

ОНТОГЕНЕТИЧНА ТА ВІТАЛІТЕТНА СТРУКТУРИ ЦЕНОПОПУЛЯЦІЙ *PSEUDOLYSIMACHION VISCOSULUM* (KLOKOV) TZVELEV (*VERONICACEAE*) У ПРИРОДНИХ ФІТОЦЕНОЗАХ НА ПІВДЕННОМУ СХОДІ УКРАЇНИ

Ключові слова: *Pseudolysimachion viscosulum*, ценопопуляція, онтогенетична структура, віталітетний спектр

Вступ

Оскільки наростаючий антропогенний вплив спричинює зміни в еколого-фітоценотичних умовах місцезростань, що іноді призводить до незворотної інсуляризації популяцій [1], виникає необхідність аналізу їхнього стану за груповими ознаками. Але іноді за змінами, які відбуваються в популяціях, маскуються природні закономірності динаміки популяційних ознак. Це слід враховувати при подальшому аналізі стану популяцій деяких, зокрема ендемічних, видів рослин [2].

Об'єктивними інтегральними критеріями стану ценопопуляцій є віталітетний та онтогенетичний спектри, які відображають уже реалізований етап адаптованості складу популяцій до навколишнього середовища [4, 5]. Дослідження цих спектрів необхідне для виявлення закономірностей підтримання та динаміки ценопопуляцій, воно дає змогу оцінити їхню стійкість у фітоценозі стосовно різноманітного антропогенного впливу. Співвідношення ж у ценопопуляції особин різного рівня віталітету є важливою характеристикою, яка оцінює міру життєздатності популяції в конкретних умовах існування. Тому мета роботи полягає в з'ясуванні особливостей онтогенетичної та віталітетної структур ценопопуляцій за різних ступенів антропогенного тиску на них.

Матеріали та методи дослідження

Об'єктом дослідження були природні популяції східнопричорноморського ендеміка *Pseudolysimachion viscosulum* (Klokov) Tzvelev (*Veronica viscosula* Klokov) [6, 8].

Це короткочореневищний багаторічник із нечисленними стеблами, що підіймаються біля основи, густо вкритими багатоклітинними залозистими волосками. Стеблові листки продовгувато-еліптич-

ні, продовгуваті або ланцетні, нижні — з черешком, середні та верхні — клиноподібно звужені до основи, без наявного черешка, на верхівці тупі або тупуваті, по краю городчасто-зубчасті. Має верхівкові, здебільшого поодинокі, щільні китиці, іноді розвивається ще пара додаткових пазушних китиць. Цвітіння — у червні—липні. Популяції *P. viscosulum* на Південному Сході України трапляються спорадично.

Фітоценотичну характеристику угруповань визначали на трансектах завдовжки 10 м та завширшки 1 м. Для аналізу стану популяцій використовували демографічні підходи і встановлювали щільність, онтогенетичну та віталітетну структури. Облік щільності популяцій проводили на ділянках розміром 1 м². Онтогенетичну структуру досліджували за методиками, які ґрунтуються на визначенні морфобіологічної неоднорідності особин в онтогенезі [3, 11]. Встановлено такі основні стани онтогенезу: проросток (*p*), ювенільний (*j*), імагурний (*im*), віргінільний (*v*), генеративний молодий (*g*₁), генеративний зрілий (*g*₂), генеративний старий (*g*₃), субсенільний (*ss*) та сенільний (*s*). Віковий стан особин визначали з урахуванням подібності в проходженні особинами *P. viscosulum* окремих фаз із спорідненими видами — такими як *P. barrelieri* (Schott) Holub (*Veronica bazzelieri* Schott) та *P. spicatum* (L.) Opiz (*Veronica spicata* L.) [6]. Онтогенез останніх детально викладено в працях Т.І. Серебрякової і Т.М. Кагарлицької [10].

Для віталітетного аналізу в кожній популяції було відібрано по 20—25 генеративних особин із суцвіттям, що повністю розквітло. Віталітетний стан особин визначали за такими морфометричними параметрами: довжина пагона, довжина суцвіття, довжина та ширина листка середньої формації. Депресивний, рівноважний і процвітаючий віталітетні типи обґрунтовували за індексом якості «Q» [4, 5].

Аналізом вікової та онтогенетичної структур були охоплені популяції, поширені у степових фіто-

ценозах на ранніх стадіях антропогенної трансформації. Це дало змогу виявити природні особливості динаміки досліджуваних структур. Ступінь антропогенної трансформації фітоценозів визначали за аналізом участі видів, типових для різних стадій пасовищної дигресії [7].

Наводимо загальну еколого-фітоценотичну характеристику місцезростань досліджених популяцій. Назви видів подаються за зведенням «Сосудистые растения юго-востока Украины» [9].

Популяція № 1. Луганська обл., Луганський природний заповідник, відділення «Провальський степ», Грушова ділянка. Розташована на ділянці з нахилом 20—25°. У рослинному покриві відзначено дигресивні фітоценози. На верхніх частинах схилів гряд наявні формації *Stipeta dasyphyllae*, які є початковими стадіями дигресії степової рослинності. Для них характерні короткочоренисті види *Bromopsis riparia* (Rehmann) Holub, *Poa angustifolia* L. Різотрав'я представлено *Filipendula vulgaris* Moench, *Salvia nutans* L., *Phlomis pungens* Willd., *Galium verum* L., *Inula hirta* L., *Euphorbia stepposa* Zoz ex Prokh. Загальне проективне покриття травостою становить 80—85 %.

Популяція № 2 обстежена в Донецькій обл., околиці смт Моспіно, розташованого в долині р. Грузька. Ґрунти — слабогумусні звичайні чорноземи з відслоненнями материнських порід — пісковиків. У багатьох місцях ґрунти сильно зміті та відслоняються глинисті породи в улоговинах стоку. Рослинний покрив утворений угрупованнями *Stipeta capillatae*, *S. borysthonicae*, *Festuceta valesiacaе*, *Poëta angustifoliae*, *Poëta bulbosae*. Загальне проективне покриття в угрупованнях коливається від 40 до 65 %.

Популяція № 3 обстежена в Донецькій обл., Костянтинівському р-ні, в Регіональному ландшафтному парку «Плебан — Бик» на крутих степових схилах (нахил до 30°) південної експозиції. У рослинному покриві едифікаторна роль належить *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr., *S. ucrainica* P.A. Smirn., *S. capillata* L., *Koeleria sabuletorum* (Domin) Klovov. Загальне проективне покриття травостою становить 45—50 %.

Популяцію № 4 вивчено в урочищі «Грачовський ліс» (Донецька обл., Костянтинівський р-н) на плакорній ділянці у складі угруповань, які утворені *Thalictrum minus* L. і *Festuca valesiaca* Gaudin і займають невелику ділянку. Рясно представлено ксеромезофітне різотрав'я: *Veronica sclerophylla* Dubovik, *Galium ruthenicum* Willd., *Salvia nutans*, *Asparagus officinalis* L. Проективне покриття травостою — 70—80 %.

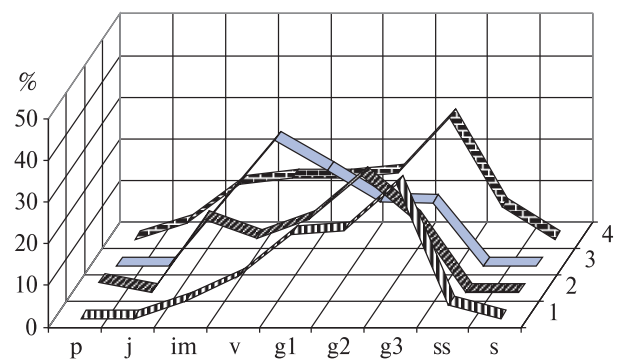
Результати дослідження та їх обговорення

За аналізом вивчених місцезростань *P. viscosulum* з'ясовано, що вид входить до складу степових угруповань, котрі характеризуються як слабопорушені або непорушені. Популяції найчастіше приурочені до плакорних ділянок або степових та кам'янистих схилів різного ступеня нахилу, до невеликих знижень й улоговин, утворених унаслідок стоку опадів.

Основними ознаками стану ценопопуляцій є їхні щільність і чисельність. Аналіз розміщення особин дав змогу встановити, що *P. viscosulum* утворює доволі щільні популяції, і це підтверджується висновками інших авторів [8]. За результатами досліджень з'ясовано, що щільність ценопопуляцій варіюється, в деяких місцях втричі перевищуючи середні показники для обстежених ценопопуляцій. Найбільшу щільність особин відзначено в ценопопуляції № 1 — 12 шт./м², для місцезростання якої характерна більша ксеротичність порівняно з іншими обстеженими місцезростаннями. Найменша щільність — у популяції № 2 — 4,0 шт./м².

За онтогенетичною структурою ценопопуляції характеризуються як нормальні, різною мірою неповночленні. У деяких із них відзначено неповночленність онтогенетичного спектра через відсутність низки онтогенетичних станів (проростків і ювенільних, сенільних або субсенільних особин) (рисунок), що обумовлено еколого-фітоценотичними умовами існування.

Відсутність не тільки проростків, а й ювенільних особин, як, наприклад, у ценопопуляціях № 1 та № 4, ймовірно, пов'язана з високою щільністю



Онтогенетичні спектри ценопопуляцій *Pseudolysimachion viscosulum* у степових фітоценозах на Південному Сході України: 1, 2, 3, 4 — номери популяцій подано за текстом

Ontogenetic spectra of *Pseudolysimachion viscosulum* populations in steppe phytocenoses in the South-East of Ukraine: 1, 2, 3, 4 — the numbers of populations match those in the text

травостою та жорсткою конкуренцією з боку едіфікаторів, що завадить активному приживанню проростків і розвитку молодих особин. Для ценопопуляції № 2 у віковому спектрі зафіксовано підвищення частки іматурних особин, що може пояснюватися періодичністю насінневого оновлення. Крім того, саме тут спостерігається найвища екологічна різноманітність місцезростання — чергування на невеликій площі мікрознижень, улоговин стоку та незначних плакорних ділянок.

Аналіз генеративної фракції виявив, що в демографічному складі всіх обстежених ценопопуляцій переважають генеративні рослини різного віку — від g_1 до g_3 , але співвідношення рослин вікових станів g_1 , g_2 , g_3 істотно змінювалося. Найвища частка особин генеративної фракції — в ценопопуляції № 1 (32,1 %). Невелика участь у віковому спектрі особин постгенеративного періоду розвитку (0—8 %) свідчить про те, що досліджені популяції є порівняно молодими.

За результатами регресійного аналізу встановлено достовірну динамічність ($F_{st} = 8,79$, $F_{кр} = 0,02$) максимумів генеративної фракції, як найсуттєвішої частини вікового спектра, залежно від загального проективного покриття травостою в угрупованні (табл. 1). За виявленого мінімального проективного покриття у фітоценозі (40 %) максимум у віковому спектрі припадає на середньовікові генеративні особини. Зі збільшенням проективного покриття до 60—80 % максимум зміщується на старі генеративні особини. Причому відзначено поступове зниження частки особин прегенеративної фракції. Найнижчою є їхня частка (14,1 %) у фітоценозах із порівняно високою щільністю травостою.

Зафіксовані коливання максимумів у прегенеративній та генеративній фракціях мають компенса-

ційний характер і не спричинюють суттєвих змін у ценопопуляції. Проте серед обстежених ценопопуляцій найстійкішими є ті, в яких максимум припадає на середньовікові та дорослі генеративні особини (головні постачальники якісного насінневого матеріалу) за наявності великої кількості молодих особин. До таких можна віднести популяції № 2 та № 3, поширені у фітоценозах з невисоким загальним проективним покриттям. У малозімкнутих ценозах конкурентні відношення менш напружені, завдяки чому у певні роки створюються сприятливі умови для насінневого та вегетативного поновлення. Крім того, у мікродепресіях, характерних для цих місцезнаходжень, формується сприятливий гідрологічний режим, оскільки тут можуть затримуватися опади.

Наявність варіацій у віковому спектрі ценопопуляцій, а саме в його генеративній частині, має значення, якщо розглядати популяцію як систему субпопуляційних локусів. Такі коливання в окремих локусах забезпечують популяції вищу стійкість у фітоценозі, оскільки різні за віковим станом особини значно різняться за комплексом диференційних ознак (біомаса, габітус, насіннева продуктивність, періоди та перерви у цвітінні тощо) [2]. Посилення господарського впливу на рослинність, яке іноді призводить до зниження гетерогенності еколого-фітоценотичних умов, може спричинити спрощення субпопуляційної структури. Це, в свою чергу, може зумовити втрату стійкості популяційної системи до антропогенного тиску [2]. Саме достатньо висока кількість потенційних місцезростань субпопуляції [1] визначає стійкість структури популяції. За таких умов зростає спроможність видів до постійного генеративного розмноження, яке є індикатором життєздатності виду в рослинному угрупованні.

Таблиця 1. Кількісне співвідношення фракцій вікового складу ценопопуляцій *Pseudolysimachion viscosulum* залежно від загального проективного покриття травостою в угрупованні

Загальне проективне покриття травостою, %	Частка особин (%) за фракціями				
	прегенеративна	генеративна			постгенеративна
		g_1	g_2	g_3	
40	48,3	17,3	20,7	10,3	3,4
50	46,2	23,0	15,4	15,3	0,1
60	43,4	17,4	17,4	21,8	0
80	14,1	20,5	30,0	32,1	3,3

Примітка: напівжирним шрифтом позначено максимум кількості особин у генеративній фракції.

Таблиця 2. Віталітетна структура та щільність ценопопуляцій *Pseudolysimachion viscosulum* у степових фітоценозах на Південному Сході України

№ ценопопуляції*	Віталітетні класи			Індекс якості, Q	Тип популяції
	c	b	a		
1	0,32	0,26	0,40	0,325	рівноважна
2	0,31	0,15	0,54	0,345	процвітаюча
3	0,04	0,28	0,68	0,480	процвітаюча
4	0,74	0,17	0/09	0,130	депресивна

Примітка: * — номери ценопопуляцій відповідають їхньому позначенню в тексті.

Дещо іншу ситуацію окреслюють результати віталітетного аналізу, який ми здійснили у популяціях *P. viscosulum*. Віталітетний склад ценопопуляцій динамічніший, аніж віковий, і відображає загальну реакцію різних ценопопуляцій на зміну чинників довкілля [5].

У результаті віталітетного аналізу встановлено, що для різних ценопопуляцій *P. viscosulum* індекс якості (Q) коливається від депресивного до процвітаючого (табл. 2).

Так, ценопопуляція № 1 на Грушовій ділянці характеризується як рівноважна. Належність деяких із обстежених ценопопуляцій до депресивного типу (№ 4 в ур. «Грачовський ліс») засвідчує погіршення умов існування, що виражається у значній кількості особин низького рівня життєвості.

Окрім того, для цієї популяції відзначено і неповночленність вікового спектра за рахунок відсутності проростків та сенільних особин. Оскільки тут антропогенний вплив не спостерігається, такий тип віталітетної структури може бути пов'язаний із несприятливими екологічними чинниками місцезростання в рік обстеження. За таких обставин особини низької життєвості є необхідною умовою існування ценопопуляцій. Наявність у ценопопуляції переважної кількості особин третього, найнижчого, класу, так званої групи резерву, ймовірно, пов'язана з необхідністю забезпечення стійкості ценопопуляцій та контролю за розмірами екологічної ніші [12].

Переважає у ценопопуляціях № 2 та № 3 рослин високого життєвого стану, які характеризуються більшою продуктивністю та стійкістю до мінливості зовнішніх умов, високою здатністю до ефективного розмноження, а також максимумом в онтогенетичному спектрі, що припадає на середньо-

вікові генеративні особини, сприяє зміцненню становища ценопопуляцій у угрупованні.

Висновки

Таким чином, за результатами досліджень встановлено, що *P. viscosulum* на Південному Сході України представлений нечисленними ценопопуляціями. Вони приурочені до фітоценозів, які зазнають незначного антропогенного тиску, з різним, але найчастіше — з невисоким загальним проективним покриттям.

Для ценопопуляцій цього виду характерна невелика щільність особин, яка зазнає коливань не лише за антропогенного впливу різного ступеня, а й за різних ценотичних факторів, наприклад, таких як загальне проективне покриття.

Віковий спектр ценопопуляцій зберігає характерні риси, принаймні за незначного антропогенного тиску проявляється здатність до постійного відновлення. За життєвим станом популяції віднесено до трьох типів: депресивний, рівноважний, процвітаючий. Найбільшу частку особин найвищого класу зафіксовано у ценопопуляціях, які займають фітоценози з невеликим загальним проективним покриттям. Таким чином, для популяцій *P. viscosulum* найсприятливіші еколого-фітоценотичні умови існують у фітоценозах із невисоким проективним покриттям (40—50 %), коли зберігається значна екотопологічна різномірність, яка сприяє варіюванню вікового спектра.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Домбровский Ю.А. Пространственная структурированность и жизнеспособность популяций // Журн. общ. биол. — 1985. — 66, № 2. — С. 278—284.
2. Жиляев Г.Г. Субпопуляційна та популяційна динаміка *Soldanella hungarica* Simonk. (*Primulaceae*) в умовах заповідання (Чорногора, Карпати) // Укр. ботан. журн. — 2010. — 67, № 1. — С. 2—39.
3. Заугольнова Л. Б. Анализ ценопопуляций как метод изучения антропогенных воздействий на фитоценоз // Ботан. журн. — 1977. — 62, № 12. — С. 1767—1779.
4. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений. — Казань: КЗУ, 1989. — 150 с.
5. Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Ботан. журн. — 1989. — 74, № 6. — С. 769—780.
6. Клоков М. В. О верониках колосистых // Нов. системат. высш. и низш. раст. — Киев: Наук. думка, 1976. — С. 72—111.
7. Осичнюк В.В. Зміни рослинного покриву степу // Рослинність УРСР. Степи, кам'янисті відслонення, піски. — К.: Наук. думка, 1987. — С. 249—315.
8. Остапко В.М. Эйдологические, популяционные и ценоотические основы фитосоциологии на юго-востоке Украины. — Донецк: ООО «Лебедь», 2005. — 408 с.

9. *Останко В.М., Бойко А.В., Мосякин С.Л.* Сосудистые растения юго-востока Украины. — Донецк: Ноулидж, 2010. — 247 с.
10. *Серебрякова Т.И., Кагарлицкая Т.Н.* Большой жизненный цикл и эволюционные отношения жизненных форм некоторых видов *Veronica L.* секции *Pseudolysimachium Koch* // Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы. — 1972. — 75, вып. 6. — С. 81—98.
11. *Смирнова О.В.* Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф // Ценопопуляции растений. — М.: Наука, 1976. — С. 72—80.
12. *Уранов А.А.* Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы. — 1960. — 89, вып. 3. — С. 77—92.

Рекомендує до друку
М.М. Федорончук

Надійшла 13.09.2011 р.

О.В. Зыбенко

Донецкий ботанический сад НАН Украины

**ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ И ВИТАЛИТЕТНАЯ
СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ
PSEUDOLYSIMACHION VISCOSULUM (KLOKOV) TZVELEV
(*VERONICACEAE*) В ПРИРОДНЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ
НА ЮГО-ВОСТОКЕ УКРАИНЫ**

Проанализированы онтогенетическая и виталитетная структуры четырех популяций *Pseudolysimachion viscosulum* (Кло-

ков) Tzvelev (*Veronica viscosula* Klokov). Популяции характеризуются как нормальные неполноценные с преобладанием генеративных особей, имеют различный виталитетный спектр. Отмечается зависимость в онтогенетическом спектре доли генеративных особей от общего проективного покрытия в фитоценозе.

К л ю ч е в ы е с л о в а: *Pseudolysimachion viscosulum*, ценопопуляция, онтогенетическая структура, виталитетный спектр.

O.V. Zybenko

Donetsk Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine

**ONTOGENETIC AND VITALITY STRUCTURES
OF *PSEUDOLYSIMACHION VISCOSULUM*
(KLOKOV) TZVELEV (*VERONICACEAE*)
POPULATIONS IN STEPPE PHYTOCENOSES
OF THE SOUTH-EAST OF UKRAINE**

The ontogenetic and vitality structures of four populations of *Pseudolysimachion viscosulum* (Klokov) Tzvelev (*Veronica viscosula* Klokov) have been investigated. All populations are characterized as normal, incomplete, with prevalence of generative plants, and with different vitality spectra. It is noted that the share of generative plants depends on the general projective coverage in phytocenoses.

К e y w o r d s: *Pseudolysimachion viscosulum*, population, ontogenetic structure, vitality spectrum.

НОВІ ВИДАННЯ

Офіційні переліки регіонально рідкісних рослин адміністративних територій України (довідкове видання) / Укладачі: Т.Л. Андрієнко, М.М. Перегрим // Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Українське ботанічне товариство. — Київ: Альгер-прес, 2012. — 148 с.

У виданні наведені переліки регіонально рідкісних рослин різних адміністративних територій України в останній на час публікації редакції.

Книга розрахована на ботаніків, екологів, працівників сфери охорони довкілля, викладачів, аспірантів, студентів природничих спеціальностей.