

БИОМОРФОЛОГІЧНІ ТА ПОПУЛЯЦІЙНО-ОНТОГЕНЕТИЧНІ МАРКЕРИ РЕПРОДУКТИВНОЇ СТРАТЕГІЇ *CAREX BOHEMICA* SCHREB. В УМОВАХ *EX SITU* ТА *IN SITU*

Мета — провести аналіз біоморфологічних та популяційно-онтогенетичних характеристик *Carex bohemica* Schreb., які визначають його репродуктивну стратегію.

Матеріал та методи. *C. bohemica* — стенопотний гідрофільний, реліктовий, раритетний вид, має диз'юнктивний ареал (у межах України представлений незначною кількістю локалітетів) та нестабільну популяційну структуру. Предмет досліджень — біоморфологічні характеристики (ознаки життєвої форми, сезонна ритмічність пагоноутворення, структура монокарпічних квітконосних пагонів і суцвіття, здатність до вегетативного розмноження, ефективність насінневої репродукції тощо) та популяційно-онтогенетичні характеристики (поліваріантність онтогенезу, швидкість зміни поколінь, успішність репродукції популяцій тощо). Дослідження виду *in situ* проводили на території заказників «Теребіжі» та «Голубі озера» (Славутський р-н, Хмельницька обл.) з 2009 до 2016 рр. За умов *ex situ* вид вирощували у контейнерах за кімнатних умов або на культивацийних ділянках у межах Київської області (Баришівський р-н). У роботі враховано сучасний рівень біоморфології рослин та використано загальноприйняті популяційно-онтогенетичні методи досліджень.

Результати. Проведено аналіз біоморфологічних та популяційно-онтогенетичних характеристик *C. bohemica*, які визначають *r*-репродуктивну стратегію виду.

Висновки. На рівні організму *r*-репродуктивну стратегію *C. bohemica* визначає здатність клонів-дернин до безперервної сезонної продукції великої кількості квітконосних пагонів. Повноцінність розвитку репродуктивних структур (суцвіт, квіток, плодів) і великий відсоток плодоутворення *in situ* та *ex situ* зумовлюють високу фактичну насінневу продуктивність. Із популяційно-онтогенетичних характеристик *r*-репродуктивну стратегію *C. bohemica* визначають: скорочений догенеративний період та швидка зміна поколінь; формування потужного ґрунтового банку насіння; високі показники схожості насіння та прискорений розвиток сходів; можливість поповнення популяції новими генераціями особин упродовж усього вегетаційного сезону; розтягнуті строки цвітіння особин та популяцій.

Ключові слова: репродуктивна стратегія, раритетний вид, біоморфологічні ознаки, популяційно-онтогенетичні характеристики, *Carex bohemica* Schreb., *ex situ*, *in situ*.

На сучасному етапі розвитку репродуктивна біологія рослин виокремлюється як самостійний багатоаспектний і комплексний науковий напрям, який передбачає всебічне дослідження процесів насінневого та вегетативного розмноження на різних організаційних рівнях [5, 15].

Щодо інтегральних еколого-ценотичних стратегій [12, 13, 18], то *K*- та *r*-репродуктивні стратегії [19, 22] на рівні організму визначають переважно за пріоритетами розподілу енергетичних ресурсів і поживних речовин між вегетативною та генеративною сферами

рослини. Для видів із *r*-репродуктивною стратегією характерний найбільший вклад ендегенних ресурсів у розмноження з метою продукування найбільшої кількості нащадків у стислі строки.

На популяційному рівні репродуктивні стратегії розглядають як основні генетично детерміновані адаптаційні механізми поновлення місцевих популяцій у конкретних еколого-ценотичних умовах, які визначають перспективи виживання популяції виду [16].

Пріоритетним завданням при встановленні репродуктивної стратегії виду рослин є визначення комплексу біоморфологічних, онтогенетично-популяційних та пов'язаних із ними ритмологічних характеристик репродукції, котрі

виявляються на різних організаційних рівнях як пристосування до певних умов місцезростань.

Вивчення адаптивних можливостей репродуктивних систем в екологічній нормі реакції є актуальним для раритетних видів рослин. Установлення зарезервованих потенцій репродуктивних систем раритетних видів та оцінка шляхів їх реалізації у динамічних умовах місцезростань дає змогу визначити причини їх раритетності та можливість виживання.

Carex bohemica Schreb. (= *C. cyperoides* Murr.) — раритетний [3], реліктовий євразійський бо-реально-неморальний вид, який у межах свого широкого ареалу поширений диз'юнктивно. Для виду властиві значні щорічні флуктуації популяційної чисельності. У деяких локалітетах вид може багато років перебувати у приховано-латентному стані, формуючи ґрунтовий банк насінневих діаспор, а за сприятливих умов масово проростати і давати спалах чисельності. У місцезнаходженнях, які до певного часу вважали втраченими, *C. bohemica* виявляли через 30 років і більше (до 100) [17, 21, 23]. В Україні частину з раніше відомих нечисленних локалітетів виду нині не підтверджено, натомість за останнє десятиріччя виявлено низку нових [4, 9].

C. bohemica — екологічно стенотопний вид, росте на вологих, погано аерованих субстратах, виявляючи високий ступінь гідрофільності [14]. Входить до складу угруповання *Eleochario-Caricetum bohemicae* Klika 1935 em. Pietsch 1961 прибережно-водного ефемеретуму [7]. Місцезростання приурочені до зволжених мулуватих і піщаних берегів водойм, пересихаючих боліт, ставків та річок.

Згідно із сучасною класифікацією екобіоморф водних та прибережно-водних макрофітів [2] *C. bohemica* належить до пелохтофітів, повний життєвий цикл яких проходить у болотній екофазі. У наземній екофазі види зазначеної екобіоморфи розвиваються на пересохлих ділянках, виникнення яких пов'язане зі зниженням рівня води, у гідрофазі — перебувають у латентному стані у вигляді насінневих діаспор; прибережну екофазу переносять короткочасно. Серед основних адаптивних

біоморфологічних ознак пелохтофітів вказують дернисту структуру пагонової системи, поверхневе розташування мичкуватої кореневої системи, швидкий темп сезонного розвитку (3—4 міс.), однорічність. R-репродуктивну стратегію характеризують велика насіннева продуктивність, переважання насінневого розмноження перед вегетативним. Такі біоморфологічні та репродуктивні адаптації дають змогу пелохтофітам тимчасово утримувати домінуючі позиції, переважно на початкових етапах сукцесії за відсутності ценотичної конкуренції [2].

З огляду на повнішу вивченість хорологічних та еколого-ценотичних особливостей *C. bohemica*, його біоморфологічним і пов'язаним із ними популяційно-онтогенетичним характеристикам приділяють мало уваги.

При дослідженні репродуктивної стратегії виду важливе значення має встановлення: структури суцвіття для визначення потенційної та фактичної насінневої продуктивності; ступеня інтегрованості парціалей у структурі клону-дернини для встановлення здатності до вегетативного розмноження та розростання; сезонної активності меристем, що визначає ритм закладання і темп розвитку квітконосних пагонів; резервів зон кушіння та збагачення; тривалості повного онтогенезу, генеративного періоду і циклу відтворення, що дає змогу оцінити швидкість зміни поколінь у популяціях та репродуктивну активність окремої рослини.

Актуальність дослідження адаптивних репродуктивних стратегій раритетних видів рослин і зокрема *C. bohemica* пов'язана з розробкою теоретичних питань популяційної біології, структурної та екологічної фітоморфології, соціології, а також з проведенням інтродукційного і реінтродукційного експерименту.

Мета — провести аналіз біоморфологічних та популяційно-онтогенетичних характеристик *Carex bohemica* Schreb., які визначають його репродуктивну стратегію.

Матеріал та методи

Основою для біоморфологічного аналізу *C. bohemica* були матеріали маршрутних польових

досліджень у 2009—2016 рр., опрацювання гербарних матеріалів (KW, KWNA, Національного науково-природничого музею НАН України) та літературних джерел. Дослідження виду *in situ* проводили на території заказників «Теребіжі» та «Голубі озера» (Славутський р-н, Хмельницька обл.). Для досліджень виду *ex situ* його вирощували у контейнерах за кімнатних умов. За умов відкритого ґрунту закладено культивацийні ділянки в межах Київської області (Баришівський р-н).

Пророщування насіння *C. bohemica* проводили у лабораторних умовах за кімнатної температури (+20—25 °C) і природного освітлення у чашках Петрі на вологому фільтрувальному папері, а також у ящиках з ґрунтом. Схожість насіння визначали у лабораторних умовах.

Насінневе розмноження досліджували за рекомендаціями Т.А. Работнова [11] та И.В. Вайнагия [1].

При натуралістичному дослідженні *C. bohemica* як раритетного виду дотримувалися біоетичних норм: більшість біоморфологічних і демографічних параметрів визначали безпосередньо в природі, не вилучаючи особини.

Насінневий матеріал, отриманий із культивацийних ділянок, передано до Національного ботанічного саду імені М.М. Гришка НАН України, а також використано для реінтродукції виду в природні флористичні комплекси в межах м. Києва (Святошинські стави) та озеро Святе (Хмельницька обл.).

Результати та обговорення

Оцінка репродуктивної стратегії *C. bohemica* на рівні організму ґрунтувалася на аналізі комплексу біоморфологічних і динамічних (ритмологічних) характеристик життєвої форми, які визначають строки, тривалість та ефективність насінневого або вегетативного розмноження, а також дають змогу встановити резервовані потенціал розмноження особин і його реалізацію у конкретних еколого-ценотичних умовах *in situ* та *ex situ*. На популяційному рівні пріоритетними ознаками, котрі визначають репродуктивну стратегію, є онтоморфогенетичні та ритмологічні ознаки онто-

біоморф, реалізовані у певних умовах місцезростання, які зумовлюють швидкість зміни поколінь, строки цвітіння популяції, лабільність демографічних показників тощо.

C. bohemica — мичкуватокореневий, щільнодернинний гемікриптофіт.

Спеціальних біоморфологічних досліджень виду не проведено, фрагментарні дані відомі з діагнозів флористичних зведень та статей регіональних созологічних кадастрів. Окремі дослідження стосуються початкових етапів онтогенезу виду [10].

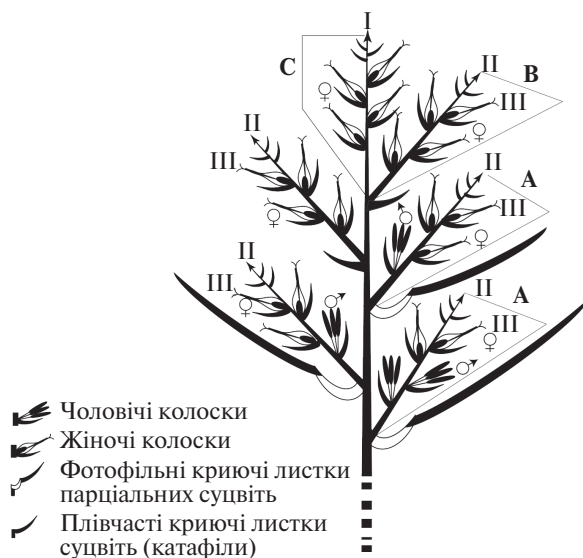
За тривалістю великого життєвого циклу одні дослідники відносять *C. bohemica* до багаторічників, інші — до однорічників. Деякі відзначають, що вид може бути як однорічником, так і багаторічником [6, 8, 20 тощо].

За результатами дослідження *C. bohemica in situ* та *ex situ* встановлено різну тривалість онтогенезу виду. Загальна тривалість життя особин (клонів-дернин) в умовах культури становить від 1 до 3 (5) років (моно-, олігокарпіки).

У природних популяціях, які розвиваються і формуються за більш-менш стабільних гідрологічних та ценотичних умов упродовж декількох років, клони-дернини також можуть досягати 3(5)-річного віку. Однак затоплення або інтенсивне заростання місцезростання лімітують тривалість онтогенезу особин *C. bohemica*, спричиняють їх елімінацію. Це призводить до припинення наземного розвитку популяції та переходу її до латентного існування у вигляді ґрунтового банку насінневих діаспор.

Щільнодернинна структура особин та клонів *C. bohemica* — результат активного галуження зони кушіння пагонів.

Усі бічні ітеративні пагони, котрі утворилися в зоні кушіння головного пагона впродовж вегетаційного періоду, становлять систему річного пагона. Ступінь галуження річного пагона може досягати IV порядку (іноді — більше). Частина бічних пагонів розвиваються за яровим типом, формуючі квітконосний приріст у поточному році, решта формуються за озимим типом і зацвітають у наступний вегетаційний період.



Структура суцвіття *Carex bohemica*: I—III — порядок галуження суцвіття; А — парціальні суцвіття гінекандричні; В — парціальні суцвіття із жіночих колосків; С — термінальне парціальне суцвіття

The structure of inflorescence *Carex bohemica*: I—III — order of branches of inflorescence; A — partial inflorescences are gynacandrical; B — partial inflorescences from female ears; C — terminal partial inflorescence

Формування нових генерацій пагонів у зоні кущіння *C. bohemica ex situ* за умов кімнатної культури відбувається впродовж усього сприятливого для вегетації сезону. Більш синхронно розвиваються пагони першої генерації, більшість яких проходить повний цикл розвитку, який завершується цвітінням і дисемінацією. Наступні генерації пагонів у дернині нових явних хвиль пагоноутворення та цвітіння не утворюють, оскільки розвиваються асинхронно. При цьому пагоноутворення та цвітіння відбуваються впродовж усього року з більшою активністю у весняно-літній та осінній періоди і з меншою — у зимовий.

За умов *in situ* безперервне пагоноутворення в зоні кущіння впродовж вегетаційного періоду зумовлює розтягнуті строки цвітіння клонів-дернин (з травня до вересня). Перша генерація квітконосних пагонів розвивається синхронно, наступні — асинхронно та з меншою інтенсивністю.

Строки початку вегетації та, відповідно, цвітіння виду *in situ* можуть бути пов'язані із се-

зонною динамікою гідрологічного режиму водойми. Так, у заказнику «Теребіжі» восени 2011 р. ми спостерігали формування масових заростей *C. bohemica* на такироподібному дніщі, яке звільнилося від води внаслідок висихання озера. Масове цвітіння *C. bohemica* було відзначено наприкінці вересня. За умов більш стабільного водного режиму водойми *C. bohemica* зазвичай починає цвітіння у травні — червні.

Інтенсивне галуження зони кущіння впродовж вегетаційного періоду не лише визначає щільнодернинну життєву форму виду, а й забезпечує формування резерву квітконосних пагонів. У зрілих клонах-дернинах за вегетаційний період утворюється *in situ* до 50, *ex situ* — до 70 квітконосних монокарпічних пагонів. Значна кількість квітконосних пагонів забезпечує високу насінневу продуктивність клонів-дернин та популяцій.

Метамери в зоні кущіння *C. bohemica* завжди залишаються вкороченими, що зумовлює збереження щільного взаємного розташування парціальних елементів після їх повної дезінтеграції. Спеціалізовані органи вегетативного розростання та розмноження у *C. bohemica* не утворюються. Таким чином, вегетативне розмноження, яке традиційно розглядають як повну дезінтеграцію парціальних елементів (кущів), у *C. bohemica* відбувається зі збереженням компактною структури клону-дернини і не відіграє значної ролі у самопідтриманні популяції, збільшенні їх чисельності та розширенні площі популяції.

Установленню параметрів насінневої продуктивності передувало дослідження структури генеративної сфери *C. bohemica*.

Суцвіття *C. bohemica* — складний голівчастий колос. У 3—5 базальних метамерів головної вісі суцвіття криючі листки парціальних суцвіть II порядку галуження мають розвинену лінійну фотофільну листову пластинку, у решти метамерів криючі листки представлені плівчастими білими катафілами (рисунок).

Елементарні суцвіття (чоловічі та жіночі колоски) розвиваються у парціальних суцвіттях II порядку галуження і термінальному парціаль-

ному суцвітті головної вісі складного суцвіття. Чоловічі колоски редуковані до однієї 3-тиччинкової квіткі і позбавлені покривів, жіночі — редуковані до однієї маточкової квіткі, оточеної мішечком — видозміненими приквітками. Колоски обох статей розташовані у пазухах плівчастих білих катафілів.

У складі головного суцвіття *in situ* розвивається від 4 до 8, *ex situ* — від 6 до 12 парціальних суцвіть II порядку, з яких частіше лише базальні 1—5 гінекандричні (в основі з 1—2 чоловічими колосками), а решта парціальних суцвіть II порядку складаються лише із жіночих колосків, рідше всі парціальні суцвіття II порядку гінекандричні (див. рисунок).

Чоловічі та жіночі колоски III порядку є елементарними суцвіттями. Кількість жіночих колосків (маточкових квіток) у парціальних суцвіттях зменшується в напрямку до верхівки суцвіття і варіює *in situ* — від 3 до 42, *ex situ* — від 12 до 86. Головна вісь (вісь I порядку) складного суцвіття завершується відкритим (із термінальною серією стерильних метамерів з катафілами) термінальним парціальним суцвіттям, яке складається із жіночих колосків (дуже рідко воно є гінекандричним).

За результатами дослідження насінневої продуктивності *C. bohemica* встановлено високі показники урожайності плодів (таблиця), а отже, значна фактична насіннева продуктивність зумовлена утворенням у різновікових

клинах-дернинах великої кількості квітконосних монокарпічних пагонів, а також високою щільністю генеративних клонів-дернин у популяціях.

C. bohemica in situ та *ex situ* поновлюється лише за допомогою насіння.

Плоди здатні зберігати схожість 30 років і більше (до 100) [17, 21, 23 тощо]. Тривале збереження життєздатності діаспор *C. bohemica* дає змогу виду переносити багаторічне затоплення шляхом переходу від розвитку надземної популяції до її підземного (підводного) латентного існування у вигляді ґрунтового насінневого банку.

Насіння виду із ґрунтового банку здатне проростати впродовж усього вегетаційного періоду. У місцезростаннях виду, де спостерігається значне коливання рівня водойми, строки проростання насіння лімітуються тривалістю водної екофази. Масова поява сходів пов'язана із пересиханням затоплених місцезростань. В умовах культури у відкритому ґрунті сходи з'являлися впродовж усього вегетаційного періоду, починаючи з кінця березня—початку квітня, із більшою інтенсивністю у весняний та осінній періоди.

За нашими даними, схожість свіжозібраного насіння за кімнатної температури та природного освітлення становить 90—95 %. Початок проростання насіння відзначено на 9—12-ту добу. Проростання насіння неодноразове,

Показники насінневої продуктивності зрілих генеративних особин *Carex bohemica*

Indicators of seed productivity of mature generative individuals of *Carex bohemica*

Умови зростання	Головне суцвіття монокарпічного пагона			
	кількість парціальних суцвіть	кількість одноквіткових чоловічих колосків	кількість одноквіткових жіночих колосків ¹	кількість плодів ²
<i>in situ</i>	5,80 ± 1,01	8,70 ± 2,41	132,40 ± 4,99	105,80 ± 4,61
<i>ex situ</i>	9,40 ± 0,62	16,50 ± 3,18	276,20 ± 7,31	241,30 ± 6,89
Умови зростання	Коефіцієнт плодоутворення	Кількість квітконосних пагонів у клонах-дернинах	Щільність генеративних клонів-дернин на 1 м ²	Фактична урожайність плодів
<i>in situ</i>	79,9	23,9 ± 6,9	3,80 ± 1,61	9689,56 ± 8,66
<i>ex situ</i>	87,3	38,3 ± 8,3	6,90 ± 2,56	60658,61 ± 10,66

Примітка: ¹ — потенційна насіннева продуктивність; ² — фактична насіннева продуктивність.

триває понад місяць. В умовах культури перехід до генеративного вікового стану спостерігали через 1—2 міс після появи сходів.

Досить високий темп проростання насіння та швидкий темп догенеративного розвитку забезпечують здатність популяцій *C. bohemica* до швидкого переходу в активну надземну фазу розвитку впродовж усього сприятливого для вегетації періоду за умов оголення затоплених місцезростань або порушення трав'яного покриву, які призводять до зменшення фітоценотичної конкуренції.

Гетерогенність насінневих діаспор за строками проростання забезпечує неодноточний розвиток особин, що зумовлює різні строки цвітіння і подовження сезонної репродукції популяції в цілому.

Висновки

На підставі аналізу комплексу диференціальних біоморфологічних та популяційно-онтогенетичних характеристик *C. bohemica* можна визначити репродуктивну стратегію виду як *r*-тип.

На рівні організму найбільший вклад ендогенних ресурсів у насіннєве розмноження виявляється як безперервне, суворо недетерміноване утворення квітконосних пагонів упродовж усього сприятливого для вегетації періоду, що зумовлює розтягнуті строки цвітіння особин. Активна сезонна продукція квітконосних пагонів з повноцінними багатоквітковими суцвіттями та великий відсоток плодоутворення *in situ* та *ex situ* визначають високу фактичну насіннєву продуктивність.

На популяційному рівні *r*-репродуктивну стратегію *C. bohemica* визначає швидка зміна поколінь завдяки зменшенню тривалості онтогенезу і темпів догенеративного розвитку особин виду. Здатність насіння тривалий час зберігати схожість зумовлює можливість формування його потужного ґрунтового банку. За сприятливих умов характерні високі показники схожості насіння та швидкий розвиток сходів. Насіння, яке проростає у різні строки, забезпечує можливість поповнення популяції новими генераціями особин упродовж усього

вегетаційного сезону. Характерні розтягнуті строки цвітіння популяцій. Зазначені ознаки забезпечують можливість швидко заселяти пересохлі ділянки водойм та визначають домінуючі позиції у флористичних комплексах-ефемеретумах.

ПЕРЕЛІК ПОСИЛАНЬ

1. *Вайнагий І.В.* О методике изучения семенной продуктивности растений / И.В. Вайнагий // Ботан. журн. — 1974. — Т. 59, № 6. — С. 826—831.
2. *Гейны С.* Жизненные формы водных макрофитов и их классификация / С. Гейны // Макрофиты — индикаторы изменений природной среды. — К.: Наукова думка, 1993. — С. 21—28.
3. *Данилик І.М.* Осока богемська — *Carex bohemica* Schreb. / І.М. Данилик, Т.Л. Андрієнко, С.Л. Моськінін // Червона книга України. Рослинний світ. — К.: Глобалконсалтинг, 2009. — С. 82.
4. *Жигаленко О.А.* Нова знахідка *Carex bohemica* Schreb. (*Cyperaceae*) з Лівобережного Лісостепу (Україна) / О.А. Жигаленко, І.М. Данилик, Т.Л. Андрієнко // Укр. ботан. журн. — 2009. — Т. 66, № 4. — С. 566—570.
5. *Левина Р.Е.* Репродуктивная биология семенных растений (обзор проблемы) / Р.Е. Левина. — М.: Наука, 1981. — 96 с.
6. *Лисицына Л.И.* Осока богемская / Л.И. Лисицына // Красная книга Ярославской области. — Ярославль: Изд-во Александра Рутмана, 2004. — С. 68—69.
7. *Лукаш О.В.* Угруповання *Eleochario-Caricetum bohemicae* Klika 1935 em. Pietsch 1961 у прибережно-водному ефемеретумі р. Стрижень (Чернігів, Україна) / О.В. Лукаш, Ю.О. Карпенко // Геоботанические исследования естественных экосистем: проблемы и пути их решения : Материалы междунар. науч.-практ. конф., посвященной 80-летию со дня рождения известного белорусского геоботаника Сапегина Леонида Михайловича (г. Гомель, 26—27 ноября 2015 г.). — Гомель: ГГУ им. Ф. Скорины, 2015. — С. 84—88.
8. *Мальшев Л.И.* Род Осока / Л.И. Мальшев // Флора Сибири. — Т. 3. *Cyperaceae*. — Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние. — 1990. — С. 35—170.
9. *Нові місцезнаходження Carex bohemica* Schreb. в Україні / Т.Л. Андрієнко, О.І. Прядко, О.Ю. Недоруб, В.М. Антосяк // Укр. ботан. журн. — 1999. — Т. 56, № 2. — С. 160—162.
10. *Павлова М.А.* Малый жизненный цикл *Carex bohemica* Schreb., интродуцированной в Донецкий ботанический сад НАН Украины / М.А. Павлова // Интродукция, селекция та захист рослин: Материали

- III міжнар. наук. конф. (м. Донецьк, 25—28 вересня 2012 р.). — Донецьк, 2012. — С. 92.
11. *Работнов Т.А.* Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах / Т.А. Работнов // Полевая геоботаника. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. — С. 20—39.
 12. *Работнов Т.А.* Изучение ценологических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений / Т.А. Работнов // Бюл. МОИП Отд. биол. — 1975. — Т. 80, № 2. — С. 5—17.
 13. *Раменский Л.Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель / Л.Г. Раменский. — М.: Сельхозгиз, 1938. — 620 с.
 14. *Середницька С.* Екологічна характеристика *Carex bohemica* Schreb. (Cyperaceae) в Україні / С. Середницька // Наук. вісн. Східноєвропей. нац. ун-ту імені Лесі Українки. Розділ І. Ботаніка. 12. — 2016. — С. 42—47.
 15. *Терехин Э.С.* Репродуктивная биология / Э.С. Терехин // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. [Т. 3. Системы репродукции]. — 2000. — С. 21—24.
 16. *Ходачек Е.А.* Особенности репродукции цветковых растений Арктики и их репродуктивные стратегии: фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века / Е.А.Ходачек // Материалы Всерос. конф. (г. Петрозаводск, 22—27 сентября 2008 г.). Ч. 1: Структурная ботаника. Эмбриология и репродуктивная биология. — Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. — С. 300—302.
 17. *Berten R.* *Carex bohemica* na 100 jaar afwezigheid opnieuw opgedoken in Bokrijk (prov. Limburg) Dumortiera 100 [30.04.2012] / R. Berten, C. Nagels. — 2012. — P. 12—15.
 18. *Grime J.P.* Plant strategies and vegetation processes / J.P. Grime. — Chichester: J. Wiley and Sons, 1979. — 222 p.
 19. *Harper J.L.* Population Biology of Plants / J.L. Harper. — New York; London; San Francisco: Academic Press, 1977. — 892 p.
 20. *Landolt E.* Okologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora / E. Landolt // Veroff. Geobot. Inst. ETH. Zurich. — 1977. — H. 64. — S. 1—208.
 21. *Lukács B.A.* Adatok a *Carex bohemica* Schreb. ismertetéshez a Kárpát-medencében / B.A. Lukács, S. Farkas, N. Pfeiffer // Kitaibelia XIII. évf. 1. Szám. — Debrecen, 2008. — P. 46—54.
 22. *Pianka E.R.* On *r*- and *k*-selection / E.R. Pianka // Am. Natur. — 1970. — Vol. 104. — P. 592—597.
 23. *Poschlod P.* Population biology and dynamics of a rare short-lived pond mud plant, *Carex bohemica* Schreber / P. Poschlod // Verh. Ges. Ökol. — 1996. — Bd. 25. — S. 321—337.

Рекомендував В.І. Мельник
Надійшла 01.08.2018

REFERENCES

1. *Vajnjagij, I.V.* (1974), O metodike izuchenija semennoj produktivnosti rastenij [On the method of studying the seed productivity of plants]. Botanicheskij zhurnal. [Botanical Journal], vol. 59, N 6, pp. 826—831.
2. *Gejny, S.* (1993), Zhiznennye formy vodnyh makrofitov i ih klassifikacija [Life forms of aquatic macrophytes and their classification] Makrofity—indikatory izmenenij prirodnoj sredy. Kyiv: Naukova dumka, pp. 21—28.
3. *Daniluk, I.M., Andrienko, T.L. and Mosyakin S.L.* (2009), Osoka bogemska — *Carex bohemica* Schreb. [Carex bohemica Schreb. Red Book of Ukraine. Vegetable world. — K.: Global consulting,] Chervona kniga Ukrayini. Roslinniy svit Kyiv: Globalkonsalting, p. 82.
4. *Zhukova, L.A. and Komarov, A.S.* (1990), Polivariantnost ontogeneza i dinamika cenopopuljacij rastenij [Polyvariance of ontogeny and dynamics of cenopopulations of plants] Zhurnal obshhej biologii, vol. 51, N 4, pp. 450—461.
5. *Levina, R.E.* (1981), Reproduktyvnaja biologija semennyh rastenij (obzor problemy) [Reproductive biology of seed plants (a review of the problem)]. Moscow: Nauka, 96 p.
6. *Lisicyna, L.I.* (2004), Osoka bogemskaja [*Carex bohemica*] Krasnaja kniga Jaroslavskoj oblasti Jaroslavl: Izd-vo Aleksandra Rutmana, pp. 68—69.
7. *Lukash, O.V. and Karpenko, Ju.O.* (2015), Ugrupovannya *Eleochario-Caricetum bohemicae* Klika 1935 em. Pietsch 1961 u priberezhno-vodnomu efemeretumi r. Strizhen (Chernigiv, Ukrayina) [The *Eleochario-Caricetum bohemicae* Klika 1935 em. Pietsch 1961 at the seashore efemeretum p. Strizhen (Chernigiv, Ukraine)] Geobotanicheskie issledovanija estestvennyh jekosistem: problemy i puti ih reshenija: materialy mezhdunar. nauch.-prakt. konf., posvjashhen- noj 80-letiju so dnja rozhdenija izvestnogo belorusskogo geobotanika Sapegina Leonida Mihajlovicha (g. Gomel. 26—27 nojabrja 2015 g.,) [Geobotanical studies of natural ecosystems: problems and ways of their solution: international materials. scientific practice. conference devoted to the 80th anniversary of the birth of the well-known Belarusian geobotanist Sapiegin Leonid Mikhailovich (Gomel. November 26-27, 2015)]. Gomel: GGU im. F. Skoriny, pp. 84—88.
8. *Malyshev, L.I.* (1990), Rod Osoka Flora Sibiri, *Cyperaceae*. [The genus Osoka], [Flora of Sibirica, *Cyperaceae*] Novosibirsk: Nauka, Sibirskoe otdelenie, vol. 3, pp. 35—170.
9. *Andrijenko, T.L., Prjadko, O.I., Nedorub, O.Ju. and Antosjak V.M.* (1999), Novi misceznahodzhennja *Carex bohemica* Schreb. v Ukraini [New locations are *Carex Bohemica* Schreb. in Ukraine] Ukr. botanichnyj zhurnal, vol. 56, N 2, pp. 160—162.

10. Pavlova, M.A. (2012), Malyj zhiznennyj cikl *Carex bohemica* Schreb., introducirovannoj v Doneckij botanicheskiy sad NAN Ukrainy [Introduction of the small life cycle of *Carex bohemica* Schreb. into the Donetsk Botanical Garden of the NAS of Ukraine]: Materiali III mizhnarodny naukovoji konferenciji (m. Doneck, 25—28 veresnja 2012 r.). Doneck, pp. 92.
11. Rabotnov, T.A. (1960), Metody izuchenija semenno-go razmnozhenija travjanistyh rastenij v soobshhestvah [Methods for studying the seed reproduction of herbaceous plants in communities]. M.; L.: Izd-vo AN SSSR, pp. 20—39.
12. Rabotnov, T.A. (1975), Izuchenie cenoticheskikh populacij v celjah vyjasnenija “strategii zhizni” vidov rastenij [Study of cenotic populations in order to elucidate the “strategy of life” of plant species] Bjuulleten Moskovskogo obshhestva ispytatelej prirody. Otd. biol., vol. 80, N 2, pp. 5—17.
13. Ramenskij, L.G. (1938), Vvedenie v kompleksnoe pochvenno-geobotanicheskoe issledovanie zemel [Introduction to the complex soil-geobotanical study of lands]. Moscow: Selhozgiz, 620 p.
14. Serednycka, S. (2016), Ekologichna charakterystyka *Carex bohemica* Schreb. (Cyperaceae) v Ukraini [Ecological characteristics of *Carex bohemica* Schreb. (Cyperaceae) in Ukraine] Naukovyj visnyk Shidnojevropejskogo nacionalnogo universytetu imeni Lesi Ukrainky. Rozdil I. Botanika. 12, pp. 42—47.
15. Terehin, Je.S. (2000), Reproduktyvnaja biologija [Reproductive biology] Jembriologija cvetkovyh rastenij. Terminologija i koncepcii, vol. 3, pp. 21—24.
16. Hodachek, E.A. (2008), Osobennosti reprodukcii cvetkovyh rastenij Arktiki i ih reproduktyvnye strategii. Fundamentalnye i prikladnye problemy botaniki v nachale XXI veka [Features of reproduction of flowering plants of the Arctic and their reproductive strategies. Fundamental and applied problems of botany in the early 21st century] Materialy vserossijskoj konferencii (Petrozavodsk, 22—27 sentjabrja 2008 g.). Chast 1: Strukturnaja botanika. Jembriologija i reproduktyvnaja biologija. [Materials of the All-Russian Conference (Petrozavodsk, September 22-27, 2008). Part 1: Structural botany. Embryology and reproductive biology]. Petrozavodsk: Karelskij nauchnyj centr RAN, pp. 300—302.
17. Berten, R. and Nagels, C. (2012), *Carex bohemica* na 100 jaar afwezigheid opnieuw opgedoken in Bokrijk (prov. Limburg) Dumortiera 100 (30.04.2012), pp. 12—15.
18. Grime, J.P. (1979), Plant strategies and vegetation processes. Chichester: J. Wiley and Sons, 222 p.
19. Harper, J.L. (1977), Population Biology of Plants. New York—London—San Francisco: Academic Press: 892 p.
20. Landolt, E. (1977), Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröff. Geobot. Inst. ETH. Zurich 28, H. 64, pp. 1—208.
21. Lukács, B.A., Farkas, S. and Pfeiffer, N. (2008), Adatok a *Carex bohemica* Schreb. ismeretéhez a Kárpát-medencébe. Kitaibelia XIII. évf. 1. Szám. Debrecen, pp. 46—54.
22. Pianka, E.R. (1970), On *r*- and *k*-selection. Am. Natur., vol. 104, pp. 592—597.
23. Poschlod, P. (1996), Population biology and dynamics of a rare short-lived pond mud plant, *Carex bohemica* Schreber. Verh. Ges. Ökol. Freising-Weihenstephan., Bd. 25, pp. 321—337.

Recommended by V.I. Melnyk

Received 01.08.2018

О.Ф. Щербакова, Е.В. Новосад, В.В. Новосад

Национальный научно-природоведческий музей
НАН Украины, Украина, г. Киев

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ПОПУЛЯЦИОННО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ МАРКЕРЫ РЕПРОДУКТИВНОЙ СТРАТЕГИИ *CAREX BOHEMICA* SCHREB. В УСЛОВИЯХ *EX SITU* И *IN SITU*

Цель — провести анализ биоморфологических и популяционно-онтогенетических характеристик *Carex bohemica* Schreb., определяющих его репродуктивную стратегию.

Материал и методы. *C. bohemica* Schreb. — стенофильный гидрофильный, реликтовый, раритетный вид, имеющий дизъюнктивный ареал (в пределах Украины представлен незначительным количеством локалитетов) и нестабильную популяционную структуру. Предмет исследований — биоморфологические (признаки жизненной формы, сезонная ритмичность побегообразования, структура монокарпических цветоносных побегов и соцветия, способность к вегетативному размножению, эффективность семенной репродукции и т.д.) и популяционно-онтогенетические (поливариантность онтогенеза, скорость изменчивости генеративных поколений, успешность репродукции популяций и т.д.) характеристики. Исследование вида *in situ* проводили на территории заказников «Теребижи» и «Голубые озера» (Славутский р-н, Хмельницкая обл.) с 2009 по 2016 гг. В условиях *ex situ* вид выращивали в контейнерах при комнатных условиях или на культивационных участках в пределах Киевской области (Барышевский р-н). В работе учтен современный уровень биоморфологии растений и использованы общепринятые популяционно-онтогенетические методы исследований.

Результаты. Проведен анализ биоморфологических и популяционно-онтогенетических характеристик *C. bohemica*, определяющих *r*-репродуктивную стратегию вида.

Выводы. На организменном уровне *r*-репродуктивную стратегию *C. bohemica* определяет способность клонов-дернин к непрерывной сезонной продукции большого количества цветonoсных побегов. Полноценность развития репродуктивных структур (соцветий, цветков, плодов) и большой процент плодообразования *in situ* и *ex situ* обуславливают высокую фактическую семенную продуктивность. Из популяционно-онтогенетических характеристик *r*-репродуктивную стратегию *C. bohemica* определяют: сокращенный до-генеративный период и быстрый оборот генеративных поколений; формирование мощного почвенного банка семян; высокие показатели всхожести семян и ускоренное развитие всходов; возможность пополнения популяции новыми поколениями особей в течение всего вегетационного сезона; растянутые сроки цветения и популяций.

Ключевые слова: репродуктивная стратегия, раритетный вид, биоморфологические признаки, популяционно-онтогенетические характеристики, *Carex bohemica* Schreb., *ex situ*, *in situ*.

O. Scherbakova, K. Novosad, V. Novosad
The National Museum of Natural History,
National Academy of Sciences of Ukraine,
Ukraine, Kyiv

BIOMORPHOLOGICAL, POPULATIONAL
AND ONTOGENETIC MARKERS
OF THE REPRODUCTIVE STRATEGY
OF *CAREX BOHEMICA* SCHREB. IN CONDITIONS
OF *EX SITU* AND *IN SITU*

Objective — to analyse of biomorphological and populational ontogenetic characteristics of *Carex bohemica* Schreb. which defining the *r*-reproductive strategy of the species.

Material and methods. *C. bohemica* Schreb. — stenotypic hydrophilic, relict, rare species, is characterized by a

disjunctive area (within Ukraine is represented by a small number of localities), an unstable population structure. The subject of the study is biomorphological characteristics (signs of life form, seasonal rhythmicity of sprout formation, the structure of monocarpic peduncles and seeds, the ability to vegetative reproduction, the efficiency of seed reproduction, etc.) and population-ontogenetic characteristics (polyvariability of ontogenesis, rotational speed of generative generations, success of reproduction of populations etc.). Inspection of the species *in situ* was carried out on the territory of nature reserves (Slavutsky district, Khmelnytsky region) from 2009 to 2016. Under *ex situ* conditions the species was grown in containers under indoor conditions or on cultivation areas within the Kyiv region (Baryshevsky district). The work takes into account the modern level of plant biomorphology and uses the generally accepted population-ontogenetic methods of research.

Results. An analysis of the biomorphological and population-ontogenetic characteristics of *C. bohemica* that determine the *r*-reproductive species strategy is made.

Conclusions. At the level of the organism the *r*-reproductive strategy of *C. bohemica* determining its reproductive strategy, priority is given to the continuous seasonal production of a large number of flowering shoots. Significant seed formation percentages of *in situ* and *ex situ* determine high levels of actual seed productivity. Among populational ontogenetic characteristics the *r*-reproductive strategy of *C. bohemica* is defined by: the rapid pace of degenerative development and the rapid overturn of generative generations; the possibility of forming a powerful soil seed bank; high levels of seed similarity and rapid development of stairs; the possibility of replenishing the population with new generations of individuals throughout the growing season; stretched flowering periods of populations.

Key words: reproductive strategy, rare species, biomorphological features, populational and ontogenetic characteristics, *Carex bohemica* Schreb., *ex situ*, *in situ*.