

Онтогенетична та віталітетна структури популяцій *Muscari botryoides* (L.) Mill. (Asparagaceae Juss.) на північно-східній межі ареалу

СВІТЛАНА ВАСИЛІВНА БОЙЧУК
ВАСИЛЬ ВАСИЛЬОВИЧ БУДЖАК

BOYCHUK S.V., BUDZHAK V.V. (2021). **Ontogenetic and vitality structure of *Muscari botryoides* (L.) Mill. (Asparagaceae Juss.) populations at the northeastern limit of its nature area.** *Chornomors'k. bot. z.*, **17** (2): 107–118. doi: 10.32999/ksu1990-553X/2021-17-2-2

The ontogenetic and vitality structure of eight *Muscari botryoides* populations from Ukraine have been studied. *M. botryoides* is a rare, endemic species of the *Asparagaceae* family, distributed on northeastern limit of its natural range and listed in the 3rd edition of the Red Data Book of Ukraine with conservation status "endangered". The characteristics of the species main ontogenetic states have been given. Age spectra of populations have been constructed. Ontogenetic indices have been calculated according to I.M. Kovalenko. Individuals of eight age states have been identified: seeds (se), seedlings (p), juvenile (j), immature (im), virginal (v), young generative (g₁), mature generative (g₂) and old generative (g₃). Subsenile (ss) and senile (s) individuals were not registered. The populations are normal, noncomplete with left-biased age spectra. Juveniles prevail in all age spectra. According to A.A. Uranov and O.V. Smirnova all populations are normal young, according to the Delta-Omega classification proposed by L.A. Zhivotovskij, they are young, and according to L.A. Zhukova and T.A. Polyanskaya – perspective. Innovation indices of all populations are very high, and generative, senilis, age indices are low. A factor analysis based on 17 morphological parameters of *M. botryoides* have been made. The results of the analysis showed, that the following parameters determine vitality of *M. botryoides* individuals: first leaf length, bulb width, inflorescence length and number of flowers in the inflorescence. Medium vitality individuals dominate in most populations. According to the vitality structure, six populations are prosperous, and two – depressed.

Key words: endemic species, age spectrum, ontogenetic indices, vitality, natural population

Бойчук С.В., Буджак В.В. (2021). **Онтогенетична та віталітетна структури популяцій *Muscari botryoides* (L.) Mill. (Asparagaceae Juss.) на північно-східній межі ареалу.** *Чорноморськ. бот. ж.*, **17** (2): 107–118. doi: 10.32999/ksu1990-553X/2021-17-2-2

Досліджено онтогенетичну та віталітетну структуру восьми популяцій *Muscari botryoides* з території України. *M. botryoides* – це рідкісний, ендемічний вид з родини *Asparagaceae*, який перебуває на північно-східній межі ареалу та занесений до третього видання «Червоної книги України» зі статусом «зникаючий». Подано характеристику основних онтогенетичних станів виду. Побудовано вікові спектри популяцій. Розраховано онтогенетичні індекси за І.М. Коваленко. У складі досліджуваних популяцій *M. botryoides* виявлено особини восьми вікових станів: насіння (sm), проростки (p), ювенільні (j), іматурні (im), віргінільні (v), молоді генеративні (g₁), зрілі генеративні (g₂) та старі генеративні (g₃). Субсенільні (ss) та сенільні (s) особини не зареєстровані. Вікові спектри всіх досліджуваних популяцій лівосторонні з переважанням рослин ювенільного онтогенетичного стану. За



© Boychuk S.V., Budzhak V.V.

Yuriy Fedkovych Chernivtsi National University, Institute of Biology, Chemistry and Bioresources, Department of Botany, Forestry and Horticulture, Fedkovych Str., 11, Chernivtsi, 58022, Ukraine

e-mail: svitlanabojchuk95@gmail.com

Submitted 31 May 2021

Recommended by D. Dubyna

Published 30 September 2021

ознаками онтогенетичної структури усі досліджувані популяції – нормальні, неповночленні. Згідно з класифікацією популяцій О.О. Уранова та О.В. Смірнкової вони є нормальними молодими, згідно з класифікацією «Дельта-Омега», запропонованою Л.А. Животовським – молодими, згідно з Л.О. Жуковою та Т.А. Полянською – перспективними. Індекси відновлення популяцій дуже високі, а індекси генеративності, старіння та віковості – низькі. Проведено факторний аналіз з урахуванням 17 морфопараметрів *M. botryoides*, встановлено, що ознаками, які детермінують життєвість особин є: довжина першого листка, ширина цибулини, довжина суцвіття та кількість квіток у суцвітті. Віталітетний аналіз засвідчив, що у більшості досліджуваних популяцій домінують особин середнього рівня життєвості. За віталітетною структурою шість з восьми популяцій відповідають процвітаючому якісному типу, дві популяції перебувають у депресивному стані.

Ключові слова: ендемічний вид, віковий спектр, онтогенетичні індекси, життєвість, природна популяція

Бойчук С.В., Буджак В.В. (2021). **Онтогенетическая и виталитетная структура популяций *Muscari botryoides* (L.) Mill. (*Asparagaceae* Juss.) на северо-восточной границе ареала.** *Черноморск. бот. ж.*, **17** (2): 107–118. doi: 10.32999/ksu1990-553X/2021-17-2-2

Установлены онтогенетическая и виталитетная структуры восьми популяций *Muscari botryoides* с территории Украины. *M. botryoides* – это редкий, эндемичный вид из семейства *Asparagaceae*, который растет на северо-восточной границе ареала и занесен в третье издание "Красной книги Украины» как исчезающий вид. Приведена характеристика основных онтогенетических состояний вида. Построены возрастные спектры популяций. Рассчитаны онтогенетические индексы согласно И.Н. Коваленко. В составе исследуемых популяций *M. botryoides* зарегистрированы особи восьми возрастных состояний: семена (sm), проростки (p), ювенильные (j), иммагурные (im), виргинильные (v), молодые генеративные (g₁), средние генеративные (g₂), старые генеративные (g₃). Субсенильные (ss) и сенильные (s) особи не обнаружены. Возрастные спектры всех исследуемых популяций левосторонние с преобладанием растений ювенильного онтогенетического состояния. По признакам онтогенетической структуры все исследуемые популяции – нормальные, неполночленные. В соответствии с классификацией популяций А.А. Уранова и О.В. Смирновой они являются нормальными молодыми, согласно классификации «Дельта-Омега» Л.А. Животовского – молодыми, согласно с Л.А. Жуковой и Т.А. Полянской – перспективными. Индексы восстановления популяций очень высокие, а индексы генеративности, старения и возрастности – низкие. Проведен факторный анализ с учетом 17 морфопараметров *M. botryoides*, результаты, которого показали, что к признакам, которые детерминируют жизненность особей относятся: длина первого листа, ширина луковицы, длина соцветия и количество цветков в соцветии. Анализ виталитетной структуры показал, что в большинстве исследуемых популяций доминируют особи среднего уровня жизненности. Виталитетная структура шести из восьми популяций соответствуют процветающему качественному типу, две популяции находятся в депрессивном состоянии.

Ключевые слова: эндемический вид, возрастной спектр, онтогенетические индексы, жизненность, природная популяция

Важливим аспектом досліджень популяцій рослин є встановлення їх онтогенетичної та віталітетної структур. Онтогенетична структура демонструє співвідношення в популяціях особин різних вікових станів. Аналіз онтогенетичної структури надає важливу інформацію про інтенсивність відтворення, рівень смертності, швидкість зміни поколінь і загальний біологічний вік популяцій [KLYMENKO, 2011]. Онтогенетичний склад популяцій залежить від індивідуальних особливостей видів (характеру і тривалості онтогенезу, особливостей розмноження) та умов навколишнього середовища. Таким чином, онтогенетична структура є інтегральним

показником, який відображає стійкість популяцій у конкретних еколого-ценотичних умовах у визначений момент часу [FEDOROVA, CHEROSOV, 2015].

Віталітетна структура відображає співвідношення в популяціях особин різних класів життєвості. Під життєвістю розуміють біотично зумовлену різноякісність особин, від якої залежить реалізація ростових і продуктивних процесів, ефективність використання ресурсів і стійкість до дії стресових чинників [IZMESTIEVA et al., 2011]. Для оцінки життєвого стану особин в популяції використовують віталітетний аналіз, розроблений Ю.А. Злобіним та доповнений Р.А. Ішбірдіним. Він базується на даних про комплекс ознак особин рослин: морфологічних метричних, алометричних, динамічних ростових та інших. Багатоознакова система аналізу дає найбільш точну оцінку життєвого стану кожної окремої особини, а за співвідношенням в локальній популяції особин різного віталітету можна оцінити життєвість популяції загалом [ZLOVIN, 2018]. Особливої ваги такі дослідження набувають при вивченні рідкісних та зникаючих видів, одним з яких є *Muscari botryoides* (L.) Mill.

M. botryoides – середньо-південноєвропейський ранньовесняний цибулинний геофіт з ефемероїдним феноритмотипом розвитку. Вид внесений до Червоних книг або охоронних списків Австрії [NIKLFELD, 1999], Німеччини [METZING et al., 2018], Угорщини [KIRÁLY, 2007], Швеції [BORNAND, 2016], Франції [LA LISTE..., 2018]. Проте в Північній Америці вид тривалий час вирощувався в культурі, а згодом натуралізувався і в певних регіонах виконує роль інвазійного, заселяючи галявини, старі поля, ліси, порушені ділянки і культурні фітоценози [REJMANEK, RANDALL, 1994; WEAKLEY, 2012; BEAM et al., 2019]. Для України – це рідкісний, ендемічний таксон, який перебуває на північно-східній межі ареалу, занесений до третього видання «Червоної книги України» (2009) з природо-охоронним статусом «зникаючий». Загалом відомо біля 10-ти місцезростань виду на території Закарпаття та Передкарпаття [BOICHUK, 2019]. Популяції із Закарпаття вивчала у своїх роботах Р.Д. Дашко-Шпрингвальд [DASHKO-SHPRYNHALD, 2000], в той час як дослідження для Прикарпатських популяцій не проводили.

M. botryoides володіє високою екологічною пластичністю. За даними з «Червоної книги України» (2009) вид зростає в світлих ксеротермних дібровах, узліссях та вторинних лісових ценозах [RED..., 2009]. Згідно із «Національним каталогом біотопів України» вид трапляється в слабоацидофільних флористично багатих дубових і сосново-дубових лісах та центральноєвропейських термофільних дубових лісах [NATIONAL..., 2018]. Під час польових досліджень нами також виявлені популяції приурочені до лучно-степових угруповань та карстових відслонень.

M. botryoides – здавна відомий в культурі як цінний декоративний та медоносний вид. В Європі його почали вирощувати ще у XVI ст. та широко використовують і по теперішній час. На території України культивується у більше ніж 10-тьох ботанічних садах та дендрологічних парках: ботанічному саду імені акад. О. В. Фоміна Київського національного університету [BEREZKINA, 2013], Національному ботанічному саду імені М. М. Гришка НАН України [SHYNDER, 2018], Донецькому ботанічному саду НАН України [PAVLOVA, 2011], Національному дендрологічному парку «Софіївка» [KUZEMKO et al., 2011], Дендрологічному парку «Асканія-Нова» Біосферного заповідника «Асканія-Нова» імені Ф. Е. Фальц-Фейна НААН [HAVRYLENKO, 2016], ботанічному саду Чернівецького національного університету імені Ю. Федьковича та ін.

Матеріали і методи дослідження

Дослідження проводились протягом польового сезону 2019 р. у 8-ми популяціях *M. botryoides* (Популяція I – Івано-Франківська обл., Снятинський р-н, окоп. с. Вишнівка, урочище «Берези», луки; Популяція II – Івано-Франківська обл.,

Снятинський р-н, окол. с. Красноставці, ботанічна пам'ятка природи місцевого значення урочище «Сивулька бита», луки; Популяція III – Івано-Франківська обл., Городенківський р-н, окол. с. Пробабин, лучно-степові схили; Популяція IV – Івано-Франківська обл., Галицький р-н, окол. с. Поділля, урочище «Щолби», луки; Популяція V – Чернівецька обл., Сторожинецький р-н, північні окол. с. Костинці, правий берег потоку Лупін, урочище «За Бучмою», луки; Популяція VI – Закарпатська обл., Тячівський р-н, окол. смт. Буштино, вторинні угруповання з *Robinia pseudoacacia*; Популяція VII – Закарпатська обл., Тячівський р-н, окол. смт. Буштино, урочище «Мочарка», розріджений рівнинний дубовий ліс; Популяція VIII – Закарпатська область, Виноградівський р-н, південна окол. с. Холмовець, ботанічний заказник місцевого значення «Холмовецька гора», дубовий ліс).

Для з'ясування онтогенетичної структури популяцій закладали пробні ділянки площею 0,25 м², у межах яких підраховували кількість особин кожного онтогенетичного стану. Належність особин *M. botryoides* до тієї чи іншої онтогенетичної групи визначали з опорою на результати власних досліджень та літературні дані [DASHKO-SHPRYNHALD, 2000; HERRMANN et al., 2005; PAVLOVA, 2003, 2011; SEDELNIKOVA, 2008, 2011, 2014]. Для встановлення типу популяцій за класифікацією дельта-омега (Δ/ω) розраховували індекс віковості за О.О. Урановим (Δ) та середню енергетичну ефективність за Л.А. Животовським (ω) [ZHIVOTOVSKIY, 2001]. Також визначали тип популяцій за О.О. Урановим, О.В. Смірноюю та тип онтогенетичних спектрів за О.О. Урановим [URANOV, SMIRNOVA, 1969; URANOV, 1975]. Тип популяції згідно з Л.О. Жуковою та Т. А. Полянською визначали на основі оцінки значень індексу заміщення (I_3) [ZHUKOVA, 1995; ZHUKOVA, POLYANSKAYA, 2013]. Для інтегральної оцінки онтогенетичної структури популяцій розраховували індекси запропоновані І.М. Коваленко – індекс відновлення ($I_{\text{відн.}}$), індекс старіння ($I_{\text{стар.}}$), індекс генеративності ($I_{\text{генер.}}$) та індекс віковості ($I_{\text{вік.}}$) [KOVALENKO, 2015].

Віталітетний аналіз популяцій проводили за стандартними методиками [ZLOVIN, 1989; 2018; ISHVIDIN et al., 2005] в кілька етапів:

- 1) вимірювання 17-ти морфопараметрів *M. botryoides* (висота рослин (мм), довжина та ширина цибулин (мм), кількість листків (шт.), довжина 1-, 2-, 3-го листка (мм), ширина 1-, 2-, 3-го листка (мм), висота квітконосу (мм), ширина квітконосу (мм), довжина суцвіття (мм), кількість квіток у суцвітті (шт.), довжина та ширина оцвіттини (мм), довжина квітконіжки нижньої квітки (мм));
- 2) визначення ключових морфопараметрів, які об'єктивно відображають рівень віталітету за алгоритмом, розробленим Ю. А. Злобіним. При цьому враховувались результати кореляційного та факторного аналізу, а також ступінь варіювання ознак;
- 3) оцінка життєвості кожної відібраної особини з використанням індексу віталітету (IVC), обчисленого на основі розмірних спектрів популяцій, побудованих за ключовими морфопараметрами, з використанням вирівнювання методом зважених середніх;
- 4) розподіл особин між трьома класами віталітету (a – високий, b – середній, c – низький). Межі класів встановлені шляхом поділу інтервалу $\bar{x} \pm 1,96\sigma$ (\bar{x} – середнє значення IVC особин в популяції, σ – стандартне відхилення) на три рівні частини;
- 5) обчислення індексу якості популяції за формулою: $Q = (a + b) / 2$, де Q – індекс якості популяції; a – частка рослин високого рівня віталітету (в частках одиниці); b – частка рослин проміжного рівня віталітету (в частках одиниці);
- 6) встановлення належності популяції до одного із якісних типів:
 1. $Q = (a + b) / 2 > c$ – процвітаючого;
 2. $Q = (a + b) / 2 = c$ – рівноважного;
 3. $Q = (a + b) / 2 < c$ – депресивного.

Для оцінки ступеня процвітання чи депресивності популяції застосоване відношення $Iq = (a + b) / 2c$. Позитивні значення цього показника відповідають процвітаючому стану, негативні – депресивному, а ступінь відхилення від 1, що дорівнює рівноважному стану, відображає ступінь процвітання чи депресії.

Статистичну обробку даних проводили за стандартними методиками з використанням програм Microsoft Excel 2016 [ZAYTSEV, 1973; LAKIN 1990].

Результати дослідження та їх обговорення

На підставі критичного аналізу літературних джерел [DASHKO-SHPRYNHVALD, 2000; HERRMANN et al., 2005; PAVLOVA, 2003, 2011; SEDELNIKOVA, 2008, 2011, 2014] та власних біоморфологічних досліджень встановлено, що онтогенез *M. botryoides* складається з 8-ми вікових станів. В якості критеріїв вікових станів виду нами використані кількість, форма і розміри асимілюючих листків, будова і розміри цибулини, здатність до вегетативного розмноження, цвітіння і плодоношення, а також їх активність.

Насіння (sm) – округле, або видовжене, чорного кольору, гладке, знаходиться у стані глибокого фізіологічного спокою. Довжина насінини варіює в межах 1,35-3,04 мм, ширина – 1,07-2,37 мм. Дозріває в липні, поширюється барохорією, проростає в травні наступного року. Період первинного спокою становить 8-9 місяців.

Проростки (p). Насіння починає проростати в середині квітня-на початку травня. Тип проростання надземний: спочатку з'являється головний корінь довжиною 0,69-2,12 см, потім розвивається сім'ядоля, яка виходить на поверхню ґрунту, зберігаючи при зв'язок із насінною шкіркою. Сім'ядоля збільшується в розмірах до 1,12-3,61 см, її верхня частина (гіперфіл) виконує функцію фотосинтезу. Її основа (гіпофіл) розростається, формуючи єдину луску майбутньої цибулини [TILLICH, 1995]. При основі сім'ядолі закладаються 1-2 катафіли, які в майбутньому утворюють ще 1-2 луски цибулини. Проросток має типову гачкоподібну форму. Сім'ядоля єдиний асимілюючий орган в перший рік життя рослини.

Ювенільні (j). Надземна частина рослин представлена одним справжнім вузькоциліндричним, асимілюючим листком довжиною 2,76-7,54 см. Цибулина складається з однієї запасуючої луски, яка утворилась за рахунок розростання основи сім'ядолі, а також 1-2 лусок, утворених катафілами, які заклались минулого вегетаційного сезону. Довжина молоді цибулини становить 0,24-0,52 см, ширина – 0,10-0,30 см.

Іматурні (im). Морфологічно схожі до ювенільних, але вузькоциліндричний листок розгортається і перетворюється на лінійний, жолобчастий. Його довжина складає 6,09-9,44 см, ширина – 0,09-0,17 см. Цибулина збільшується у розмірах, її довжина коливається в межах 0,38-0,90 см, ширина – 0,21-0,55 см. В окремих рослин в пазусі асимілюючого листка закладаються 1-2 пазушні, екзогенні бруньки, з яких розвиваються перші дочірні цибулини.

Віргінільні (v). Надземна частина представлена 2-3 лінійними, жолобчастими листками довжиною 6,78-10,39 см та шириною – 0,11-0,22 см. Цибулина складається з 3-5 запасуючих лусок (з яких 1-2 представлені видозміненими низовими неасимілюючими листками). Її довжина становить 0,57-0,99 см, ширина – 0,37-0,63 мм. Кількість дочірніх цибулин коливається в межах 2-12 шт. (здебільшого 2-5). Дочірні цибулини утворюються з екзогенних бруньок, які закладаються в пазухах асимілюючих листків, а також із адвентивних, ендогенних бруньок, які формуються при основі запасуючих лусок цибулини.

Молоді генеративні (g₁). Спостерігається перше цвітіння рослин. Суцвіття складається з 10-30 квіток (здебільшого 15-20), китицеподібне, спочатку щільне, потім рихле, довжиною 1,57-5,55 см. Квітконос 6,71-25,48 см довжиною та 0,08-0,21 см

шириною, майже завжди коротший за листки. Довжина оцвітини складає 0,27–0,44 см, ширина – 0,22–0,37 см. Плодоношення поодинокі, плід тригнізда коробочка з 6-ма насінними зачатками. Утворені плоди пусті, або містять 1–2 насінини. Листки у кількості 2–3 шт., їх довжина коливається в межах 7,60–23,74 см, ширина – 0,17–0,64 см. Цибулина куляста, або яйцеподібна, довжиною 1,09–2,61 см та шириною 0,65–1,83 см. Кількість запасючих лусок складає 5–8 (з яких 2–4 – низові листки). Кількість дочірніх цибулин може сягати 20 шт. (здебільшого ± 10). Моноподіальне наростання цибулини після першого цвітіння змінюється на симподіальне.

Зрілі генеративні (g₂). Морфологічно схожі до молодих генеративних особин, проте відрізняються масовим плодоутворенням та активним вегетативним розмноженням. Кількість квіток у суцвітті може сягати 50 шт. (в середньому 30–40). Кількість плодів, що зав'язались – 10–20 шт. Плоди містять в середньому 3–4 насінини. Цибулина складається з 6–10 і більше запасючих лусок (з яких 2–4 – низові листки). Кількість дочірніх цибулин може сягати 20–30 шт. На поздовжньому перерізі цибулини видно залишки 1–2 квітконосів минулих років.

Старі генеративні (g₃). Цвітіння поодинокі. Квітки здебільшого засихають або формують пусті плоди. Цибулина темно-коричнева, більш рихла, ослаблена, знижується активність вегетативно розмноження.

Субсенільні (ss) та сенільні (s) особини у досліджуваних популяціях не виявлені. М. А. Павлова вивчаючи особливості онтогенезу представників родини *Hyacinthaceae* інтродукованих в Донецькому ботанічному саду НАН України впродовж 30-ти років також не виявила особин постгенеративного вікового періоду. Автор зробила припущення, що цей період у цибулинних геофітів не виражений внаслідок щорічного поновлення цибулини, про що раніше повідомляли В. І. Комендар, В. В. Крічфалушій та Г. Н. Мезев-Крічфалушій при дослідженні онтогенезу ефемероїдів Карпат [PAVLOVA, 2011].

У популяціях I, VI та VII зареєстровано переважання ювенільних особини, їх вміст коливається в межах 36–43 %. Також встановлено відносно високу частку рослини іматурного онтогенетичного стану – від 25 до 30 %. У популяціях II та VIII теж домінують ювенільні особин – 32 та 44 % відповідно, проте в них зареєстровано високий вміст проростків – 26 та 25 % відповідно. Для популяцій III, IV, V характерне значне переважання ювенільних особин (55–69 %), з одночасним мінімальним вмістом проростків (0–3 %). Вміст віргінільних, молодих та зрілих генеративних особин відносно низький у всіх досліджуваних популяціях і коливається в межах – 2–18, 1–8 та 2–8 % відповідно. Старі генеративні особини присутні лише в популяціях II, III та VI, але їх частка не перевищує 2–3 %.

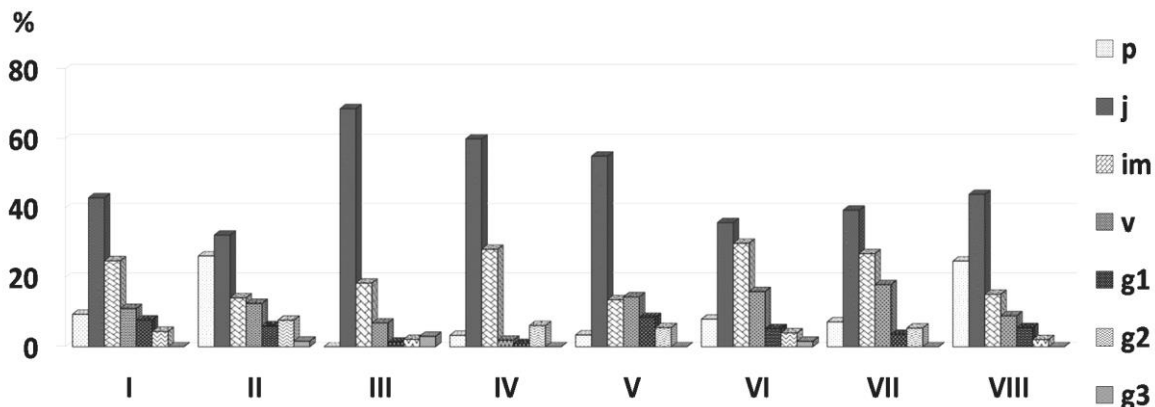


Fig. 1. Ontogenetic spectra of *M. botryoides* populations.
Рис. 1. Онтогенетичні спектри популяцій *M. botryoides*.

Переважаання у досліджуваних популяціях особин ювенільного онтогенетичного стану свідчить про активне вегетативне розмноження виду. Проте низький вміст віргінільних та генеративних особин може вказувати на ускладнення переходу ювенільних та іматурних особин у віргінільний, а потім у генеративний стан. Це може бути пов'язано із затримкою в проходженні окремих прегенеративних онтогенетичних періодів, або загибеллю частини особин на перших етапах розвитку. Збільшення частки проростків у популяції II та VIII може свідчити про активне насінневе розмноження та сприятливі умови для проростання насіння, а їх відсутність у популяції III та низький вміст у популяції IV та V вказують на незначне насінневе відтворення, або низьку життєздатність насіння. Відомо, що генеративне поновлення відіграє важливу роль у підтриманні стійкості популяції, оскільки під час статевого розмноження відбувається обмін генетичною інформацією і можуть утворюються особи більш пристосовані до існуючих екологічних умов. Розмноження лише вегетативним шляхом у кінцевому підсумку призводить до зниження життєвості особин, їх елімінації і втрати життєздатності популяцій [TSARYK, 2007].

Таблиця 1

Інтегральні характеристики онтогенетичної структури популяцій *M. botryoides*

Table 1

Integral ontogenetic characteristics of *M. botryoides* populations structure

Номер популяції	Онтогенетичні індекси							Тип популяції		
	$I_{\text{відн}}$	$I_{\text{генер.}}$	$I_{\text{стар.}}$	$I_{\text{вік.}}$	I_3	Δ	ω	за О.О. Урановим, О.В. Смірноюю	за Л.А. Животовсь- ким	за Л.О. Жуковою, Т.А. Полянською
I	87,91	12,09	0,00	0,00	1,64	0,076	0,228	Нормальна молода	Молода	Перспективна
II	84,74	13,65	1,61	0,02	1,40	0,095	0,244	Нормальна молода	Молода	Перспективна
III	93,62	3,40	2,98	0,03	2,97	0,065	0,165	Нормальна молода	Молода	Перспективна
IV	92,99	7,01	0,00	0,00	2,43	0,059	0,170	Нормальна молода	Молода	Перспективна
V	86,08	13,92	0,00	0,00	1,98	0,084	0,246	Нормальна молода	Молода	Перспективна
VI	89,29	9,13	1,59	0,02	1,44	0,085	0,241	Нормальна молода	Молода	Перспективна
VII	91,07	8,93	0,00	0,00	1,57	0,078	0,235	Нормальна молода	Молода	Перспективна
VIII	92,47	7,53	0,00	0,00	2,15	0,052	0,166	Нормальна молода	Молода	Перспективна

Вікові спектри всіх досліджуваних популяцій – нормальні, неповночленні (за рахунок відсутності субсенільних та сенільних особин, а також особин g_3 у I, IV, V, VII, VIII популяціях та проростків у III популяції), лівосторонні з переважанням рослин ювенільного онтогенетичного стану (рис. 1). Згідно із класифікацією О.О. Уранова та О.В. Смірної усі досліджувані популяції – нормальні молоді (табл. 1), згідно із Л.А. Животовським – молоді (табл. 1, Рис. 2).

Для встановлення типу популяції згідно з Л.А. Жуковою та Т.О. Полянською ми використали варіант індексу заміщення (I_3), який враховує те, що особини *M. botryoides* здатні вегетативно розмножуватись вже в іматурному віковому стані, що супроводжується значним омолодженням рамет [ZHUKOVA, 1995]. У всіх досліджуваних популяціях значення I_3 більше за одиницю. Такі результати свідчать про вміст у популяціях великої кількості підросту, який в майбутньому може замінити дорослу фракцію і їх належність до перспективних (табл. 1).

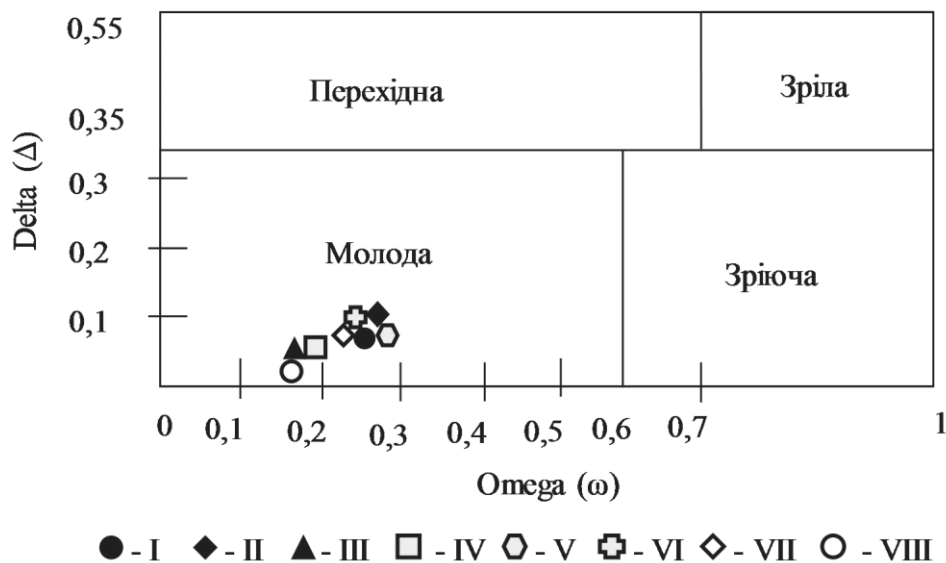


Рис. 2. Розподіл популяцій *M. botryoides* в координатах Δ (віковість) та ω (індекс ефективності) згідно з Л. А. Животовським.

Fig. 2. Distribution of *M. botryoides* populations in coordinates Δ (aetas) and ω (efficiency index) according to L. A. Zhivotovskij.

Для оцінки загального онтогенетичного стану популяцій нами були розраховані індекси запропоновані І.М. Коваленко та встановлено, що індекс відновлення коливається в межах 84,74–93,62 %, індекс генеративності – 3,40–13,92 %, індекси старіння та віковості – 0–2,98 % та 0–0,03 відповідно (табл. 1). Високі значення індексу відновлення і відповідно низькі показники індексів старіння та віковості свідчать про переважання в досліджуваних популяціях процесів відновлення над процесами старіння.

Згідно з В.Г. Кияком [КУЧАК, 2015] подібна онтогенетична структура характерна для більшості вегетативно-рухливих багаторічників Українських Карпат за відсутності антропогенного впливу. Ця особливість вікової структури значною мірою зумовлена специфікою онтогенезу рослин, а саме: внаслідок вегетативного розростання і розмноження утворюється численна група прегенеративних особин вегетативного походження, істотна частина яких швидко відмирає або переходить у субсенільну групу, оминувши генеративну. Генерує незначна частина особин.

Схожі онтогенетичні спектри були зареєстровані і для популяцій рідкісних видів рослин з території Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» (Сумська обл.), зокрема для *Lilium martagon* L., *Listera ovata* (L.) R.Br., *Platanthera chlorantha* (Cust.) Rchb., *Pyrola chlorantha* Sw. [KLYMENKO, 2011; KLYMENKO et al., 2017], а також для популяцій *L. martagon*, які зростають в Яворівському національному природному парку (Львівська обл.) [LYUBYNETS, 2006] та популяцій *Leucojum vernalis* L. на східній межі ареалу (у Львівській області) [MELNIK et al., 2010].

Одноразове дослідження онтогенетичної структури популяції може бути малоінформативним, оскільки багатьом видам властива непостійність співвідношення чисельності вікових груп. Особливо це стосується генеративної частини вікового спектру. Генеративним особинам властиві перерви у цвітінні, окрім цього, під дією сприятливих або стресових екзогенних чинників значна частина особин віргінільної вікової групи набуває здатності пришвидшеного переходу до генерування, а постгенеративних особини – до повернення у генеративний стан [КУЧАК, 2015]. Таким чином, для остаточних висновків, щодо онтогенетичної структури та тенденцій розвитку популяцій *M. botryoides* необхідно проводити подальший моніторинг.

На першому етапі віталітетного аналізу нами було виміряно 17 морфопараметрів у 25-особин рандомно вибраних з кожної популяції *M. botryoides*. Для визначення ключових морфопараметрів проведено факторний аналіз об'єднаного масиву даних за методом головних компонент, у результаті якого виділено 2 фактори, що пояснюють 60,04 % загальної дисперсії ознак. Факторне рішення засвідчило, що по першому фактору найбільше навантаження мають наступні морфопараметри: висота рослини (0,907919), довжина 1- (0,974390), 2- (0,961821), 3- го (0,959767) листка та висота квітконосу (0,886329). Між виділеними ознаками спостерігається тісна кореляція, тому для віталітетного аналізу доцільно використовувати лише одну з них. Найбільший внесок у перший фактор має довжина першого листка, ця ознака також характеризується найбільшою варіацією серед виділених, тому вона була відібрана як ключова. По другому фактору найбільші навантаження притаманні ширині цибулини (0,732508), довжині суцвіття (0,847463) та кількості квіток у суцвітті (0,776217). Отже, до числа ознак, які детермінують віталітет особин *M. botryoides* віднесені: довжина 1-го листка, ширина цибулини, довжина суцвіття та кількість квіток у суцвітті (табл. 2).

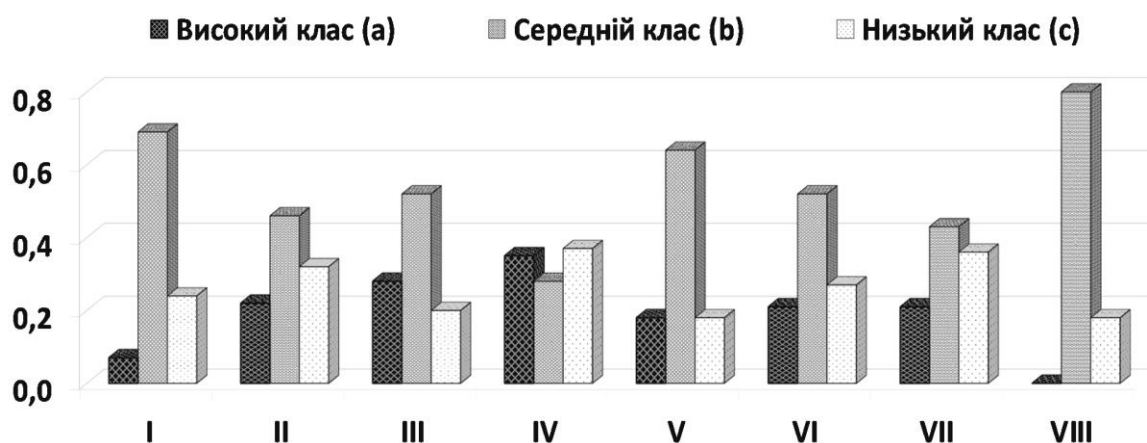


Рис. 3. Розподіл особин *M. botryoides* за класами віталітету.
Fig. 3. Distribution of *M. botryoides* individuals by vitality classes.

Результати віталітетного аналізу показують, що в більшості досліджуваних популяцій переважають особини середнього рівня віталітету, в той час як частка особин високого рівня віталітету відносно низька. У популяції III переважають особини середнього віталітету, найменшою кількістю представлені особини низького віталітету. У популяції IV домінують особини низького віталітету, особини середнього віталітету характеризується найнижчою представленістю (Рис. 3). Переважання в популяціях особин середнього рівня віталітету ймовірно свідчить про відносно низьку внутрішньовидову конкуренцію. Зменшення частки особин середнього віталітету може вказувати на підвищення внутрішньовидової конкуренції, яке пов'язане із погіршеннями умов зростання.

За віталітетною структурою 6 з 8-ми популяцій відповідають процвітаючому якісному типу, а дві – депресивному. Згідно із показником I_q найвищий рівень життєвості характерний для популяцій III, V та VIII ($I_q = 2,00, 2,28, 2,28$ відповідно). Популяція II наближена до рівноважного типу ($I_q = 1,06$). Найнижчий віталітет властивий популяціям IV та VII ($I_q = 0,85, 0,89$ відповідно), які є депресивними (табл. 3).

Таблиця 2

Результати факторного аналізу для морфопараметрів *M. botryoides*

Table 2

The results of factor analysis for *M. botryoides* morphoparameters

Морфопараметри	Факторні навантаження	
	Фактор 1	Фактор 2
Висота рослини	0,907919	0,296875
Довжина цибулини	0,595445	0,278988
Ширина цибулини	0,522421	0,732508
Кількість листків	0,051889	0,660826
Довжина 1-го листка	0,974390	0,046927
Ширина 1-го листка	0,552500	0,232154
Довжина 2-го листка	0,961821	0,111773
Ширина 2-го листка	0,440168	0,470734
Довжина 3-го листка	0,959767	0,037098
Ширина 3-го листка	0,467643	0,294426
Висота квітконосу	0,886329	0,173067
Ширина квітконосу	0,243443	0,670592
Довжина суцвіття	0,270581	0,847463
Кількість квіток у суцвітті	- 0,027573	0,776217
Довжина оцвітини	0,422730	0,484815
Ширина оцвітини	0,320466	0,431779
Довжина квітконіжки нижньої квітки	0,049340	0,546631

Таблиця 3

Віталітетна структура та якісні типи популяцій *M. botryoides*

Table 3

Vitality structure and qualitative types of *M. botryoides* populations

Номер популяції	Частка особин за класами віталітету			Iq	Значення індексу якості Q	Віталітетний тип популяції
	a	b	c			
I	0,07	0,69	0,24	1,58	0,38	Процвітаюча
II	0,22	0,46	0,32	1,06	0,34	Процвітаюча
III	0,28	0,52	0,20	2,00	0,40	Процвітаюча
IV	0,35	0,28	0,37	0,85	0,32	Депресивна
V	0,18	0,64	0,18	2,28	0,41	Процвітаюча
VI	0,21	0,52	0,27	1,35	0,37	Процвітаюча
VII	0,21	0,43	0,36	0,89	0,32	Депресивна
VIII	0	0,82	0,18	2,28	0,41	Процвітаюча

Висновки

Усі досліджувані популяції *M. botryoides* здатні до самопідтримання та не залежать від занесення насінних зачатків ззовні. Згідно з О. О. Урановим та О. В. Смірною вони нормальні молоді, згідно з Л. А. Животовським – молоді, згідно з Л. О. Жуковою та Т. А. Полянською – перспективні. Онтогенетичні спектри популяцій неповночленні, лівосторонні з домінуванням ювенільних особин. Індекси відновлення популяцій дуже високі, а індекси генеративності, старіння та віковості – низькі, що вказує на активне відтворення популяцій.

За результатами віталітетного аналізу 6 з 8-ми популяцій відповідають процвітаючому якісному типу з домінуванням особин середнього рівня життєвості. Згідно із показником Iq найвищий рівень життєвості характерний для популяцій III, V та VIII. Найнижчий віталітет властивий популяціям IV та VII, які відповідно є депресивними. Для однозначних висновків щодо онтогенетичної та віталітетної структури досліджуваних популяцій та прогнозування їх динаміки в майбутньому необхідний подальший моніторинг протягом кількох років.

References

- BEAM S.C., VANGESSEL M.J., VOLLMER K.M., FLESSNER M.L. (2019). Grape hyacinth [*Muscari botryoides* (L.) Mill] control in a wheat-soybean rotation. *Weed Technology*, **33**: 578–585. doi: 10.1017/wet.2019.29
- BEREZKINA V.I. (2013). Dekorativni travianysti roslyny perspektyvni dlia ozelenennia z kolektsii «Hirskyi sad» botanichnoho sadu im. akad. O.V.Fomina. In: *The role of botanical gardens and arboretums in maintaining and enriching of biological diversity in urban areas: proceeding of International research conference, Kyiv, 28-31 May, 2013*: 182–183. (in Ukrainian)
- BOICHUK S.V. (2019). Distribution of *Muscari botryoides* (Asparagaceae) in Ukraine. *Biological systems*, **11** (1): 81–86. (in Ukrainian) doi: 10.31861/biosystems2019.01.081
- BORNAND C., GYGAX A., JUILLERAT P., JUTZI M., MÖHL A., ROMETSCH S., SAGER L., SANTIAGO H., EGGENBERG S. (2016). *Rote Liste Gefäßpflanzen. Gefährdete Arten der Schweiz*. Bern: Bundesamt für Umwelt, Genf: Info Flora, 178 p.
- DASHKO-SHPRYNHVALD R.D. (2000). *Biologomorphological and population study of Muscari (L.) Mill. (Hyacinthaceae Batsch) species in the Ukrainian Carpathians*. PhD thesis. Uzhhorod: Uzhhorod State University. (in Ukrainian)
- FEDOROVA A.I., CHEROSOV M.M. (2015). Vitality and age structure of Arundinaceous foxtail (*Alopecurus arundinaceus* Poir.) coenopopulations in the Lena-Viluy Interfluve conditions. *Vestnik KrasGAU*, **6**: 163–169. (in Russian)
- HAVRYLENKO N.O. (2016). Plant Conservation of the Red Book of Ukraine in the Askania Nova Dendropark. *Naukovyi visnyk NLTU Ukrainy*, **26** (3): 54–60. (in Ukrainian) doi: 10.15421/40260308
- HERRMANN N., WEISSB G., DURKAC W. (2006). Biological flora of Central Europe: *Muscari tenuiflorum* Tausch. *Flora*, **201** (2): 81–101. doi: 10.1016/j.flora.2005.03.002
- ISHBIRDIN A.R., ISHMURATOVA M.M., ZHIRNOVA T.V. (2005). Strategii zhizni tsenopopulyatsii *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. na territorii Bashkirskogo gosudarstvennogo zapovednika. *Vestnik NNGU. Seriya: Biologiya*, **1**: 85–98. (in Russian)
- IZMESTIEVA S.V., DANYLYK I.M., BORSUKEVYCH L.M., HONCHARENKO V.I. (2011). Vitality and morphological changeability of *Carex dioica* L. individuals (*Cyperaceae* Juss.) on the territory of Western Polissya. *Studia Biologica*, **5** (3): 125–134. (in Ukrainian)
- KLYMENKO G., KOVALENKO I., LYKHOLAT Yu., KHROMYKH N., DIDUR O., ALEKSEEVA A. (2017). The integral assessment of the rare plant populations. *Ukrainian Journal of Ecology*, **7** (2): 201–209. (in Ukrainian) doi: 10.15421/2017_37
- KLYMENKO G.O. (2011). Ontogenetic structure of rare plant coenopopulations in the National Nature Park «Desnyansko-Starogutsky». *Ukr. Bot. J.*, **68** (5): 663–671. (in Ukrainian)
- KOVALENKO I.N. (2015). Populations of *Calluna vulgaris* (L.) Hull. in forest phytocenosis of the National Nature Park "Desnyansko-Starogutsky" (Sumy region, Ukraine). *Chornomors'k. bot. z.*, **11** (4): 438–448. (in Ukrainian) doi: 10.14255/2308-9628/15.114/4
- KUZEMKO A.A., SYDORUK T.M., DIDENKO I.P., SHVETS T.A., BOYKO I.V. (2011). Spontaneous flora of the National Dendrological Park "Sofiyvka" of the NAS of Ukraine. *Autochthonous and alien plants*, **7**: 25–36. (in Ukrainian)
- KYYAK V. (2015). Age and ontogenetic structure of plant population – necessity to distinguish between them. *Visnyk of L'viv Univ. Biology Series*, **70**: 162–172. (in Ukrainian)
- LA LISTE ROUGE des espèces menacées en France – Chapitre Flore vasculaire de France métropolitaine. (2018). Paris: UICN France, FCBN, AFB, MNHN, 31 p.
- LAKIN G.F. (1990). *Biometriya*. Moskva: Vysshaya shkola, 325 p. (in Russian)
- LYUBYNETS I.P. (2006). Dynamic tendencies of *Lilium martagon* L. cenopopulation structure in the Yavorivskiy National Natural Park. *Forestry, Forest, Paper and Woodworking Industry*, **31**: 104–107. (in Ukrainian)
- MELNIK V., BATOCZENKO V., DIDENKO S. (2010). Populations of *Leucojum vernalis* (Amaryllidaceae) in eastern limit of area. *Naukovi zapiski NaUKMA. Biologiya i ekologiya*, **106**: 45–51. (in Ukrainian)
- METZING D., GARVE E., MATZKE-HAJEK G. (2018): *Rote Liste und Gesamtartenliste der Farn- und Blütenpflanzen (Tracheophyta) Deutschlands*. In: *Rote Liste der gefährdeten Tiere, Pflanzen und Pilze Deutschlands, Band 7*: 13–358. Bonn: Naturschutz und Biologische Vielfalt.
- NATIONAL HABITAT CATALOGUE OF UKRAINE (2018). Kuzemko A.A., Didukh Ya.P., Onyshchenko V.A., Sheffer Ya. (ed). Kyiv: FOP Klymenko Yu.Ya, 442 p. (in Ukrainian)
- NIKLFELD H., SCHRATT-EHRENDORFER L. (1999). *Rote Liste gefährdeter Farn- und Blütenpflanzen (Pteridophyta und Spermatophyta) Österreichs. 2. Fassung*. In: *Rote Listen gefährdeter Pflanzen Österreichs. 2. Auflage. Grüne Reihe des Bundesministeriums für Umwelt, Jugend und Familie, Band 10*: 33–152. Graz: Austria medien service.
- PAVLOVA M.A. (2003). Ontogeny of *Hyacinthella azurea* (Fenzl) Chouard under the conditions of cultivation in the Ukraine's south-east. *Industrial botany*, **3**: 166–170 (in Russian)

- PAVLOVA M.A. (2011). The peculiarities of ontogeny of family *Hyacinthaceae* Batsch representatives under the conditions of cultivation in the South-East of Ukraine. *Plant introduction*, **1**: 25–30. (in Ukrainian)
- RED DATA BOOK OF UKRAINE. Plant kingdom (2009). Didukh Ya.P. (ed). Kyiv: Globalkonsalting, 612 p. (in Ukrainian)
- REJMÁNEK M., RANDALL J.M. (1994). Invasive alien plants in California: 1993 summary and comparison with other areas in North America. *Madroño*, **41** (3): 161–177.
- SEDELNIKOVA L.L. (2008). Osobennosti ontogeneza *Muscari botryoides* (*Hyacinthaceae*) pri introduktsii v lesostepi Sibiri. *Vestnik KrasGAU*, **5**: 102–108. (in Russian)
- SEDELNIKOVA L.L. (2011). *Erythronium sibiricum* (*Liliaceae*) cenopopulation ontogenetic structure in Kemerovo region. *Vestnik KrasGAU*, **10**: 46–52. (in Russian)
- SEDELNIKOVA L.L. (2014). The ontogenesis of the *Chionodoxa* (*Hyacinthaceae*) genus representatives in the introduction. *Vestnik KrasGAU*, **8**: 51–56. (in Russian)
- SHYNDER O.I. (2018). Populations of rare species of spontaneous flora in the M.M. Gryshko National Botanical Garden NAS of Ukraine (Kyiv). *Journal of the Belarusian State University. Biology*, **3**: 62–71. (in Ukrainian)
- TILLICH H.J. (1995). *Seedlings and systematics in monocotyledons*. In: *Monocotyledons: Systematics and Evolution*, Vol. 1: 303–352. London: Royal Botanical Gardens, Kew.
- TSARYK Y. (2007). Achievement and principles of populations research of phytocoenoses. *Visnyk of L'viv Univ. Biology Series*, **43**: 27–32. (in Ukrainian)
- URANOV A.A. (1975). Vozrastnoy spektr fitotsenopulyatsii kak funktsiya vremeni i energeticheskikh volnovykh protsessov. *Nauchnyye dokladyi vysshey shkolyi. Biologicheskie nauki*, **2**: 7–34. (in Russian)
- URANOV A.A., SMIRNOVA O.V. (1969). Classification and basic features of the development of perennial plant populations. *Byulleten M. obshchestva isp. prirody. Otd. biologii*, **74** (1): 119–134. (in Russian)
- VÖRÖS LISTA. A magyarországi edényes flóra veszélyeztetett fajai (2007). Király G. (ed.). Sopron: Sajtó kiadás, 73 p.
- WEAKLEY A.S. (2012). *Flora of the Southern and Mid-Atlantic States*. Chapel Hill: UNC Herbarium, North Carolina Botanical Garden, 1225 p.
- ZAYTSEV G.N. (1973). *Metodika biometricheskikh raschyotov. Matematicheskaya statistika v eksperimentalnoy botanike*. Moskva: Nauka, 256 p. (in Russian)
- ZHIVOTOVSKIY L.A. (2001). Ontogenetic state, effective density and classification of populations. *Ekologiya*, **1**: 3–7. (in Russian)
- ZHUKOVA L.A. (1995). *Populyacionnaya zhizn' lugovykh rastenij*. Joshkar-Ola: RIIK «Lanar», 224 p. (in Russian)
- ZHUKOVA L.A., POLJANSKAJA T.A. (2013). About some approaches to forecasting prospects of development coenopopulation of plants. *Vestnik TvGU. Seriya «Biologiya i ekologiya»*, **32** (31): 160–171. (in Russian)
- ZLOBIN YU.A. (1989). Theory and practice of the vitality pattern estimation in plant coenopopulations. *Botanicheskii zhurnal*, **74** (6): 769–780. (in Russian)
- ZLOBIN YU.A. (2018). An algorithm for assessing the vitality of plant individuals and the vitality structure of phytopopulations. *Chornomors'k. bot. z.*, **14** (3): 213–226. (in Ukrainian) doi: 10.14255/2308-9628/18.143/