

О.В. Зибенко

ВІКОВА ТА ВІТАЛІТЕТНА СТРУКТУРИ ПОПУЛЯЦІЙ *PSEUDOLYSIMACHION SPICATUM* (L.) OPİZ НА ПІВДЕННІЙ МЕЖІ РОЗПОВСЮДЖЕННЯ

Pseudolysimachion spicatum, ценопопуляція, вікова структура, віталітет

Вступ

Антропогенне втручання, що постійно підвищується, призводить до суттєвої трансформації фітоценозів, різною мірою впливає на процеси, що протікають у популяціях. Це відбивається на комплексі популяційних структур рослин. Оскільки у природних популяціях є два типи різноманіття особин – за віковим та віталітетним станом, то їх аналіз дозволяє оцінити їхні зміни під впливом антропогенних факторів [13]. Особливий інтерес представляють види, популяції яких знаходяться на межі їхнього ареалу. Багаточисленні дослідження виявили, що збереження та виживання виду на межі ареалу забезпечується різними механізмами, такими як фізіологічна та фенотипічна пластичність, поліваріантність онтогенетичного розвитку [22].

Мета та завдання досліджень.

Мета досліджень – виявити стан популяцій *Pseudolysimachion spicatum* (L.) Opiz в умовах антропогенного тиску на них з урахуванням особливостей їхнього розповсюдження. Для цього були поставлені наступні завдання: дослідити вікову та віталітетну структуру популяцій, проаналізувати їхній стан за груповими параметрами (щільність, кількість генеративних особин, віталітетний індекс).

Об'єкти та методи досліджень

Об'єктом досліджень є *Pseudolysimachion spicatum* – широкоареальний євразійський лісовий вид. На Південному Сході України цей вид знаходиться на південній межі свого ареалу. Це короткочореновищно-кущовий трав'янистий багаторічник із пагонами, що полягають та вкорінюються при основі [20, 21]. Перші прирости цих пагонів вкорочені з довгочерешковими листками, останній – генеративний, з сидячими листками та верхівковою китицею, яка іноді розгалужується та утворює пагони збагачення. Чітко проявляється диференціація листків за формою та довжиною черешка [5]. Місцезростання пов'язані із степовими схилами, піщаними степами та боровими пісками [6, 14], утворює нечислені, щільні популяції [17].

Дослідження популяцій проводили у природних місцезростаннях цього виду на території Південного Сходу України. Для аналізу процесів трансформації структур популяцій виду були охоплені степові фітоценози, що знаходяться на різному ступеню трансформації (табл.1) та являють собою різноманітні еколого-ценотичні умови зростання *P. spicatum*. Це дозволило виявити особливості природної та антропогенної динаміки структури популяцій цього виду.

Визначення ступеню трансформованості рослинного покриву проводили за участю окремих видів, типових для даної стадії сукцесії за раніше розробленими схемами [3, 4, 16].

Облік демографічних показників проводили за методом еколого-демографічного аналізу [9, 10, 12, 23, 24]. Щільність популяцій визначали як кількість особин на 1 м². Аналіз віталітетного спектру ценопопуляцій проводили згідно Ю.А. Злобіна [11, 12].

Одним із способів виявлення адаптивних реакцій рослин та оцінювання їхньої пластичності є порівняння морфологічних та популяційних параметрів виду. Для порівняльної біометричної характеристики особин у популяціях визначали наступні морфометричні ознаки: висота пагона, см; довжина суцвіття, см; кількість міжвузлів, шт; довжина листкової пластинки середньої форми, см; ширина листкової пластинки, см; індекс листкової пластинки.

Таблиця 1. Еколого-фітоценотична характеристика місцезростань досліджених популяцій *Pseudolysimachion spicatum* (L.) Oriz на Південному Сході України

№ п/п популяції	Місцезнаходження популяції	Асоціація	Загальна кількість видів в угрупованні	Ступінь трансформації фітоценозу
П1	Донецька обл., ок. Часов-Ярівського комбінату	<i>Festucetum (rupicolae) hieracioides (pillosi)</i>	21	слабка
П2	Донецька обл., Ясинуватський р-н, ур. Пісковатий ліс	<i>Festucetum (valesiaceae) potentillosum (shurii)</i>	27	помірна
П3	Донецька обл., Ясинуватський р-н, с. Василівка	<i>Stipetum (capillatae) festucosum (valesiaceae)</i>	28	помірна
П4	Донецька обл., Слав'яногірський р-н, околиці с. Яцьке	Штучні насадження <i>Pinus sylvestris</i>	10	сильна
П5	Донецька обл., Слав'яногірський р-н, околиці с. Червоний Оскол	Штучні насадження <i>Pinus sylvestris</i>	8	сильна

Примітка: тут і надалі в таблицях П1...П5 – номери досліджених популяцій.

Оскільки вікові спектри популяцій перш за все відображають вже минулий етап адаптованості складу популяцій до середовища існування, а перебудова віталітетної структури є наслідком зміни життєвості особин, їхній аналіз дозволяє оцінити сталість структур по відношенню до антропогенного впливу на фітоценози [23].

Віталітетний склад ценопопуляцій більш динамічний, ніж віковий. Віталітетна різноманітність особин є одним із показників складу популяції і відтворює різноманітні умови реалізації ростових та продукційних процесів, ефективність використання ресурсів місцезростання та стійкість окремих особин до впливу стресу [12]. Визначення вікової структури проводили за методиками, що ґрунтуються на визначенні морфобіологічної неоднорідності особин в онтогенезі [19, 23, 24]. Основні періоди онтогенезу визначали як: проросток (*p*), ювенільний (*j*), іматурний (*im*), віргінільний (*v*), генеративний молодий (*g₁*), генеративний зрілий (*g₂*), генеративний старий (*g₃*), субсенільний (*ss*) та сенільний (*s*). Періодизацію онтоморфогенезу проводили, ґрунтуючись на даних, опублікованих у роботах [21, 24].

Ординацію популяцій проводили за коефіцієнтом віталітету популяцій (IVC). Градієнт погіршення умов росту рослин будували як ряд ценопопуляцій за зменшенням значення індексів віталітету. Найбільше значення індексу відповідає найкращим умовам реалізації ростових потенцій, а найменше – найгіршим умовам.

Коефіцієнт віталітету конкретної ценопопуляції розраховувався методом середньозваженого на основі *N* морфологічних ознак:

$$IVC = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \frac{x_i}{X_i},$$

де x_i – середнє значення *i*-ї ознаки у ценопопуляції, а X_i – середнє значення *i*-ї ознаки для всіх ценопопуляцій [1].

Результати досліджень та їх обговорення

Аналіз еколого-фітоценотичних умов місцезростання обстежених популяцій виявив, що вони зростають у фітоценозах, які знаходяться на різних ступенях трансформації. Основним антропогенним фактором, що впливає на них, є рекреація. Три із досліджених місцезростань зберіглися у вигляді окремих ділянок та представлені псамофітним та геміпсамофітним варіантами різнотравно-типчаково-ковилового степу. Два інших місцезростання знаходяться у культурах сосни *Pinus sylvestris* L. на пісках надзаплавної тераси Сіверського Донця. Природна псамофітна рослинність тут представлена дуже бідно внаслідок її знищення при проведенні агротехнічних робіт. Таким чином, для досліджених популяцій *P. spicatum* характерний не дуже широкий еколого-ценотичний спектр.

Аналіз вікового спектру популяцій *P. spicatum* виявив, що він характеризується як неповночленний. Неповночленність проявляється у відсутності особин низки онтогенетичних груп (у різних еколого-фітоценотичних умовах частково відсутні прегенеративні або постгенеративні групи) (табл. 2).

Таблиця 2. Вікова структура ценопопуляцій *Pseudolysimachion spicatum* (L.) Oriz на Південному Сході України

Популяції, №	Демографічний склад, %								
	<i>pl</i>	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	<i>s</i>	<i>ss</i>
П1	0	0	6,0	19,4	29,4	32,9	15,1	1,8	0
П2	0	0	10,0	13,5	33,3	27,8	9,9	5,5	0
П3	0	1,3	12,5	16,0	22,3	26,7	21,2	0	0
П4	0	1,1	15,7	20,8	22,2	14,1	23,8	2,3	0
П5	0	1,0	13,9	26,9	20,0	15,0	21,2	0	0

Незначна частка особин прегенеративного стану свідчить про нерегулярне відновлення особин. Відсутність проростків та молодих вегетативних особин, ймовірно, обумовлена двома факторами. По-перше, це пов'язано з досить високою щільністю ценозоутворювачів, що обмежує можливість приживлювання підросту. По-друге, для популяцій цього виду характерно вегетативне розмноження [25], про що свідчить велика частка віргінільних особин у порівнянні з особинами інших вікових станів прегенеративної фракції у віковому спектрі.

Аналіз даних виявив, що у популяціях *P. spicatum* у слабко порушених фітоценозах переважають середньогенеративні особини, зустрічаються сенільні особини, що свідчить про сприятливі умови зростання та завершення життєвого циклу рослин.

Зі збільшенням порушеності фітоценозу збільшується і кількість особин прегенеративної фракції, що є свідченням про нетривке положення популяції виду у фітоценозі [23].

В угрупованнях, що зазнають помірного або сильного антропогенного впливу, відмічено суттєві зміни у демографічній структурі популяцій. Знижується як загальна участь особин усіх онтогенетичних станів, так і відмічено зміщення максимуму на старі генеративні особини. Частка особин генеративних станів у цілому знижується з 77,4% до 56,2%. Таке суттєве зниження на цій стадії чисельності середньовікових та зрілих генеративних особин, котрі відіграють значну роль у самопідтриманні популяції, свідчить про значне зниження сталості ценопопуляції у фітоценозі, оскільки рослини саме цієї вікової групи характеризуються як найбільш сталі [23]. Відсутність постгенеративних особин пов'язано з тим, що відбувається зниження життєвості особин генеративної фракції, вони не встигають пройти повний онтогенез та гинуть вже на генеративній стадії, що призводить до зменшення ролі популяції у фітоценозі.

Такі зміни у структурі ценопопуляцій *P. spicatum* внаслідок помірного антропогенного впливу можуть бути також зумовлені тим, що рослинні угруповання піщаних степів менш стійкі до такого впливу. Вони скоріше знищуються за умов розорювання та деградують при випасі.

При цьому ґрунти руйнуються швидше, що супроводжується змінами у структурі рослинних угруповань та зачіпає всі види, які його складають [15].

При зниженні частки генеративної фракції у віковому спектрі популяції зменшується і її щільність та генеративне зусилля (табл. 3).

Таблиця 3. Деякі параметри популяцій *Pseudolysimachion spicatum* (L.) Oriz на Південному Сході України

Популяції, №	Щільність, ос./м ²	Кількість генеративних пагонів, шт./м ²
	M±m	
П1	9,0 ± 1,5	10 ± 0,8
П2	5,7 ± 0,3	12 ± 1,4
П3	8,1 ± 1,3	10 ± 1,1
П4	4,9 ± 1,3	6 ± 0,8
П5	5,19 ± 1,1	7 ± 1,0

Примітка: M ± m – середнє значення та його похибка.

Всі ці процеси можуть стати загрозливими для існування популяції цього виду, оскільки разом із зменшенням кількості його генеративних особин зменшується і можливість насінневого поновлення у ценопопуляції.

Статистична обробка даних виявила, що у популяціях *P. spicatum* відмічено зменшення середніх значень ознак генеративного пагону при збільшенні антропогенного впливу на фітоценози. Найбільше різняться особини за лінійними розмірами ознак: за довжиною пагону та суцвіття та довжиною листової пластинки (табл. 4). При цьому виявлено, що особини ценопопуляції, які ростуть у штучних насадженнях *Pynus sylvestris*, характеризуються більшими розмірами вегетативної частини пагону та суцвіття і меншими розмірами листка. Ймовірно, це пов'язано із недостатнім світловим режимом у штучних насадженнях.

Таблиця 4. Порівняльна біометрична характеристика популяцій *Pseudolysimachion spicatum* (L.) Oriz у фітоценозах різного ступеня антропогенної трансформації на Південному Сході України

Параметр	Популяції, №				
	П1	П2	П3	П4	П5
	M ± m				
Висота стебла, см	19,1±0,6	13,0±0,7	15,6±0,6	22,9±1,0	23,9±1,1
Довжина суцвіття, см	5,8±0,3	5,5±0,7	6,4±0,4	6,4±0,6	7,2±0,4
Кількість міжвузлів, шт.	6,1±0,3	6,7±0,3	6,5±0,2	6,8±0,2	6,7±0,1
Довжина листка, см	3,6±0,2	2,2±0,1	2,8±0,1	2,4±0,1	2,2±0,2
Ширина листка, см	0,4±0,01	0,4±0,02	0,5±0,02	0,5±0,02	0,5±0,02

Примітка: M ± m – середнє значення та його похибка; різниця достовірна при P < 0,05%.

Аналіз результатів дисперсійного аналізу виявив, що імперативними факторами формування структури популяцій *P. spicatum* перш за все є еколого-фітоценотичні умови місцезростань, що підтверджується даними у низці інших робіт для видів цієї біоморфологічної групи [7, 8, 18]. Внаслідок істотного впливу на фітоценози в них відбуваються зміни еколого-ценотичних умов. При цьому відбуваються зміни у конкурентних відносинах із видами-едифікаторами. Це призводить до перерозподілу ролі рослин в угрупованні, до збільшення ксеротизації місцезростань. Внаслідок цього у рослин виникає необхідність реалізовувати ксероморфні ознаки – зміни розміру рослин за рахунок зменшення поверхні асимілюючих листків.

Особини обстежених популяцій *P. spicatum* характеризуються низькою життєвістю, про що свідчить їхній депресивний віталітетний тип (табл. 5). Проте наявність особин низької життєвості необхідна для існування популяції, оскільки вони здатні швидше реалізувати репродуктивний потенціал і залишати потомство [2, 26].

Таблиця 5. Віталітетна структура популяцій *Pseudolysimachion spicatum* (L.) Opiz на Південному Сході України

Популяції, №	Віталітетні класи			IVC
	А	В	С	
П1	0,33	0,27	0,4	1,047
П2	0,35	0,23	0,42	0,93
П3	0,16	0,47	0,37	1,03
П4	0,42	0,11	0,47	0,97
П5	0,37	0,16	0,47	0,98

Примітка: IVC – віталітетний індекс популяції

Належність всіх досліджених ценопопуляцій до депресивного типу віталітетної структури свідчить про те, що на обстежених ділянках ареалу для них відсутній екологічний оптимум. Це характерно для видів, що знаходяться на межі свого розповсюдження [22]. Однак різні значення індексу IVC свідчать про те, що антропогенний фактор відіграє істотну роль у формуванні структури популяцій і призводить до їхньої диференціації.

Висновки

Таким чином, на основі аналізу таких популяційних характеристик, як щільність, демографічний склад, аналіз генеративної фракції та його динаміка, виявлено найбільш сприятливі умови для сталого існування популяцій *P. spicatum* на Південному Сході України.

У цілому для вікового спектра виду характерна неповночленність, що зумовлена як біологією виду, так і умовами існування. При цьому до неповночленності вікового спектра та до зміщення максимуму у спектрі онтогенетичних станів можуть призводити зміни еколого-фітоценотичних умов існування при антропогенному впливі на рослинні угруповання. Встановлено, що сприятливі умови для популяцій *P. spicatum* створюються у фітоценозах за відсутністю антропогенного впливу на них або у слабопорушених фітоценозах.

1. Быструшкин А.Г. К вопросу об оценке жизнеспособности ценопопуляций: сравнение методов на примере *Rubus ideas* L. – Режим доступа: www.lib.csu.ru
2. Внутрішнопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин українських Карпат / За ред. М. Голубця і К. Малиновського. – Львів: Поллі, 2004. – 198 с.
3. Горчаковский П.Л. Антропогенные изменения растительности: мониторинг, оценка, прогнозирование / П.К. Горчаковский // Экология. – 1984. – № 5. – С. 3–16.
4. Горчаковский П.Л. Пастбищная толерантность растений суходольных лугов / П.Л. Горчаковский, А.В. Абрамчук // Экология, 1996. – № 5. – С. 335–340.
5. Еленевский А.Г. К систематике *Veronica spicata* L. s. l. / А.Г. Еленевский // Новости систематики. – 1971. – Т. 8. – С. 215–227.
6. Еленевский А.Г. Систематика и география вероник СССР и прилегающих стран / А.Г. Еленевский – М.: Наука, 1978. – 260 с.
7. Жилиев Г.Г. Зміни структури популяцій рослин в угрупованні *Festucetum supinae* залежно від способу господарського використання / Г.Г. Жилиев // Укр. ботан журн. – 1988. – Т. 45. № 5. – С. 70–72.
8. Життєздатність популяцій рослин високогір'я українських Карпат // За ред. Й. Царика. – Львів: Меркатор, 2009. – 172 с.
9. Заугольнова Л.Б. Анализ ценопопуляций как метод изучения антропогенных воздействий на фитоценоз / Л.Б. Заугольнова // Ботан. журн. – 1977. – Т. 62, № 12. – С. 1767–1779.
10. Заугольнова Л.Б. Мониторинг фитопопуляций / Л.Б. Заугольнова, О.В. Смирнова, А.С. Комаров и др. // Успехи современной биологии, 1993. – Т. 113, вып. 4. – С. 402–414.

11. Злобин Ю.А. Гетерогенность популяций растений по размеру и качеству особей / Ю.А. Злобин // Перспективы теории фитоценологии: тезисы симпозиума (Лаэлату-Пухту 16-20 мая, 1988). – Тарту, 1988. – С. 84–89.
12. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценопопуляций растений. Учебно-методическое пособие / Юлиан Андреевич Злобин. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. – 144 с.
13. Злобин Ю.А. Структура фитопопуляций / Ю.А. Злобин // Успехи совр. биологии. – 1996. – Т. 116. – С. 132–146.
14. Кондратюк Е.Н. Конспект флоры юго-востока Украины / Е.Н. Кондратюк, Р.И. Бурда, В.М. Остапко. – К.: Наук. думка, 1985. – 271 с.
15. Корчагин А.А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения / А.А. Корчагин // Полевая геоботаника. – М.; Л., 1964. –Т. 3. – С. 39–131.
16. Осичнюк В.В. Зміни рослинного покриву степу / В.В. Осичнюк // Рослинність УРСР. Степи, кам'янисті відслонення, піски. – К.: Наук. думка, 1973. – С. 249–315.
17. Остапко В.М. О верониках Донбасса / В.М. Остапко // Интродукция и акклиматизация растений. – 1985. – Вып. 3. – С. 18–25.
18. Остапко В.М. Эйдологические, популяционные и ценогические основы фитосозологии на юго-востоке Украины / Владимир Михайлович Остапко. – Донецк: ООО «Лебедь», 2005. – 408 с.
19. Работнов Т.А. Структура и методика изучения ценогических популяций многолетних травянистых растений / Т.А. Работнов // Экология. – 1988. – № 2. – С. 5.
20. Савиных Н.П. Розеточные травы в роде *Veronica* L. (*Scrophulariaceae*) и их происхождение / Н.П. Савиных // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. – 1998. – 84, № 6. – С. 34–41.
21. Серебрякова Т.И. Большой жизненный цикл и эволюционные отношения жизненных форм некоторых видов *Veronica* L. секции *Pseudolysimachium* Koch / Т.И. Серебрякова, Т.Н. Кагарлицкая // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. – 1972. – Т. 78, № 6. – С. 81–98.
22. Тетерюк Л.В. Морфофизиологические и популяционные адаптации *Ajuga reptans* L. на северной границе ареала / Л.В. Тетерюк, О.В. Дымова, Т.К. Головки // Экология. – 2001. – № 3. – С. 209–216.
23. Уранов А.А. Возрастной спектр популяций фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов / А.А. Уранов // Биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7–34.
24. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / [Л.Б. Заугольнова, А.А. Жукова, А.С. Комарова, О.В. Смирнова]. – М., 1988. – 184 с.
25. Шевченко Д.Ю. Видове різноманіття та стан популяцій роду *Veronica* L. у Луганській області / Д.Ю. Шевченко, О.М. Конопля, Л.І. Лесняк // Вісник Луганського державного педагогічного університету ім. Т. Шевченка, 2000. – № 6. – С. 47
26. Winter C. Determinants of reproductive success: A comparative study of five endangered river corridor plants in fragmented habitats / C. Winter, S. Lehmann, M. Diekmann // Biological conservation. – 2008. – Vol. 141. – P. 1095–1101.

Донецький ботанічний сад НАН України

Надійшла 29.08.2012

УДК 581.9:581.55(477.60)

ВІКОВА ТА ВІТАЛІТЕТНА СТРУКТУРИ ПОПУЛЯЦІЙ *PSEUDOLYSIMACHION SPICATUM* (L.) OPIZ НА ПІВДЕННІЙ МЕЖІ РОЗПОВСЮДЖЕННЯ

О.В. Зибенко

Донецький ботанічний сад НАН України

Досліджено зміни у віковій та віталітетній структурах популяцій пограничноареального виду *Pseudolysimachion spicatum* (L.) Opiz на Південному Сході України. Виявлено основні напрямки адаптації популяцій цього виду до умов існування та до впливу антропогенного фактору на їхні популяції.

UDC 581.9:581.55(477.60)

AGE AND VITALITY STRUCTURES OF *PSEUDOLYSIMACHION SPICATUM* (L.) OPIZ POPULATIONS AT THE SOUTHERN RANGE OF ITS DISTRIBUTION

O.V. Zybenko

Donetsk Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Ukraine

The changes in age and vitality structures of a marginal species *Pseudolysimachion spicatum* (L.) Opiz in the South-East of Ukraine have been studied. The main tendencies in adaptation of this species populations to the habitat conditions and to anthropogenic impact have been revealed.