

О.Ф. ЩЕРБАКОВА

Ботанічний музей Національного науково-природничого музею
НАН України вул. Б. Хмельницького, 15, м. Київ, 01030, Україна

БИОМОРФОЛОГІЧНІ ТА ПОПУЛЯЦІЙНІ ОСОБЛИВОСТІ *DIANTHUS HYRANICUS* ANDRZ. В КОДИМО-ЄЛАНЕЦЬКОМУ ПОБУЖЖІ

Ключові слова: *Dianthus hyranicus*, біоморфологія, онтогенез, демографія популяцій, охорона

Dianthus hyranicus Andrz. — вузьколокальний ендемік степової області південних відрогів Придніпровської височини, облігатно пов'язаний з гранітними та гранітно-гнейсовими відслоненнями річкових долин басейну Південного Бугу [1, 2, 16, 18, 22, 23, 27, 28, 33, 35, 45, 46 та ін.]. Високий охоронний статус виду (Європейський червоний список — European Red List — категорія охорони I — невизначеного статусу; Додаток I Бернської конвенції — R — рідкісний вид; Червона книга України — III — рідкісний вид) передусім зумовлений його стенотопністю, вузькоареальністю, реліктовістю [26, 34, 45 та ін.] і прогресуючим скороченням кількості локалітетів виду під впливом антропопресії. Для оцінки сучасного стану популяцій *D. hyranicus* досліджено біоморфологічні та демографічно-популяційні особливості, які в літературі висвітлені фрагментарно [4, 30, 40, 46 та ін.].

Методи досліджень

Популяційний моніторинг *D. hyranicus* проводився в Кодимо-Єланецькому Побужжі з 2001 р. Об'єктом дослідження стали топопопуляції [32] або їх субпопуляційні локуси, приурочені до певних флористичних комплексів [31]. Здійснюючи популяційно-онтогенетичні дослідження виду, враховували наведені в літературі методичні рекомендації [14, 17, 19—21, 25, 29, 36—38, 41, 47—49 та ін.]. Складовими біоморфологічного аналізу *D. hyranicus* були характеристика функціонально-зональної структури пагонів [8], моделі пагоноутворення [42, 43 та ін.] і типу біоморфи за особливостями процесу морфогенезу та проявів морфологічної дезінтеграції [44].

Результати досліджень та їх обговорення

Біоморфологія. Життєву форму *D. hyranicus* в одних літературних джерелах визначають як трав'яний полікарпик [23, 28, 35, 46], в інших — напівкущик [15, 30]. Незважаючи на широке обговорення в літературі [5, 6, 9—13, 24, 39 та ін.] проблема розмежування напівдеревних біоморф залишається нерозв'язаною та дискусійною, їх диференціальні ознаки неоднозначні і суб'єктивні, а чіткі змістовні дефініції не сформульовані. Основні труднощі виникають при діаг-

© О.Ф. ЩЕРБАКОВА, 2008

ностуванні та ідентифікації життєвої форми «напівкущик», що пов'язано з адаптивною варіацією біоморфи видів та наявністю природних перехідних форм між близькими біоморфами. Внаслідок цього наведені в літературі біоморфологічні диференціальні ознаки напівкущиків часто перекриваються з ознаками габітуально схожих полікарпічних трав'яних багаторічників [3, 5, 7 та ін.]. Це спричинило потребу, окрім терміна «напівкущик» вживати ще й «справжній напівкущик» [5, 39], та «напівкущик деревного типу» [24]. Для позначення перехідних біоморф у літературі запропоновано цілий ряд здебільшого тотожних дефініцій: «напівкущик трав'янистого типу» [24], «гербоїд» [9], «примітивний напівкущик» [5, 39], «каудексовий напівкущик» [39]. Визнання певної релятивності поняття «напівкущик» зумовлює необхідність комплексної біоморфологічної характеристики видів з ознаками цієї біоморфи. Поряд з традиційною для біоморфи «напівкущик» характеристикою багаторічних органів (ступінь здерев'яніння, рівень заглиблення каудекса в ґрунт, довжина метамерів базальної частини монокарпічних пагонів з бруньками поновлення та сплячими бруньками, спосіб наростання багаторічної системи пагонів, тривалість життя елементів каудекса та ін.) у літературі додатково аналізують співвідношення пагонів з повним та неповним циклом розвитку в системі куща, здатність до вегетативного розмноження і розростання, ритм розвитку пагонів тощо. Суттєвим доповненням до цього переліку стає характеристика функціонально-зональної структури пагонів, архітектурної моделі і типу біоморфи за особливостями процесу морфогенезу та проявів морфологічної дезінтеграції. Дослідження онтогенезу видів, своєю чергою, дає уявлення про послідовну просторово-часову зміну морфоструктур у процесі становлення конкретної життєвої форми.

На всіх етапах онтогенезу в особин *D. hypanicus* функціонує система головного та бічних коренів. Потужний головний корінь сягає глибини 75 см [40]. У базальній частині головного кореня зосереджена основна маса горизонтальних розгалужених скелетних бічних коренів. Підземні органи зрілих особин здерев'янілі, темно-коричневі або майже чорні. Багаторічна пагонова система представлена сильно розгалуженим, проте досить компактним, напівзаглибленим у ґрунт каудексом. У формуванні його резидів беруть участь вкорочені метамери нижньої зони гальмування та видовжені — зони поновлення монокарпічних пагонів. Резиди короткі і зазвичай не перевищують 2—3 см завдовжки. На елементах каудекса факультативно утворюються нечисленні сезонні ефемерні додаткові корені. Повної автономізації партикул не відбувається, спеціалізовані органи розростання не утворюються і моноцентричність біоморфи зберігається впродовж усього онтогенезу.

Монокарпічні пагони *D. hypanicus* розвиваються моноциклічно за озимим типом. У перший вегетаційний період вони функціонують як розеткові, проте надалі активізується інтеркалярна меристема і міжвузля розтягуються, тобто розетковість пагонів тимчасова. Модель пагоноутворення — симподіальна довгопагонова. Кущ у надземній сфері складається з монокарпічних

пагонів як з повним, так і з неповним циклом розвитку, а їх співвідношення в онтогенезі змінюється. У молодому та зрілому генеративному віці абсолютно переважають пагони з повним циклом розвитку. У зрілому генеративному віці внаслідок розвитку багатьох пагонів (до 120) або їх інтенсивного галуження кущі *D. hypanicus* стають подушкоподібними. У структурі монокарпічних пагонів з повним циклом розвитку зрілих генеративних особин переважно представлені всі описані в літературі структурно-функціональні зони [8]. Нижня зона гальмування включає базальну частину пагона. Її метамери з укороченими міжвузлями несуть листки низової формації з аксілярними сплячими бруньками. Зона поновлення частково знаходиться в ґрунті, її метамери видовжені (0,3—1,0 см завдовжки) з листками низової та серединної формації. Метамери середньої зони гальмування та зони збагачення з листками серединної формації видовжені (0,5—2,5 см завдовжки у зоні гальмування та 1—2 см — у зоні збагачення). Ділянка пагона зі стерильними листками вище зони збагачення належить до верхньої зони гальмування. Онтогенетичні зміни у структурно-функціональному зонуванні пагонів розглянуто нижче (табл. 1, рис. 1).

Листорозміщення навхрестсупротивне. Листки низової формації безхлорофільні, широкоеліптичні або еліптичні (0,15—0,3 см завдовжки, 0,1—0,15 см завширшки) із загостреною верхівкою, серединної — лінійні чи лінійнолан-

Морфометричні параметри монокарпічних пагонів різновікових особин *Dianthus hypanicus*

Морфометричний параметр		Віковий стан генеративних особин		
		молоді (g1)	зрілі (g2)	старі (g3)
Фертильні монокарпічні пагони				
Загальна кількість		1—5	6—120	1—4
Довжина, см		7—20	11—30	11,5—16
Кількість метamerів	нижньої зони гальмування	2—4	1—3	2—3
	зони поновлення	2—3	3—5	1—2
	середньої зони гальмування	4—11	1—4 (7—13 у щільних кушах)	4—8
	зони збагачення	3—8	7—10 (не розвинута або 1—6 у щільних кушах)	2—5
	верхньої зони гальмування	2—3	2—4	3—5
Стерильні монокарпічні пагони (з неповним циклом розвитку)				
Загальна кількість		не розвиваються або 1—2	не розвиваються або 1—10 у щільних кушах	2—17
Довжина, см		5—15	5—12	4,5—10
Загальна кількість метamerів		13—17	14—20	12—15

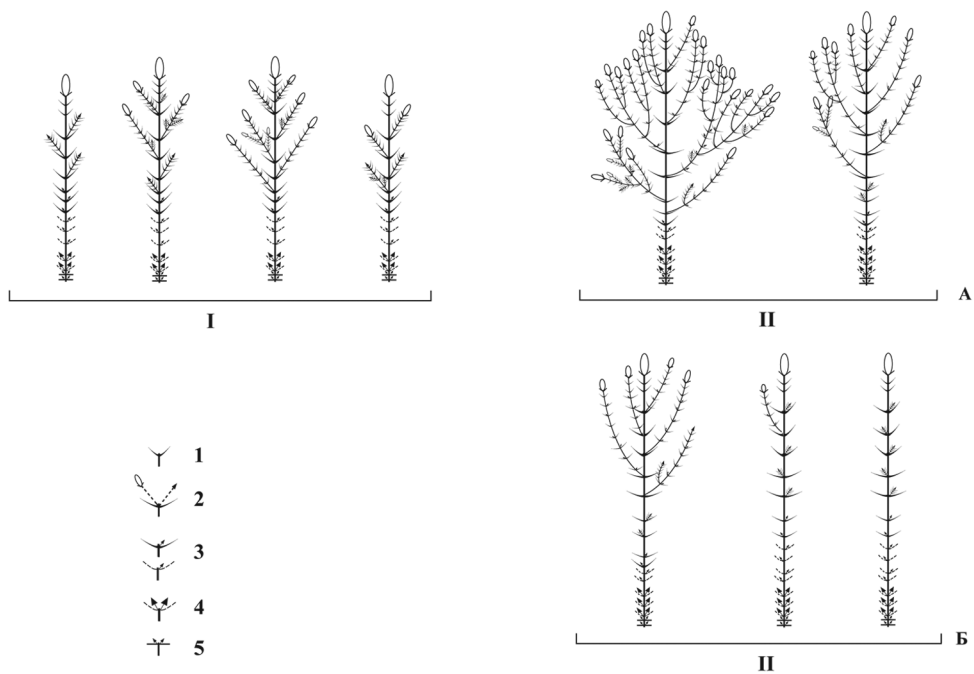


Рис. 1. Структура пагонової системи генеративних особин *D. hypanicus*. I – монокарпічні пагони молодих та старих генеративних особин; II – монокарпічні пагони зрілих генеративних особин у нещільних (А) та щільних (Б) кущах. Умовні позначення метамерів головного монокарпічного пагона: 1 – верхньої зони гальмування зі стерильними листками; 2 – зони збагачення з паракладіями або стерильними бічними пагонами; 3 – середньої зони гальмування; 4 – зони поновлення з бруньками поновлення; 5 – нижньої зони гальмування зі сплячими бруньками

Fig. 1. Types of structure shooting systems generative individuals *D. hypanicus*. I – monocarpical shoots of young and old generative individuals; II – monocarpical shoots of the mature generative individuals in friable (A) and dense (Б) bushes. Notation conventions metameres of main monocarpical shoot: 1 – superior inhibition zone with sterile leaves; 2 – zone concentration with fertile or sterile lateral shoots; 3 – middle inhibition zone; 4 – renewable zone with renewable buds; 5 – inferior zone inhibition with resting buds

цетні (1,5–4,5 см завдовжки, 0,1–0,3 мм завширшки). В зоні гальмування помітніше зростання основ супротивних листків одного метамера. Листки верхньої зони гальмування лінійні, лінійношилоподібні (0,3–0,7 см завдовжки, 0,05–0,15 мм завширшки), здебільшого стерильні. Приквіткових листків 2–4 навхрестсупротивні пари, вони еліптичні чи яйцеподібні (0,4–0,6 см завдовжки, 0,1–0,3 см завширшки) з довгастогострокінцевою (остистою) верхівкою та плівчастим, переважно проксимальним краєм, щільно прилягають до чашечки.

Флоральна одиниця — верхівкова квітка, зрідка — монохазій. Паракладії численні, флорально-вегетативні, багатометамерні з серією стерильних листків, можуть бути 2–3-го порядку галуження, розташовані по одному в кожному вузлі, другий листок вузла як правило стерильний. Фертильні листки на пагоні розташовані по спіралі.

D. hyranicus — літньо-зимовозелений хаме-гемікриптофіт з тривалою вегетацією (з кінця березня — до настання холодів) і тривалим квітуванням (близько 5 місяців). Його біоморфологічні особливості загалом відповідають описаним у літературі примітивним напівкущикам у розумінні З.Г. Безпалової [5].

Періодизація онтогенезу. Латентний період. Плід — одногізда багатонасінна циліндрична (1,1—1,8 см завдовжки, 0,2—0,3 см у діаметрі) коробочка, яка розкривається на верхівці чотирма зубцями. Насінини з периспермом навколо зародка, що займає центральне положення. Зрілі насінини дрібні, щитоподібні, з помітним центральним рубчиком, в обрисі еліптичні (0,1—0,15 см завширшки, 0,2—0,25 см завдовжки), чорні, поверхня дрібнозморшкувата.

Прегенеративний період. Проростки (р). Насіння починає проростати на 2—3(4—8)-ту добу, лабораторна схожість становить 95—98 %. Не має періоду спокою і проростає у будь-який період вегетації [40]. Проростання за надземним типом. Гіпокотиль проростків тонкоциліндричний (0,6—1,5 см завдовжки та близько 0,05 см у діаметрі), світло-зелений, у нижній частині без хлорофілу. Головний корінь 1,3—2,5 см завдовжки, у базальній частині з численними тонкими кореневими волосками. Сім'ядольні листки з коротким черешком (0,1—0,3 см завдовжки) та еліптичною або загостреноеліптичною пластинкою (0,3—0,6 см завдовжки, 0,2—0,3 см завширшки), яка дещо загортається донизу. Надсім'ядольне міжвузля 0,2—0,5 см завдовжки. Перші справжні листки з'являються на 15—20-ту добу після проростання насіння. Листкова пластинка довгаста (0,4—0,6 см завдовжки, 0,1—0,15 см завширшки) з тупою верхівкою та відтягнутою основою.

Ювенільні рослини (j). Сім'ядольні, як і перші справжні листки проростків, відмирають. Завдяки контрактильній діяльності кореня гіпокотиль іноді разом із епикотилем втягується у ґрунт. Головний пагін продовжує наростати моноподіально, формуючи приріст з 3—5 метамерів. Листки ювенільних рослин сидячі, довгасті або лінійноланцетні (0,6—1,0 см завдовжки, 0,1—0,12 см завширшки).

Іматурні рослини (it). Первинний пагін ортотропний, продовжує наростати моноподіально, складається з 10—13 метамерів, його довжина досягає 3,8—6,5 см. В іматурних рослин розвиваються 1—3 силептичні пагони (1—3 см завдовжки, з 2—6 метамерами) з неповним циклом розвитку переважно з аксілярних бруньок середніх метамерів первинного пагона. Листки іматурних особин морфологічно не відрізняються від ювенільних. Іматурна фаза часто не виражена — в разі прискорення розвитку особин і зацвітання в рік проростання з насіння.

Віргінільні рослини (v). Базітонне галуження первинного пагона знаменує перехід особини до віргінільного вікового стану. Наприкінці першого вегетаційного періоду з бруньок нижніх метамерів головного пагона та додаткових бруньок, які закладаються на гіпокотилі та кореневій шийці, розвиваються 1—5 розеткових пагонів поновлення. Крім бруньок поновлення, у підземній сфері віргінільних особин закладаються і сплячі бруньки. Голов-

ний корінь віргінільних особин досягає довжини 15 см, бічні скелетні корені нечисленні. Віргінільний віковий стан у різних особин триває 1—3(5) років. У підземній сфері віргінільних особин, вік яких перевищує два роки, формується нещільний каудекс. Діаметр головного кореня у базальній частині становить 0,4—0,6 см, його довжина — близько 30 см. На каудексі та біля кореневої шийки закладається багато бруньок, переважно сплячих. Наземну сферу куща формують 2—8 монокарпічних видовжених пагонів з неповним циклом розвитку. Ортротропні пагони 6—11 см завдовжки, складаються з 12—20 метамерів. Листки серединної формації лінійні (1,3—1,7 см завдовжки, 0,05—0,1 см завширшки). У розвиненій зоні збагачення розвиваються силептичні стерильні пагони.

Деякі особини у популяціях зацвітають у рік проростання з насіння. В цьому разі перекриваються віргінільний та молодий генеративний періоди.

Генеративний період. Молоді генеративні рослини (g1). Якщо термінальна брунька первинного пагона реалізується у верхівкову квітку, рослини вже в перший вегетаційний період переходять до молодого генеративного стану. На цьому етапі розвитку діаметр головного кореня у базальній частині досягає 0,1—0,2 см. Забарвлення кореня світло-коричневе. Бічні корені ефемерні. Первинний пагін 17—22-метамерний, 8—18 см завдовжки, в зоні збагачення (5—7 метамерів) з короткими (0,5—1,0 см завдовжки) силептичними стерильними пагонами. У молодих генеративних особин другого-четвертого року життя формується нещільний каудекс. Діаметр кореня у базальній частині 0,3—0,6 см. Монокарпічні пагони (1—5) переважно повного циклу розвитку. В їх зоні збагачення представлені бічні пагони як з повним (паракладії), так і з неповним циклом розвитку. Паракладії або залишаються нерозгалуженими, або несуть бічні пагони другого порядку здебільшого з неповним циклом розвитку. В особин цього віку, крім квітконосних, можуть розвиватися і пагони з неповним циклом розвитку.

Середньовікові (зрілі) генеративні рослини (g2). Каудекс зрілих генеративних особин сильно розгалужений (2—12 см у діаметрі) і видовжений (до 10 см завдовжки). Надземна частина каудекса до 3 см заввишки. Базальна частина головного кореня (0,7—2,0 см у діаметрі) з численними розпростертими і розгалуженими скелетними бічними коренями. Найвищий рівень насінневої продуктивності зрілих генеративних особин порівняно з молодими та старими досягається завдяки збільшенню кількості фертильних пагонів (до 120). В особин, які формують нещільні кущі (переважно на початковому етапі розвитку зрілої генеративної особини), незначна кількість квітконосних пагонів (6—25) компенсується їх максимальним розвитком у зоні збагачення, при цьому збільшується кількість паракладіїв та порядків їх галуження. Із підвищенням щільності куща у ньому зростає відсоток монокарпічних пагонів та пагонів збагачення з неповним циклом розвитку, а частка квітконосних пагонів різних порядків, які повноцінно розвиваються і досягають плодоношення, навпаки, зменшується.

Старі генеративні рослини (g3). У підземній сфері старих генеративних особин зберігаються структура каудекса і система головного кореня, проте помітними стають процеси деструкції — відмирання деяких симподіїв ризидів, значної кількості скелетних бічних коренів та частини підземних бруньок каудекса. Монокарпічні пагони старих генеративних особин як з повним, так і з неповним циклом розвитку. Нечисленні пагони збагачення, характерні для квітконосних монокарпічних пагонів, переважно стерильні та нерозгалужені.

Постгенеративний період. Слабо розвинена надземна сфера кущів субсенільних (ss) та сенільних (s) особин контрастує з ще достатньо потужною підземною сферою. Головний корінь зберігається, бічні скелетні корені поодинокі. Гілки каудекса відмирають. На підземних органах бруньки поновлення та сплячі бруньки нечисленні. Монокарпічні пагони не проходять повного циклу розвитку і залишаються вегетативними. У субсенільних рослин розвиваються 5—10 пагонів, у сенільних — лише 3—5. Розвиток пагонів збагачення характерніший для субсенільних особин. Морфометричні параметри пагонової системи мають низькі значення порівняно з такими віргінільних особин. Довжина пагонів становить 5—13 см у субсенільних особин та 4—7 см — у сенільних. Листки серединної формації менших розмірів (0,4—1,4 см завдовжки, до 0,1 см завширшки).

Демографічна структура популяцій. У Кодимо-Єланецькому Побужжі *D. hypanicus* представлений здебільшого дефінітивними, великими за площею лінійними або локальними популяціями. Лінійний характер просторової структури популяцій визначається стенотопністю виду і його приуроченістю до кам'янистих відслонень переважно передплакорних частин схилів долин Південного Бугу та його лівих приток у межах видового ареалу. Інсулярність локальних популяцій виду — явище вторинне, зумовлене насамперед деградацією його природних екотопів, що виявляється в корінних змінах їх еколого-ценотичних умов або деструкції під впливом антропопресії. Популяції *D. hypanicus* у межах регіону дослідження звичайно входять до складу угруповань кам'янисто-щербенистих ґрунтів, розколин скель та осипищ гранітопетрофітону, рідше трапляються в кам'янистих (гранітопетрофітних) степах.

У розколинах скель та на кам'янисто-щербенистих ґрунтах формується розріджений, мозаїчний трав'яний покрив, загальне проективне покриття якого коливається в широких межах — від 40—60 до 80—9 %. Серед злаків звичайно переважають *Festuca valesiaca* Gaudin або *F. rupicola* Neuff., *Stipa graniticola* Klokov, *Phleum phleoides* (L.) H. Karst., на порушених екотопах посилюється роль інших злаків — *Poa bulbosa* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Koeleria cristata* (L.) Pers. Поряд із *D. hypanicus* у цих екофітонах часто трапляються *Sedum acre* L., *Stachys angustifolia* M. Bieb., *Allium pascoskianum* Tuzs., *A. flavescens* Besser, *A. inaequale* Janka, *Thymus dimorphus* Klokov et Des.-Shost., *Sempervivum ruthenicum* Schnittsp. et C.B. Lehm., *Silene sytnikii* Krytzka, Novosad et Protopopova, *Rumex fasciobus* Klokov, *Solidago virgaurea* L., *Linaria genistifolia*

(L.) Mill., *Seseli pallasii* Besser, *Achillea leptophylla* M. Bieb., *Aurinia saxatilis* (L.) Desv., *Minuartia leiosperma* Klokov та інші види.

На пробних ділянках популяцій *D. hypanicus*, приурочених до гранітних осипів, відзначені *Festuca valesiaca*, *Stipa asperella* Klokov et Ossycznjuk, *Cleistogenes bulgarica* (Bornm.) Keng, *Phleum phleoides*, *Kohlruschia prolifera* (L.) Kunth, *Sempervivum ruthenicum*, *Alyssum murale* Waldst. et Kit., *Thymus dimorphus*, *Artemisia marschalliana* Spreng., *Setaria viridis* (L.) P. Beauv, *Dianthus carbonatus* Klokov, *Erysimum diffusum* Ehrh., *Teucrium chamaedrys* L., *T. polium* L., *Herniaria besseri* Fisch. ex Hornem., *Minuartia leiosperma*, *Oxytropis pilosa* (L.) DC., *Seseli pallasii*, *Stachys transsilvanica* Schur, *Xeranthemum annum* L., *Peucedanum ruthenicum* M. Bieb. тощо. Рівномірний, розріджений трав'яний покрив на осипах створює проективне покриття 50—80 %.

В угрупованнях гранітопетрофітних степів *D. hypanicus* трапляється в умовах підвищеної конкуренції як з боку злаків (*Festuca valesiaca*, *Stipa granitica*, *Phleum phleoides* та ін.), так і різнотрав'я (*Phlomis tuberosa* L., *Galatella villosa* (L.) Rchb. f., *Achillea ochroleuca* Ehrh., *Thalictrum minus* L., *Eremogone rigida* (M. Bieb.) Fenzl, *Serratula erucifolia* (L.) Boriss., *Filipendula vulgaris* Moench, *Stachys transsilvanica*, *Galium verum* L., *Holosteum umbellatum* L., *Medicago romanica* Prodan, *Pilosella echioides* (Lum.) F. Schultz et Sch. Bip., *Poterium sanguisorba* L., *Allium podolicum* (Asch. et Graebn.) Blocki ex Racib., *Salvia nutans* L., *Coronilla varia* L., *Seseli campestre* Besser., *Veronica prostrata* L. та ін.). Загальне проективне покриття травостою — 60—90 %.

Параметри популяційної структури виду залежать як від еколого-ценотичних та екологічних умов місцезростання, так і характеру та інтенсивності антропогенного впливу. Максимальною (3,6—5,3 особин на 1 м²) є щільність популяцій у розколинах скель та на кам'янисто-щебенистих ґрунтах на гранітах, за умов незначного задерніння ґрунту і низького рівня фітоценотичної конкуренції. Посилення ролі злаків в угрупованнях призводить до зниження щільності особин у популяціях *D. hypanicus* (до 0,7—1,3 особин на 1 м²).

Розміщення особин *D. hypanicus* по площі популяційного поля є дифузним, компактно-дифузним або контагіозним залежно від орографії екоотопів та специфіки способів розповсюдження насіння — балістичного чи анемохорного в поєднанні з гідрохорним. В умовах більш-менш однорідного екоотопу та рівномірного розподілу розрідженого трав'яного покриву, який формується на кам'янисто-щебенистих ґрунтах та осипах граніту, популяції *D. hypanicus* характеризуються дифузним типом розміщення особин. У таких угрупованнях при збільшенні щільності трав'яного покриву тип розміщення особин *D. hypanicus* змінюється на компактно-дифузний, що корелює зі зменшенням щільності особин у популяціях. Для популяцій *D. hypanicus* у розколинах скель та на кам'янисто-щебенистих ґрунтах, а також кам'янистих степах, характерний контагіозний або компактно-дифузний тип просторової структури.

Переважає більшість популяцій виду відзначається монодомінантними віковими спектрами з абсолютним максимумом на зрілих генеративних осо-

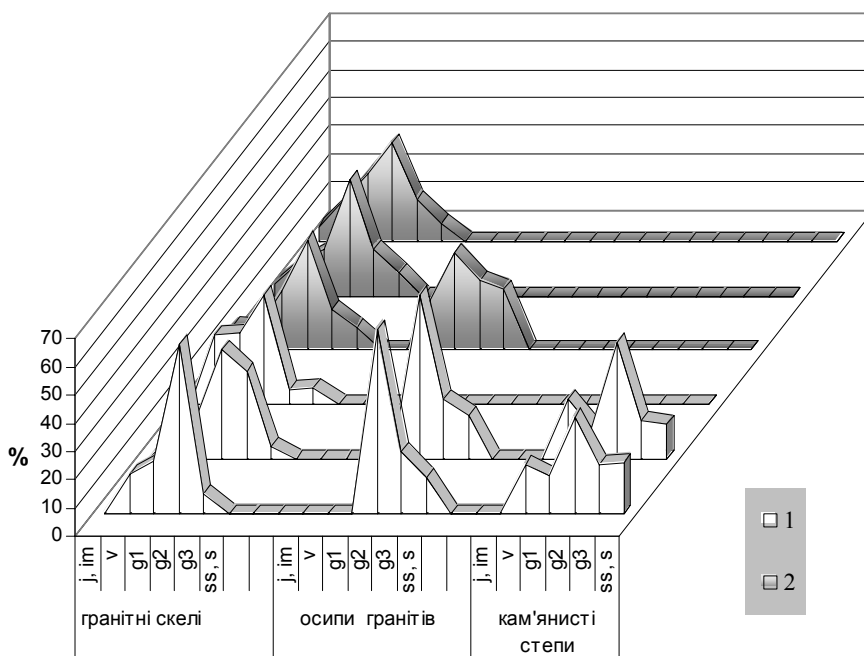


Рис. 2. Вікові спектри модельних популяцій *D. hypanicus* в Кодимо-Єланецькому Побужжі. Рівень фітоценотичної конкуренції: 1 — високий або помірний; 2 — незначний

Fig. 2. The age spectra of populations *D. hypanicus* in Codymo-Elanetsky Bug Region. Level of phytocenosis competition: 1 — high or temperate; 2 — insignificant

бинах (рис. 2), що зумовлене тривалістю цього вікового стану. Достатньо високі індекси віковості (0,38—0,61) свідчать про зрілість популяцій виду. Варіації кількісного складу інших вікових груп онтогенетичних спектрів передусім спричинені еколого-ценотичними умовами та рівнем антропопресії у конкретних екофітонах. У популяціях, приурочених до розколин скель і кам'янисто-щебенистих ґрунтів на гранітах, формуються правосторонні вікові спектри, які в умовах значної фітоценотичної конкуренції або сильних антропогенних навантажень характеризуються факультативною неповночленністю, пов'язаною з елімінацією проростків та сходів. Неповночленні правосторонні вікові спектри популяції *D. hypanicus* мають також у кам'янистих степах. На осипах граніту вони регресивні або інвазійні. Кількість віргінільних особин збільшується в популяціях, приурочених до угруповань кам'янисто-щебенистих ґрунтів та кам'янистих степів, що пояснюється сповільненням темпів розвитку особин у цьому віковому стані. Правосторонність вікових спектрів популяцій *D. hypanicus* засвідчує також, що вони поновлюються лише насінневим шляхом. Кількісно найбільш мінливою у вікових спектрах є прегенеративна фракція. Внаслідок збільшення фітоценотичної напруженості та рівня антропопресії в усіх популяціях *D. hypanicus* ускладнюється розвиток особин на ранніх етапах онтогенезу і поновлення популяцій новими генераціями особин стає нерегулярним.

Висновки

Dianthus hypanicus — вузькоареальний південнобузький гранітно-степовий ендемічний реліктовий вид з вузьким діапазоном екологічних потенцій. Є асектатором у стресових умовах гранітних відслонень та кам'янистих степів з малозімкненим рослинним покривом.

За біоморфою — це примітивний напівкущик, моноцентричний, з тривалим онтогенетичним розвитком без зміни поколінь з вираженим періодом старіння, середніми темпами розвитку та досить тривалим активним ростом пагонів. Біоморфологічні особливості виду зумовлюють правосторонній характер вікових спектрів більшості природних популяцій, а при зменшенні рівня фітоценотичної конкуренції — бімодальний, в окремих випадках — навіть лівосторонній. Незначна конкурентоспроможність сходів *D. hypanicus*, незважаючи на високі показники його насінневої продуктивності та схожості насіння, лімітує експансію виду і розширення площ популяцій, зумовлює низьку щільність особин.

Природними факторами, що лімітують поширення *D. hypanicus*, передусім є вузька екологічна амплітуда та обмежена кількість екоотопів з оптимальними для виду еколого-ценотичними умовами, які підсилюються дією антропопресії. Негативний антропогенний вплив спричинює головним чином зменшення кількості та площ локалітетів виду внаслідок розробок кар'єрів для видобування граніту або затоплення деяких острівних популяцій, посилення рекреаційних і пасквальних навантажень. Найдієвішими заходами охорони виду є збереження всіх його місцезнаходжень, зменшення антропогенного впливу, відновлення втрачених та поліпшення стану існуючих природних популяцій шляхом підсівання насіння, зібраного на культиваційних ділянках, та введення в культуру. Для забезпечення надійної охорони виду слід підвищити природоохоронний статус РЛП «Гранітно-степове Побужжя», в якому знаходиться більшість популяцій *D. hypanicus*, до рівня національного природного парку та здійснити його зонування.

1. Андржиевский А. Исчисление растений Подольской губернии и смежных с нею мест. — Киев: Университет. типограф., 1860. — 51 с.
2. Андрієнко Т.Л., Прядко О.І., Сіденко В.М. Рослинний світ гранітних відслонень Кіровоградщини та його охорона // Укр. ботан. журн. — 1995. — 52, № 6. — С. 866—873.
3. Байкова Е.В. Опыт построения системы жизненных форм рода *Salvia* (*Lamiaceae*) // Ботан. журн. — 2006. — 91, № 6. — С. 856—870.
4. Бармак І.М. Стан модельних популяцій *Dianthus hypanicus* Andrз. (*Caryophyllaceae*) на Кіровоградщині // Укр. ботан. журн. — 2006. — 63, № 5. — С. 694—698.
5. Беспалова З.Г. К биологии полукустарничков-эдификаторов фитоценозов Ногайских пустынных степей и сухих степей Центрального Казахстана // Ботан. журн. — 1960. — 45, № 10. — С. 1462—1475.
6. Беспалова З.Г. О жизненной форме «полукустарничек» // Пробл. совр. ботан. Т. 2. — М.; Л.: Наука, 1965. — С. 65—69.
7. Борисова И.В. Основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана // Ботан. журн. — 1960. — 45, № 1. — С. 19—33.

8. Борисова И.В., Попова Т.А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Ботан. журн. — 1990. — **75**, № 10. — С. 1420—1426.
9. Гатиук Л.Е. О внешней структуре «полудревесных растений» и возможных принципах их разграничения // V Делегат. съезд Всесоюз. ботан. о-ва: Тез. докл. — Киев: Изд-во АН СССР, 1973. — С. 118—119.
10. Гатиук Л.Е. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. — 1974. — **79**, № 3. — С. 84—100.
11. Голубев В.М. Про морфогенез симподіальних напівчагарничків Кримської яйли // Укр. ботан. журн. — 1969. — **26**, № 2. — С. 37—43.
12. Голубев В.Н. К определению понятий жизненных форм полукустарничков, полукустарников, кустарничков и кустарников // Бюл. Гос. Никит. ботан. сада. — 1973. — **1** (20). — С. 9—11.
13. Голубев В.Н. О морфогенезе жизненных форм полукустарничков, полукустарников и кустарничков в условиях Южного берега Крыма // Бюл. Гос. Никит. ботан. сада. — 1974. — **1** (23). — С. 5—8.
14. Голубев В.Н. К методике количественного изучения редких и исчезающих растений флоры Крыма // Бюл. Гос. Никит. ботан. сада. — 1977. — **1** (32). — С. 11—15.
15. Дідух Я.П., Федорончук М.М., Бурда Р.І. *Dianthus hypanicus* Andr. — Гвоздика бузька // Екофлора України. — Т. III. — К.: Фітосоціоцентр, 2002. — С. 426—427.
16. Єремко І.О. Флористичні особливості фрагментів степу середньої течії р. Інгула // Укр. ботан. журн. — 1995. — **52**, № 4. — С. 461—465.
17. Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Мичурин В.Г. и др. Программа и методические подходы к популяционному мониторингу растений // Биол. науки. — 1989. — № 12. — С. 65—75.
18. Заповідні куточки Кіровоградської землі. — К.: Арктур-А, 1999. — 240 с.
19. Заугольнова Л.Б., Денисова Л.В., Никитина С.В. Программа и методика наблюдений за популяциями видов растений Красной книги СССР. — М.: Агропром, 1987. — 34 с.
20. Заугольнова Л.Б., Денисова Л.В., Никитина С.В. Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. — 1993. — **98**, № 5. — С. 100—108.
21. Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Комаров А.С., Ханина П.Г. Мониторинг фитопопуляций // Усп. совр. биол. — 1993. — **113**, № 4. — С. 402—414.
22. Клеопов Ю.Д. Обзор представителей р. *Dianthus* Украины и сумжных местностей // Вісн. Київ. ботан. саду. — 1932. — Вип. 14. — С. 99—140.
23. Клоков М.В. Рід Гвоздика — *Dianthus* L. // Флора УРСР. — Т. IV. — К.: Вид-во АН УРСР, 1952. — С. 597—645.
24. Козлова Н.А. Анатомио-экологическая характеристика полукустарничков Восточного Крыма // Ботан. журн. — 1953. — **38**, № 4. — С. 497—512.
25. Конопля Н.И., Петренко С.В., Дрель В.Ф., Лесняк Л.И. Методическое пособие по изучению популяций травянистых растений на полевой практике по ботанике. — Луганск, 1996. — 72 с.
26. Котов М.И. Реликты и эндемы равнинной части Украины и Крыма // V Делегат. съезд Всесоюз. ботан. о-ва: Тез. докл. — Киев: Изд-во АН СССР, 1973. — С. 28—29.
27. Котов М.И., Танфильев В.Г. Ботанико-географічний нарис долини р. Інгула // Журн. Ін-ту. ботан. ВУАН. — 1934. — № 2(10). — С. 75—113.
28. Крицька Л.І. Гвоздика бузька — *Dianthus hypanicus* Andr. (*Caryophyllaceae*) // Червона книга України. Рослинний світ. — К.: УЕ, 1996. — С. 69.
29. Малиновський К.А. Популяційна біологія рослин: її цілі, завдання і методи // Укр. ботан. журн. — 1986. — **48**, № 4. — С. 5—12.
30. Мороз И.И. Гвоздичные природной флоры для декоративного садоводства. — Киев: Наук. думка, 1983. — 150 с.
31. Новосад В.В. Флора Керченско-Таманского региона (структурно-сравнительный анализ, экофлоротопологическая дифференциация, генезис, перспективы рационального использования и охраны). — Киев: Наук. думка, 1992. — 278 с.

32. *Останко В.М.* Ейдологічні, популяційні і ценотичні основи фітосозології (на прикладі флори південного сходу України): Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. — К., 1999. — 32 с.
33. *Пачоский И.К.* Материалы для флоры степей Юго-Восточной части Херсонской губернии // Зап. Киев. об-ва естествоиспыт. — 1890. — **11**, вып. 1. — С. 37—171.
34. *Пачоский И.К.* Основные черты развития флоры юго-западной России. — Херсон: Паровая типолитография насл. О.Д. Ходушиной, 1910. — 430 с.
35. *Прядко О.І., Андрієнко Т.Л., Крицька Л.І.* *Dianthus hypanicus* Andr. (*Caryophyllaceae* Juss.) в Україні // Укр. ботан. журн. — 1999. — **56**, № 3. — С. 310—313.
36. *Популяционные исследования растений в заповедниках.* — М.: Наука, 1989. — 171 с.
37. *Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в естественных ценозах // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. — Сер. 3. Геоботаника. — 1950. — Вып. 6. — С. 7—204.
38. *Работнов Т.А.* Структура и методика изучения ценологических популяций многолетних травянистых растений // Экология. — 1978. — № 2. — С. 5—13.
39. *Рачковская Е.И.* К биологии пустынных полкустарничков // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. — Сер. 3. Геоботаника. — 1957.— Вып. 11. — С. 5—87.
40. *Рідкісні рослини флори України в культурі.* — К.: Наук. думка, 1982. — 216 с.
41. *Рысин Л.П., Казанцева Т.Н.* Метод ценопопуляционного анализа в геоботанических исследованиях // Ботан. журн. — 1975. — **60**, № 2. — С. 199 — 209.
42. *Серебрякова Т.И.* О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и ритм развития высших растений: Межвуз. сб. науч. работ. — М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1987. — С. 3 — 19.
43. *Серебрякова Т.И.* Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. — 1977. — **82**, № 5. — С. 112 — 128.
44. *Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А., Фаликов Л.Д.* Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). — М.: Наука, 1976. — С. 14 — 43.
45. *Собко В.Г.* Ендемічні та реліктові елементи флори гранітних відслонень Придніпровської височини // Укр. ботан. журн. — 1972. — **29**, № 5. — С. 624 — 630.
46. *Собко В.Г.* Стежинами Червоної книги України. — К.: Урожай, 1993. — 180 с.
47. *Уранов А.А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. — 1975. — № 2. — С. 7 — 33.
48. *Уранов А.А., Смирнова О.В.* Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. — 1969. — **74**, № 1. — С. 119 — 134.
49. *Ценопопуляции растений (основные понятия и структура).* — М.: Наука, 1976. — 217 с.

Рекомендує до друку
Я.П. Дідух

Надійшла 27.11.2007

О.Ф. Щербакова

Ботанический музей Национального научно-природоведческого музея НАН Украины, г. Киев

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ *DIANTHUS HYpanicus* ANDRZ. В КОДЫМО-ЕЛАНЕЦКОМ ПОБУЖЬЕ

Рассмотрены особенности жизненной формы, онтоморфогенеза, вопросы популяционной демографии и охраны редкого эндемического реликтового вида *Dianthus hypanicus* Andr.

Ключевые слова: *Dianthus hypanicus*, биоморфология, онтогенез, демография популяций, охрана.

O.F. Scherbakova

Museum of Botany of the National Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

BIOMORPHOLOGY AND POPULATIONAL PECULIARITIES OF *DIANTHUS HYPANICUS* ANDRZ. IN THE KODYMO-ELANETSKY BUG REGION

Peculiarities of life forms, ontomorphogenetic, and issues of population demography and conservation of the rare, endemic and relict species *Dianthus hypanicus* Andr. are considered.

Key words: *Dianthus hypanicus*, *biomorphology*, *ontomorphogeny*, *population demography*, *conservation*.