовых равнинных лесов. Климат умеренно-континентальный, длительность вегетационного периода 230 дней, среднегодовая температура $+9,3^{\circ}\text{C}$. Последние весенние морозы бывают до середины мая, ранние осенние возможны с конца сентября. Летом максимальная зафиксированная температура $+37^{\circ}\text{C}$, максимальное зафиксированное понижение температуры зимой -32°C . Среднегодовое количество осадков 530—700 мм. В течение вегетационного периода выпадает более 80% осадков.

Основными древесными породами местобитаний *L. aestivum* являются *Quercus robur L.*, *Carpinus betulus L.*, *Populus tremula L.*, *Acer pseudoplatanus L.*, *Fraxinus excelsior L.*, *Populus nigra L.*, *Salix fragilis L.*, *Robinia pseudoacacia L.*, Массив образован естественными насаждениями, но подвергался проходной рубке. Полнота покрова — 0,7—0,8. Территория является государственным заказником.

Полог леса представлен одним ярусом, высота которого 25—28 м; возраст лесобразующих пород около 100 лет, средний диаметр стволов 30—40 см. Подлесок представлен отдельными кустами *Crataegus oxyacantha L.*

L. aestivum произрастает на разреженных участках леса — на просеках, лужайках, вдоль канав и ручейков. В глубоком затенении встречаются только отдельные экземпляры вида. Наибольшая плотность особей вида приходится на пониженные участки микрорельефа, на которых длительное время после разлива реки задерживается вода. Периодические разливы реки (возможные

не только весной и осенью, но и летом) и высокое стояние грунтовых вод способствует поддержанию почвы в этих местах в увлажненном состоянии. Здесь почва засыхает только в очень сухой период.

В образовании растительных сообществ вместе с *L. aestivum* принимают участие следующие виды: *Lysimachia vulgaris* L., *Dactylis glomerata* L., *Lythrum virgatum* L., *Cardamine pratensis* L., *Lycopus europaeus* L., *Ranunculus repens* L., *R. auricomus* L., *R. cassubicus* L., *Glechoma hederacea* L., *Carex pilosa* Scop., *Convallaria majalis* L., *Caltha palustris* L., *Ficaria verna* Huds., *Rubus caesius* L., *Urtica dioica* L., *Galium aparine* L. Пятна травянистых растений прерываются участками мертвой подстилки.

На рассматриваемой территории *L. aestivum* встречается отдельными группами по несколько экземпляров, полосами шириной до 2 м вдоль ручьев и канав, а также занимает более крупные площади (до 1000 м²) разнообразной формы в зависимости от характера разреженности полога леса и понижений микрорельефа. Места обитания вида образованы отдельными экземплярами и гнездами, состоящими из различного количества луковиц. Наибольшая плотность особей вида в центральной части местообитаний (60—80 экз/м²), а на краях количество растений на единицу площади уменьшается (20—40 экз/м²).

Надземное развитие *L. aestivum* начинается с появлением листьев над поверхностью почвы. В условиях Закарпатья это происходит уже в первой половине марта. Следует отметить, что очередные фенофазы наступают раньше у растений, растущих в местах более сухих, поэтому начало фенофазы и массовое вступление растений в нее довольно значительно разделены во времени. Так, в 1984 г. начало бутонизации *L. aestivum* зафиксировано в первых числах апреля, а массовая бутонизация отмечалась в третьей декаде того же месяца. Наблюдается отчетливое перекрытие фенофаз — когда основная масса особей бутонизирует, на более сухих местах отмечается обильное цветение. Массовое цветение *L. aestivum* в пойменных дубравах наблюдается уже в первых числах мая (рис. 1), а завершается в конце мая — начале июня. К середине июня в ко-



Рис. 1. Массовое цветение *Leucojum aestivum* L.

робочках *L. aestivum* уже можно обнаружить еще незрелые белые семена нормальных размеров. Во второй половине июля начинается высыпание зрелых семян, а к середине августа наблюдается массовая диссеминация. Распространение семян *L. aestivum* напоминает распространение семян *Galanthus woronowii* Los. (Шорина, Просвирнина 1971). По мере созревания семян цветоносы, продолжающие расти в длину и после цветения, все больше и больше наклоняются к поверхности почвы и в конце-концов либо опускают коробочки на землю, либо опираются на соседние растения и не достигают земли. В первом случае коробочки дозревают на почве и слизь, образующаяся при загнивании их стенок, связывает семена и как бы приклеивает последние к подстилке. Во втором случае коробочки дозревают без контакта с почвой, стенки их становятся сухими, а коробочки легко обрываются. Оборвавшиеся коробочки падают на почву и с ними происходит то же, что и в первом случае, а необорванные коробочки после созревания растрескиваются, высыпая семена. Во всех случаях семена оказываются на поверхности почвы недалеко от материнского организма. Но разливы реки в период созревания семян могут способствовать распространению вида, так как коробочки и семена могут длительное время удерживаться на поверхности воды.

Отмирание надземной части побегов с их верхнего конца начинается в августе, а к середине сентября она отмирает почти полностью. В это же время из почвы на 0,5—1 см показываются кончики зеленых листьев побега будущего года, которые перезимовывают в подстилке. Этим надземное развитие *L. aestivum* завершается.

Нами проводилась работа по изучению строения луковицы *L. aestivum*. В литературе (Артюшенко 1970) указывается, что она состоит из замкнутых чешуй (низовых листьев и оснований ассимилирующих листьев), только лист, предшествующий цветению, с не замкнутым влагалищем. Наличие в луковице остатков цветоносов прошлых лет позволяет установить ее условный возраст (по О. В. Смирновой 1967).

Максимальная длительность функционирования чешуи в луковице *L. aestivum* составляет не менее 4 лет, а донце (стеблевая часть побега) сохраняется еще не менее года. Отсюда, максимальный условный возраст луковицы *L. aestivum* составляет не менее 5 лет. Невозможность точного установления длительности жизни отдельного побега связана и с тем, что трудно установить границы между побегами в луковице. В литературе (Артюшенко 1970) указывается, что годичный цикл *L. aestivum* заканчивается образованием цветоноса, но наши исследования показали, что кроме такого окончания возможны и другие — после образования цветоноса возможно еще формирование одной, двух и трех замкнутых чешуй, являющихся основаниями ассимилирующих листьев. Поэтому остаток цветоноса прошлых лет является только приблизительной границей отдельного побега. Заложение листьев, следующих за цветоносом к центру луковицы, отвечает критерию симподиального ветвления луковичных, установленному для *L. aestivum* (Артюшенко, Щепак 1982).

Для *L. aestivum* свойственна саморегуляция глубины залегания луковицы. Подобные свойства описаны у *L. vernalis* L. (Irmisch 1850) и некоторых видов рода *Galanthus* L. (Артюшенко 1970). При этом на определенном уровне подземной части побега образуется утолщение, от которого начинают отрастать луковичные чешуи, а позже и корни — формируется новая луковица. В этот период луковица как бы “раздваивается” (рис. 2). Благодаря такому свойству луковица *L. aestivum* может уменьшить глубину своего залегания на 3—7 см.

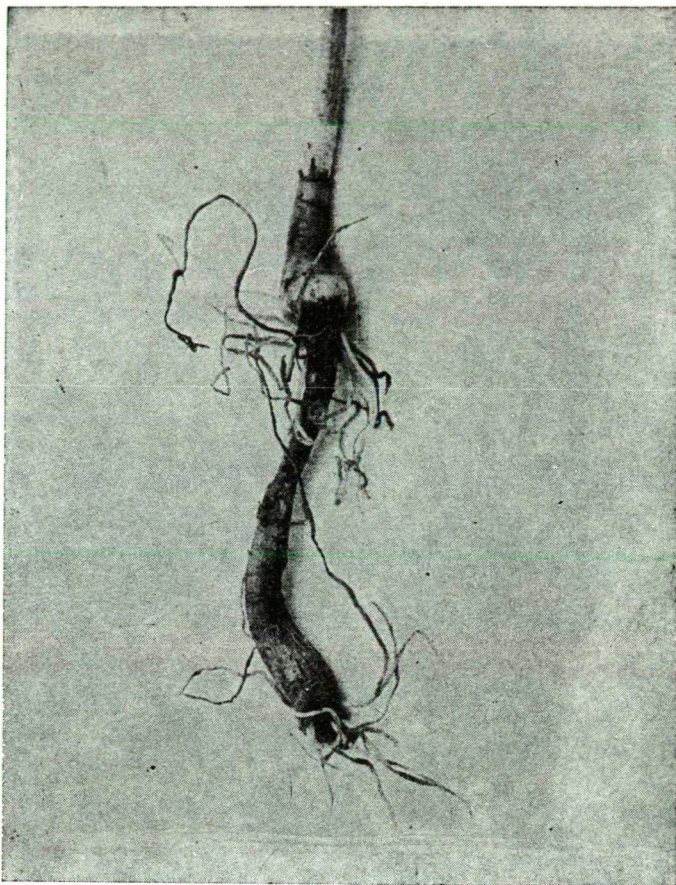


Рис. 2. Саморегуляция глубины залегания луковицы *Leucojum aestivum*

Новообразованная луковица длительное время сохраняет следы описанного процесса. В пойменных дубравах нами отмечена высокая встречаемость луковиц с такими следами, причем по некоторым луковицам можно установить, что они неоднократно изменяли глубину залегания. Возможно, это является приспособлением вида к удержанию подземных органов на определенной глубине при периодических разливах реки, сопровождающихся наносом почвы.

Фертильность пыльцы изучалась на первых цветущих растениях, во время массового цветения и в фазу завершения цветения. Фертильная пыльца хорошо окрашивается ацетокармином, в ней отчетливо видны вегетативное и генеративное ядра. Количество дефектной пыльцы составляет 3—4%. Поскольку дефектность пыльцы *L. aestivum* меньше 11%, то ее следует считать нормальной (Хохлов, Зайцева, Куприянов, 1978).

Вычисление потенциальной и фактической семенной продуктивности производилось в двух вариантах — из растений открытых местностей на краю леса и из растений под более или менее сомкнутым древесным пологом. Такое разделение принято нами только по степени освещенности места произрастания

Таблица I. Семенная продуктивность *Leucosjum aestivum* в пойменных дубравах Латорицы (1984 г.)

Место произрастания	Учетная единица	ПСП					ФСП					%семенификации
		<i>M</i>	δ	<i>t</i>	<i>V</i>	<i>P</i>	<i>M</i>	δ	<i>t</i>	<i>V</i>	<i>P</i>	
Открытый участок	цветонос плод	77,83	25,70	14,85	33,02	6,73	23,38	9,11	12,57	38,96	7,96	30,04
		23,26	3,78	43,89	16,25	2,28	7,46	5,14	10,22	68,90	9,79	32,07
Под пологом леса	цветонос плод	82,73	28,58	15,85	34,55	6,31	13,71	4,67	17,35	34,06	5,76	16,57
		23,88	3,45	48,73	14,45	2,05	3,88	1,64	16,87	42,26	5,93	16,25

растений. Полученные результаты приведены в таблице I. При близких значениях ПСП у растений обеих групп наблюдается большое различие между ними в значениях ФСП. Под пологом леса сбрасывается меньше семян, чем на открытом месте. Полученные результаты свидетельствуют о более эффективном происхождении процесса образования семян на открытых освещенных местах.

Литература

- Артюшенко З. Т. (1970): Амариллисовые (*Amaryllidaceae* Jaume St.-Hilaire) СССР. Морфология, систематика и использование. — Ленинград: Наука. — 180 с.
- Артюшенко З. Т., Щепак А. В. (1982): Ветвление победа у представителей семейства *Amaryllidaceae* — “Ботан, журн.” 67, 1074—1082.
- Вайнагий И. В. (1974): Семенная продуктивность и всхожесть семян некоторых высокогорных растений Карпат. — “Ботан, журн.” 59, 1439—1451.
- Зайцев Г. Н. (1973): Методика биометрических расчетов. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. — Москва: Наука.
- Кузнецова Г. О. (1965): Білоцвіт — *Leucojum L.* — В кн: Визначник рослин України. Київ: Урожай.
- Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. (Под ред. акад. А. Л. Тахтаджяна) (1981): — Ленинград: Наука.
- Смирнова О. В. (1967): Жизненный цикл сибирской пролески (*Scilla sibirica* Andr.) — „Биол. науки”, 9, 76—84.
- Хохлов С. С., Зайцева М. И., Куприянов П. Г. (1978): Выявление апомиктических форм во флоре цветковых растений СССР. — Саратов: Изд-во Сарат. ун-та.
- Черкасов О. Я. (1975): Белоцветник летний — перспективный галантамин-содержащий — В кн.: Ресурсы дикорастущих лекарственных растений СССР. Вып. 3, — 238—241.
- Шорина Н. И., Просвирнина Е. А. (1971): Особенности большого жизненного цикла подснежника Воронова (*Galanthus woronowii* Los) в лесах Западного Закавказья. — “Биол. науки” 4, 65—74.
- Irmisch Th. (1850): Zur Morphologie der monokotylishen Knollen — und Zwiebelgewächse. — Berlin.
- Soó R. (1973): A magyar flóra és vegetáció rendszertani növényföldrajzi kézikönyve I—VI (Synopsis systematico-geobotanica florum vegetationisque Hungariae). — Budapest.

A *Leucojum aestivum* biomorfológiai és ökológiai jellemzői Kárpátalja mocsaras tölgyeseiben

KOMENDÁR V. I. és SZABADOS V. I.

Uzgorodi Állami Egyetem Növénytani Tanszéke

A *Leucojum aestivum* Szovjetunió flórájában ritka fajnak tekinthető. Kárpátalján csupán a Felső Tiszavölgy rétjein és erdeiben fordul elő. Szerzők e tanulmányban a Nyári tőzike mocsaras tölgyesekben kialakult életfeltételeinek törvényszerűségéről számolnak be. Tisztázták a faj fitocönológiai jellemzőit valamint szezonális dinamikáját; virágzó példányai hagymáinak hozzátvetőleges korát. Megállapították továbbá a *Leucojum aestivum* hagymájának mélység-szabályozó képességét. Határa 3—7 cm között ingadozott. Feltételezhető, hogy ez az önszabályozó alkalmazkodási készség a folyó árhullámaival kapcsolatban talajfeltöltődéssel hozható összefüggésbe. Virágpóra tanulmányozásának eredményei arra engednek következtetni, hogy a nyári tőzike virágpóra normális, nem defektes. Elvégezték a réteken és az erdőkben nőtt egyedek maghozamának összehasonlító értékelését is.

On ecology and some biological features of *Leucojum aestivum* L. in flooded oaklands of Transcarpathia

V. I. KOMENDAR and V. I. SABADOSH

The Uzhgorod State University, chair of botany

Leucojum aestivum L. is a rare species of the USSR flora. In Transcarpathia it occurs only in Pritissyanskaya lowland. In the study ecological conditions of natural areas of the species in flooded oaklands are described. Particular attention is paid to phytocenotypic features, seasonal rhythm of development of *L. aestivum*. An attempt has been made to determine a conventional age of bulbs of flowering individuals of the species. *L. aestivum* has the power of self-regulation of the depth of bulb bedding 3 to 7 cm, which perhaps may be considered as adaptation to soil deposition in the period of river flooding. Study of pollen fertility by means of acetocarmine technique allows to consider *L. aestivum* pollen as normal one (non-defective).

Seed productivity of the plants at the open area and that under the crown cover is analysed.

Ekološki i biomorfološki prikaz *Leucojum aestivum* L. iz močvarho-hrastovih šuma sa podnožja Karpata

V. I. KOMENDAR i V. I. SZABADOS

Katedra za botaniku, Državni univerzitet, Užgorod

Abstrakt

Leucojum aestivum L. je retka vrsta u flori Sovjetskog Saveza. Na podnožju Karpata javlja se samo u dolini reke Tisza. U radu se ukazuje na ekološke uslove, potrebne za razvoj ove vrste u močvarnim hrastovim šumama. Prikazana je fitocenološka karakteristika i sezonska dinamika razvoja. Izvršen je pokušaj utvrđivanja starosti lukovica primeraka u cvetanju. Karakteristična je pojava samoregulacije dubine lukovica između 3—7 cm, svakako kao prilagodjavanje na zatrpavanje pri poplavama. Polenova analiza ukazuje na normalnu razvijenost polena. Analizirana je fruktifikacija biljaka sa otvorenih staništa i iz šumske sastojine.