

УДК 633.2:504.453(477.52).

Т.О. Коровякова, О.М.Тихонова

ПЕРІОДИЗАЦІЯ ОНТОГЕНЕЗУ STENACTIS (PHALACROLOMA) ANNUA ТА ВИВЧЕННЯ ОНТОГЕНЕТИЧНОЇ СТРУКТУРИ ПОПУЛЯЦІЙ В УМОВАХ ГОСПОДАРСЬКОГО КОРИСТУВАННЯ ЗАПЛАВНИМИ ЛУКАМИ

*В статті досліджено особливості проходження етапів онтогенезу інвазійного виду *S. annua*. Враховуючи видові особливості, в онтогенезі *S. annua* виділено 7 онтогенетичних станів: $p - j - im - v - g_1 - g_2 - g_3$. Кожен онтогенетичний стан детально охарактеризований. Отримані дані використовувались для вивчення онтогенетичної структури популяцій *S. annua*. В ході дослідження встановлено, що в онтогенетичних спектрах *S. annua* на заплавах річки Псел, які використовуються як пасовища та сінокоси, стійко переважають догенеративні особини, що дає можливість оцінити популяції, у більшості випадків, як на пасквальному так і на фенісиціальному градієнтах, як молоді (за Л.А. Животовським) або інвазійні (за Т.О. Работновим). Антропогенна деградація природних кормових угідь зростає з кожним роком, через нераціональне використання сінокосів та пасовищ, збільшується кількість вільних екологічних ніш, у зв'язку з чим спостерігається втілення інвазійних видів. *S. annua* не поїдається великою рогатою худобою та не має кормової цінності в сні, тому необхідно регулювати чисельність даного виду, адже він конкурує за ресурси живлення із цінними кормовими травами. Наші дослідження показали, що одним із методів фітоценотичного контролю, що приводить до зменшення чисельності популяцій адвентивного виду *S. annua*, є проведення дворазового сінокосіння, тому що даний вид розмножується лише насінням, а воно в таких умовах не встигає сформуватись.*

Ключові слова: інвазійний вид, *Stenactis annua*, луки, пасквальна та фенісиціальна дигресія, онтогенез, онтогенетична структура.

Постановка проблеми. Глобального характеру на сьогодні набули інвазії адвентивних видів рослин. Світова спільнота прийняла Глобальну стратегію щодо інвазійних видів (A Global Strategy on Invasive Alien Species, 2001), розглядаючи біологічні інвазії, зокрема фітоінвазії, як другу після знищення природних місцезростань загрозу біорізноманітності. Усі прийняті стратегії щодо боротьби з інвазійними видами передбачають їх усебічне дослідження. Для забезпечення контролю інвазійного виду необхідно детально дослідити всі фактори, що спричинили його інвазійну активність.

Аналіз останніх досліджень і публікацій. Інвазії становлять серйозну екологічну загрозу, яка залишається в центрі уваги багатьох науковців [1, 2, 3, 6, 7]. Проте проблема залишається відкритою.

Особливу тривогу викликає втілення інвазійних видів у природні угруповання. Зокрема, спостерігається посилене поширення *Stenactis (Phalacroloma) annua* (L.)Cass. на луках північно-східної України.

Важливою властивістю популяцій є гетерогенність, її розглядають як адаптивноцінну властивість, що підвищує стійкість в мінливих умовах середовища. Існує декілька підходів щодо вивчення гетерогенності популяцій, серед яких важливе місце посідає популяційно-онтогенетичний підхід, коли досліджуються особливості великих та малих онтогенетичних циклів рослин та їх обумовленість еколого-ценотичними умовами.

Критерії виділення онтогенетичних станів багатьох лучних рослин для аналізу онтогенетичної структури популяцій добре представлені в літературі, видається «Онтогенетичний атлас лікарських рослин». Проте закономірності проходження етапів онтогенезу *S. annua* в літературі не висвітлено, що і обумовлює актуальність питання.

Метою нашого дослідження було встановлення періодизації онтогенезу *S. annua* та вивчення онтогенетичної структури популяцій досліджуваного виду в умовах антропогенного навантаження (сінокосіння та випасу) на заплавах луках р. Псел (в межах Сумської області). Вивчення цих процесів та розробка фітоценотичних методів контролю інвазійних видів є важливою науковою проблемою, яка потребує подальших напрацювань.

Об'єктом дослідження є інвазійний вид – *S. annua*, що широко поширений на заплавах луках річки Псел.

S. annua – адвентивний вид, занесений із Америки. Однорічна або дворічна рослина, висотою 40 – 90 см. Стебло пряmostояче, у верхній частині галузисте, опушене. Прикореневі листки еліптичні або яйцевидні, довжиною 6 – 17 см, шириною 1,5 – 4 см, крупно зубчаті, довгочерешкові, зазвичай, до цвітіння відпадають. Листки із середньої та верхньої частини пагона менші за розмірами продовгувато-ланцетні, цілюнокраї, опушені, сидячі. Суцвіття – волоть, окремі кошики діаметром до 18 мм. Плоди – ланцетні сім'янки з чубчиком із двох рядів волосків [10]. У досліджуваному регіоні *S. annua* цвіте з травня по серпень, сім'янки дозрівають в червні – вересні.

Методика

Дослідження проводились у 2011 – 2014 р. на заплавах луках річки Псел в межах Сумської області за градієнтом пасквальної (пасовищної) та фенісиціальної (сінокісної) дигресії. Ступені антропогенної трансформації лучних фітоценозів встановлювали за флористичним складом та фактичним типом користування луками: ділянки лук із пасовищним навантаженням ділилися на 5 ступенів: ПД0 відповідали ділянки лук, які не зазнавали антропогенних навантажень; ПД1 – ПД3 – ділянки із відповідним збільшенням кількості поголів'я великої рогатої худоби від 2 – 3 до 10 – 12 голів на га, ПД4 – ділянки із безсистемними пасовищними навантаженнями. Градієнт фенісиціальної дигресії поділявся на 4 ступені: ФД0 – луки без вираженого антропогенного впливу, ФД1 – луки з одноразовим, ФД2 – дворазовим, ФД3 – безсистемним сінокосінням.

Для виявлення динаміки онтогенетичної структури *S. annua* закладались пробні ділянки площею 40 x 25 см², в період з травня по серпень, коли в популяції з'являлись рослини з бутонами, квітучі рослини та рослини з плодами. На цих ділянках підраховувалась кількість особин різних онтогенетичних станів. Періодизація онтогенезу проводилась з урахуванням власних спостережень, оскільки в літературі дане питання не висвітлено. Морфологічні особливості проростків були виявлені внаслідок лабораторного пророщування насіння досліджуваного виду. Отримані результати використовувались для побудови онтогенетичних спектрів. Для інтегральної оцінки онтогенетичної структури популяцій використовувались онтогенетичні індекси: індекс відновлюваності, індекс старіння, індекс віковості за І.М. Коваленко [5], співвідношення Δ/ω (за О.О. Урановим та Л.А. Животовським) [4, 9]. Дані онтогенетичні індекси детально характеризують онтогенетичний стан популяцій та придатні для порівняльного аналізу популяцій одного виду за різних еколого-ценотичних та антропогенних умов зростання. Розрахунки онтогенетичних індексів проводились з використанням програми ANONS6, автором якої є доктор біологічних наук, професор Ю.А. Злобін.

Результати та їх обговорення

Інвазії *S. annua* в лучні фітоценози заплави Псла сприяє біологія виду, адже *S. annua* є малорічником, він продукує велику кількість насіння, яке поширюється на значні території за допомогою вітру. У зв'язку з антропогенною трансформацією лук

(внаслідок надмірного випасу та сінокосіння), багато видів лучних трав випадають з травостою, виявляючись не конкурентно-здатними в таких умовах. З'являються вільні екологічні ніші, які займають інвазійні види.

Нами вивчався онтогенез генетів *S. annua* на луках річки Псел. На протязі великого життєвого циклу даного виду можна виділити наступні онтогенетичні періоди: 1) латентний період, який протікає в насінні, 2) передгенеративний період, який включає стан проростків, ювенільний, іматурний та віргінільний стани, 3) генеративний період – генеративні стани рослин. Згідно власних спостережень, онтогенез *S. annua* складається з 7 онтогенетичних станів: p – j – im – v – g₁ – g₂ – g₃ (рис. 1).



Рис. 1. Періодизація онтогенезу *Stenactis annua*: p – проростки, j – ювенільні рослини, im – іматурні рослини, v – віргінільні рослини, g₁ – молоді генеративні рослини, g₂ – середні генеративні рослини, g₃ – старі генеративні рослини.

Проростки (p). Проростання насіння надземне. Проростки мають округлі сім'ядолі, бруньку, гіпокотіль та стрижневий корінець.

Ювенільні рослини (j). Рослина має сім'ядолі, а також у неї з'являються ювенільні листки округлої форми, з крупнозубчатим краєм. Коренева система стрижнева.

Іматурні рослини (im) характеризуються відсутністю сім'ядолей. У особин даного онтогенетичного стану розетка складається з 3 – 5 яйцевидних або еліптичних листків з крупнозубчатим краєм. Коренева система мичкувата.

Віргінільні рослини (v) мають видовжений пагін висотою 30 – 50 см. Прикореневі листки еліптичні або яйцевидні, крупнозубчаті, довгочерешкові. Листки із середньої та верхньої частини пагона менші за розмірами продовгуватоланцетні. Коренева система мичкувата.

Молоді генеративні рослини (g1) на верхівці пагона формується сукупність бутонів, які дають початок корзинкам суцвіття волоть. Вони прикриті листками із верхньої частини пагона. Коренева система мичкувата.

Середньовікові генеративні рослини (g2) Продовжується ріст пагона і формування волотевидного суцвіття. Розпочинаються процеси плодоношення. Коренева система мичкувата.

Старі генеративні рослини (g3). У рослин даного онтогенетичного стану спостерігається розсіювання плодів, відмирання листків, старіння кореневої системи.

Онтогенетична структура показує співвідношення у популяціях особин різних онтогенетичних станів. Вона є інформативною, бо відображає зміну поколінь в популяції та можливість її існування в умовах постійної трансформації довкілля. Теоретичні основи даного вчення були закладені Т.О. Работновим [8], який за співвідношенням в популяції особин різних онтогенетичних станів виділяє три типи популяцій: інвазійна, нормальна та регресивна. Л.А. Животовський [4], враховуючи співвідношення віковості популяцій (Δ) і енергетичної ефективності (ω) виділяє шість типів популяцій: молода, перехідна, зріюча, зріла, старіюча, стара.

При вивченні онтогенетичної структури популяцій *S. annua* в заплаві Псла загальний об'єм вибірки склав 1302 особини (генет). Характер зміни онтогенетичної структури за пасквальною та фенісиціальним градієнтами представлений у табл. 1 – 2. Інтегральна оцінка популяцій *S. annua* за онтогенетичними індексами наведена в табл. 3 – 4.

Таблиця 1

Зміна онтогенетичних спектрів популяцій *Stenactis annua* за градієнтом пасквальної дигресії (у %)

| Градієнт | p | j | im | v | g1 | g2 | g3 |
|----------|-------|-------|-------|-------|------|-------|------|
| ПД0 | 14,84 | 19,78 | 24,18 | 20,88 | 4,4 | 13,19 | 2,75 |
| ПД1 | 4,94 | 6,17 | 16,05 | 18,52 | 9,88 | 39,51 | 4,94 |
| ПД2 | 2,79 | 6,19 | 24,46 | 37,77 | 7,12 | 19,5 | 2,17 |
| ПД3 | 14,5 | 10,69 | 22,9 | 25,19 | 3,82 | 17,56 | 5,34 |

Таблиця 2

Зміна онтогенетичних спектрів популяцій *Stenactis annua* за градієнтом фенісиціальної дигресії (у %)

| Градієнт | p | j | im | v | g1 | g2 | g3 |
|----------|-------|-------|-------|-------|------|-------|------|
| ФД0 | 14,84 | 19,78 | 24,18 | 20,88 | 4,4 | 13,19 | 2,75 |
| ФД1 | 27,1 | 29,01 | 19,08 | 14,12 | 1,15 | 6,11 | 3,44 |
| ФД2 | 9,89 | 2,2 | 42,86 | 4,4 | 8,79 | 27,47 | 4,4 |
| ФД3 | 21,55 | 21,55 | 32,76 | 9,48 | 2,59 | 3,88 | 8,19 |

Таблиця 3

Зміна онтогенетичних індексів популяцій *Stenactis annua*
за пасквальним градієнтом

| Онтогенетичні індекси | ПД0 | ПД1 | ПД2 | ПД3 |
|--|-----------|-----------|-----------|-----------|
| Індекс відновлення (%) за І.М.Коваленко | 79,67 | 45,68 | 71,21 | 73,28 |
| Індекс старіння (%) за І.М.Коваленко | 2,75 | 4,94 | 2,17 | 5,34 |
| Індекс генеративності (%) за І.М.Коваленко | 20,33 | 54,32 | 28,79 | 26,72 |
| Індекс віковості за І.М.Коваленко | 0,03 | 0,11 | 0,03 | 0,07 |
| Δ / ω індекс Уранова - Животовського | 0,14/0,34 | 0,29/0,62 | 0,19/0,48 | 0,18/0,41 |
| Тип популяції за Т.О. Работновим | Інвазійна | Нормальна | Інвазійна | Інвазійна |
| Тип популяції за Л.А. Животовським | Молода | Зріюча | Молода | Молода |

Таблиця 4

Зміна онтогенетичних індексів популяцій *Stenactis annua*
за фенісиціальним градієнтом

| Онтогенетичні індекси | ФД0 | ФД1 | ФД2 | ФД3 |
|--|-----------|-----------|-----------|-----------|
| Індекс відновлення (%) за І.М.Коваленко | 79,67 | 89,31 | 59,34 | 85,34 |
| Індекс старіння (%) за І.М.Коваленко | 2,75 | 3,44 | 4,40 | 8,19 |
| Індекс генеративності (%) за І.М.Коваленко | 20,33 | 10,69 | 40,66 | 14,66 |
| Індекс віковості за І.М.Коваленко | 0,03 | 0,04 | 0,07 | 0,10 |
| Δ / ω індекс Уранова - Животовського | 0,14/0,34 | 0,09/0,22 | 0,22/0,48 | 0,12/0,24 |
| Тип популяції за Т.О. Работновим | Інвазійна | Інвазійна | Інвазійна | Інвазійна |
| Тип популяції за Л.А. Животовським | Молода | Молода | Молода | Молода |

Встановлено, що популяції *S. annua* на контрольних ділянках ПД0, ФД0 повночленні, інвазійні (за Т.О. Работновим) або молоді (за Л.А. Животовським) з переважанням передгенеративних особин (р, j, im, v). Індекс генеративності популяції складає 20,33%, індекс старіння – 2,75%. За градієнтом пасквальної дигресії популяції *S. annua* є повночленними, на початкових стадіях випасу (ПД1) – нормальними (зріючими,) при помірному (ПД2) та надмірному (ПД3) випасі популяції стають інвазійними (молодими). Спостерігається зростання частки генеративних особин, про що свідчить зміна індексу генеративності, максимальне значення якого встановлено на ділянках ПД1. Індекс старіння популяцій *S. annua* зростає від 2,75% (ПД0) до 5,34% (ПД3), що пов'язано з прискореним проходженням фенологічних фаз при посиленні

пасовищної дигресії. У цілому, вид пристосований до існування в умовах пасовищного навантаження на луки.

За градієнтом фенісиціальної дигресії популяції *S. annua* є повночленними. Вони мають характер інвазійних (молодих), з переважанням частки передгенеративних особин, яка є стабільно високою на всіх ступенях фенісиціального градієнту. Спостерігається коливання частки генеративних особин. Максимального значення даний показник набуває на ділянках з дворазовим сінокосінням. Враховуючи, що даний вид є малорічником і розмножується лише генеративним шляхом, ймовірно, таким чином він намагається сформувати максимальну кількість зрілого насіння. На ділянках ФД2 спостерігається найвища частка іматурних рослин, які, можливо, є резервним фондом популяції, у випадку коли між сінокосіннями невеликий проміжок часу і рослини не встигають сформувати повноцінне насіння. Підвищення частки старіючих рослин (g3) на ділянках ФД3 свідчить про те, що в умовах безсистемних сінокосінь спостерігається прискорене проходження фенологічних фаз.

Висновки

В процесі дослідження виявлені особливості проходження етапів онтогенезу у інвазійного виду *S. annua*, враховуючи видові особливості в онтогенезі *S. annua* виділено 7 онтогенетичних станів: $p - j - im - v - g_1 - g_2 - g_3$. Ці дані були застосовані для вивчення онтогенетичної структури популяцій *S. annua*. Встановлено, що в їх онтогенетичних спектрах стійко переважають догенеративні особини, що дало можливість оцінити популяції, у більшості випадків, як на пасквальному так і на фенісиціальному градієнтах, як молоді (за Л.А. Животовським) або інвазійні (за Т.О. Работновим).

Внаслідок антропогенної деградації значної частини лучних фітоценозів заплави Псла, пов'язаної з не раціональним використанням сінокосів та пасовищ, зростає кількість вільних екологічних ніш, у зв'язку з чим спостерігається втілення інвазійних видів.

Зважаючи на те, що *S. annua* не поїдається великою рогатою худобою та не має кормової цінності в сні, необхідно регулювати чисельність даного виду, адже він конкурує за ресурси живлення із цінними кормовими травами. За нашими дослідженнями одним із методів фітоценотичного контролю, що приводить до зменшення чисельності популяцій адвентивного виду *S. annua* є проведення дворазового сінокосіння, адже даний вид розмножується лише насінням, а воно в таких умовах не встигає сформуватись.

Література

1. Борисова Е.А. Особенности распространения инвазионных видов растений по территории Верхневолжского региона / Е.А. Борисова // Российский журнал биологических инвазий. – 2010. – № 4. – С. 2 – 8.
2. Бурда Р. И. Антропогенная трансформация флоры / Р. И Бурда. – Киев : Наук. думка, 1991. —168 с.
3. Бурда Р.І. Демутаційні фітоінвазії в антропогенних екосистемах / Р.І. Бурда // Відновлення порушених природних екосистем: Матеріали IV міжнародної наукової конференції (м. Донецьк, 18–21 жовтня 2011 р.) — Донецьк, 2011. – С. 78 – 80.
4. Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений / Л.А. Животовский // Экология – 2001. – № 1. – С. 3 – 7.
5. Коваленко І.М. Структура популяцій домінантів трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових фітоценозах Десянсько-Старогутського Національного природного парку. І. Онтогенетична структура / І.М. Коваленко // Укр. ботан. журн. – 2005. – Т. 62, № 5. – С. 707 – 714.
6. Коровякова Т.О., Тихонова О.М. Ценопопуляції інвазійного виду *Stenactis (Phalacrolooma) annua* (L.) Cass. на заплавах луках річки Псел (Сумська область) // Чорноморський бот. журн. – 2013. – Т.9, № 4. – С. 515 – 526.

7. Мосякін А.С. Огляд основних гіпотез інвазійності рослин / А.С. Мосякін // Укр. ботан. журн. – 2009. – т. 66, № 4. – С. 466 – 476.
8. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т.А. Работнов // Тр. Ботан. ин-та АН СССР, Сер. 3. Геоботаника. – 1950. – Вып. 6. – С. 7 – 204.
9. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов / А.А. Уранов // Биолог. науки. – 1975. – № 2. – С. 7 – 33.
10. Флора европейской части СССР. Т. VII / [под ред. Н.Н. Цвелева]. – Санкт-Петербург: Наука, 1994. – С. 203 – 204.

Аннотация. *Коровякова Т.А., Тихонова Е.М. Периодизация онтогенеза *Stenactis (Phalacrolooma) annua* и изучение онтогенетической структуры популяций в условиях хозяйственного пользования пойменными лугами.* В статье исследованы особенности прохождения этапов онтогенеза инвазионного вида *S. annua*. Учитывая видовые особенности, в онтогенезе *S. annua* выделено 7 онтогенетических состояний: $p - j - im - v - g1 - g2 - g3$. Каждое онтогенетическое состояние детально охарактеризовано. Полученные данные использовались для изучения онтогенетической структуры популяций *S. annua*. В ходе исследования установлено, что в онтогенетических спектрах *S. annua* на пойменных лугах реки Псел, которые используются как пастбища и сенокосы, устойчиво преобладают догенеративные особи, что дает возможность оценить популяции, в большинстве случаев, как на пасквальной так и на феницициальной градиентах, как молодые (по Л.А. Животовскому) или инвазионные (по Т.А. Работнову). Антропогенная деградация естественных кормовых угодий возрастает с каждым годом, из-за нерационального использования сенокосов и пастбищ, увеличивается количество свободных экологических ниш, в связи с чем наблюдается воплощение инвазионных видов. *S. annua* не поедается крупным рогатым скотом и не имеет кормовой ценности в сене, поэтому необходимо регулировать численность данного вида, ведь он конкурирует за ресурсы питания с ценными кормовыми травами. Наши исследования показали, что одним из методов фитоценоотического контроля, что приводит к уменьшению численности популяций адвентивного вида *S. annua*, является проведение двукратного сенокосения, потому что данный вид размножается только семенами, а они в таких условиях не успевают сформироваться.

Ключевые слова: инвазионный вид, *Stenactis annua*, луга, пасквальная и феницициальная дигрессия, онтогенез, онтогенетическая структура.

Summary. *Korovyakova T.A., Tikhonova O.M. Periodization ontogenesis *Stenactis (Phalacrolooma) annua* and study of ontogenetic structure of populations in conditions of economic using floodplain meadows.* The article represents the features of the stages of ontogenesis invasive species *S. annua*. Take into consideration the specific features of the ontogeny of *S. annua* there were allocated 7 ontogenetic states: $p - j - im - v - g1 - g2 - g3$. Each ontogenetic state was detailed written. The obtained data were used to study the ontogenetic structure of populations of *S. annua*. During the investigation have been fixed that the ontogenetic spectrums of *S. annua* on floodplain meadows of the river Psel, which are used as pastures and hayfields, are consistently higher degenerative individuals. It gives the opportunity to estimate populations, in most cases, as pasqualina and penicillinum gradients, as young (L. A. the Jivotovsky) or invasive ones (T. A. Rabotnov). The anthropogenic degradation of natural grasslands are raising for years, because the irrational using of hayfields and pastures, increases the number of free ecological niches, so there is the implanting of invasive species. *S. annua* is not eaten by cattle and has no feeding value in the hay, so there is a necessity to control the population of this species, because the one competes for resources supply valuable forage grasses. Our research has shown that one of the methods phytocenotic control, which leads to the reduction of populations of alien species *S. annua*, is conducting a two-mowing, because this species reproduces only by seeds, but the ones can't mature in such conditions.

Keywords: invasive species, *Stenactis annua*, meadows, pasqualina and penicillina digression, ontogeny, ontogenetic structure.

Сумський національний аграрний університет

Одержано редакцією 19.01.2015

Прийнято до публікації 05.02.2015