

ОНТОГЕНЕТИЧНА СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ ЗЛАКІВ В УМОВАХ ВИПАСАННЯ НА ЗАПЛАВНИХ ЛУКАХ Р. СУЛИ

Л. М. Бондарєва, к.б.н., доцент, Сумський національний аграрний університет

Проводиться аналіз онтогенетичної структури популяцій чотирьох видів ценозоутворюючих злакових рослин в умовах пасовищного використання лучних фітоценозів заплави р. Сули. Розроблена модель розподілу популяцій злаків за віковими категоріями з урахуванням реальної тривалості кожного із етапів онтогенезу. Встановлено, що надмірне випасання призводить до неповночленності вікових спектрів і скорочення загальної тривалості онтогенезу.

***Ключові слова:** заплавні луки, злаки, пасквальний градієнт, онтогенетична структура популяцій.*

Постановка проблеми. Річка Сула протікає по густозаселеній території Сумської області. При цьому заплавні лучні угруповання виявляються основними джерелами кормів для с.-г. тварин. Систематичне користування досліджуваними заплавними луками викликало підсилення мозаїчності травостою, яка природними шляхами виникає в наслідок нерівномірності рельєфу заплави та особливостей відростання рослин і формування ними клиноподібних заростей. Підсилення цього явища спостерігається через випасання тварин, які вибірково поїдають рослини, спричиняють локальне ущільнення ґрунту, що робить мозаїчним весь процес ґрунтоутворення. Як наслідок таких змін – пригнічення популяцій ценозоутворюючих злаків, порушення їх природного відновлення і часто – до зникнення із травостою [15].

Аналіз онтогенетичної структури популяцій дає можливість оцінити ступінь антропогенного впливу на лучні угіддя і відкоригувати на цій основі режим користування ними.

Аналіз останніх досліджень і публікацій.

Вивченню закономірностей популяційного життя рослин приділяється значна увага [2, 6, 10, 12, 14], оскільки від структури і функціонування популяцій залежить сталість видового складу, структури фітоценозів та інших їх характеристик, зокрема, продуктивність [15]. Досить добре досліджені особливості протікання онтогенезу і вікові спектри популяцій багатьох видів рослин. За даними Л.А. Жукової і ін. [4] число таких видів перевищує п'ять сотень. У 79,1% із них вікові спектри виявляються неповночленними за відсутності сходів і ювенільних особин.

Вже першими дослідниками вікової структури популяцій було відмічено, що вікові спектри відображають умови існування рослин [4-6, 11-13]. Їх можна побудувати, спираючись або на чисельність рослин різних вікових груп, або на їх сумарну фітомасу. Побудовані за цими двома способами вікові спектри одних і тих же популяцій, суттєво відрізняються між собою. Це доводить той простий факт, що маса проростків завжди менше за масу віргінільних і, тим більше, генеративних особин. Тому, зазвичай, вікові спектри будують враховуючи саме число особин рослин різних вікових станів. Цей підхід був доповнений і реалізований в наших дослідженнях.

Будь-яке випасання призводить до декіль-

кох ефектів: а) відокремлюється частина фітотомаси рослин за рахунок її поїдання тваринами, б) ґрунт ущільнюється та в) екскременти тварин локально удобрюють ґрунт. Ущільнення підвищує капілярність, призводить до підняття рівня ґрунтових вод, що в лісостеповій і, особливо, степовій зонах, супроводжується підвищенням засоленості. Проте, наявність певної кількості тварин, що випасаються є умовою існування лук. Під час відсутності цього фактору на луці накопичується шар із старих листків і пагонів, гірше прогрівається ґрунт, зростає чисельність гризунів. Такі луки починають заростати чагарниками і деревами. Помірне випасання оптимізує умови лучних екосистем і створює певний баланс між лучним фітоценозом і великими фітофагами [16].

Інтенсивне нерегульоване випасання призводить до пасовищної (пасквальної) дигресії. Полідомінантні угруповання заміщуються монодомінантними. Роль ценозоутворювачів починають виконувати менш цінні з кормової точки зору види різнотрав'я, а іноді і лучні бур'яни. Аналогічні процеси вже описувались на заплавних луках України Л.С. Балашовим [1], Куземко А.А. [8], а Цариком І.В. [15] – для популяцій рослин Карпат.

Мета досліджень. За мету було обрано розробку об'єктивної моделі розподілу особин злаків за віковим станом в нормальній ценопопуляції злаків з урахуванням реальної тривалості кожного із етапів онтогенезу, а також порівняння динаміки онтогенетичної структури чотирьох ценозоутворюючих видів злаків різних біоморфологічних груп на градієнті пасквальної дигресії.

Вихідний матеріал, методика та умови проведення досліджень. Дослідженням були охоплені заплавні луки верхньої та середньої течії р. Сули (притоки Дніпра) в межах Сумської області. Регіон дослідження розташований у північно-східній частині Лівобережної України в межах Сумської області, охоплюючи заплаву річки Сули від її витоків до меж Сумської області. Він знаходиться в межах Північної лісостепової області Придніпровської рівнини та займає значну частину Лівобережно-Дніпровської лісостепової провінції.

Для детального аналізу онтогенетичної структури популяцій лучних рослин було обрано сім видів злаків, які є найбільш характерними ценозоутворювачами лучних ценозів заплави

р. Сули. Група досліджуваних видів включає представників основних біоморфологічних груп

злаків, характерних для лучних травостоїв [8] (табл.1).

Таблиця 1

Перелік досліджуваних видів злаків різних біоморф

Біоморфологічна група злаків	Види рослин
Нещільнокущовий	<i>Festuca pratensis</i> Huds. – костриця лучна
Щільнокущовий	<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv. – щучник дернистий
Кореневищно-нещільнокущовий	<i>Alopecurus pratensis</i> L. – китник лучний
Довгокореневищний	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski. – пирій повзучий

З метою дослідження онтогенезу злаків використовувались ключові ділянки, одна із яких вважалася базовою і знаходилася за умов відсутності або мінімальної дії випасання, відзначаючись високою рясністю досліджуваного виду. Такими базовими ключовими ділянками (БКД) були обрані: для ***Festuca pratensis*** - асоціація *Festuca pratensis* + *Poa pratensis*; для ***Deschampsia cespitosa*** - асоціація *Deschampsia cespitosa* + *Festuca pratensis*.; для ***Alopecurus pratensis*** - асоціація *Alopecurus pratensis* + *Beckmannia eruciformis*; для ***Elytrigia repens*** - асоціація *Poa angustifolia* + *Elytrigia repens*.

Переважно всі базові ключові ділянки знаходились на територіях гідрологічних заказників заплави р. Сули, де антропогенні навантаження були мінімальними. До кожної базової ключової ділянки підбирались варіанти лучних травостоїв з наростаючим антропогенним впливом у вигляді підвищення інтенсивності випасання сільськогосподарських тварин аж до стадії збою. Вони в цілому складали пасквальний градієнт антропогенного впливу на луку.

Для ділянок, що знаходяться під випасанням, відповідно до прийнятих підходів [1, 8, 9] градієнт поділявся на п'ять ступенів (рівнів) пасквальної дигресії травостою луки. Перший ступінь (ПД1) - відповідіає БКД. Другий ступінь (ПД2) - випасання помірне. Кількість верхових злаків залишається високою, підсилюється роль низових злаків. Випасання проводиться за прийнятою у регіоні схемою: 2 – 3 голови великої рогатої худоби на 1 га. Третій ступінь (ПД3) - випасання інтенсивне. Переважають стійкі до такого впливу злаки і різнотрав'я. Домінування переходить до пасовищних низових злаків (*Poa pratensis*, *Festuca rubra*), часто підсилюється роль осок і різнотрав'я, що погано поїдається. З'являються пасовищні бур'яни. Четвертий ступінь (ПД4) - випасання надмірне. Переважають отруйні та неїстівні рослини. Верхові злаки майже відсутні. Травостій розріджений. З'являються скотобійні плями, стежки, підсилюється купинність. П'ятий ступінь (ПД5) - збійне пасовище. Багато низкорослих видів різнотрав'я (*Potentilla anserina*, *Polygonum aviculare* та ін.). Багато ділянок оголеного ґрунту.

З метою виявлення особливостей вікової структури популяції закладались й описувались пробні ділянки площею 1,0 м². Підрахунок чисельності дрібних особин і сходів в їх межах про-

водився на ділянках розміром 0,25 м². На кожній пробній ділянці відбирались особини досліджуваних видів рослин, підраховувалась їх загальна кількість і чисельність представників кожного етапу онтогенезу. В ході цього етапу роботи було визначено вікову належність 2796 особин злаків.

Під час періодизації онтогенезу нами використовувались різні ключові ознаки. Для *F. pratensis* та *D. cespitosa*: особливості росту бічних пагонів, діаметр і характер дерновини, співвідношення живих і відмерлих її частин, ступінь партикуляції, кількість і забарвлення бічних коренів. Для *A. pratensis*: розвиток головного кореня на початкових етапах онтогенезу, формування кореневища, його галузнення й кількість та забарвлення бічних коренів. Для *E. repens*: поява і розвиток головного кореня, формування кореневищ, їх колір, число парціальних утворень. Для досліджуваних видів злаків виділялись такі вікові стани: проростки (*p*) → ювенільні (*j*) → іматурні (*im*) → віргінільні (*v*) → молоді генеративні (*g₁*) → середньогенеративні (*g₂*) → старі генеративні (*g₃*) → субсенільні (*ss*) → сенільні (*s*).

Результати досліджень. Т.А. Работновим [11] за віковим складом фітопопуляції були поділені на три категорії: інвазійні, нормальні і регресивні. При цьому як автором, так і його послідовниками [5] не розроблені об'єктивні критерії визначення вікової категорії популяції. Так, оцінка здійснюється просто за переважанням в популяції особин тих або інших вікових станів. З метою об'єктивізації інтегральної оцінки вікових категорій популяцій нами для досліджуваних видів злаків була розроблена модель, що дозволяє об'єктивізувати віднесення конкретної популяції до однієї з цих трьох категорій із урахуванням тривалості окремих етапів онтогенезу. При цьому ми виходили з того, що всі досліджувані злаки мають середню тривалість існування генети 12 – 15 років і онтогенез всіх досліджуваних видів злаків однаково поділений на дев'ять вікових етапів. У такому випадку в нормальній популяції, що зростає за оптимальних умов, особини кожного із вікових станів (окремо) повинні складати 11,1 % (рис. 1. а). Але реальна тривалість перебування рослини в конкретному віковому стані не однакова.

На основі літературних даних і власних польових досліджень ми встановили, що найкоротшою виявляється тривалість перебування особин

злаків у стані проростків (*p*), дещо довшою - у ювенільному (*j*), іматурному (*im*) і сенільному (*s*) станах. Найбільш довгостроково злаки можуть перебувати в стані віргінільних особин (*v*) і, особливо, у стані *g*₂. З урахуванням цього факту нормальний віковий спектр для злаків повинен включати такі частки особин (у відсотках): *p* – 3,6, *j* – 5,6, *im* – 5,6, *v* – 18,5, *g*₁ – 11,1, *g*₂ – 22,3, *g*₃ – 11,1, *ss* – 16,6, *s* – 5,6 (рис 1. б). В такій популяції частка догенеративних особин складає 33,3 %, генеративних - 44,5 % і постгенеративних - 22,2 %. Із 95 %-вим довірчим інтервалом ідеальна нормальна вікова популяція злаків може містити до-

генеративних особин 28,3 - 38,3 %, генеративних особин - 39,5 - 49,5 % і постгенеративних - 17,2 - 27,2 %. У випадку, коли догенеративних особин більше 38,3%, популяція із 95%-ою статистичною достовірністю належить до категорії *інвазійних*, а якщо постгенеративних особин більше 27,2%, вона може класифікуватись як *регресивна*. Категорія *нормальних* популяцій визначається як досить широка: вона може бути неповночленною, але генеративних особин у ній повинно бути не менше 28,3 %. Надалі цей підхід був нами використаний при оцінці вікової категорії популяцій досліджуваних злаків за різних умов зростання.

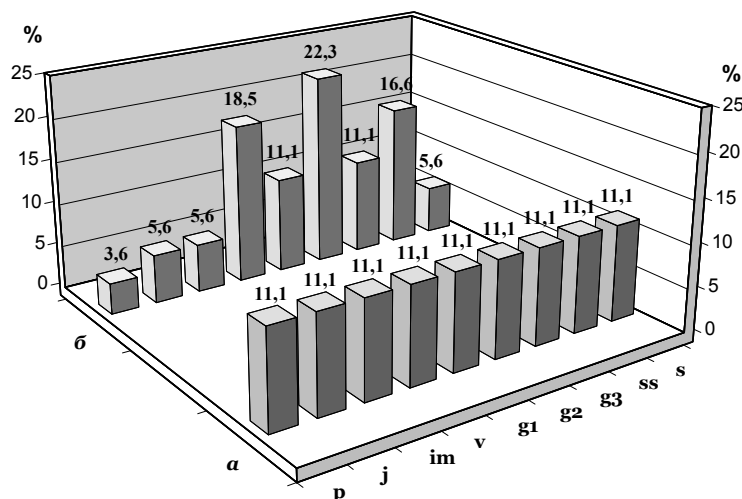


Рис. 1. Моделі розподілу особин злаків за віковим станом в нормальній ценопопуляції злаків:

а – частка особин в популяції (%) за умови однакової тривалості всіх етапів онтогенезу;
б – частка особин в популяції (%) з урахуванням реальної тривалості етапів онтогенезу

Festuca pratensis (рис. 2). В популяції *F. pratensis*, що знаходилась у складі вихідних асоціацій (БКД) віковий спектр нормальний, повночленний, правобічний, догенеративних особин мало. Переважали середньовікові генеративні і віргінільні, відмічено наявність сенільних особин. При цьому були майже відсутні сходи і проростки (їх частка не перевищувала 5 %). Характерним для вікової структури популяції *F. pratensis* виявився „провал” у віковому спектрі на середньогенеративних особинах, що пояснюється досить

поширеним відмиранням рослин у догенеративному стані і швидким проходженням генеративних фаз онтогенезу. На сенільному та субсенільному етапах *F. pratensis* може знаходитись п'ять-шість років [2] Ймовірно, саме тому частка таких особин у популяції на БКД близько 15 %. За роками спостережень вікові спектри цього виду досить стабільні. Щорічні флуктуації відбувались, як правило, за рахунок молодшої частини популяції, що вже відзначалося в літературі [2, 7].

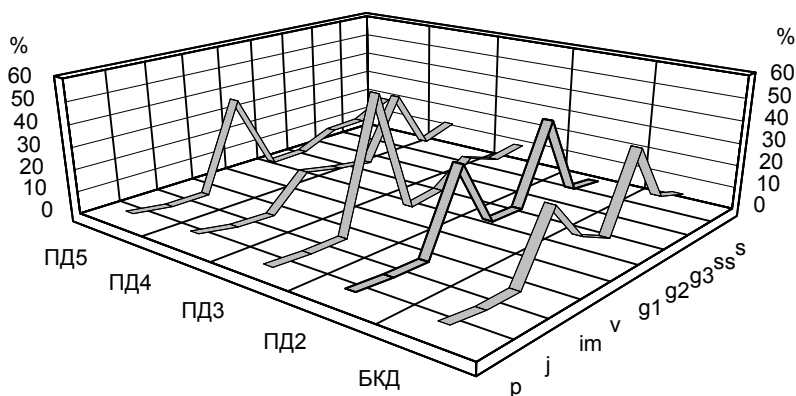


Рис. 2. Вікові спектри *Festuca pratensis*

За градієнтом пасквальної дигресії фітоценозів віковий спектр *F. pratensis* відповідав інвазійним популяціям і тільки на ПД5 він набував характеру регресивного. Для таких вікових спектрів за градієнтом пасовищної дигресії характерне збільшення частки віргінільних особин, частка сенільних при цьому зростає у два-чотири рази. Вікові спектри стають неповночленними за рахунок випадання з них проростків, ювенільних або іматурних рослин. Та, в цілому, це зміни флюктуаційного характеру і можна погодитись із Л.А. Жуковою [4], І.М.Єрмаковою [2], що віковий тип популяцій *F. pratensis* при випасанні істотно не відрізняється від вихідного, і тільки на ПД2-ПД3 популяції ніби „омолоджуються” за рахунок нагромадження в них віргінільних особин.

В цілому, для *F. pratensis* характерне переважання на пасовищах вегетативних рослин. В популяціях завжди нечисленні, а в окремі роки цілком відсутні ювенільні, віргінільні та іматурні особини. Однак, при всіх видах антропогенного впливу за рахунок нормального проходження особинами онтогенетичного циклу, популяції не втрачають стійкості.

Deschampsia cespitosa (рис.3). На базовій ключовій ділянці на фоні низької рясності популяція *D. cespitosa* мала характер інвазійної із часткою догенеративних особин близько 50%. За спостереженнями Л.А. Жукової [3] у цього виду в різні за кількістю опадів роки віковий тип популяції залишається стабільним. Це відповідає і нашим даним.

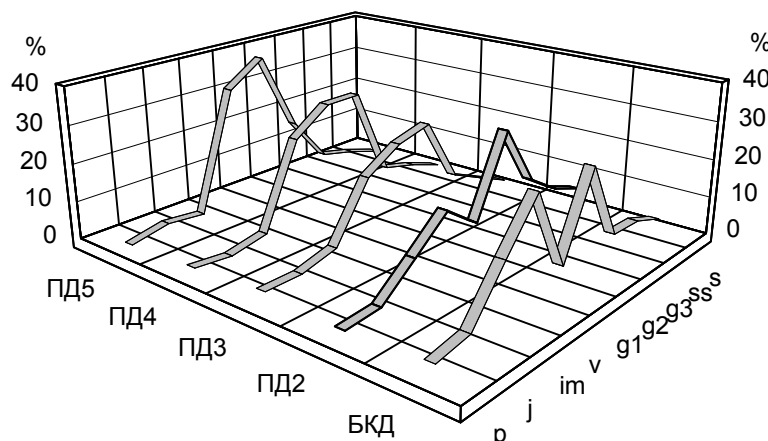


Рис. 3. Вікові спектри *Deschampsia cespitosa*

Вже на перших ступенях градієнту пасквальної дигресії популяції переходили до категорії нормальних. У *D. cespitosa* передгенеративний, генеративний і постгенеративний періоди за тривалістю приблизно однакові, тому популяції за цих умов були зрілими нормальними. При підвищенні пасовищних навантажень вони залишались нормальними, але неповночленними за рахунок нерегулярності появи сходів. Переважали в таких популяціях віргінільні і молоді генеративні особини. Якщо розглядати групу генеративних рослин в цілому, можна зазначити, що пасовищні навантаження призводять до підвищення частки генеративних особин від 50 – 55 % до 62 – 67 %. Нагромадження в популяціях під впливом тривалого випасання віргінільних особин раніше відзначала і Л.А. Жукова [3], пояснюючи це тим, що вихідні дерновини рослини розпадаються на 5 – 15 окремих самостійних партикул.

Режим випасання омолоджував популяції *D. cespitosa*, оскільки він спричиняв зниження кількості найменш життєздатних старих генеративних і субсенільних особин. Паралельно зміні вікової структури популяцій на пасквальному градієнті істотно збільшувалась участь *D. cespitosa* у складі травостою і зростали розміри окремих особин.

В цілому, у заплаві р. Сули популяції *D. cespitosa* відрізнялись високою стійкістю вікового складу як за роками, так і за інтенсивністю господарського користування.

В літературі відзначалось, що при осушенні лук популяції цього виду швидко старіють і починають випадати з угруповання [3, 4, 8]. Оскільки на заплавах р. Сули більш яскраво виражені процеси заболочування, такі явища нами не спостерігались.

Alopecurus pratensis (рис.4). На базовій ключовій ділянці популяція *A. pratensis* мала характер нормальної, повночленної із рівномірним розподілом особин за категоріями онтогенетичного стану.

За умов градієнту пасовищної дигресії популяції переходили до категорії інвазійних, повночленних або неповночленних. При посиленні пасовищних навантажень пік чисельності особин в них зміщувався на віргінільні рослини, а частка субсенільних і сенільних особин збільшувалась від 10 – 11 % до 24 – 25%.

Elytrigia repens (рис.5). На БКД популяція *E. repens* була нормальною, повночленною із переважанням середньовікових генеративних парціалей. Під впливом наростаючих пасовищних навантажень популяції такого типу поступово

переходили до категорії регресивних неповночленних. В їх складі, по-перше, зростала частка

віргінільних рослин, по-друге – субсенільних і сенільних.

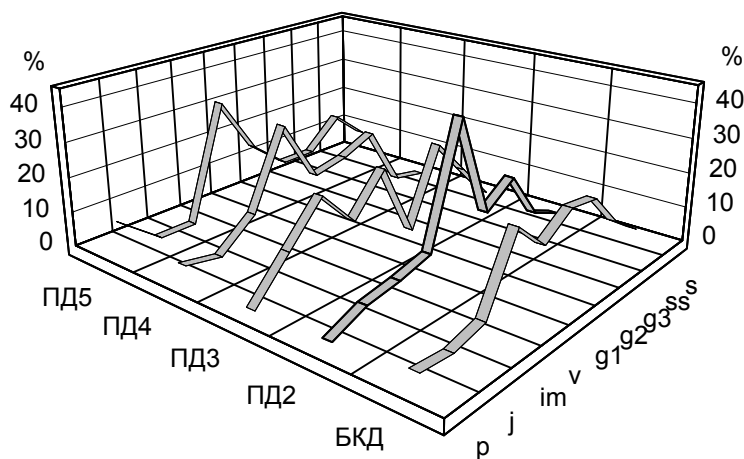


Рис. 4. Вікові спектри *Alopecurus pratensis*

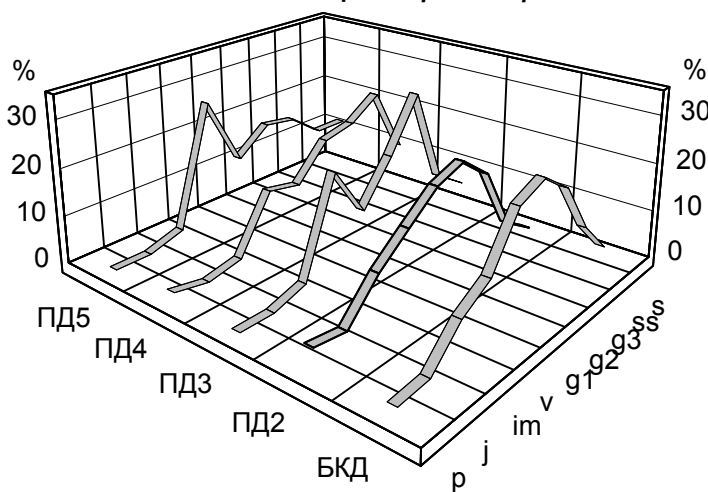


Рис. 5. Вікові спектри *Elytrigia repens*

Як довгокореневищний вид, *E. repens*, безумовно, погано переносив випасання, коли завчасно відбувалась дезінтеграція його клонів. Також порушувалось і насіннєве відновлення.

Висновки. Належність фітопопуляції злаків до інвазійних, нормальних чи регресивних доцільно визначати з урахуванням тривалості окремого етапу онтогенезу, а саме: якщо догенеративних особин більше 38,3 %, то популяція належить до категорії інвазійних, якщо постгенеративних особин більше, ніж 27,2 %, вона класифікується як регресивна. Категорія нормальних популяцій повинна містити генеративних особин не менше 28,3 %.

В цілому, вивчення вікових спектрів популяцій чотирьох видів лучних злаків показало, що антропогенні процеси викликають визначені

трансформації вікової структури популяцій. За спостереженнями І.В. Царика [15] в таких випадках особливо часто страждає генеративна частина популяції.

Частково це властиво і для досліджуваних лучних злаків, але в ряді випадків при пасквальній дигресії найбільш вразливими виявлялись то молоді догенеративні, то, навпаки, постгенеративні, зі зниженою життєздатністю, особини.

Проведене дослідження показало, що будь-яке відчуження фітомаси призводить до неповночленності вікових спектрів і, відповідно, погіршує умови формування насіння й уповільнює насіннєве відновлення. Також спостерігається скорочення загальної тривалості онтогенезу, тому що пришвидшується перехід від однієї до іншої фази онтогенезу.

Список використаної літератури:

1. Балашов Л. С. Заплавні луки верхньої та середньої течії р. Сейм / Л.С. Балашов // Укр. ботан. журн. – 1967. - Том 24, № 1. - С. 88-94.
2. Ермакова И. М. Признаки возрастных состояний овсяницы луговой (*Festuca pratensis* Huds.) / И. М. Ермакова // Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ.

ществ. - Пермь, 1968 - С. 73-78.

3. Жукова Л. А. Изменение возрастного состояния популяции дернистого луговика (*Deschampsia caespitosa* P.B.) под влиянием выпаса / Л. А. Жукова // Биол. науки. - 1967. - № 8. - С. 66-72.

4. Жукова Л. А. Морфологическая поливариантность онтогенеза в природных популяциях растений / Л. А. Жукова, Н. В. Глотов // Онтогенез.- 2001. - Т. 32, № 6. - С. 455-461.

5. Заугольнова Л. Б. Типы возрастных спектров нормальных ценопопуляций растений / Л. Б. Заугольнова // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). - М., 1976. - С. 81 -92.

6. Злобин Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста : монография / Ю.А. Злобин. - Сумы : Университетская книга, 2009. - 263 с.

7. Кияк В. Г. Варіабельність онтогенезу особин у популяціях рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат / В. Г. Кияк // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. - 2012. - Том 3 (10), № 1. - С. 77 - 92.

8. Куземко А. А. Тенденції пасквальних змін лучної рослинності заплави р. Рось / А. А. Куземко // Укр. ботан. журн., 2002. - Т. 39, № 2. - С. 141-147.

9. Куркин А. А. Эколого-генетическая классификация лугов Окской поймы как основа для выявления оптимальных ступеней их пастбищной дигрессии / А. А. Куркин // Ботан. журн. - 2003. - Т. 88, № 3. - С. 18-29.

10. Малиновский К. А. Использование методов популяционной биологии в охране фитоценофонда и ботаническом ресурсоведении / К. А. Малиновский, И. В. Царик // Пробл. изуч. и сохран. биол. разнообразия. - Фрунзе, 1990. - С. 88.

11. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т. А. Работнов // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. - М.-Л.: Наука, 1950. - Вып. 6. - С. 77-204.

12. Смирнова О. В. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф / О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова, Н. А. Торопова [и др.] // Ценопопуляции растений. - М., 1976. - С. 14 - 43.

13. Уранов А. А. Изменчивость и динамика возрастных спектров некоторых луговых растений / А. А. Уранов, Н. М. Григорьева, В. Н. Егорова // Тр. МОИП. - 1970. - Т. 38. - С. 194-214.

14. Федорова А. И. Онтогенетические стратегии и тактики некоторых доминирующих видов злаков прибрежно-водной растительности Лено-Вилюйского междуречья / А. И. Федорова // Естественные и математические науки в современном мире: сб. ст. по матер. XV междунар. науч.-практ. конф. № 2(14). - Новосибирск : СибАК, 2014.

15. Царик И. В. Изменения структуры и функций популяций растений Карпат под влиянием антропогенных факторов / И. В. Царик // Популяции растений: принципы организации и проблемы охраны природы. - Йошкар-Ола, 1991. - С. 16-17.

16. Lewin R. On the benefits of being eaten / R. Lewin // Science. - 1987. - Vol. 236, N 4801. - P. 519-520.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ЗЛАКОВ В УСЛОВИЯХ ВЫПАСА НА ПОЙМЕННЫХ ЛУГАХ Р. СУЛЫ

Л. Н. Бондарева

Проводится анализ онтогенетической структуры популяций четырех видов ценозообразующих злаковых растений в условиях пастбищного использования луговых фитоценозов поймы р. Сула. Разработана модель распределения популяций злаков по возрастным категориям с учетом реальной длительности каждого из этапов онтогенеза. Установлено, что чрезмерный выпас приводит к неполночленности возрастных спектров и сокращению общей длительности онтогенеза.

Ключевые слова: пойменные луга, злаки, пасквальный градиент, онтогенетическая структура, популяции.

THE ONTOGENETIC STRUCTURE OF GRASSES POPULATION UNDER THE CONDITIONS OF PASTURAGE ON THE FLOOD MEADOWS OF THE SULA RIVER

L. Bondareva

The research of the ontogenetic structure of four species of the coenogenerating grasses plants under the conditions of the pascual usage of the meadow phytocenosis of the flood-lands of the Sula river is being carried out. The model of the allocation of grasses population has been worked up according to the age categories taking into account the real duration of each phase of ontogenesis. It was found that an excessive pasture lead to the incomplete age spectrums and to the shortening of the general duration of ontogenesis.

Key words: flood meadows, grasses, pascual gradients, ontogenetic (age) structure, populations.

Надійшла до редакції: 10.05.2016.

Рецензент: Коваленко І.М.