

УДК 581.522 (234.421.1)

Володимир БІЛОНОГА

**ПОШИРЕННЯ ТА ОСОБЛИВОСТІ ОНТОГЕНЕЗУ  
CIRSIIUM WALDSTEINII ROUY (ASTERACEAE)  
В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ**

*Наведено результати вивчення поширення і онтогенезу *Cirsium waldsteinii* Rouy в угрупованнях високогір'я Українських Карпат. Описано послідовність етапів індивідуального розвитку особин, особливості пагоноутворення та формування клонів. Встановлено залежність архітектури генеративних пагонів і структури клонів від еколого-ценотичних умов. Проведено аналіз генеративного та вегетативного розмноження.*

Вивчення особливостей індивідуального розвитку, організації та функціонування популяції є не тільки важливим підґрунтям для оцінки існуючого стану та перспектив окремих видів, а й дає змогу опрацювати практичні заходи збереження біотичного розмаїття загалом. Популяції багатьох видів рослин є ключовими компонентами угруповань, які мають велике природоохоронне значення — виконують водорегуляційну, протиерозійну чи ґрунтотвірну функції.

Сучасна динаміка біогеоценотичного покриву Українських Карпат значною мірою зумовлена антропогенними чинниками і свідчить про високі темпи змін статусу окремих видів та угруповань. Задовільний (з природоохоронного погляду) стан окремих із них доволі часто може скоро змінюватися до загрозливого.

Об'єктом досліджень було обрано популяції високогірного виду *Cirsium waldsteinii* з родини Asteraceae. Для оцінки реального стану та перспектив виду в Українських Карпатах передбачалось вивчити особливості індивідуального розвитку, розмноження, самопідтримання і популяційної структури *C. waldsteinii* у типових для нього рослинних угрупованнях.

Для вивчення індивідуального розвитку застосовано методики І. Серебрякова, тривалості вікових станів — О. Смирнової і Т. Серебрякової [8, 9, 10, 11] та методику, опрацьовану у Відділі популяційної екології Інституту екології Карпат НАН України [5]. Просторову структуру вивчали за допомогою геоботанічних методів [4]. Насінневу продуктивність вивчали згідно з традиційними методиками [2, 3, 7]. Аналіз поширення виду зроблено на основі літературних джерел і власних спостережень.

*C. waldsteinii* — східноєвропейсько-альпійський вид із дакійсько-балканським ареалом. Східна й північна межі поширення обмежуються відповідними макросхилами Південних та Східних Карпат. На заході ареал виду сягає південно-східної частини Альп, а на півдні охоплює північно-балканські гірські масиви [12, 13, 14]. Вид входить до складу високотравних гірських угруповань верхньої межі лісового та субальпійського поясів. Водночас уздовж потоків і шляхів сполучень він проникає вглиб смуги гірських лісів, де надає перевагу узліссям та відкритим освітленим галявинам. Для *C. waldsteinii* типовими є місце зростання різних експозицій з вологими багатими ґрунтами з відсутніми або слабкими дерновими процесами у межах висот від 500 м. н. р. м. (Словаччина) до майже 1800 м. н. р. м. (Українські Карпати). *C. waldsteinii* є діагностичним видом для союзу *Adenostylyon alliariae* Br.-Bl. 1925 та ендемічної для Південних та Східних Карпат асоціації *Pulmonario-Alnetum viridis* Pawł. et Wal. 1949 corr. Kricsfalussy et Malynovski 2000. У складі угруповань асоціацій *Ranunculo platanifolii-Adenostyletum alliariae* (Krajina, 1933) Dubravcova in Muciná et Maglocký, 1985, які часто утворюють комплекси з багатьма видами гігрофільної групи, вологими типами криволісся та щучниками, *C. waldsteinii* формує до 20 % проєктивного вкриття трав'яного ярусу. Входить до складу угруповань асоціацій *Rumicetum alpini* Beger, 1922 та *Salici-Alnethum viridis* Colić et al., 1962. Остання також належить до групи ендемічних асоціацій Південних і Східних Карпат [5]. Угруповання зазначених асоціацій мають велике водорегулююче та ґрунтозахисне значення і, отже, потребують всебічної охорони.

В Українських Карпатах вид поширений у Горганах, на Свидівці, Чорногірському та Гринявському масивах, а також Мармароських горах. Можливими чинниками загрози є знищення криволісся гірської сосни та вільхи зеленої, вирубування високогірних лісів, пасторальне та рекреаційне навантаження. З огляду на декоративні властивості *C. waldsteinii* є перспективним видом для садово-паркового будівництва, квітникарства.

За типом біоморфи *C. waldsteinii* — короткочореновищний трав'яний полікарпик і належить до групи гемікриптофітів. Ентомофіл. Анемохор. Розмножується насіннево й вегетативно — переважно внаслідок неспеціалізованої партикуляції кореневища. Утворює монокарпічні генеративні пагони, які розвиваються поліциклічно. Розвиток укороченого пагону протягом двох і більше років завершується формуванням генеративного пагону з кошикоподібними суцвіттями — термінальним і боковими (у пазухах стеблових листків). У сприятливих умовах зростання завдяки вегетативному розмноженню утворює клони, які можуть налічувати водночас до 15—20 пагонів різного рівня розвитку.

Пророщування стратифікованого насіння у лабораторних умовах, зібраного у природних фітоценозах високогір'я Карпат, засвідчило доволі високий рівень його життєвості. Схожість насіння становила майже 70 %. Темпи розвитку проростків високі. У семиденних проростків розміри сім'ядольних листків, обернено яйцевидних за формою, сягають 0,4×0,2 см. Довжина гіпокотиля і власне сім'ядоль не перевищує 1 см, а

зародкового корінця — близько 1,5—1,8 см. У віці 2-х тижнів гіпокотиль витягується до 1,5—2,5 см, а загальні розміри проростка становлять 3,5—4,5 см. Сім'ядолі видовжені — до 1,7 см при максимальній їхній ширині — 0,5 см. Перший справжній листок з'являється через 30 днів після проростання насіння. Форма листової пластинки від округлої до еліптичної, розміри при максимальних значеннях 0,7×0,4 см, значно коливаються залежно від життєвості проростків. Епікотиль укорочений. Листочки на коротких (до 2 мм) черешках, з обох боків та по краях ледь опушені. Розміри сім'ядольних листочків збільшуються у середньому до 2,8×0,7 см. Протягом наступних 7—10 днів розвивається перший справжній листок — розмір пластинки сягає 1,5×0,7 см, а черешка до 1,2—1,5 см. Опушення стає більш вираженим на нижньому боці листочка. У віці 5 тижнів сім'ядольні листки досягають своїх максимальних розмірів — 3,2×1,7 см. Справжній листок опушений, еліптично-видовжений, на черешку до 2,5 см і розміром листової пластинки 3,0×1,4 см. У цей період близько 15 % проростків характеризуються наявністю другого справжнього листка. Слід зазначити, що темпи розвитку проростків, а відтак їхні параметри, значно різняться — відхилення від середніх значень у цей період можуть сягати 80 %. Протягом перших 60 днів життя в окремих проростків з'являється 3-й справжній листок. При тому розмір пластинки листка 1-го порядку становить у середньому 3,5×1,9 см. Довжина черешка — до 2,7 см. Сім'ядолі зупиняються у рості.

Приблизно на 90-й день у сходів із найвищими темпами розвитку сім'ядольні листки відмирають, і рослини переходять у ювенільний стан. Справжні листки здебільшого густо опушені, видовжено-еліптичні розміром близько 5,0×3,0 см на черешку до 3 см. Формується вторинна коренева система. Пересаджені у відкритий ґрунт в умовах м. Львова на момент завершення вегетації ювенільні особини *C. waldsteinii* характеризуються наявністю 3—4 справжніх листків розміром до 9,0×6,0 см. У природних умовах високогір'я темпи індивідуального розвитку значно нижчі. Зокрема, кількість листків у ювенільних особин на завершення першого року життя не перевищує 2-х.

Після зимового періоду спокою активізація росту пов'язана із встановленням додатних денних температур повітря. Аналіз індивідуального розвитку особин в умовах м. Львова засвідчує послідовну реалізацію іматурного та віргінільного вікових станів і завершення прегенеративного періоду загалом протягом другого року життя. Віргінільні особини на момент завершення вегетації характеризуються наявністю 1—3 розеток з 8—9 (12) листками дорослої форми з характерними для виду зубчастими краями. Розміри листової пластини можуть сягати 48,0×24,0 см. Натомість у природних умовах високогір'я іматурний та віргінільний вікові стани тривають декілька років. При тому кількість розеток і розеткових листків в особин зрідка є більшою двою; поступаються такі листки й розмірами.

Генеративні пагони формуються в умовах м. Львова на третій рік життя; у природних умовах перехід у генеративну стадію розвитку потребує декількох років (або не відбувається узагалі) і залежить від конкретних умов місця зростання. Тривалість прегенеративного періоду,

ймовірно, узгоджується з концепцією мінімальної кількості листків. Тобто утворення генеративних структур стає можливе лише після формування в особини певної, достатньо сталої для виду кількості асимілюючих листків [1]. Існує певний період „дозрівання“, протягом якого реалізується весь комплекс якісних змін, і котрий завершується переходом особини у стан генеративних.

Отже, чим більше листків формується у розетці протягом сезону, тим скоріше в особини розпочинається генеративний період. Це підтверджується результатами досліджень онтогенезу особин *C. waldsteinii* у природних екосистемах і умовах культивування. Зокрема, встановлено, що висока інтенсивність дозрівання особин у сприятливих умовах корелює з більшою кількістю листків у розетці, які розвиваються протягом вегетаційного періоду. Причиною сповільнення темпів розвитку пагонів зазвичай є недостатнє освітлення, короткий вегетаційний період, невідповідний температурний режим, механічні пошкодження і т. ін.

Доступність ресурсів, активність паразитів і фітофагів, антропогенні навантаження тощо також впливають на архітектуру генеративного пагону — висоту, кількість суцвіть, їх розміщення, а також цвітіння, потенційну та реальну насінневу продуктивність. Зокрема, кількість верхівкових суцвіть виявилась найбільшою в угрупованнях субальпійського пояса. Натомість на верхній межі смуги криволісся та у смерекових деревостанах цей показник має чітку тенденцію до зменшення. Кількість суцвіть у пазухах стеблових листків є максимальна в угрупованнях з домінуванням *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. або *Alnus viridis* (Chaix) DC., а найнижча — в умовах затінення та у клонах на верхній межі субальпійського пояса (рис. 1).

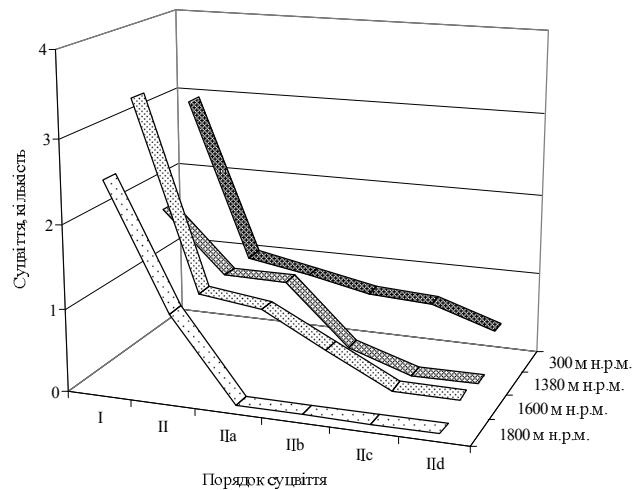


Рис. 1. Архітектура генеративних пагонів *C. waldsteinii* в різних еколого-ценотичних умовах.

У природних умовах високогір'я у популяції *C. waldsteinii* відсоток плодоцвітіння за період досліджень склав у середньому 53 %. Водночас

залежно від еколого-ценотичних умов цей показник коливався від 68 % в угрупованнях верхньої межі лісу і криволісся до 26 % на північному схилі г. Брескул (1800 м н. р. м.). В останньому випадку характерною також є найменша кількість суцвіть на генеративному пагоні та квіток в окремих суцвіттях. Кошикоподібні суцвіття Па-ІІd порядків, котрі регулярно формуються на генеративних пагонах у клонах у субальпійському поясі, тут відсутні.

Наявність декількох поліциклічних пагонів у межах материнської особини згодом призводить до формування клональної системи напівавтономних центрів розростання. Структура і тривалість існування клонів у *C. waldsteinii* залежать головно від зовнішніх чинників. Еколого-ценотичні умови місця зростання є визначальними щодо темпів пагоноутворення і партикуляції особин *C. waldsteinii*. У різних ценопопуляціях залежно від структури угруповання формуються клони різної щільності і розмірів. Збільшення проективного вкриття у деревному ярусі сповільнює темпи розвитку окремих пагонів. Відтак клони, які формуються, є „рихлими“ з невеликою кількістю парціяльних утворень. Відсутність конкуренції у трав'яному ярусі сприяє їх поступовій автономізації і фрагментації материнської особини. У трав'яних ценозах темпи пагоноутворення набагато вищі. Тут здебільшого формуються щільні компактні клони з великою кількістю пагонів. В умовах задерніння щільність і площа клонів визначаються конкуренцією з боку щільнокущових злаків (наприклад, *D. caespitosa*). Деякі параметри, які засвідчують відмінність структури клонів у різних умовах зростання, представлено на рисунку 2.

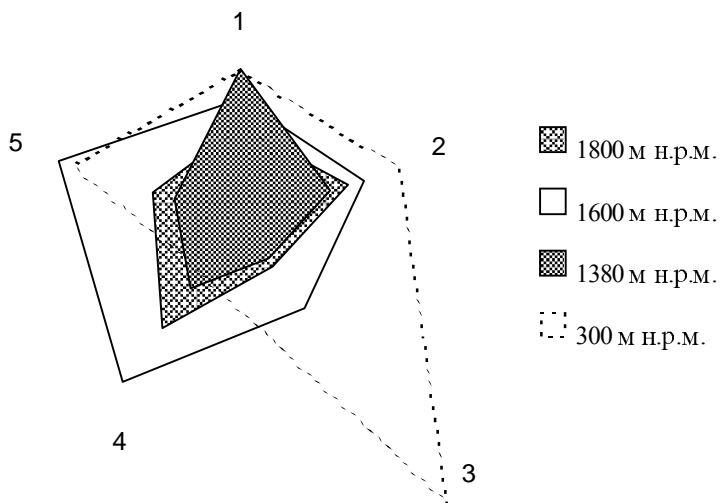


Рис. 2. Співвідношення деяких параметрів клонів *C. waldsteinii* у різних еколого-ценотичних умовах місцезростання: 1 — висота пагона, 2 — кількість суцвіть на пагоні, 3 — кількість генеративних пагонів у клоні, 4 — площа клону, 5 — кількість вегетативних пагонів у клоні.

На самопідтримання ценопопуляції *C. waldsteinii* значною мірою впливають антропогенні чинники. Ущільнення ґрунту і перманентні пошкодження плагіотропних кореневищ спричинюють послаблення активності формування і розвитку нових пагонів, а відтак — сповільнення вегетативного розмноження й зменшення темпів розростання клонів. З іншого боку, демутаційні процеси, зумовлені запровадженням заповідного режиму, також можуть мати негативні наслідки для популяції. Природне відновлення лісового покриву призводить до зниження активності насінневого поновлення *C. waldsteinii*. Разом з тим встановлено, що антропогенні чинники можуть (прямо чи опосередковано) позитивно впливати на параметри життєздатності. Зокрема, встановлено активне освоєння *C. Waldsteinii* площ еродованих внаслідок вирубування лісу, помірного витоптування чи інженерно-будівельних робіт. Експериментальне висаджування та посів насіння у рівнинних умовах засвідчили спроможність *C. waldsteinii* ефективно розмножуватись насіннево та вегетативно й захоплювати нові, позбавлені щільного рослинного покриву чи еродовані ділянки. Відтак, існує можливість формування окремих популяцій за межами основного ареалу виду, що розширює його перспективи.

З огляду на особливості індивідуального розвитку та параметри популяційної структури можна стверджувати, що популяція *C. waldsteinii* в Українських Карпатах за сучасних еколого-ценотичних умов не вимагає проведення нагальних охоронних заходів. Водночас, трансформація рослинного покриву внаслідок змін клімату чи антропогенного впливу може бути передумовою до зменшення частки генеративних особин, зміни вікової та просторової структури клонів, уповільнення генеративного розмноження, зниження чисельності тощо. З іншого боку, екологічна пластичність виду за певних умов — усунення ізоляційних бар'єрів, випадкове природне чи цілеспрямоване антропогенне розселення діаспор, може сприяти поширенню ареалу виду на передгірські території.

#### ЛІТЕРАТУРА

1. Бернье Ж., Кине Ж.-М., Сакс Р. Физиология цветения. — М.: Агроиздат, 1985. — Т. 1. — 192 с.
2. Вайнагій І. В. Схожість насіння дикорослих трав'янистих рослин Карпат у лабораторних умовах // Укр. ботан. журн. 1963. — 20, — № 4. С. 48—57.
3. Вайнагій І. В. К методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. 1974. — 59, — № 6. — С. 826—831.
4. Малиновский К. А., Работнов Т. А. Изучение луговых биоценозов // Программа и методика биогеоценотических исследований. — М.: Наука, 1974. — С. 318—331.
5. Малиновский К. А., Царик Й. В., Жильев Г. Г. и др. Популяции травянистых растений // Дигрессия биогеоценотического покрова на контакте лесного и субальпийского поясов в Черногоре. — К.: Наук. думка, 1984. — С. 92—135.
6. Малиновський К. А., Крічфалушій В. В. Рослинні угруповання високогір'я Українських Карпат. — Ужгород, 2002. — 244 с.

7. Работнов Т. А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. — М.-Л.: АН СССР, 1960. — Т. 2. — С. 278—332.

8. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. — М.: Сов. наука, 1953. — 290 с.

9. Серебрякова Т. И. Типы большого жизненного цикла и структура наземных побегов у цветковых растений // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. Биологии. 1971. — № 76. — Вып. 1. — С. 105—119.

10. Смирнова О. В. Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф // Ценопопуляция растений. — М.: Наука, 1976. — С. 116—165.

11. Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. — М.: Наука, 1987. — 208 с.

12. *Atlas rozmieszczenia roślin naczyniowych w Polsce* / Zajac A., Zajac M. — Kraków, 2001. — 716 s.

13. Čerovský J., Feráková V., Holub J., Maglocký S., Procházka F. Červená kniha ohrozených a vzácných druhov rastlin a živočichov SR a ČR. — Vol. 5. Vyššie rastliny. — Bratislava: Príroda a.s., 1999. — 456 p.

14. Nyárády E. I. *Cirsium Adans.* // Flora Republicii Populare Romone. — Vol. 9. — București: Editura Academiei RPR, 1964. — P. 721—731.

#### SUMMARY

Volodymyr BILONOHA

#### ONTOGENY AND STRUCTURE OF POPULATION OF THE *CIRSIUM WALDSTEINII* ROUY (ASTERACEAE) IN THE UKRAINIAN CARPATHIANS

Research results on ontogeny and structure of population of *Cirsium waldsteinii* Rouy (Asteraceae) and analysis of its reproduction and cloning in the mountainous plant communities of the Carpathians are presented. Reveal various types of the population — with different kind of ontogeny and clones structure, and various functioning of sexual sphere, as resulting of adaptive response to habitats condition.