

ОНТОГЕНЕЗ ТА ІНДИВІДУАЛЬНО-ГРУПОВІ ПАРАМЕТРИ *CIRSIMUM ERISITHALES* (JACQ.) SCOP. (ASTERACEAE) В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ

В. Кобів

*Інститут екології Карпат НАН України
вул. Козельницька, 4, Львів 79026, Україна
e-mail: valentynakbv@gmail.com*

У статті містяться дані про онтогенез та індивідуально-групові параметри малопоширеного монтанного виду *Cirsium erisithales* (Jacq.) Scop. в Українських Карпатах. Досліджено ізольовані популяції *C. erisithales* у широкому висотному діапазоні: 1040–1730 м н.р.м. В онтогенезі цього виду виділено й описано 4 періоди та 8 вікових станів. Повний онтогенез *C. erisithales* є тривалим. У несприятливих умовах спостерігається скорочення онтогенезу внаслідок зменшення тривалості або випадіння окремих його періодів. Нами встановлено, що самопідтримання популяцій здійснюється насіннєвим шляхом. Видові властиві високі значення потенційної насіннєвої продуктивності і схожості насіння. Найсприятливішими для приживлення і успішного розвитку проростків *C. erisithales* є мало- та незадерновані локуси. Це один з небагатьох видів, який може рости на сланцевих осипах. Індивідуально-групові параметри *C. erisithales* неістотно залежать від висоти над рівнем моря. Видові загалом властива невисока щільність, яка є найвищою у високогірній популяції на г. Говерла. Висота генеративного пагона, ширина і довжина листка є значно більшими у популяції в урочищі Бабина Яма, розташований найнижче. Натомість, кількість листків і кошиків є подібною в усіх досліджених популяціях. Найбільш мінливою є висота генеративного пагона. Частка генеративної групи коливається у межах 20–45 %. Виявлено, що значний антропогенний вплив (зокрема, механічне порушення трав'яного покриву) призводить до скорочення площі популяцій, а також до істотного зниження індивідуально-групових параметрів цього виду, а саме: висоти пагона і ширини листка – у 2, довжини листка – майже у 3, кількості листків – у понад 3, відсотка обнасінення – майже у 4, реальної насіннєвої продуктивності – у 5, кількості кошиків – майже у 6, урожаю насіння – у 26 разів. Факторами, які негативно впливають на самопідтримання *C. erisithales*, є трелювання деревини, прокладання доріг, рекреація, надмірне задернування, великі зсуви ґрунту і каміння, поїдання тваринами суцвіть і ін.

Ключові слова: *Cirsium erisithales*, онтогенез, індивідуальні та групові параметри, межа ареалу, Українські Карпати

Важливою видовою особливістю рослин є перебіг повного онтогенезу, від чого залежить насамперед вікова, просторова структура, а також самопідтримання та тривалість існування популяцій [13, 14, 19, 21, 22, 24].

Cirsium erisithales (Jacq.) Scop. – монтанний вид, малопоширений в Українських Карпатах, оскільки росте на збагаченому кальцієм субстраті, заходить до висоти 1750 м н.р.м., а також спорадично трапляється на суміжних рівнинних територіях. В Україні приурочений до східної межі ареалу [23].

Осередки поширення *C. erisithales* розташовані у гірських регіонах Середньої і Південної Європи, натомість на рівнинних територіях він представлений малими ізольованими популяціями [23, 25, 26]. Найвище трапляється на висоті 2000 м н.р.м. в Альпах і Піренеях [23].

Cirsium erisithales належить до видів, що перебувають під загрозою зникнення на території Івано-Франківської області [7].

Онтогенез *C. erisithales* до цього часу не був вивчений, а також не проводилися популяційні дослідження цього виду. На фоні зростаючого антропогенного впливу велике значення має дослідження видів рослин на межі їхніх ареалів, де вони можуть бути більш вразливими.

Матеріали та методи

Дослідження проводилися в Українських Карпатах у межах висот 1040–1730 м н.р.м. Розташування вивчених ізольованих популяцій *C. erisithales*: сх. схил г. Говерла, 1730 м н.р.м., 48°9'32" N, 24°30'34" E; сх. схил г. Брескул, 1650 м н.р.м., 48°9'22" N, 24°31'30" E; урочище Бабина Яма, 1040 м н.р.м., 48°11'41" N, 24°33'34" E.

Для отримання кількісних біометричних характеристик проаналізовано не менше 25 рослин у кожній популяції [18].

Групові параметри, а саме: вікову та просторову структуру, щільність, самопідтримання популяцій вивчено за усталеними методиками [3, 8, 9, 11, 13-17, 20, 27].

Онтогенез досліджено шляхом довготривалих спостережень за ходом розвитку 50-ти фіксованих особин. За допомогою порівняльно-морфологічного аналізу було встановлено онтогенетичні зміни у ході розвитку підземних і надземних органів *C. erisithales*. Виділено такі вікові стани особин: «se» – насіння; «р» – проростки; «j» – ювенільний; «ім» – іматурний; «v» – віргінільний; «g» – генеративний; «ss» – субсенільний; «s» – сенільний.

Реальну насінневу продуктивність (РНП) визначали прямим підрахунком насінин, а потенційну (ПНП) – як сумарну кількість насінин і тих насінних зачатків, що не утворили насіння. Процентне відношення РНП до ПНП приймали за відсоток обнасення (ВО) [1].

Пророщування насіння проведено у чашках Петрі протягом 60 днів за кімнатної температури (19–20° C) й освітлення (брали по 100 насінин на чашку у триразовій повторності).

Висоту над рівнем моря і координати було визначено за допомогою пристрою системи глобального позиціонування (GPS) “Garmin eTrex”. Отримані результати опрацьовано статистично.

Результати і їхнє обговорення

Досліджено ізольовані популяції *C. erisithales* в широкому висотному діапазоні, зокрема, на верхній межі поширення виду в Українських Карпатах.

Cirsium erisithales – багаторічна, стрижнекоренева, трав’яна рослина, що трапляється переважно на добре освітлених місцях, але витримує й помірне затінення, кальцефіл [10], ентомофіл, анемохор.

Встановлено, що онтогенез *C. erisithales* складається з таких періодів та вікових станів:

I. Латентний період

Насіння (se) міститься у сім’янці (рис. 1). Дозрілий плід сіруватого кольору, 5–7 мм завдовжки, має чубок.

II. Прегенеративний період

Проростання насіння починається з розвитку зародкового корінця, який розриває перикарпій і заглиблюється в землю. Далі відбувається ріст брунечки. У лабораторних умовах насіння *C. erisithales* має високу схожість (у середньому – 76 %). Перші проростки з’являються через 6 днів після посіву, а завершується проростання приблизно через 36 днів [4].

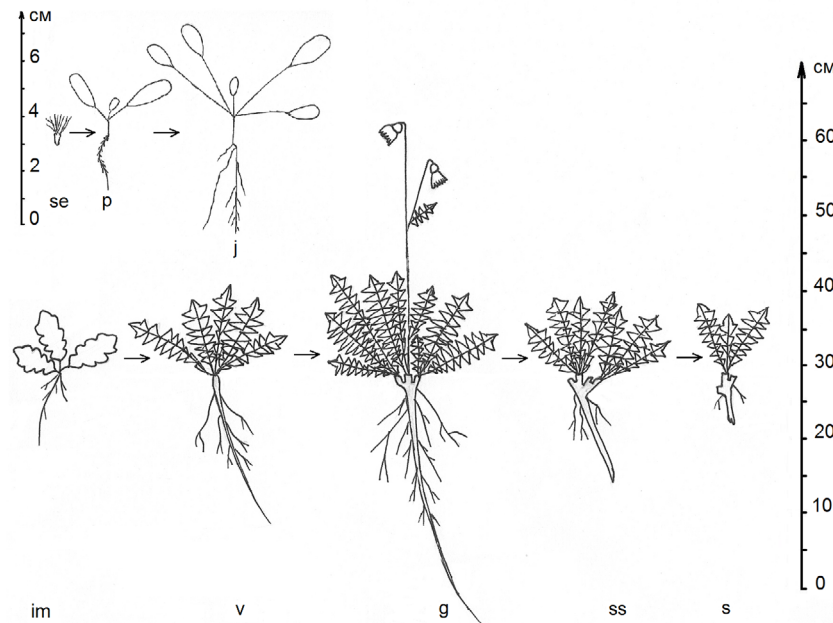


Рис. 1. Онтогенез *Cirsium erisithales* (Jacq.) Scop. (рис. В. Кобів). Вікові стани: se – насіння, p – проросток, j – ювенільний, im – іматурний, v – віргінільний, g – генеративний, ss – субсенільний, s – сенільний

Проростки (p) *C. erisithales* мають гладенькі, лопатоподібні сім'ядольні листки розміром 0,4–0,6×1,7–2,6 см і гіпокотиль довжиною 5–7 мм. Наявний первинний корінь білого кольору, 3–4 см завдовжки, із багатьма маленькими бічними коренями. Через 15–20 днів після початку проростання з'являються перші справжні листки. Вони лопатоподібні, цілокраї, опушені. Край листка війчастий.

В **ювенільному (j)** віковому стані сім'ядолі відмирають, а пагін містить 4–6 розеткових листків з довжиною листової пластинки 1–2 см і шириною – 0,5–1 см. Довжина черешка – 1,5–3 см. Висота стебла – 0,8–1,2 см. Головний корінь розгалужений, 3,5–6 см завдовжки, має бічні корені довжиною 0,1–2,7 см. Тривалість цього вікового стану не перевищує одного вегетаційного сезону.

В **іматурних (im)** рослин розетка складається з 3–8 листків. Вони мають перистолопатову або перистороздільну форму. Листкова пластинка досягає 6–10×3–5,5 см. Довжина черешка – 1–3 см. Листок вкритий простими шилоподібними негалузистими, здебільшого прямими волосками (≈1 мм завдовжки), які є довшими на краях листової пластинки і черешках. Корінь стрижневий, може досягати понад 10 см завдовжки і 1,5–4 мм в діаметрі. Бічні корені численні, розгалужені, довжиною 1–4 см. Починає формуватися каудекс. Тривалість цього вікового стану – 1–2 роки.

Віргінільні (v) особини значно збільшуються у розмірах. Кількість розеткових листків – 3–8 шт., їхня довжина сягає 10–30, а ширина – 3–14 см. Листки опушені, набувають перисторозсіченої форми, як у дорослих особин. Довжина головного кореня сягає понад 15 см, а його діаметр – 4–7 мм. Він містить багато бічних коренів 2–16 см завдовжки. Каудекс збільшується до 1–3 см у діаметрі і до 0,8–2,3 см завдовжки. Особина може містити 1–5 листових розеток. Віковий стан триває 2–3 роки.

III. Генеративний період

На *генеративному* (g) етапі онтогенезу в особини *C. erisithales* формуються квітконосні пагони висотою 20–130 см. Кошики 1,5–2,8 см завдовжки, їхня кількість на пагоні коливається у межах 1–11 шт. Пагін опушений (довжина шилоподібних волосків на краях листка може досягати 3–6 мм), містить 4–10 розеткових і 2–6 сидячих стеблових листків. Вони перисторозсічені, розміри: 11–50×4–21 і 4×1,2 см, відповідно. Стебло розгалужене, клейке вгорі. Корінь стрижневий, може досягати понад 60 см завдовжки і 4–15 мм у діаметрі, містить розгалужені бічні корені. Він глибоко заходить у ґрунт, тому визначення його повної довжини утруднене. Каудекс ще більше розгалужений, діаметром 1–6 і довжиною 1–3 см. Кількість пагонів у генеративній особини варіює у межах 1–10 шт. Дорослі особини представлені кількома розетковими вегетативними і 1–6 генеративними пагонами.

У результаті досліджень встановлено, що самопідтримання популяцій *C. erisithales* відбувається за рахунок генеративного розмноження. Потенційна насіннева продуктивність є високою і становить 65–260 шт./суцв., натомість реальна насіннева продуктивність є меншою – 5–85 нас./суцв. Середній відсоток обнасінення в *C. erisithales* дорівнює 40 %.

Ефективність насіннєвого розмноження залежить від наявності сприятливих ділянок для приживлення підросту [6, 12], антропогенного впливу, схожості насіння, алелопатичних ефектів [2] та ін.

Найсприятливішими для приживлення і успішного розвитку проростків цього виду є мало- та незадерновані локуси. Кількість підросту тут досягає 5 шт./0,25 м². Здебіль-

шого виникнення таких ділянок спричинене ерозією ґрунту. Таким чином, цей природний фактор сприяє насіннєвому самопідтриманню популяцій *C. erisithales*. Це один із небагатьох видів, який може рости на сланцевих осипах (рис. 2).

Генеративний віковий стан може тривати 1–6 років.

IV. Постгенеративний період

Субсенільні (ss) рослини *C. erisithales* мають 1–9 розеткових пагонів 15–36 см заввишки. Середня кількість листків у розетці – 4–7 шт. Листок – 5–14 см завширшки. Каудекс корінь поступово руйнуються зсередини, більша частина бічних коренів відмирає. Тривалість цього вікового стану – 1–2 роки.

У *сенільному* (s) віковому стані рослини здебільшого мають поодинокі розеткові пагони до 15 см заввишки з 3–5 невеликими листками. Каудекс продовжує відмирати. Корінь напівредукований. Процеси відмирання є незворотними і виразно переважають



Рис. 2. *Cirsium erisithales* на осипах на г. Говерла (фото В. Кобів)

над процесами новоутворення. Цей віковий стан є нетривалим і завершується відмиранням особин.

Також досліджено індивідуально-групові показники цього виду на різних гіпсометричних рівнях. У таблиці подано параметри популяцій *C. erisithales* у заповідних умовах.

Індивідуально-групові параметри *Cirsium erisithales* (Jacq.) Scop.
на різних гіпсометричних рівнях в Українських Карпатах

Розташування оселищ, висота н.р.м., м	Щільність, ос./м ²	Частка генеративної групи, %	Висота генеративного пагона, см	К-ть листків, шт./паг.	К-ть кошиків, шт./паг.	Ширина низового листка, см	Довжина низового листка, см
г. Говерла, 1730	3,3±0,2	20,6	80,0±5,0	12,3±0,9	10,1±0,7	15,3±1,1	35,2±2,6
г. Брескул, 1650	2,2±0,2	33,3	100,4±6,2	11,3±0,7	10,5±0,6	17,2±1,3	42,8±3,0
ур. Бабина Яма, 1040	1,5±0,1	44,7	114,7±7,1	10,2±0,8	11,0±0,8	20,8±1,7	50,0±4,1

Як видно з таблиці, *C. erisithales* має загалом невисоку щільність. Найвищою вона є у високогірній популяції на г. Говерла. Морфометричні параметри, а саме: висота генеративного пагона, ширина і довжина листка значно більші в популяції у Бабиній Ямі, розташованій найнижче. Натомість, кількість листків і кошиків є подібною в усіх досліджених популяціях. Частка генеративної групи коливається у межах 20–45 %. Найбільш мінливою є висота генеративного пагона.

Встановлено, що значний антропогенний вплив, зокрема, трелювання деревини (рис. 3), призводить до скорочення площі популяцій, а також істотного зниження індивідуально-групових параметрів *C. erisithales*, а саме: висоти пагона і ширини листка – у 2, довжини листка – майже у 3, кількості листків – у понад 3, відсотка обнасення – майже у 4, реальної насінневої продуктивності – у 5, кількості кошиків – майже у 6, урожаю насіння – у 26 разів [5].



Рис. 3. Наслідки впливу трелювання деревини на оселище *Cirsium erisithales* (фото В. Кобів)

Можна зробити висновок, що висота над рівнем моря неістотно впливає на зміну індивідуально-групових параметрів *C. erisithales*.

Cirsium erisithales вразливий до сильного антропогенного впливу, внаслідок якого значно зменшується площа популяцій, а також значення індивідуально-групових параметрів. Факторами, які негативно впливають на самопідтримання *C. erisithales*, є трелювання деревини, прокладання доріг, рекреація, надмірне задернування, значні зсуви ґрунту і каміння, поїдання суцвіть тваринами та ін.

В онтогенезі *C. erisithales* виділено 4 періоди та 8 вікових станів. Повний онтогенез *C. erisithales* є тривалим. Встановлено, що самопідтримання популяцій здійснюється насіннєвим шляхом. Тривалість онтогенезу *C. erisithales* у сприятливих умовах становить приблизно 10–15 років. У несприятливих умовах спостерігається скорочення онтогенезу внаслідок зменшення тривалості або випадіння окремих його періодів.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Вайнагий І. В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 826–831.
2. Гродзінський А. М. Знову про фітоценотичну роль фізіологічно активних виділень рослин // Укр. ботан. журн. 1983. Т. 40. № 4. С. 1–11.
3. Дідух Я. П. Популяційна екологія. К.: Фітосоціоцентр, 1998. 192 с.
4. Кобів В. М. Проростання та схожість насіння деяких видів рослин Українських Карпат // Регіональні аспекти флористичних і фауністичних досліджень: Матеріали II Міжнар. наук.-практ. конф. Чернівці, 2015. С. 32–34.
5. Кобів В. М. Індивідуально-групові параметри *Cirsium erisithales* (Jacq.) Scop. у Чорногорі // Регіональні аспекти флористичних і фауністичних досліджень: Матеріали III Міжнар. наук.-практ. конф. Чернівці, 2016. С. 201–203.
6. Кобів Ю. Й. Роль придатних мікрооселищ у самовідновленні популяцій рідкісних видів рослин Українських Карпат // Укр. ботан. журн. 2012. Т. 69. № 2. С. 178–189.
7. Про затвердження списку рідкісних і таких, що перебувають під загрозою зникнення, видів рослин на території Івано-Франківської області: <https://orada.if.ua/decision/150-6-2021/>
8. Царик Й. В., Малиновський К. А. Ценопопуляційний аналіз автотрофного блоку біогеоценозу *Duschekietum senecioso-pulmonariosum* // Укр. ботан. журн. 1987. Т. 44. № 1. С. 28–32.
9. Chanell R. The conservation value of peripheral populations: the supporting science // Proceeding of the species at risk. Victoria, 2004. P. 1–17.
10. Ellenberg H., Weber H. E., Düll R. et al. Zeigwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2 Aufl. // Scripta Geobotanica. Bd. 18. Göttingen: E. Goltze KG, 1992. S. 1–258.
11. Elzinga C. L., Salzer D. W., Willoughby J. W., Gibbs J. P. Monitoring plant and animal populations: a handbook for field biologists. Oxford: Wiley-Blackwell, 2001.
12. Eriksson O., Ehrlén J. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations // Oecologia. 1992. Vol. 91. N 3. P. 360–364.
13. Falińska K. Ekologia roślin. Warszawa: Wyd-wo Naukowe PWN, 1996. 453 p.
14. Falińska K. Plant population biology and vegetation processes. Kraków: W. Szafer Inst. of Botany, 1998. 368 p.
15. Freckleton R. P., Watkinson A. R. Large-scale spatial dynamics of plants: metapopulations, regional ensembles and patchy populations // Journal of Ecology. 2002. Vol. 90, № 3. P. 419–434.

16. *Given D. R.* Principles and practice of plant conservation. London, Glasgow and Weinheim: Chapman & Hall. 1994.
17. *Gómez-Fernández A., Milla, R.* How seeds and growth dynamics influence plant size and yield: Integrating trait relationships into ontogeny // *Journal of Ecology*. 2022. Vol. 110. № 11. P. 2684–2700.
18. *Greig-Smith P.* Quantitative plant ecology. Berkeley, Los Angeles: University of California Press, 1992.
19. *Guo Q., Taper M., Schoenberger M., Brandle J.* Spatial-temporal population dynamics across species range: from centre to margin // *Oikos*. 2005. Vol. 108. P. 47–57.
20. *Harper J. L.* Population biology of plants. New York; London; San Francisco: Academic Press, 1977. 892 p.
21. *Körner C.* Alpine plant life – functional plant ecology of high mountain ecosystems. Heidelberg: Springer, 2003. 344 p.
22. *Kyyak, V. H., Bilonoha, V. M., Dmytrakh, R. I., Gynda, L. V.* et al. Trends in plant population pattern changes under natural and man-induced ecosystem transformations of the high mountain zone in the Ukrainian Carpathians // *Studia Biologica*. 2015. Vol. 9. № 2. P. 169–180.
23. *Meusel H., Jäger E. J.* Vergleichende Chorologie der Zentraleuropaischen Flora. B. III. Jena; Stuttgart; New York: G. Fischer Verlag, 1992. 650 s.
24. *Neal D.* Introduction to population biology. Ed. 2. Cambridge University Press, 2018. 412 p.
25. *Wagenitz G.* *Cirsium* Mill. em. Scop. In: *Hegi G.* Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Ed. 2. Vol. 6/4. Berlin et Hamburg: Paul Parey Verlag, 1987. P. 866–916.
26. *Zajac A., Zajac M.* Atlas rozmieszczenia roślin naczyniowych w Polsce. Kraków: Instytut Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego, 2001.
27. *Zarzycki K., Trzcińska-Tacik H., Różański W.* et al. Ecological indicator values of vascular plants of Poland. Kraków: W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, 2002.

Стаття надійшла до редакції 16.10.24

доопрацьована 09.12.24

прийнята до друку 11.12.24

ONTOGENY AND INDIVIDUAL AND GROUP PARAMETERS OF *CIRSIIUM ERISITHALES* (JACQ.) SCOP. (ASTERACEAE) IN THE UKRAINIAN CARPATHIANS

V. Kobiv

*Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine
4, Kozelnytska St., Lviv 79026, Ukraine
e-mail: valentynakbv@gmail.com*

The article deals with ontogeny and individual and group parameters of an infrequent mountain species *Cirsium erisithales* (Jacq.) Scop. in the Ukrainian Carpathians. Isolated populations of *C. erisithales* in a wide high altitudinal range of 1040–1730 m a.s.l. were studied. Four periods and 8 age stages are defined in the ontogeny of this species. Characteristics of different age states are established. The total life span of *C. erisithales* is long. Unfavourable conditions cause shortening of ontogeny due to reduction or skipping of some periods. Population recruitment is performed by seed reproduction. The species has high parameters of seed reproduction, particularly germination rate and potential seed

productivity. Thin-tussock or barren loci are most favourable for the establishment and successful development of seedlings. It is one of the few species, which can inhabit the schist screes. Individual and group parameters of *C. erisithales* do not significantly depend on the altitude above sea level. It was established that *C. erisithales* mostly has a low density. It is the highest in the high-mountain population on Mt. Hoverla. The height of generative shoot, width and length of leaf are significantly higher in the population in the place of Babyna Yama. Number of leaves and inflorescences are similar in all of the studied populations. The height of generative shoot is most variable. Percentage of generative group varies within 20–45 %. It was determined that considerable anthropogenic impact (particularly mechanical disturbance of herbaceous vegetation) results in the shrinkage of the area of populations and significant decrease in individual and group parameters, namely height of shoot and width of leaf – by 2, length of leaf – almost by 3, number of leaves – by over 3, real to potential seed productivity ratio – almost by 4, real seed productivity – by 5, number of capitula – almost by 6, harvest of seeds – by 26 times. Factors, which adversely effect the replenishment of *C. erisithales* are: timber skidding, road laying, recreation, excessive sodding, large land- and rockslides, inflorescence consumption by animals etc.

Keywords: *Cirsium erisithales*, ontogeny, individual and group parameters, edge of the range, Ukrainian Carpathians