Особливості онтогенезу *Grindelia squarrosa* в популяціях зі сходу України

Оксана Кучер

Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України (Київ, Україна)

Specifics of the ontogenesis of *Grindelia squarrosa* in populations from eastern Ukraine. — O. Kucher. — Results of studying of the ontomorphogenesis of the North American adventive species *G. squarrosa* in its secondary range in natural conditions of eastern Ukraine are presented. The scheme of ontomorphogenesis is given and age states are selected (seeds, seedlings (p), juvenile (j), immature (im), virginal (v), young generative (g1), medieval generative (g2), aging (g3), subsenile and senile plants) and their characteristics are presented. It was found that the number of seedlings differs significantly during the growing season, the germination of seeds is also affected by temperature, the largest number of seedlings is observed at values from +25 to +27 C° in the spring. The choice of the study site is not accidental — the locality of the species in the Starobilsk grass-steppe meadow of Luhansk Oblast in the floodplain of the Siverskyi Donets River is one of the primary centres of deposition and distribution of *G. squarrosa* and its current high invasive status. The research was conducted according to the generally accepted methods of Zlobin at four localities. The density, ontogenetic and vitality structure of populations were studied. Each population was surveyed five times a year at the beginning (end of May) in the middle (June; early and late July) and at the end of the growing season (September). It was determined that the species is characterised by non-simultaneous germination of seeds and the formation of monodominant groups; the species acts as a co-dominant in steppe groups, prefers sandy loam and clayey loam and gravelly soils, rarely occurs on gravel and dense clay substrate. The period of ontogenetic development of the studied species lasts 1–2 years. As a result of studying the ontogenetic structure of model populations of *G. squarrosa*, it was found that they are dominated by plants of pregenerative state, i.e. the spectrum of age groups is left-sided, characterised by positive asymmetry with peak on plants of younger age group, full-fledged populations and has high recovery indices.

Key words: *Grindelia squarrosa*, ontogenesis, age stage, population research, east of Ukraine

Вступ

Вид *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal) має північноамериканське походження (Bartoli & Tortosa 2012). Природно цей вид поширений від півдня Манітоби до Техасу і на схід до Айдахо та Аризони. В умовах природного ареалу частіше росте на сухих місцях, але також займає вологі ґрунти з розрідженим рослинним покривом, найчастіше трапляється в сухих преріях, пустинних місцях, по узбіччях залізничних шляхів, виснажених пасовищах та орних угіддях. Часто формує майже монодомінантні угруповання; виступає як співдомінант в степових угрупованнях, віддає перевагу супіску і глинистому суглинку та щербеним ґрунтам, рідко трапляється на гравії і щільноглинистому субстраті. Є компонентом рослинних угруповань багатьох екосистем, а саме різних листяних і хвойних лісах, чагарникових пустелях, преріях, гористих, рівнинних і пустинних (Gleason & Cronquist 1991). Це поліморфний вид, описано три різновидності та дві форми.

У вторинному ареалі спонтанно вид трапляється на сході Північної Америки та країнах Тихоокеанського узбережжя (Strother & Wetter 2006), Південній Америці, Європі, а також як адвентивний відмічений у Австралії (Truta *et al.* 2012). В Європі *G. squarrosa* інтродуковано з 1804 р. в Королівському ботанічному саду в Мадриді (Іспанія) (Truta *et al.* 2012). Згодом вид поширився багатьма країнами континенту зокрема відмічений у Австрії, Бельгії, Білорусі (Парфенов 1999), Болгарії (Vladimirov & Petrova 2012), Грузії (Jinjolia & Shakarishvili 2014), Ірландії (Reynolds 2004), Естонії (Drake 2009), Латвії (Drake 2009), Литві (Gudžinskas 1997);

Correspondence to: O. Kucher; M. G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine; Tereshchenkivska St. 2, Kyiv, 01004 Ukraine; e-mail: kucher.oksana29@gmail.com; orcid: 0000-0002-5665-288X

Молдові (Мырза *et al.* 1987), Німеччині, Румунії (Anastasiu & Negrean 2005; Truta *et al.* 2012); Словаччині (Jehlik *et al.* 2013), Угорщині (Botta-Dukát 2008), Чехії (Pyšek *et al.* 2002), тощо.

На території України *G. squarrosa* вперше виявлена у 1949 р. у Баштанському районі Миколаївської обл. на перелогах та біля залізничної станції в 1948 р. (Білик 1950). Історія розповсюдження та сучасний стан поширення виду в Україні узагальнено у працях Г. І. Білика та В. С. Ткаченка (1977), В. В. Протопопової, В. С. Ткаченка та М. В. Шевери (Протопопова & Ткаченко 1979; Протопопова *et al.* 2009; Protopopova & Shevera 2014), на сході України — автора (Кучер 2012; Kucher 2015). Зараз вид натуралізувався в степовій зоні України. Він поширений у Лісостепу (Харківська, Черкаська, Київська обл.); окремі місцезростання відомі з Полісся (Житомирська обл.). Дослідження екологічних особливостей місцезростань, де поширений вид, провів Є. В. Польовий (Polevoy 2013), порівняння анатомо-морфологічних особливостей та дослідження онтогенезу представників роду *Grindelia* проводили О. Л. Клименко та В. О. Меньшова (2012).

Місцезнаходження виду в Луганській обл., зокрема в околицях м. Слов'яносербськ у прирусловій заплаві річки Сіверський Донець, є одним із первинних осередків поширення *G. squarrosa*, який, ймовірно, існує з часів Другої світової війни, але вперше виявлений тут 1962 р. (Білик & Ткаченко 1963, 1977).

Об'єкт та методика досліджень

Вибір місця дослідження *G. squarrosa* для популяційних досліджень зумовлений тим, що саме Старобільський злаково-лучний степ є одним із первинних осередків занесення виду в Україну та його сучасним високим інвазійним статусом (Kucher 2015). Дослідження інвазійних видів на популяційному рівні дає можливість з'ясувати особливості біології та специфіку їх адаптації в нових умовах, що дозволить прогнозувати подальше поширення та можливості уцяті у різних типах рослинних угруповань.

Дослідження проведено протягом 2012–2016 рр. На початку дослідження популяції *G. squarrosa* у 2012 рр. нами закладено облікові ділянки: в околицях с. Христове Слов'яносербського р-ну Луганської обл.; околицях с. Старий Айдар Станично-Луганського р-ну (розташована в первинному осередку занесення виду на території регіону); м. Кременна. 2014 року облікові ділянки закладено також у м. Благовіщенське (Кіровоградська обл.). Три облікові ділянки знаходяться в межах району досліджень (степова зона), одна — за його межами, у лісостеповій зоні (Кіровоградська обл.), яка була закладена для порівняння популяцій що зростають в різних природних зонах.

Популяція в околицях с. Христове розташована уздовж автотраси Луганськ-Старобільськ. Протягом вегетаційного сезону ділянка двічі скошувалася, що вплинуло на габітус рослин. Популяція в околицях с. Старий Айдар знаходиться на березі штучного каналу, який з'єднує р. Сіверський Донець та Айдар. Рослинний покрив тут під помірним пасквальним навантаженням. Популяція в м. Кременна розташована на залізниці, в кількох кілометрах на південь від залізничного вокзалу, в бік залізничної платформи «Юний». Косіння не проводилося, проте відмічена незначна кількість пошкоджених рослин. У популяції в м. Благовіщенське, що розташована в центральній частині міста, поблизу професійно-технічного училища на залізничному полотні, нами відмічена велика кількість пошкоджених рослин, які проявлялися у різноманітних морфологічних змінах.

Дослідження проводили за методиками Ю. А. Злобіна (Злобин 2001, 2009). На чотирьох облікових ділянках. Досліджували щільність, онтогенетичну та віталітетну структуру популяцій. Кожну популяцію досліджували п'ять разів на рік на початку (кінець травня), тричі в середині (у червні; на початку та в кінці липня) та наприкінці (вересень) вегетації.

Результати дослідження

Морфологічні особливості різних вікових стадій *G. squarrosa* такі:

- Насіння: дрібне, продовгуватої форми, блискуче, з добре помітними гранями, 1–2 мм завдовжки.
- Проростки (р): починають з'являтися у квітні-травні місяці. Мають 2 листки ланцетної форми. Якщо проростки з'являються влітку, рослина до кінця вегетаційного періоду досягає іматурного-віргінільного стану і так перезимовує. Наступного року з квітня відновлює свій розвиток.
- Ювенільні рослини (j): 2–4 см заввишки, корінь стрижневий, тонкий, бічні корені не розвинені, мають в основному чотири ланцетні листки, їх розміри збільшуються.
- Іматурні рослини (im): 4–6 см заввишки, корінь стрижневий тонкий, бічних корені не розвинені, мають 6–8 листків від ланцетної до обернено-яйцеподібної форми, які зібрані в розетку.
- Віргінільні рослини (v): від 6 до 15 см заввишки, мають до 30 листків, листки довгочерешкові, обернено-яйцеподібні, цілокраї чи майже цілокраї, стебла практично не галузяться.

Генеративного стану рослини *G. squarrosa* досягають або восени першого року, або влітку наступного року розвитку. Рослини генеративної вікової групи починають галузитися (максимально до 4 порядку). Молоді генеративні рослини (g1) мають максимально 2-й порядок галуження. Висота пагону 30–45 см заввишки. Добре зберігається прикоренева розетка, яка складається з довгочерешкових листків, таких як у віргінільних рослин. У той самий час у верхній частині рослини формується другий тип листків: значно дрібніші, стеблообгорткові, еліптичні, пильчасті. Всі пагони в цій віковій групі генеративні. Коренева система стрижнева, починають розвиватися бічні корені. До зацвітання квіток у кошиках верхній частині рослини з'являється ароматична смола, до складу якої входять дитерпенові кислоти (9 %). Смола — в'язка маса, від світло-жовтого до бурштинового кольору з бальзамічним запахом, застигає при зниженні температури. Квітки в кошику зацвітають нерівномірно.

У середньовікових генеративних рослин (g2) збільшується порядок галуження, від якого залежить кількість кошиків на рослині (від 1–3 при галуженні 1 порядку до 80 — при галуженні 4 порядку). В рослин спостерігається початок плодоношення, хоча на більшості генеративних пагонах триває активне цвітіння. Коренева система досягає максимального розвитку. В цій віковій групі прикоренева розетка відмирає — залишаються декілька листків. У зрілих генеративних рослин з'являється більше вегетативних пагонів, прикоренева розетка повністю відмирає.

У старіючих рослин (g3) поступово зникають генеративні пагони та усихають нижні листки. Майже у всіх кошиках дозріває насіння. Субсенільні рослини вегетуючі з сухими генеративними пагонами або лише в їх залишками, характеризуються наявністю бічних коренів, та залишків відмерлих листків. Рослини цієї вікової групи не завжди вдається зафіксувати, оскільки вони відмирають з настанням морозів (рис. 1).

За життєвою формою *G. squarrosa* — однорічник або озимий короткоживучий малорічник. Хоча в літературі описані випадки коли рослини при інтродукції в ботанічних садах, як і у первинному ареалі, є лише дворічниками або багаторічниками (Клименко & Меньшова 2012).

При дослідженні онтоморфогенетичної структури популяції *G. squarrosa* встановлено, що протягом вегетаційного сезону кількість проростків суттєво відрізняється. Найбільше проростків відмічено на початку вегетаційного періоду, коли в ґрунті спостерігається максимальна кількість вологи (рис. 2). Далі поступово їхня кількість знижується, частина проростків переходить в інші вікові групи, частина — гине.

Так, якщо на початку літа кількість проростків сягає 50 шт/м², то в другій половині літа становить від 0 до 10 шт/м² (популяція в м. Благовіщенське). Також на проростання насіння впливає температура, найбільша кількість проростків виду спостерігається при значеннях від +25 до +27 °C у весняний період (в травні місяці).

Рис. 1. Схема онтоморфогенезу *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal.

Fig. 1. Scheme of ontomorphogenesis of *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal.

Рис. 2. Кількість проростків у різний період.

Fig. 2. Number of seedlings in different periods.

Рис. 3. Онтогенетична структура популяцій *Grindelia squarrosa*.

Fig. 3. Ontogenetic structure of populations of *Grindelia squarrosa*.

В результаті дослідження онтогенетичної структури популяцій *G. squarrosa*, нами встановлено, що у всіх модельних популяціях переважають особини прегенеративного стану, спектри їх вікових груп лівосторонні характерна позитивна асиметрія з піком на особинах молодшої вікової групи. Це свідчить про те що з на ранніх етапах розвитку конкуренція в популяції досить висока, через що не всі ювенільні та іматурні особини досягають генеративного стану розвитку. Рослини постгенеративного періоду відмічені не у всіх популяціях, зокрема, такі були відсутні в модельній популяції у м. Кременній (рис. 3).

Висновок

Для виду характерне неоднчасне проростання насіння, що проявляється через кількісні показники особин впродовж сезону. Повний цикл онтогенетичного розвитку особини виду проходять за 1 або 2 роки, залежно від часу проростання насіння. Отже, в результаті проведеного популяційного дослідження модельних популяцій *Grindelia squarrosa* у степовій зоні встановлено, що вони повностанові, мають лівосторонні онтогенетичні спектри та характеризуються високими показниками індексів відновлення.

Подяка

Автор висловлює щирю подяку проф. Людмилі Григорівні Любінській за цінні консультації, надані під час підготовки статті.

Література

- Білик, Г. І. 1950. Нова адвентивна рослина для флори УРСР — гринделія розчепірена (*Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal). *Ботан. журн. АН УРСР*, **27** (7): 76–79. [Bilyk, G. I. 1950. New adventive plant for the Ukrainian SSR flora — *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal. *Botan. Zhurnal, USSR AS*, **27** (7): 76–79. (In Ukrainian)]
- Білик, Г. І., В. С. Ткаченко. 1963. Гринделія розчепірена (*Grindelia squarrosa* (Pursh) Dun.) в заплаві Сіверського Дінця. *Укр. ботан. журн.*, **20** (4): 16–21. [Bilyk, G. I., V. S. Tkachenko. 1963. *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dun. in the floodplain of the Siversky Donets. *Ukr. Botan. Zhurn.*, **20** (4): 16–21. (In Ukrainian)]
- Білик, Г. І., В. С. Ткаченко. 1977. Нове місцезнаходження *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal на Україні. *Укр. ботан. журн.*, **34** (1): 92–93. [Bilyk, G. I., V. S. Tkachenko. 1977. New location of *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal in Ukraine. *Ukr. Botan. Zhurn.*, **34** (1): 92–93. (In Ukrainian)]
- Злобин, Ю. А. 2001. *Принципы и методы изучения ценологических популяций растений*. Казань: Издательство Казанского университета, 1–146. [Zlobin, Yu. A. 2001. *Principles and Methods of Studying Cenotic Population of Plants*. Kazan University, Kazan, 1–146. (In Russian)]
- Злобин, Ю. А. 2009. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Университетская книга, Сумы, 1–263. [Zlobin, Yu. A. 2009. *Population Ecology of Plants: the Present State, the Points of Growth*. University Book, Sumy, 1–263. (In Russian)]
- Клименко, О. Л., В. О. Меньшова. 2012. Особливості онтогенезу видів роду *Grindelia* Willd. *Інтродукція рослин*, **4**: 48–52. [Klymenko, O. L., V. O., Menshova. 2012. Specifics of ontogenesis of species of genus *Grindelia* Willd. *Plant introduction*, **4**: 48–52. (In Ukrainian)]
- Кучер, О. О. 2012. Інвазійний вид *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal. на території сходу України. *Динаміка біорізноманіття 2012*. За ред. І. В. Загороднюка. Луганський нац. ун-т ім. Тараса Шевченка, Луганськ, 96–99. [Kucher, O. O. 2012. An invasive species of *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal. on the territory of eastern Ukraine. *Dynamics of biodiversity 2012*. Ed. I. V. Zagorodniuk. Luhansk Taras Shevchenko National University, Luhansk, 96–99. (In Ukrainian)]
- Мырза, М., Л. Кухарская, Д. Гочу. 1987. Поширення *Grindelia squarrosa* (Pursch.) Dun. на території Молдавії. *Укр. ботан. журн.*, **44** (6): 42–44. [Myrza, M., L. Kuharskaya, D. Gohu. 1987. Distribution of *Grindelia squarrosa* (Pursch.) Dun. on the territory of Moldova. *Ukr. Botan. Zhurn.*, **44** (6): 42–44. (In Russian)]
- Парфенов, В. И. ред.). 1999. *Определитель высших растений Беларуси*. Дизайн ПРО, Минск, 1–327. [Parfenov, V. I. (ed.). 1999. *Keys to vascular plants of Belarus*. Design PRO, Minsk, 1–327. (In Russian)]
- Протопопова, В. В., В. С. Ткаченко. 1979. Історія та прогноз поширення *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal. *Укр. ботан. журн.*, **36** (5): 457–461. [Protopopova, V. V., V. S. Tkachenko, 1979. History and Propagation of *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal. *Ukr. Botan. Zhurn.*, **36** (5): 457–461. (In Ukrainian)]
- Протопопова, В. В., М. В. Шевера, С. Л. Мосякін та ін. 2009. Види-трансформери у флорі Північного Причорномор'я. *Укр. ботан. журн.*, **66** (6): 770–782. [Protopopova, V. V., M. V. Shever, S. L. Mosyakin, et al. 2009. Transformers-species in the flora of the Northern Black Sea Coast. *Ukr. Botan. Zhurn.*, **66** (6): 770–782. (In Ukrainian)]
- Anastasiu, P., G. Negrean. 2005. Alien plants in Romania. *Analele stiintifice ale Universitatii "Al. I. Cuza" Iasi*, **51** (s II a Biologie Vegetala), 87–96.
- Bartoli, A., R. D. Tortosa. 2012. Revision of the North American species of *Grindelia* (Asteraceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **98**: 447–513.
- Botta-Dukát, Z. 2008. Invasion of alien species to Hungarian (semi-)natural habitats. *Acta Botan. Hung.*, **50** (Suppl.): 219–227.
- Gleason, H. A., A. Cronquist. 1991. *Manual of Vascular Plants of Northeastern United States and Adjacent*. 2nd ed. New York Botanical Garden, New York, 1–910.

- Gudžinskas, Z. 1997. Conspectus of alien plant species of Lithuania. 4. Asteraceae. *Bot. Lith.*, **3** (4): 335–366.
- Drake, J. A. (ed.). 2009. *Handbook of Alien Species in Europe*. Springer Science + Business Media B. V., 1–421. (Series: Invading Nature Springer Series in Invasion Ecology; Volume. 3). doi: 10.1007/978-1-4020-8280-1
- Jehlik, V., J. Majekova, M. Zaliberova. 2013. New discovered adventives plants from eastern Slovakia. *Thaiszia. J. Bot., Košice*, **23** (1): 61–66.
- Jinjolia, L., N. Shakarishvili. 2014 *Grindelia asquarrosa* (Pursh) Dunal — a new alien genus and species for flora of Georgia. *Bull. Georg. Natl. Acad. Sci.*, **8** (3): 64–68.
- Kucher, O. O. 2015. Transformer species in the in the flora of Starobisk grass-meadow steppe (Ukraine). *Biodiv. Res. Conserv.*, **40**: 49–58.
- Pol'ovyj, E. V. 2013. Ecological features of *Grindelia squarrosa* as invasive species on the territory of Savranka river basin. *Actual Problems of Botany and Ecology*. Proceedings of the Conference, Schokine, 180–181.
- Protopopova, V. V., M. V. Shevera. 2014. Ergasiophytes of the Ukrainian flora. *Biodiv. Res. Conserv.*, **35** (1): 31–46.
- Pyšek, P., J. Sádlo, B. Mandák. 2002. Catalogue of alien plants of the Czech Republic. *Preslia*, **74** (2): 97–186.
- Reynolds, S. C. P. *A Catalogue of Alien Plants in Ireland*. Glasnevin, National Botanic Gardens, Occasional Papers, **14**: 1–41.
- Strother, J. L., M. A. Wetter. 2006. *Grindelia*. In: *Flora of North America North of Mexico. Volume 20: Magnoliophyta: Asteridae (part 7: Asteraceae, part 2)*. Oxford, New York, 424–436.
- Truta, E., G. Vochita, A. Oprea, C. Sibru. 2012 Karyotype traits in *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal (Asteraceae), an invasive plant in Romania *Silvae Genetica*, **61** (4–5): 179–185.
- Vladimirov, V., A. S. Petrova. 2012. *Grindelia squarrosa*: a new alien species for the Bulgarian flora *Phytol. Balcan.*, **18** (3): 315–318.