



doi: 10.15407/ukrbotj73.05.440

О.В. РОМЕНСЬКА, М.В. НЕЦВЕТОВ

Інститут еволюційної екології НАН України
вул. акад. Лебедева, 37, м. Київ, 03143, Україна
netsvetov@nas.gov.ua

ВПЛИВ АНТРОПОГЕННИХ ФАКТОРІВ НА ОНТОГЕНЕТИЧНУ СТРУКТУРУ ЦЕНОПОПУЛЯЦІЙ *ADONIS VOLGENSIS* (*RANUNCULACEAE*)

Romenska O.V., Netsvetov M.V. **The impact of anthropogenic factors on the age structure of *Adonis volgensis* (*Ranunculaceae*) populations.** Ukr. Bot. J., 2016, 73(5): 440–452.

Institute for Evolutionary Ecology, National Academy of Sciences of Ukraine
37, Acad. Lebedeva Str., Kyiv, 03143, Ukraine

Abstract. The age structure of seventeen populations of *Adonis volgensis* has been investigated in the steppe plant communities of the South-East of Ukraine (Donetsk Region) under various anthropogenic factors, including grazing and fire. Analysis of the ontogenetic spectra has shown that many individuals in the populations are in reproductive condition. It provides a stable position of the species in the plant communities of the studied territories. However, the impact of grazing and steppe fires affected the age structure of *A. volgensis* by redistribution of the individuals of different age groups in a population. The initial reaction to moderate anthropogenic stress was ageing of the populations due to dead young conspecifics and increased number of old individuals. Intensification of anthropogenic impacts, such as intensive grazing or the joint action of pyrogenic and pasturable factors, leads to increase in the number of young individuals and activation of restoration processes in *A. volgensis* populations.

Key words: ontogenetic spectrum, steppe plant communities, grazing, steppe fires, principal component analysis

Вступ

Adonis volgensis Steven ex DC. (*Chrysocyathus volgensis* (Steven) Holub) є типовою степовою рослиною, яка чутливо реагує на зміни в навколишньому середовищі. Так, надмірне випасання худоби, розорювання, заліснення та випалювання степових ділянок, а також збирання населенням рослин під час цвітіння призвели до зменшення чисельності популяцій цього виду та необхідності занесення його до «Червоної книги України» (Melnyk, Perehym, 2009). Наразі заходи з охорони та відновлення *A. volgensis* у природних та антропогенно змінених фітоценозах вимагають комплексного вивчення та моніторингу його ценопопуляцій.

Онтогенетична структура є однією з найстабільніших популяційних характеристик, що забезпечує насінневе та вегетативне розмноження, зміну поколінь у популяції, а отже й самопідтримання та самовідтворення виду за певних умов існування. Зміни онтогенетичної структури популяцій, які виявляються в перерозподілі особин різного онто-

генетичного стану, свідчать про адаптаційні процеси у відповідь на стресові впливи (Тсеноропуляції растениї, 1976; Zaugolnova, 1977; Zaugolnova, Smirnova, 1978).

Мета роботи – встановити структурні зміни ценопопуляцій *A. volgensis* за умов впливу антропогенних чинників різного характеру.

Об'єкти та методи досліджень

Протягом 2010–2013 рр. вивчали показники 17 ценопопуляцій *A. volgensis* на території Донецької обл. Характерними факторами антропогенного впливу на степ є випас та випалювання. У дослідженнях розділяли помірний та інтенсивний випас. Помірним випасом вважали поодинокі випасання свійської худоби та контрольований випас у буферній зоні заповідника, інтенсивним – неконтрольований її випас у стаді. Загальна характеристика місцезростань ценопопуляцій (ЦП) наведена в табл. 1. Облікові ділянки розміщувались у наступних рослинних угрупованнях:

ЦП 1. *Festuca valesiaca* Gaudin + *Stipa capillata* L. + *Caragana frutex* (L.) C. Koch. + *Salvia nutans* L.,

що доповнювали *Agropyron pectinatum* (M. Bieb.) P. Beauv., *Euphorbia stepposa* Zoz ex Prokh., *Teucrium polium* L.

ЦП 2. *Stipa capillata* + *S. lessingiana* Trin. & Rupr. + *Festuca* sp., що супроводжували *Elytrigia stipifolia* (Czern. ex Nevski) Nevski, *Medicago romanica* Prodan, *Veronica steppacea* Kotov, *Stachys transsilvanica* Schur.

ЦП 3. *Festuca valesiaca* + *Caragana frutex* + *Stipa capillata*, що доповнювали *Elytrigia trichophora* (Link) Nevski, *Rosa* sp., *Thalictrum minus* L., *Galium aparine* L.

ЦП 4. *Festuca valesiaca* + *Stipa capillata* + *Salvia nutans*, що супроводжували *Poa angustifolia* L., *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Crinitaria villosa* (L.) Grossh., *Euphorbia stepposa*, *Thymus marshallianus* Willd.

ЦП 5. *Festuca valesiaca* + *Elytrigia intermedia* (Host) Nevski + *Caragana frutex*, що доповнювали *Stipa capillata*, *Thalictrum minus* L., *Medicago romanica*.

ЦП 6. *Festuca valesiaca* + *Salvia nutans* + *Crinitaria villosa*, що супроводжували *Artemisia marshalliana* Spreng., *Eryngium campestre* L.

ЦП 7. *Festuca valesiaca* + *Bromopsis riparia* (Renm.) Holub + *Caragana frutex*, що доповнювали *Poa angustifolia*, *Salvia tesquicola* Klokov & Pobed., *Eryngium campestre*, *Thalictrum minus*.

ЦП 8. *Festuca valesiaca* + *Stipa capillata* + *Salvia nutans*, що доповнювали *Caragana frutex*, *Euphorbia stepposa*, *E. seguieriana* Neck.

ЦП 9. *Festuca* sp. + *Stipa capillata* + *Elytrigia intermedia* + *Artemisia austriaca* Jacq., що доповнювали *Poa angustifolia*, *Medicago romanica*, *Euphorbia stepposa*, *Stachys transsilvanica*, *Securigera varia* (L.) Lassen.

ЦП 10. *Festuca valesiaca* + *Crinitaria villosa* + *Eryngium campestre*, що супроводжували *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Poa bulbosa* L., *Medicago romanica*, *Artemisia austriaca*, *Crinitaria villosa*.

ЦП 11. *Festuca valesiaca* + *Crinitaria villosa* + *Stipa capillata*, що доповнювали *Artemisia marshalliana*, *Salvia tesquicola*, *Elytrigia repens*, *Rhaponticoides taliewii* (Kleopow) M.V. Agab. & Greuter.

ЦП 12. *Festuca valesiaca* + *Elytrigia intermedia* + *Bromopsis riparia* + *Crinitaria villosa*, що супроводжували *Eryngium campestre*, *Linum austriacum* L., *Salvia nutans*.

ЦП 13. *Festuca valesiaca* + *Elytrigia intermedia* + *Stipa capillata* + *Jurinea multiflora* (L.) B. Fedtsch., що до-

повнювали *Elytrigia repens*, *Thymus marshallianus*, *Caragana frutex* та *Crinitaria villosa*.

ЦП 14. *Festuca valesiaca* + *Elytrigia intermedia* + *Salvia nutans* + *Teucrium polium*, що супроводжували *Poa angustifolia*, *Jurinea multiflora*, *Artemisia austriaca*, *Stachys transsilvanica*.

ЦП 15. *Festuca valesiaca* + *Elytrigia trichophora* + *Euphorbia stepposa*, що доповнювали *Poa angustifolia*, *P. bulbosa*, *Salvia tesquicola* та *Marrubium praecox* Janka.

ЦП 16. *Festuca valesiaca* + *Salvia nutans* + *Stipa capillata*, що супроводжували *Poa angustifolia*, *Crinitaria villosa*, *Eryngium campestre*, *Medicago romanica*, *Plantago urvillei* Opiz.

ЦП 17. *Elytrigia intermedia* + *E. repens* + *Festuca valesiaca* + *Phlomis pungens* Willd. + *Euphorbia stepposa*, що доповнювали *Poa bulbosa*, *Salvia nutans*, *Medicago romanica*, *Plantago urvillei*.

Залежно від характеру антропогенного навантаження досліджені ценопопуляції *A. wolgensis* розділили на п'ять груп: I – ценопопуляції із умовно незмінених фітоценозів, а саме регіональних ландшафтних парків (РЛП), заповідника та локальних степових ділянок; II – ценопопуляції із ценозів за помірною випасу; III – ценопопуляції із ценозів за інтенсивною випасу; IV – ценопопуляції із фітоценозів за дії випалювання; V – ценопопуляції із ценозів за спільної дії пірогенного та пасквального факторів та випадки, коли рослини ценопопуляцій зазнали викопування під час цвітіння (зараховували рік викопування та рік потому, в який проявляються найбільші наслідки).

Для аналізу онтогенетичної структури ценопопуляцій *A. wolgensis* у межах стаціонарних дослідних майданчиків загальною площею 150–200 м² на 10 облікових ділянках (1 м²), що обиралися випадково, проводили облік особин усіх онтогенетичних станів. Періодизацію онтогенезу та побудову спектрів онтогенетичних станів особин здійснювали згідно з Т.О. Работновим (Rabotnov, 1950), Л.О. Жуковою (Zhukova, 1995) та Ю.А. Злобіним (Zlobin, 2009).

Описи та ключові ознаки онтогенетичних станів особин *A. wolgensis*, що використовували під час досліджень у природних степових фітоценозах, наводимо далі: *j* – ювенільні рослини – характеризуються нерозгалуженим пагоном, видовженим у нижній частині, висотою від 3 до 8–10 см, листки

Таблиця 1. Характеристики місцезростань ценопопуляцій *Adonis volgensis*
Table 1. Characteristics of localities of *Adonis volgensis* populations

№ ЦП	Місцезнаходження ценопопуляції (ЦП)	Рік дослідження	Тип антропогенного впливу	Проективне покриття, %	Група за типом впливу
ЦП 1	регіональний ландшафтний парк (РЛП) «Клебан-Бик», Костянтинівський р-н, степовий схил уздовж автотраси, змиті чорноземи	2011	відсутній + викопування	75	V
		2012	відсутній	85	V
		2013	відсутній	85	I
ЦП 2	заповідник «Кам'яні Могили», Володарський р-н, плакорна ділянка, абсолютно заповідний степ, звичайні чорноземи на граніті	2013	абсолютне заповідання	100	I
ЦП 3	урочище «Синя Гора», РЛП «Донецький Кряж», Амвросіївський р-н, змиті чорноземи, степовий схил	2011	відсутній	95	I
ЦП 4	урочище «Шишова Гора», РЛП «Донецький Кряж», Амвросіївський р-н, степовий схил, змиті чорноземи	2011	відсутній	90	I
ЦП 5	фрагментарна степова рівнинна ділянка на околиці с. Кам'янка, Старобешівський р-н, змиті чорноземи	2011	відсутній	80	I
		2013	помірний випас	65	II
ЦП 6	степовий схил на околиці с. Новопетрівське, Амвросіївський р-н, змиті чорноземи	2012	помірний випас	80	II
ЦП 7	локальна степова ділянка на схилі до р. Вовчої на околиці с. Зоряне, Мар'їнський р-н, змиті чорноземи	2011	помірний випас + викопування	70	V
		2012	помірний випас	80	V
		2013	інтенсивний випас	75	III
ЦП 8	степовий схил на околиці с. Маркове, Костянтинівський р-н, змиті чорноземи на крейді	2012	інтенсивний випас	75	III
ЦП 9	степовий схил до р. Каратиш, буферна зона заповідника «Кам'яні Могили», Володарський р-н, змиті чорноземи на граніті	2013	помірний випас	65	II
ЦП 10	степовий схил на березі Стильського водосховища, Старобешівський р-н, змиті чорноземи, збій	2012	інтенсивний випас	60	III
ЦП 11	пологий степовий схил на околиці с. Златоустівка, Волноваський р-н, змиті чорноземи	2010	відсутній	80	I
		2011	відсутній	80	I
		2012	відсутній	80	I
ЦП 12	степовий схил на біля с. Піщане, Старобешівський р-н, змиті чорноземи, постпасквальна демуація	2010	випалювання восени	65	IV
		2011	випалювання восени	65	IV
		2012	випалювання восени й навесні	45	IV
ЦП 13	кам'янистий степовий схил до р. Кальміус на околиці с. Павлоградське, змиті чорноземи	2011	випалювання восени	65	IV
		2012	випалювання восени	65	IV
		2013	відсутній	80	IV
ЦП 14	урочище «Стрітенська Балка», Волноваський р-н, степовий схил поблизу стихійного звалища побутового сміття, змиті чорноземи	2010	випас + випалювання	75	V
		2011	випас + випалювання	65	V
		2012	випас + випалювання	65	V
		2013	випас + випалювання	60	V
ЦП 15	пологий степовий схил до р. Берестової, вздовж автотраси біля с. Обільне, Старобешівський р-н, змиті чорноземи	2011	випас + випалювання	65	V
		2012	випас + випалювання	65	V
		2013	випас + випалювання	65	V
ЦП 16	степ вздовж автошляху біля с. Новоселівка, Старобешівський р-н, змиті чорноземи	2012	інтенсивний випас	65	III
ЦП 17	схил до струмка на околиці с. Піски, Ясинуватський р-н, перелоги на змитих чорноземах	2013	випас + випалювання	55	V

чергові, прості, тричі пальчато- або пальчато-пірчаторозсічені, в кількості до 4, скупчені на верхівці пагона; *im* – іматурні рослини – мають пагін I порядку висотою до 10–15 см, іноді галузиться до осей II порядку, тричі пальчаторозсічені листки відсутні, всі листки з ускладненою пальчато-пірчаторозсіченою пластинкою; *v* – віргінільні рослини – відбувається збільшення розмірів вегетативної частини рослин, зберігається один пагін I порядку 10–25 см заввишки, що галузиться на рівні ґрунту й нижче до пагонів II порядку; *g₁* – молоді генеративні рослини – характеризуються початком цвітіння, квітки поодинокі, в кількості 1–3, плоди часто з недорозвинутим насінням, висота рослини 14–30 см, представлена одним пагоном I порядку, від якого на рівні ґрунту відходять 2–5 осей II порядку, що візуально сприймаються за пагони I порядку; *g₂* – середньовікові генеративні рослини – вирізняються максимальним розвитком системи надземних й підземних пагонів, формується дернина – зближена група надземних пагонів-особин, кількість яких становить від 4–6 до 15, іноді перевищує 20, відбувається галуження пагонів до III порядку, більшість пагонів генеративні, формується максимальна кількість квіток та плодів з повноцінним насінням; *g₃* – старі генеративні рослини – відбувається різке зниження кількості квіток та збільшення частки вегетативних пагонів, загалом кількість пагонів-особин у дернині зменшується до 3–5, іноді 10, висота пагонів зменшується та не перевищує 25 см, дернина стає рихлою за відмирання підземних та надземних частин рослин; *ss* – субсенільні рослини – характеризуються спрощенням пагонової системи, відсутністю генеративних пагонів та розпаданням особин на частини, пагони видовжені, не більше 13–17 см, іноді полегли, зменшується їхня розгалуженість та облистяність. *Adonis volgensis* – вид, що охороняється на різних рівнях (Ostapko et al., 2010), тому дослідження кореневої системи в природі не проводили. У складі всіх досліджених ценопопуляцій не відмічені особини у стадії проростків та сенільних особин. Відсутність проростків *A. volgensis* пояснюється низькою схожістю насіння та часом досліджень, який припадає на квітень–травень, тоді як проростання насіння відбувається на початку літа та восени, а наступного року навесні проростки перетворюються на ювенільні особини. Відсутність сенільних особин у побудованих спектрах пояснюється їх невеликою численністю у ценопопуляціях, складністю пошу-

ку та ідентифікації в природних умовах. Тип популяцій визначали за класифікацією О.О. Уранова та О.В. Смирнової (Uranova, Smirnova, 1969), а також за класифікацією нормальних популяцій «дельта-омега» (Zhivotovskiy, 2001). Як інтегральні характеристики онтогенетичної структури ценопопуляцій використовували комплекс індексів: $I_{\text{відн}}$ – відновлення (Zhukova, 1995), $I_{\text{стар}}$ – старіння (Hlotov, 1998), $I_{\text{заміщ}}$ – заміщення (Zhukova, 1987), $I_{\text{ген}}$ – генеративності та $I_{\text{вік}}$ – загальної віковості (Kovalenko, 2005). Щільність ценопопуляції визначали як кількість особин на одиницю дослідженої площі (1 м²).

Статистичний аналіз даних проводили із застосуванням методу головних компонент у програмі R 3.2.3, пакет *ade4* (Chessel, et al., 2004). Розрахунки статистичної значимості *p*, ймовірності та розподіл ценопопуляцій за класами здійснювали за методом Монте-Карло за *n* = 999 симуляцій.

Результати досліджень та їх обговорення

Спектри онтогенетичних станів всіх досліджених ценопопуляцій *Adonis volgensis* наведені на рис. 1 і в табл. 2. Розраховані значення комплексу інтегральних індексів та коефіцієнтів онтогенетичної структури об'єднані у табл. 3.

Інвазійних та регресивних популяцій *A. volgensis* серед досліджених не відмічено. Значна частка в онтогенетичних спектрах належала до генеративних особин, що дозволило зарахувати всі ценопопуляції до нормального типу та застосувати для них класифікацію «дельта-омега» Л.А. Животовського (Zhivotovskiy, 2001).

Спектри онтогенетичних станів ЦП 1 під час дослідження зберігали максимум на віргінільних особинах. У 2011 р., коли було відмічено сліди викопування рослин, і рік потому кількість особин цієї онтогенетичної групи була максимальною. У 2013 р. на тлі зменшення кількості особин у прегенеративній частині онтогенетичного спектра відзначено збільшення частки середньовікових та старих генеративних особин. Отже за сталих умов відбувається стабілізація онтогенетичної структури ценопопуляції. Значна частка прегенеративних рослин зумовила високий $I_{\text{відн}}$, що свідчить про молодий вік ценопопуляції. За класифікацією «дельта-омега» ЦП 1 у 2011–2012 рр. визначена як нормальна молода. У 2013 р. спостерігалось збільшення коефіцієнту віковості (Δ), ценопопуляція перейшла до дозріваючого типу. Слід відзначити, що коефіцієнт енергетичної ефективності (ω), який

Таблиця 2. Онтогенетичні спектри *Adonis vologensis*
Table 2. Ontogenetic spectra of *Adonis vologensis*

№ ЦП	Рік дослідження	Онтогенетичні стани особин / %							Щільність, ос. / м ²
		<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g₁</i>	<i>g₂</i>	<i>g₃</i>	<i>ss</i>	
ЦП 1	2011	2,1 7,5	4,2 15,1	8,9 31,9	7,3 26,2	4,8 17,2	0,6 2,2	0,0 0,0	27,9 ± 2,1
	2012	3,0 11,2	4,7 17,6	8,9 33,0	6,3 23,4	3,6 13,3	0,4 1,6	0,0 0,0	26,9 ± 1,4
	2013	1,1 5,1	2,6 11,9	5,8 26,1	4,6 20,9	4,8 21,5	2,6 11,9	0,6 2,6	22,1 ± 1,6
ЦП 2	2013	0,4 4,6	0,8 8,7	0,7 8,3	1,0 11,6	4,6 53,7	1,1 13,1	0,0 0,0	8,6 ± 0,8
ЦП 3	2011	0,0 0,0	0,3 6,5	0,7 16,1	1,4 32,3	1,9 41,9	0,1 3,2	0,0 0,0	4,4 ± 0,4
ЦП 4	2011	0,0 0,0	0,1 3,2	1,0 22,6	1,6 35,5	1,7 38,7	0,0 0,0	0,0 0,0	4,4 ± 0,6
ЦП 5	2011	0,3 5,4	0,1 2,7	0,8 16,2	1,4 29,7	2,1 45,9	0,0 0,0	0,0 0,0	4,6 ± 0,6
	2013	0,0 0,0	0,0 0,0	0,6 9,8	0,7 12,2	3,4 58,5	1,1 19,5	0,0 0,0	5,9 ± 0,7
ЦП 6	2012	0,3 5,9	0,5 9,8	1,2 23,5	0,8 15,7	1,7 33,3	0,5 9,8	0,1 2,0	5,1 ± 1,1
ЦП 7	2011	0,7 14,3	0,9 17,1	1,3 25,7	0,4 8,6	1,0 20,0	0,3 5,7	0,4 8,6	5,0 ± 0,7
	2012	0,9 18,2	0,9 18,2	1,0 21,2	0,4 9,1	0,7 15,2	0,4 9,1	0,4 9,1	4,7 ± 0,7
	2013	0,2 4,3	0,4 8,1	1,8 37,8	0,1 2,7	1,3 27,0	0,5 10,8	0,4 9,3	4,6 ± 1,0
ЦП 8	2012	0,6 7,9	0,6 7,9	2,4 30,2	1,8 22,2	2,1 27,0	0,4 4,8	0,0 0,0	7,9 ± 0,9
ЦП 9	2013	0,0 0,0	0,4 10,0	0,4 10,0	0,3 6,7	2,4 56,7	0,7 16,7	0,0 0,0	4,3 ± 0,3
ЦП 10	2012	0,4 36,4	0,0 0,0	0,0 0,0	0,1 9,1	0,3 27,3	0,3 27,3	0,0 0,0	1,1 ± 0,6
ЦП 11	2010	0,4 12,9	0,5 16,1	0,6 19,4	0,4 12,9	0,8 25,8	0,3 9,7	0,1 3,2	3,1 ± 0,5
	2011	0,7 20,6	0,5 14,7	0,6 17,6	0,4 11,8	1,0 29,4	0,2 5,9	0,0 0,0	3,4 ± 0,6
	2012	0,2 8,3	0,5 20,8	0,4 16,7	0,2 8,3	0,7 29,2	0,3 12,5	0,1 4,2	2,4 ± 0,5
ЦП 12	2010	0,4 8,0	0,4 8,0	1,0 20,0	1,4 28,0	1,5 30,0	0,3 6,0	0,0 0,0	5,0 ± 0,3
	2011	0,1 1,9	0,5 9,6	1,1 21,2	1,3 25,0	1,6 30,8	0,6 11,5	0,0 0,0	5,2 ± 0,8
	2012	0,4 8,8	0,3 5,9	0,9 20,6	1,0 23,5	1,1 26,5	0,6 14,7	0,0 0,0	4,3 ± 0,6
ЦП 13	2011	1,0 12,5	1,6 19,6	1,9 23,2	2,7 33,9	0,7 8,9	0,1 1,8	0,0 0,0	8,0 ± 0,9
	2012	0,7 13,9	0,7 13,9	1,4 27,8	1,7 33,3	0,6 11,1	0,0 0,0	0,0 0,0	5,1 ± 0,7
	2013	0,3 4,1	0,5 6,8	1,6 22,3	2,1 28,9	2,0 27,4	0,6 8,2	0,2 2,3	7,3 ± 1,1
ЦП 14	2010	0,6 8,0	0,7 9,3	2,0 26,7	1,7 22,7	2,2 29,3	0,3 4,0	0,0 0,0	7,5 ± 0,6
	2011	0,7 8,0	0,9 10,3	3,1 35,6	1,7 19,5	2,2 25,3	0,1 1,1	0,0 0,0	8,7 ± 1,4
	2012	0,6 7,5	0,9 11,8	2,1 26,9	1,4 18,3	1,8 22,6	0,9 11,8	0,1 1,1	7,8 ± 1,2
	2013	0,1 1,7	0,3 4,4	2,2 33,5	1,1 17,5	2,0 31,7	0,3 4,4	0,4 6,7	6,4 ± 0,7
ЦП 15	2011	0,9 10,7	0,5 6,0	1,9 22,0	1,9 22,0	2,7 32,1	0,6 7,1	0,0 0,0	8,4 ± 0,5
	2012	0,6 5,4	0,6 6,1	2,8 27,6	1,6 15,7	3,2 31,4	1,4 13,8	0,0 0,0	10,2 ± 1,2
	2013	0,6 3,8	1,2 8,6	4,1 28,8	1,4 10,0	4,0 27,9	2,4 17,0	0,6 4,0	14,3 ± 1,4
ЦП 16	2012	1,2 12,2	1,0 10,2	3,6 36,7	1,4 14,3	2,2 22,4	0,0 0,0	0,4 4,1	9,8 ± 0,8
ЦП 17	2013	0,0 0,0	0,0 0,0	1,3 30,8	0,1 3,1	1,9 46,3	0,4 9,3	0,4 10,6	4,1 ± 0,5

Таблиця 3. Комплекс індексів онтогенетичної структури *Adonis vogensis*
 Table 3. Index complexes of ontogenetic spectra of *Adonis vogensis*

№ ЦП	Рік дослідження	Демографічний показник							Тип популяції
		$I_{\text{ген}}$	$I_{\text{стар}}$	$I_{\text{вік}}$	$I_{\text{заміщ}}$	$I_{\text{відн}}$	Δ	ω	
ЦП 1	2011	37,89	0,77	0,01	163,92	62,11	0,18	0,51	молода
	2012	38,30	1,60	0,03	161,11	61,70	0,19	0,51	молода
	2013	54,32	14,50	0,34	75,72	43,09	0,31	0,62	дозріваюча
ЦП 2	2013	78,36	13,06	0,60	27,62	21,64	0,41	0,78	зріла
ЦП 3	2011	77,42	3,23	0,14	29,17	22,58	0,34	0,78	дозріваюча
ЦП 4	2011	74,19	0,00	0,00	34,78	25,81	0,32	0,77	дозріваюча
ЦП 5	2011	75,68	0,00	0,00	32,14	24,32	0,33	0,77	дозріваюча
	2013	90,24	19,51	2,00	10,81	9,76	0,48	0,88	зріла
ЦП 6	2012	58,82	11,76	0,30	64,52	39,22	0,33	0,66	дозріваюча
ЦП 7	2011	34,29	14,29	0,25	133,33	57,14	0,28	0,50	молода
	2012	33,33	18,18	0,32	135,71	57,58	0,28	0,47	молода
	2013	40,51	20,06	0,40	100,93	50,23	0,35	0,59	молода
ЦП 8	2012	53,97	4,76	0,10	85,29	46,03	0,27	0,63	дозріваюча
ЦП 9	2013	80,00	16,67	0,83	25,00	20,00	0,44	0,81	зріла
ЦП 10	2012	63,64	27,27	0,75	57,14	36,36	0,37	0,58	перехідна
ЦП 11	2010	48,39	12,90	0,27	93,75	48,39	0,30	0,57	молода
	2011	47,06	5,88	0,11	112,50	52,94	0,25	0,55	молода
	2012	50,00	16,67	0,36	84,62	45,83	0,33	0,59	молода
ЦП 12	2010	64,00	6,00	0,17	56,25	36,00	0,30	0,67	дозріваюча
	2011	67,31	11,54	0,35	48,57	32,69	0,34	0,70	дозріваюча
	2012	64,71	14,71	0,42	54,55	35,29	0,33	0,67	дозріваюча
ЦП 13	2011	44,64	1,79	0,03	124,00	55,36	0,19	0,51	молода
	2012	44,44	0,00	0,00	125,00	55,56	0,19	0,52	молода
	2013	64,51	10,50	0,32	49,73	33,21	0,33	0,68	дозріваюча
ЦП 14	2010	56,00	4,00	0,09	78,57	44,00	0,27	0,64	дозріваюча
	2011	45,98	1,15	0,02	117,50	54,02	0,24	0,59	молода
	2012	52,69	12,90	0,28	86,00	46,24	0,30	0,61	дозріваюча
	2013	53,68	11,09	0,28	65,73	39,66	0,34	0,67	дозріваюча
ЦП 15	2011	61,31	7,14	0,18	63,11	38,69	0,30	0,66	дозріваюча
	2012	60,93	13,76	0,35	64,19	39,12	0,34	0,68	дозріваюча
	2013	54,83	20,95	0,51	70,02	41,19	0,36	0,65	перехідна
ЦП 16	2012	36,73	4,08	0,07	145,00	59,18	0,24	0,54	молода
ЦП 17	2013	58,59	19,82	0,64	44,59	30,84	0,44	0,73	зріла

Примітка: Значення показників $I_{\text{ген}}$, $I_{\text{стар}}$, $I_{\text{вік}}$, $I_{\text{заміщ}}$, $I_{\text{відн}}$ наведено у відсотках (%), коефіцієнти Δ та ω – у частках.

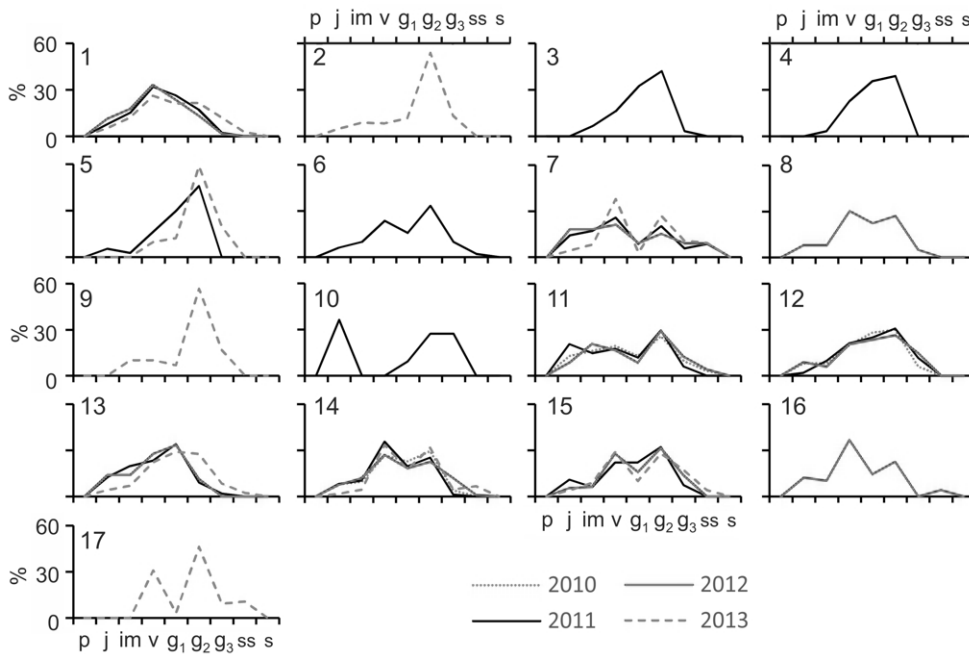


Рис. 1. Онтогенетичні спектри ценопопуляцій *Adonis volgensis* (1–17 – номери ценопопуляцій)
 Fig. 1. Ontogenetic spectra of *Adonis volgensis* populations (1–17 – population numbers)

відображає ступінь впливу популяції на фітоценоз, змінювався незначно, що вказує на стійке положення ЦП 1 у рослинному угрупованні.

Онтогенетичні спектри ЦП 3 й ЦП 4 були одновіршинні з максимальними значеннями на середньовікових генеративних особинах. В обох випадках у спектрах не відзначали ювенільних особин, а отже за сталих умов існування, спричинених відсутністю антропогенних впливів, процеси оновлення в цих ценопопуляціях сповільнені, значення $I_{\text{відн}}$ низькі. ЦП 3 та ЦП 4 мали схожі показники Δ і ω та визначалися як нормальні ценопопуляції дозріваючого типу.

Онтогенетична структура ЦП 11 характеризувалася стабільністю. З 2010 до 2012 рр. зберігався максимум на середньовікових генеративних особинах. Показник $I_{\text{відн}}$ майже не змінювався, тоді як $I_{\text{стар}}$ поступово збільшувався. Попри те показники Δ й ω ЦП 11 мали незначні зміни, тип ценопопуляції визначався як молодий.

В онтогенетичному спектрі ЦП 2 максимум склали особини середньовікового генеративного стану. Їх частка була більше за 50%, що визначило один з найвищих показників $I_{\text{ген}}$, тоді як частка особин молодих онтогенетичних станів ($j-v$) була незначною, що зумовило низький $I_{\text{відн}}$. Коефіцієнти Δ та ω визначили ценопопуляцію як нормальну зрілу.

ЦП 9 вивчено у безпосередній близькості до ЦП 2. Її онтогенетичний спектр характеризувався максимумом на середньовікових генеративних особинах та загальною подібністю до спектра ЦП 2, однак мав деякі відмінності. Так, для цієї ценопопуляції не було відзначено ювенільних особин, що зумовило невисокий показник $I_{\text{відн}}$, дещо більший від ЦП 2 ($I_{\text{стар}}$ та $I_{\text{заміщ}}$ – найнижчий з усіх досліджених ценопопуляцій). Значення Δ та ω дозволили зарахувати її до нормальних популяцій зрілого типу, як і ЦП 2.

ЦП 5 була нормальною із значною часткою середньовікових генеративних особин. Онтогенетичний спектр ЦП 5 визначено як неповночленний, причому в різні роки відсутні різні онтогенетичні групи особин. Так, у 2011 р., коли фітоценоз не зазнавав пасквального навантаження, старі генеративні особини не відзначалися, а у 2013, з появою випасу, були відсутні ювенільні та іматурні особини, що пояснюється їх вразливістю до механічних ушкоджень. У 2013 р. показники $I_{\text{відн}}$ та $I_{\text{заміщ}}$ зменшилися більше ніж удвічі, а $I_{\text{стар}}$ стрімко збільшився, що свідчить про сповільнення процесів омоложення ценопопуляції та її старіння. У 2011 р. ЦП 5 визначалася як нормальна дозріваючого типу. У 2013 р. з появою випасу коефіцієнти Δ та ω збільшилися, що спричинило зміну типу популяції на зрілий.

ЦП 6 характеризувалася двовершинністю онтогенетичного спектра. Максимум припав на особини середньовікового генеративного стану, другий пік – на віргінільні особини, значна частка яких забезпечує поновлення ЦП 6. За класифікацією «дельта-омега» ЦП 6 була нормальною дозріваючою.

У 2011–2013 рр. максимум у спектрах ЦП 7 відзначено на віргінільних особинах. Значна частка середньовікових генеративних особин, що сформували другий пік спектру, дозволила зарахувати ЦП 7 до ценопопуляцій нормального типу. Показник $I_{\text{відн}}$ мав високі значення, які відображали активні процеси відновлення у відповідь на пасовищне навантаження фітоценозу та викопування рослин населенням. Водночас зростаючий протягом трьох років $I_{\text{стар}}$ свідчить про погіршення умов існування цієї ценопопуляції. За роки дослідження ЦП 7 належала до молодого типу нормальних ценопопуляцій, однак у 2013 р. збільшення коефіцієнтів Δ та ω призвело до граничного положення ценопопуляцій між молодим та перехідним типом.

В онтогенетичному спектрі ЦП 8, яка була повночленною нормальною, максимум належав віргінільним особинам, другий пік – середньовіковим генеративним особинам. Показники індексів були середніми за своїми значеннями, що свідчить про врівноваженість процесів старіння та відновлення в ценопопуляції. За типом ЦП 8 відзначена як дозріваюча.

В онтогенетичному спектрі ЦП 16, який за відсутності старих генеративних особин був неповночленным, максимум припав на групу віргінільних особин, другий пік сформувався на групі середньовікових генеративних особин. Значення $I_{\text{відн}}$ та $I_{\text{стар}}$ свідчать про інтенсивні процеси омолодження (частка молодих особин у онтогенетичному спектрі загалом склала 59,2%). За класифікацією «дельта-омега» ЦП 16 визначалася як молода.

ЦП 10, що вивчали за умов збою, характеризувалася рівною часткою середньовікових й старих генеративних особин та відсутністю групи віргінільів. Це виявило її неповночленність та найвищий з усіх досліджених ценопопуляцій $I_{\text{стар}}$. Тип ЦП 10 визначався як перехідний.

У 2010–2012 рр. онтогенетичний спектр ЦП 12 був із максимумом на середньовікових генеративних особинах. Незначні зміни відбувалися в його прегенеративній частині, в якій виділено другий пік на віргінільних особинах. Вагома частка моло-

дих особин (32–36%) зумовила високі показники $I_{\text{відн}}$. Коефіцієнти віковості та ефективності змінювалися незначно, що дозволило зарахувати ЦП 12 до типу нормальної дозріваючої популяції.

ЦП 13 характеризувалася центрованими онтогенетичними спектрами з максимумом на молодих генеративних особинах. У 2011–2013 рр. відзначено зменшення кількості молодих особин (загалом для j , it та v з 56 до 33%) та збільшення середньовікових генеративних особин втричі, однак показник $I_{\text{відн}}$ залишався достатньо високим. Перші два роки дослідження, коли відзначалися щорічні осінні пожежі, ЦП 13 була молодою. У 2013 р., що характеризувався відсутністю пожеж, коефіцієнт Δ збільшився й ценопопуляція перейшла до дозріваючого типу. Коефіцієнт ω змінювався незначно, а отже пожежі не вплинули на фітоценотичне положення цієї ценопопуляції адонісу.

Онтогенетичний спектр ЦП 14 змінювався щороку, зберігаючи свою двовершинність. У 2010 р. за відсутності субсенільної групи особин ценопопуляція була неповночленною. Перший пік спектру прийшовся на особини в середньовіковому генеративному стані, другий – на віргінільні особини. У 2011 р. максимум онтогенетичного спектру ЦП 14 змістився на віргінільні особини, тоді як група середньовікових генеративних особин зменшилась та сформувала другий пік. Подібна тенденція перерозподілу особин у спектрах онтогенетичних станів відмічалася й у 2012 р., однак у 2013 р. максимум спектру знову був відзначений на середньовікових генеративних особинах. Крім того, у 2012–2013 рр., ЦП 14 характеризувалася повночленністю онтогенетичного спектру за рахунок відокремлення субсенільних особин та поступовим зменшенням частки молодих генеративних особин. Варіабельність спектру онтогенетичних станів не відбилася на показниках $I_{\text{відн}}$, які були достатньо високими. Коефіцієнти Δ та ω щороку змінювалися, що впливало також на визначення типу ценопопуляції. Так, у 2011 р. ЦП 14 була молодою, а в інші роки дослідження – дозріваючою. У 2013 р. показники Δ та ω мали граничні значення й тип популяції був близьким до перехідного.

У 2011 р. онтогенетичний спектр ЦП 15 був центрований із максимумом на середньовікових генеративних особинах. У 2012 р. зі збільшенням віргінільних особин онтогенетичний спектр набув двовершинності зі збереженням максимумом на середньовікових генеративних особинах. У 2013 р.

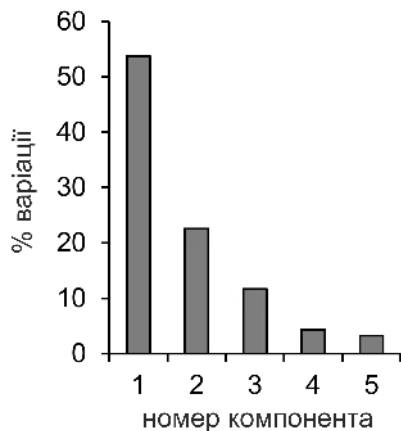


Рис. 2. Діаграма власних значень
Fig. 2. Chart of eigenvalues

максимум спектру перейшов до віргінільних особин, а другий пік зберігся на середньовікових генеративних особинах. Крім того протягом трьох років дослідження відзначалося зменшення кількості молодих генеративних особин, що сприяло оформленню двох піків у спектрі. Показник $I_{\text{відн}}$ варіював по роках, $I_{\text{стар}}$ поступово збільшувався. Перші два роки дослідження ЦП 15 була дозріваючою, а на третій рік змінилася на ценопопуляцію перехідного типу.

ЦП 17, що вивчали на перелогах, характеризувалася відсутністю ювенільних особин та двовершинністю онтогенетичного спектра. Максимум належав середньовіковим генеративним особинам, другий пік – особинам у віргінільному стані. Високе значення показника $I_{\text{стар}}$ компенсувалося активними процесами відновлення за рахунок значної частки віргінільних особин. Однак показники Δ та ω зумовили належність ЦП 17 до нормальних популяцій зрілого типу.

Отже, у сталих угрупованнях ценопопуляції характеризувалися моновершинними центрованими онтогенетичними спектрами. Процеси оновлення уповільнені, показник $I_{\text{відн}}$ не перевищував 45%. За типом ценопопуляції віднесено до нормальних дозріваючих та зрілих. За помірного нерегулярного випасу, спонтанних пожеж онтогенетичні спектри *A. volgensis* зберігали максимум у генеративній частині, однак мали динамічну прегенеративну частину, роль якої поступово збільшувалася. З підсиленням випасу відзначено максимум онтогенетичних спектрів на віргінільних особинах. Загалом, збільшення частки молодих особин у ценопопуляціях зумовлювало значні показники $I_{\text{відн}}$, що засвідчу-

вали активні відновлювальні процеси у відповідь на стресовий вплив зовнішнього чинника. У разі випасу та багаторазового випалювання, разом зі збільшенням кількості прегенеративних особин відзначалася чутливість молодих генеративних особин до зростаючого антропогенного навантаження, частка яких поступово зменшувалася в онтогенетичних спектрах. Таким чином, відбувалося оформлення другого максимуму в прегенеративній частині спектрів ценопопуляцій *A. volgensis*. Крім того, відзначено зміну типу популяції на перехідний, що є проміжною стадією у розвитку *A. volgensis* за дестабілізуючих умов навколишнього середовища.

Зв'язок між онтогенетичними параметрами визначали з використанням коефіцієнта кореляції Пірсона (r). З'ясовано, що кореляція між частками особин різних онтогенетичних станів є слабкою або помірною. Кількість іматурних особин зворотно пропорційна кількості середньовікових генеративних особин, віргінільних особин – старих генеративних особин, а кількість усіх генеративних особин ($g_1 - g_3$) – кількості особин у субсенільній стадії.

Кількість особин різних онтогенетичних станів у ценопопуляціях відбивається на розрахованих показниках індексів. Так, показник $I_{\text{ген}}$ визначається здебільшого часткою середньовікових генеративних особин ($r = 0,85$), а $I_{\text{стар}}$ й $I_{\text{вик}}$ – старих генеративних особин ($r = 0,90$ та $0,75$, відповідно), $I_{\text{заміщ}}$ та $I_{\text{відн}}$ – здебільшого часткою іматурних особин ($r = 0,73$ та $r = 0,72$) та середньовікових генеративних особин ($r = -0,84$ та $r = -0,89$). Коефіцієнт Δ мав найбільший зв'язок із середньовіковими генеративними особинами ($r = 0,85$), а коефіцієнт ω – з іматурними ($r = -0,73$) та середньовіковими генеративними особинами ($r = -0,73$). Загалом кореляція досліджених параметрів свідчить про їх надлишок та маскування факторів, що спричинюють зміни онтогенетичної структури ценопопуляцій *A. volgensis*. Тобто показники та індекси, що корелюють, своєю варіацією відбивають один і той самий процес або явище та значною мірою дублюють один одного. Задля зменшення розмірності показників із найменшою загрозою втрати їхньої інформативності використовували метод головних компонент. На діаграмі одержаних нами значень (рис. 2) зображено відсоток поясненої варіації онтогенетичної структури ценопопуляцій головними компонентами. Так, у перших чотирьох компонен-

тах відбито 92%, у перших трьох – 88%, а у перших двох – 76% варіації, що цілком достатньо для подальшого аналізу.

Сформовані групи ценопопуляцій *A. volgensis* мають чіткий розподіл у полі перших двох компонентів (рис. 3, *a*), що підтверджується результатом перевірки методом статистичного моделювання, або методом Монте-Карло. Симульоване значення ймовірності $p = 0,025$ випадкового розподілу на такі групи є меншим за критичний рівень 0,05, що зазвичай застосовують у біологічних дослідженнях.

Зліва на осі першого компонента PC1 розташовано центр мас даних популяцій із ценозів за помірною випасу. У верхній частині осі другого компонента PC2 розміщено центр мас даних, що належать до ценопопуляцій із незмінених фітоценозів, а поруч із ним у першому квадранті – ценопопуляціям із ділянок, які зазнають дії пожеж. У нижній частині графіка розташовано центри мас ценопопуляцій за інтенсивного випасу, а також групи, до якої увійшли ценопопуляції за спільної дії пірогенного та пасквального факторів та популяції, що зазнали браконьєрства. Таким чином, перший головний компонент розділяє ценопопуляції із помірним та інтенсивним антропогенним навантаженням.

Розподіл онтогенетичних параметрів у полі перших двох компонент, зображений на графіку навантажень (рис. 3, *b*), чітко виділяє зв'язок між досліджуваними індексами та частками онтогенетичних груп особин. Так, близько до лівої половини осі PC1 розташовано частку особин середньовікового генеративного стану. Генеративні особини (g) мають найбільшу «вагу» у ценопопуляції і зумовлюють значення низки онтогенетичних показників, таких як коефіцієнти Δ та ω , $I_{\text{ген}}$ тощо, які на графіку розмістилися навколо позначки середньовікових генеративних особин. Подібну закономірність відзначено й в інших частинах графіку. Так, розташування $I_{\text{стар}}$ визначає частка старих генеративних та субсенільних особин, а $I_{\text{відн}}$ й $I_{\text{заміщ}}$ – частки молодих особин (у ювенільному та віргінільному онтогенетичному стані).

Аналіз рис. 3 дає можливість найбільш повно інтерпретувати отримані результати. Центр мас даних ценопопуляцій за помірною випасу розташовано на осі PC1. Високу кореляцію з ним має частка середньовікових генеративних особин ($r = -0,91$) та показники, що з нею пов'язані (для Δ $r = -0,94$, для ω $r = -0,92$). Отже, такі ценопопуляції мають знач-

ну кількість середньовікових генеративних особин у спектрах та великі показники коефіцієнтів Δ та ω , що свідчать про стійкість ценопопуляцій до помірною випасу.

PC2 виявляє значний кореляційний зв'язок з молодими генеративними особинами ($r = 0,88$) та показник $I_{\text{стар}}$, який залежить від частки старих генеративних та субсенільних особин (для $I_{\text{стар}}$ $r = -0,84$). У нижній половині осі PC2 у третьому квадранті розташовано центр мас ценопопуляцій за дії інтенсивного випасу й центри мас частки старих генеративних та субсенільних особин, проте, у четвертому квадранті – центр мас групи ценопопуляцій за спільної дії пірогенного та пасквального факторів та випадків, коли особини в ценопопуляціях зазнавали викопування, в цьому самому квадранті – центри мас часток ювенільних та віргінільних особин. Отже, надмірний антропогенний вплив у вигляді випасу зі збільшенням частки старих генеративних та субсенільних особин призводить ценопопуляції до старіння, роль якого виявляється більш значуща за відновлювальні процеси, активовані збільшенням кількості молодих особин. За критичних умов, викликаних спільною дією пірогенного та пасквального факторів, завдяки збільшенню частки ювенільних та віргінільних особин процеси оновлення в ценопопуляціях набувають найбільшого розвитку, що спричинює зміну типу популяцій на молодий й перехідний. Розташування центру мас даних групи ценопопуляцій із територій, що зазнають пожеж, збігається з розташуванням у першому квадранті центрів мас часток іматурних та молодих генеративних особин. Близько до них, на верхній частині осі PC2, розташовано центр мас групи популяцій із незмінених ценозів. Відповідно вагома частка молодих генеративних особин в онтогенетичних спектрах є характерною й для ценопопуляцій із цих територій. Крім того, у полі двох осей PC1 та PC2 частки особин різних онтогенетичних станів розташовуються навколо центру координат й утворюють цикл онтогенетичних перетворень від ювенільних особин через генеративні – до субсенільних особин (позначено стрілками на рис. 3). Зі збільшенням частки особин цих вікових груп в онтогенетичних спектрах відзначено й перехід типу досліджуваних ценопопуляцій: від молодих нормальних через дозріваючі – до зрілих нормальних ценопопуляцій, а у разі стресового впливу антропогенного фактора – й до перехідного типу як найбільш динамічного.

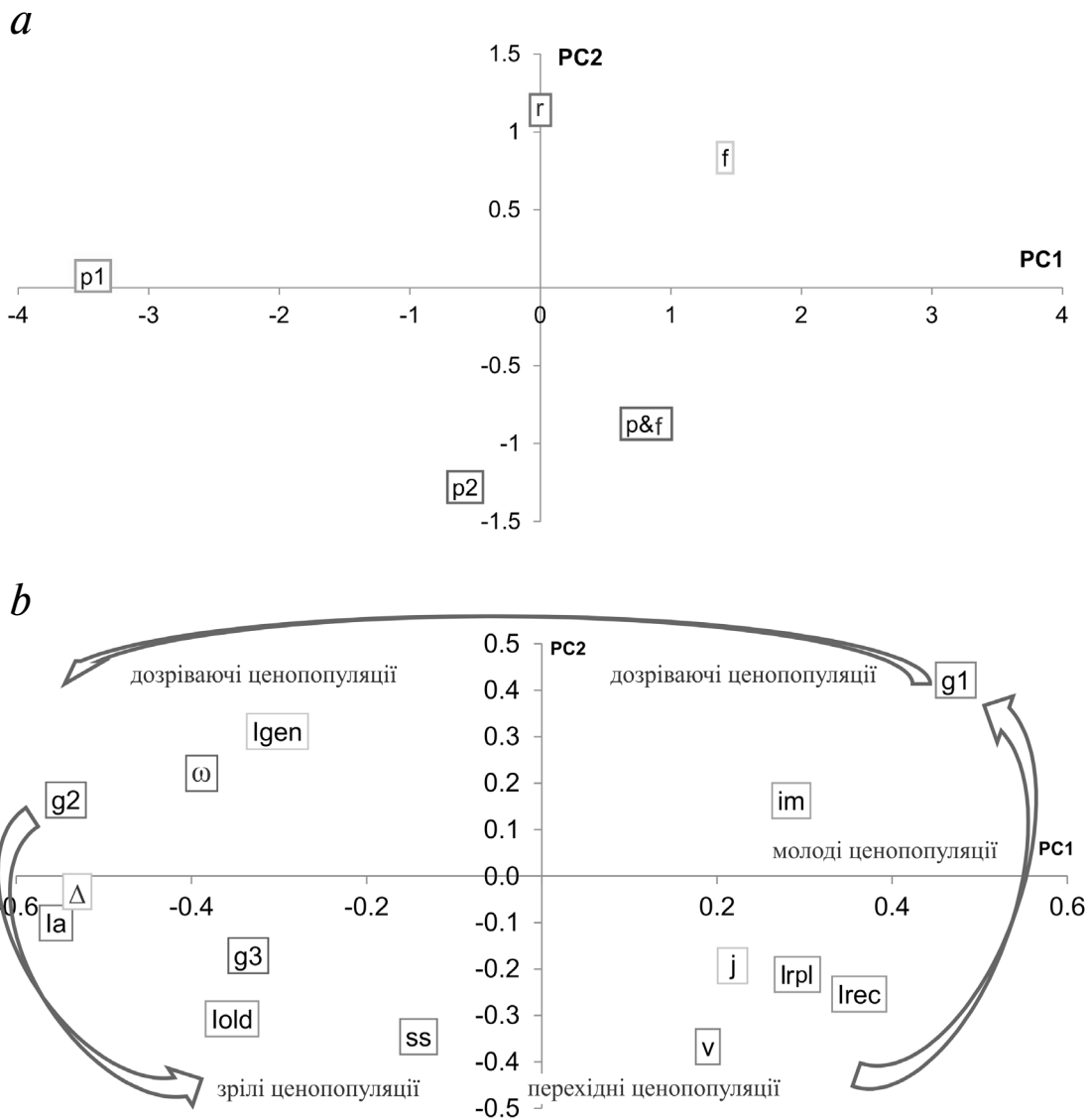


Рис. 3. Графік розрахунків для згрупованих даних у координатах перших двох головних компонент PC1, PC2 (a). Прямокутники представляють центри мас даних окремих ценопопуляцій, які увійшли до відповідних груп за характером й інтенсивністю антропогенного навантаження на фітоценози: r – охоронювані території; p1 – помірний випас, p2 – інтенсивний випас, f – випалювання, p&f – інтенсивний випас та випалювання.

Графік навантажень PC1–PC2 (b). Стрілками позначено напрямок онтогенетичних перетворень у ценопопуляції. Позначення: j, im, v, g₁, g₂, g₃, ss – центри мас груп даних особин відповідних онтогенетичних станів; Ia, lold, Igen, lrec, lrpl, Δ, ω – центри мас групи даних для I_{вік}, I_{стар}, I_{ген}, I_{відн}, I_{заміщ}, коефіцієнтів віковості та енергетичної ефективності, відповідно

Fig. 3. Scores for grouped data in the coordinates of the first two principal components PC1, PC2 (a). The rectangles represent the centers of masses of data of individual populations that are included in the corresponding groups according to the nature and intensity of anthropogenic impact on plant communities: r – protected areas (reservation); p1 – moderate grazing (pasturable factor), p2 – intensive grazing, f – steppe fire, p&f – intensive grazing and fire.

Chart of loadings PC1–PC2 (b). The arrows indicate the direction of ontogenetic transformations in the population. Notation: j, im, v, g₁, g₂, g₃, ss – the centers of masses for the data groups of juvenile, immature, virginile, young reproductive, mature reproductive, old reproductive and subsenile individuals, respectively; Ia, lold, Igen, lrec, lrpl, Δ, ω – the centers of masses for the data groups of age index (I_{вік}), aging index (I_{стар}), generative index (I_{ген}), recovery index (I_{відн}), replacement index (I_{заміщ}), age coefficient, coefficient of energy efficiency

Висновки

Дослідження онтогенетичної структури ценопопуляції *A. volgensis* у степових фітоценозах за дії антропогенних чинників показали, що тип онтогенетичного спектру є відносно стабільним. У ценопопуляціях переважна більшість особин перебуває у генеративному стані, що зумовлює стале положення виду в степових фітоценозах південного сходу України. З підсиленням антропогенного тиску, що супроводжується послабленням конкуренції у рослинних угрупованнях, утворюються більш сприятливі умови для відновлення *A. volgensis*. Так, помірний антропогенний вплив призводить до старіння ценопопуляцій і перехід їх до зрілого типу, тоді як критичні умови, викликані спільною дією пірогенного та пасквального факторів, спричиняють оновлення ценопопуляцій та зміну їхнього типу на перехідний або молодий.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Chessel D., Dufour A.B., Thioulouse J. The ade4 package – I: One-table methods, *R News*, June 2004, **4**(1): 5–10.
- Hlotov N.V. Ob otsenke parametrov vozrastnoy struktury populyatsiy rasteniy. In: *Zhizn populyatsiy v heterohennoy srede*, Yoshkar-Ola: Periodika Mariy El, 1998, part I, pp. 146–149. [Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // *Жизнь популяций в гетерогенной среде*. Ч. I. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – С. 146–149].
- Kovalenko I.M. *Ukr. Bot. J.*, 2005, **62**(5): 707–714. [Коваленко І.М. Структура популяцій домінантів травяно-чагарникового ярусу в лісових фітоценозах Деснянсько-Старогутського національного парку. I. Онтогенетична структура // *Укр. ботан. журн.* – 2005. – **62**(5). – С. 707–714].
- Melnyk V.I., Perehrym M.M. *Adonis wolgensis*. In: *Chervona knyha Ukrainy. Roslynnyi svit (Red Data Book of Ukraine. Vegetable Kingdom)*. Ed. Ya.P. Didukh, Kyiv: Globalkonsalting, 2009, p. 553. [Мельник В.І., Перегрим М.М. *Adonis wolgensis* // *Червона книга України. Рослинний світ* / Ред. Я.П. Дідух. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – С. 553].
- Ostapko V.M., Boiko G.V., Mosyakin S.L. *Sosudistye rasteniya yuho-vostoka Ukrainy (Vascular plants of*

Southeast of Ukraine), Donetsk: Noulige, 2010, 247 pp. [Остапко В.М., Бойко А.В., Мосякин С.Л. *Сосудистые растения юго-востока Украины*. – Донецк: Ноулидж, 2010. – 247 с.].

- Rabotnov T.A. *Problemy botaniki*, 1950, **1**: 112–164. [Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // *Проблемы ботаники*. – М., 1950. – Вып. 1. – С. 112–164].
- Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnye ponyatiya i struktura)*, Moscow: Nauka, 1976, 216 pp. [*Ценопопуляции растений (основные понятия и структура)*. – М.: Наука, 1976. – 216 с.].
- Uranov A.A., Smirnova O.V. *Byul. MOIP. Otd.biол.*, 1969, **74**(1): 119–134. [Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // *Бюл. МОИП. Отд.биол.* – 1969. – **74**(1): 119–134].
- Zaugolnova L.B. *Bot. J.*, 1977, **62**(12): 1767–1779. [Заугольнова Л.Б. Анализ ценопопуляций как метод изучения антропогенных воздействий на фитоценоз // *Ботан. журн.* – 1977. – **62**(12). – С. 1767–1779].
- Zaugolnova L.B., Smirnova O.V. *Zhurnal obschei biologii*, 1978, **39**(6): 849–858. [Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В. Возрастная структура ценопопуляций многолетних растений и ее динамика // *Журн. общ. биологии*. – 1978. – **39**(6). – С. 849–858].
- Zhivotovskiy L.A. *Ecology (Ekolohiya)*, 2001, **1**: 3–7. [Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // *Экология*. – 2001. – **1**. – С. 3–7].
- Zhukova L.A. *Populyatsionnaya zhizn luhovykh rasteniy*, Yoshkar-Ola: Lanar, 1995, 224 pp. [Жукова Л.А. *Популяционная жизнь луговых растений*. – Йошкар-Ола: Ланар, 1995. – 224 с.].
- Zhukova L.A. In: *Dinamika tsenopopulyatsiy travyanistykh rasteniy*, Kiev: Naukova Dumka, 1987, pp. 9–19. [Жукова Л.А. Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных ценозах // *Динамика ценопопуляций травянистых растений*: Сб. науч. тр. – Киев: Наук. думка, 1987. – С. 9–19].
- Zlobin Yu.A. *Populyatsionnaya ekologiya rasteniy: sovremennoe sostoyanie, tochki rosta*, Sumy: Universitet. kniga, 2009, 263 pp. [Злобин Ю. А. *Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста*. – Сумы: Университет. книга, 2009. – 263 с.].

Рекомендує до друку
М.М. Федорончук

Надійшла 27.01.2016

Роменська О.В., Нецветов М.В. Вплив антропогенних факторів на онтогенетичну структуру ценопопуляції *Adonis volgensis* (*Ranunculaceae*). – Укр. ботан. журн. – 2016. – 73(5): 440–452.

Институт еволюційної екології НАН України
вул. акад. Лебедева, 37, м. Київ, 03143, Україна

Досліджена онтогенетична структура 17 ценопопуляцій *Adonis volgensis* у степових фітоценозах південного сходу України (Донецька обл.) за дії різних антропогенних факторів – випасу худоби та випалювання. Аналіз онтогенетичних спектрів показав, що в ценопопуляціях значна частина особин перебуває в генеративному стані, що забезпечує стале положення виду в рослинних угрупованнях на досліджених територіях. Однак випасання та степові пожежі впливають на онтогенетичні структури *A. volgensis*, перерозподіляючи особини різного онтогенетичного стану в ценопопуляціях. Першою реакцією на помірне антропогенне навантаження є старіння ценопопуляцій за рахунок загибелі молодих та збільшення кількості старих особин. За підсилення антропогенного тиску, наприклад інтенсивного випасу або спільної дії пірогенного й пасквального факторів, збільшується частка особин у прегенеративній частині онтогенетичного спектра, що свідчить про активні процеси відновлення в ценопопуляціях *A. volgensis*.

Ключові слова: онтогенетичні спектри, степові фітоценози, випас, степові пожежі, метод головних компонентів

Роменская Е.В., Нецветов М.В. Воздействие антропогенных факторов на онтогенетическую структуру ценопопуляций *Adonis volgensis* (*Ranunculaceae*). – Укр. ботан. журн. – 2016. – 73(5): 440–452.

Институт эволюционной экологии НАН Украины
ул. акад. Лебедева, 37, г. Киев, 03143, Украина

Исследована онтогенетическая структура 17 ценопопуляций *Adonis volgensis* в степных фитоценозах юго-восточной Украины (Донецкая обл.) под действием различных антропогенных факторов – выпаса скота и пожаров. Анализ возрастных спектров показал, что в ценопопуляциях значительная часть особей находится в генеративном состоянии. Это обеспечивает устойчивое положение вида в растительных сообществах на изученных территориях. Тем не менее, влияние выпаса и степных палов влияет на онтогенетическую структуру *A. volgensis*, перераспределяя особи разного возрастного состояния в ценопопуляциях. Первой реакцией на умеренную антропогенную нагрузку является старение ценопопуляций вследствие гибели молодых и увеличения количества старых особей. При возрастании антропогенного давления, например интенсивном выпасе или совместном действии пирогенного и пасквального факторов, увеличивается доля особей в прегенеративной части возрастного спектра, что свидетельствует об активных процессах возобновления в ценопопуляциях *A. volgensis*.

Ключевые слова: онтогенетические спектры, степные фитоценозы, выпас, степные пожары, метод главных компонентов

Нові книги

Taxonomic revision of *Lejeuneaceae*. Subfamily *Ptychanthoideae* (*Marchantiophyta*) in China / Jian Wang, Rui-Liang Zhu, S. Robbert Gradstein. – Stuttgart: J. Cramer in Borntraeger Science Publ., 2016. – 141 pp.

This work is the first treatment of the Chinese members of the *Ptychanthoideae*, a subfamily of *Lejeuneaceae*, provides detailed descriptions and illustrations of 38 species from 11 genera. *Lejeuneaceae* are the species-richest family of liverworts and are an important component of the epiphytic flora of humid-tropical and subtropical forests. The genus *Gradsteinianthus* R.L. Zhu & Jian Wang bis is newly described based on molecular and morphological evidence. The molecular data also confirm the generic status of the monotypic Asian genus *Tuzibeanthus*. *Frullanoides tristis*, *Schiffneriolejeunea polycarpa*, *S. pulopenangensis* and *Thysananthus convolutus* are newly reported from China and the occurrence of *Lopholejeunea applanata* in China is confirmed. One species, *Acrolejeunea sinensis*, is exclusively known in China.

The present study confirms the taxonomic status of *Caudalejeunea tridentata* and the relationships of *Ptychanthus* and *Tuzibeanthus* by using evidence from three molecular markers (*rbcl*, *trnL-F*, nrITS) and morphological traits, improving the understanding of the diversity of Chinese *Ptychanthoideae*. It incorporates the most recent results of the ongoing revision of the genera of *Ptychanthoideae* based on morphology and molecular analysis.