

## СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ ЛУЧНИХ РОСЛИН НА ЗАПЛАВНИХ ЛУКАХ ЛІСОСТЕПОВОЇ ЗОНИ ЗА УМОВ ВИПАСАННЯ ТА СІНОКОСІННЯ

**Бондарєва Людмила Миколаївна**

кандидат біологічних наук, доцент

Сумський національний аграрний університет, м. Суми, Україна

ORCID: 0000-0003-4126-7601

milabond77@gmail.com

**Кирильчук Катерина Сергіївна**

кандидат біологічних наук, доцент

Сумський національний аграрний університет, м. Суми, Україна

ORCID: 0000-0001-9968-4833

ekaterinakir2017@gmail.com

У статті наведено результати досліджень зміни онтогенетичної та віталітетної структур популяцій злаків: *Dactylis glomerata* L., *Festuca pratensis* Huds., *Phleum pratense* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Alopecurus pratensis* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski., *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub. та бобових: *Trifolium pratense* L., *Trifolium repens* L., *Medicago falcata* L., *Medicago lupulina* L., *Lotus corniculatus* L., *Vicia cracca* L. а також динаміки надземної фітомаси, які відбуваються під впливом випасу і сінокошіння різної інтенсивності за умов заплавної луки річок Псел та Сула (Сумська область).

Онтогенетичний аналіз показав, що злаки зберігають повночленні або неповночленні популяції нормального типу у 70% випадків і перетворюються на інвазійні та регресивні лише на останніх ступенях градієнтів. Бобові виявились менш стійкими, нормальний тип популяцій зареєстрований лише у 50% випадків. Генеративність популяцій злаків відрізняється стійкістю до випасання і знижується до 23–53% тільки на останніх ступенях, а сінокошіння взагалі суттєво не змінюють цей показник. За значенням індексу віковості досліджувані популяції розділились на три групи: перша – без суттєвих змін (*A. pratensis*, *E. repens*), друга – омолодження популяцій (*D. glomerata*, *F. pratensis*, *D. cespitosa*, *M. falcata*), третя – старіння популяцій (всі інші досліджувані види). Індивідуалізована також реакція видів на сінокошіння – різке збільшення віковості популяцій *A. pratensis* і *V. cracca*.

За пасквальною і фенісіціальним градієнтами у всіх (за виключенням *D. cespitosa*) досліджуваних видів рослин зареєстровано закономірне, статистично достовірне зниження віталітетної якості популяцій Q. У порядку зниження стійкості до випасу досліджувані злаки склали ряд: *F. pratensis* → *P. pratense* → *B. inermis* → *A. pratensis* → *E. repens* → *D. glomerata*. Реакція бобових була подібною. Найстійкішими виявились *T. repens* і *M. lupulina*, малостійкими – *T. pratense*, *M. falcata* і *L. corniculatus*, дуже вразливим – *V. cracca*. Бобові, як і злаки, краще переносили сінокошіння.

Аналіз динаміки накопичення надземної фітомаси показав, що на останніх ступенях пасовищного градієнту із травостою випадають *E. repens* і *V. cracca*. *D. glomerata*, *P. pratense*, *T. pratense* і *L. corniculatus* (7–15%). У *D. cespitosa*, *T. repens* і *M. lupulina* запас фітомаси збільшується у 3–9 разів. За умов безсистемних сінокошінь у злаків зберігалось 390,0 г/м<sup>2</sup>, а у бобових 48,5 г/м<sup>2</sup> фітомаси.

Загальний аналіз онтогенетичної та віталітетної структури та динаміки надземної фітомаси популяцій демонструє, що найбільші зміни у популяціях злаків і бобових відбувається на останніх ступенях пасквального градієнта, коли кількість тварин, що випасаються, перевищує 7–10 голів великої рогатої худоби на 1 га, а також за умов безсистемних сінокошінь.

**Ключові слова:** луки, лучні рослини, злаки, бобові, популяція, онтогенетична структура популяцій, віталітетна структура популяцій, деградація травостою, випас, сінокошіння, Сула, Псел.

DOI <https://doi.org/10.32782/agrobio.2023.1.1>

**Вступ.** Лучні екосистеми мають надзвичайне значення з точки зору збереження біорізноманіття, підтримання екологічної рівноваги прилеглих територій, а заплавні луки завжди вважалися стабілізаторами гідрологічного режиму (Hautier et al., 2018; Li et al., 2018; Wang & Tang, 2019).

Луки протягом тривалого часу існують за умов активного господарського використання. На заплавної луках лісостепової зони Європи з урахуванням високої щільності населення і значною розораністю плакорних земель антропогенний вплив вирізняється особливою інтенсивністю.

Традиційно заплавні травостої використовуються для заготівлі сіна та випасання, тому їх лучні рослини адаптовані до постійного відчуження частини фітомаси. Зазвичай, наявність помірних сінокошінь і випасання є умовою збереження лучних фітоценозів, бо повна відсутність такого впливу призводить до заростання заплави чагарниками. Проте, надмірна дія цих факторів, або зміна сінокошного режиму використання на пасовищній, зазвичай, призводить трансформації видового складу, наявних міжвидових взаємодій у складі фітоценозу і, як результат, до зменшення продуктивності ценозоутворюючих видів злаків та бобових (Krahulec et al., 2001; Schmitz & Issestein, 2020).

Ряди деградації рослинного покриву лук під впливом випасання формують пасквальну дигресію, під впливом сінокосінь – фенісіціальну. З урахуванням ступеня трансформації лучного травостою ряди пасовищної та фенісіциальної дигресії поділяють на ступені. Зміни лучних під впливом цих факторів різноманітні: зменшується запас надземної фітомаси, доступний для господарського використання, змінюється співвідношення у складі травостою злаків, бобових і різнотрав'я (Bomanowska et al., 2019; Milberg et al., 2017; Kohler et al., 2005; Close et al., 2007; Beltman et al., 2003). На таких луках внаслідок конвергенції дигресійних процесів зменшується фіторізноманіття. (Kuzemko & Kozyr, 2011; Ternovaya & Rusev, 2012; Sizykh et al., 2016; Wehn et al., 2017).

Традиційна екологія має справу з видами рослин, тоді як реальною формою існування видів рослин являються популяції (Zlobin, 1992, 2018, 2021; Zlobin et al., 2022). Стабільність існування, збереження стійкої продуктивності та динаміка лучних угруповань багато в чому визначаються структурою популяцій видів рослин, які складають травостою (Zlobin, 2018; Zlobin et al., 2022; Bondarjeva et al., 2019). У зв'язку із цим дослідження закономірностей популяційних процесів основних видів злаків та бобових за умов антропогенних навантажень, з метою встановлення порогів їх стійкості та оптимізації популяційних процесів на луках, є актуальним в наш час (Bondarjeva & Belan, 2010; Socher et al., 2012; Kyrylchuk & Bashtovyi, 2018).

Популяції рослин є структурними одиницями фітоценозів (Zlobin, 2009). Вони індивідуально розподіляються за еколого-ценотичними градієнтами, відрізняються стратегіями життя (Grime, 1979) і визначають динамічні та сукцесійні процеси в рослинних угрупованнях (Zlobin, 1980; Mirkin & Naumova, 1998).

В екологічних дослідженнях аналізують насамперед вікову і віталітетну структури ценопопуляцій (Rabotnov, 1950; Zlobin, 1980; Kovalenko, 2006; Kyrylchuk et al., 2021). Вікова структура популяцій визначається співвідношенням особин рослин різного онтогенетичного стану (Skliar et al., 2020; Zhivotovsky, 2001; Zhukova, 2001), а віталітетна – рослин різного віталітету, який є морфоструктурним виразом життєвого стану рослин (Zlobin, 1980; Zlobin, 2009; Zlobin et al., 2021). Об'єктивна оцінка віталітету особин визначається, як правило, за трьома діагностичними ознаками, набір яких залежить від життєвої форми і вікового стану рослин (Zlobin et al., 2018; Zlobin et al., 2021).

Основну цінність лучних фітоценозів обумовлюють злакові та бобові трави. Загальні закономірності зміни лучних фітоценозів під впливом пасквальних та фенісіциальних навантажень вивчені досить добре (Gorchakovskiy & Abramchuk, 1983; Klimek et al., 2008; Gaujour et al., 2012; Steinshamn et al., 2018), в той час як результати досліджень щодо індивідуальності реагування популяцій кормових рослин на певний вид та інтенсивність антропогенного навантаження – набагато менше. Тому метою представленої роботи стало вивчення змін онтогенетичної та віталітетної структур популяцій злаків та бобових, а також динаміки показників їх надземної фітомаси, які відбуваються під впливом випасу і сінокосінь різної інтенсивності.

**Матеріали і методи досліджень.** У лучних фітоценозах, що знаходяться у господарському користуванні, заплавл двох лівих притоків р. Дніпра – Псла і Сули (у межах Сумської адміністративної області) вивчали стан популяцій 7 видів злаків: *Dactylis glomerata* L., *Festuca pratensis* Huds., *Phleum pratense* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Alopecurus pratensis* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski., *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub. і 6 видів бобових: *Trifolium pratense* L., *Trifolium repens* L., *Medicago falcata* L., *Medicago lupulina* L., *Lotus corniculatus* L., *Vicia cracca* L.

Дослідження проведені на ділянках центральних заплавл річок Псел і Сула і приурочені до найбільш типових для заплавл лісостепової зони фітоценозів: *Festuceta pratensis*, *Phleeta pratensis*, *Elytrigietta repentis* і *Dactylieta glomeratae*. За системою Браун-Бланке ці фітоценози належать до класів *Festuca-Brometea Br.-Bl. et Tux.* і *Arrhenatheretea R. Tx.*

Ступені пасквального і фенісіциального градієнтів встановлювали за змінами флористичного складу й інтенсивності господарського користування. Контрольні ділянки (КД) відповідали лучним фітоценозам, що не включені до господарського користування. Пасквальний градієнт поділявся на 5 ступенів (КД, ПД1, ПД2, ПД3 і ПД4), фенісіциальний – на 4 ступені (КД, ФД1, ФД2 і ФД3) відповідно залежно від кількості тварин, що випасаються на гектарі пасовища і частоти сінокосінь протягом вегетаційного періоду. На пасквальному градієнті ступені відповідали: КД – без випасу, ПД1 – слабкий випас до 1–3 голів великої рогатої худоби на 1 га, ПД2 – помірний випас, 4–8 голів, ПД3 – високе пасовищне навантаження, 9–12 голів і ПД4 – сильна деградація травостою, вигін, випасається більше 12 голів великої рогатої худоби у розрахунку на 1 га. На фенісіциальному градієнті ступені відповідали: ФД1 – початкова фаза фенісіциальної дигресії, одне сінокосіння на рік, ФД2 – помірна дигресія, 2 сінокосіння на рік: у фазу бутонізації травостою і по отаві, що відросла, ФД3 – сильна дигресія, багаторазові сінокосіння протягом вегетаційного періоду.

Стан лучних фітоценозів і популяцій досліджуваних рослин вивчали на основі загальноприйнятих геоботанічних і популяційних методик. Схеми періодизації онтогенезу для низки видів злаків і бобових розроблені й опубліковані (Zhukova, 1995). Вони використовувалися нами із незначними уточненнями. Для інтегральної оцінки онтогенетичних спектрів використані індекси генеративності та віковості популяцій (Kovalenko, 2005). Індекс генеративності обчислювався за формулою:

$$I_{генер.} = \left( \sum_{i=1}^{g_1-g_s} n_i / \sum_{i=1}^{p-s} n_i \right) \cdot 100.$$

Індекс віковості популяцій за формулою:

$$I_{віков.} = \left[ \left( \sum_{i=1}^{g_1-g_s} n_i / \sum_{i=1}^{p-s} n_i \right) \cdot 100 \right] / \left[ \left( \sum_{i=1}^{p-v} n_i / \sum_{i=1}^{p-s} n_i \right) \cdot 100 \right],$$

де  $p \dots s$  – символи онтогенетичних станів особин у стандартних позначеннях,  $i$  – число особин у популяції. Збільшення значень цих індексів означає збільшення відповідно генеративності і віковості популяцій.

Віталітетний аналіз виконаний за методикою Ю.А. Злобіна (Zlobin et al., 2018, Zlobin et al., 2021; Zlobin et al., 2022) з використанням комп'ютерних програм VITAL та STATISTICA. Якість популяцій оцінювалась індексом  $Q = \frac{1}{2} (a + b)$ , де  $a$  і  $b$  – відповідно частка у популяції особин вищого і проміжного класів віталітету. Всього за період досліджень проведений аналіз більше 10 тис. рослин (генетів і раметів), що дозволило отримати репрезентативні вибірки. Статистичну достовірність результатів оцінювали за допомогою дисперсійного аналізу.

**Результати.** Порівняльний аналіз онтогенетичних спектрів популяцій показав, що завдяки особливостям життєвих форм і тривалому еволюційному процесу злаки в лучних біомах за умов випасання та сінокошіння в основному зберігають повночленні або неповночленні популяції нормального типу (табл. 1). Такі популяції зареєстровані на пасквальному та фенісиціальному градієнтах у 70% випадків. Тільки на вигонах (ПД4) та за

безсистемних сінокошін (ФД3) спостерігається їх перехід до категорії інвазійних та регресивних. Найбільшою стійкістю щодо збереження нормального типу популяцій відрізняються *D. cespitosa* і *P. pratense*.

У бобових на тлі зростання інтенсивності випасання і кількості сінокошін нормальний тип популяцій зареєстрований лише у 50% випадків (табл. 1). Регресійні популяції формуються у *T. pratense* і *M. lupulina* на вигонах. В інших випадках наростання пасквальних і фенісиціальних навантажень призводить до підвищення в популяціях частки передгенеративних (переважно віргінільних) рослин. Найменш стійка до випасання у *V. cracca*, вид повністю випадає із травостоїв на ступенях пасквального градієнта ПД3 і ПД4.

Зміна поколінь лучних трав на пасовищах та сінокосах у першу чергу визначається збереженням їх здатності до розмноження. Дані табл. 2 демонструють, що частка рослин, що цвітуть та плодоносять, яка оцінюється індексом

Таблиця 1

Категорії популяцій злаків і бобових лучних трав на пасквальному та фенісиціальному градієнтах за класифікацією Т.О. Работнова

Види рослин	Злаки							Бобові					
	<i>Dactylis glomerata</i>	<i>Festuca pratensis</i>	<i>Phleum pratense</i>	<i>Alopecurus pratensis</i>	<i>Bromopsis inermis</i>	<i>Deschampsia cespitosa</i>	<i>Elytrigia repens</i>	<i>Trifolium pratense</i>	<i>Trifolium repens</i>	<i>Medicago falcata</i>	<i>Medicago lupulina</i>	<i>Lotus corniculatus</i>	<i>Vicia cracca</i>
КД	н	н	н	н	н	н	н	н	і	н	і	н	н
ПД1	н	і	н	н	н	н	н	н	і	н	і	н	н
ПД2	і	і	н	і	н	н	н	н	і	н	н	н	н
ПД3	і	н	р	і	р	н	р	н	і	н	н	н	-
ПД4	н	р	р	і	р	н	р	р	і	н	р	н	-
ФД1	н	н	н	і	н	н	н	і	і	н	і	н	н
ФД2	н	н	н	н	н	н	н	і	і	н	і	і	н
ФД3	н	н	н	р	н	н	н	і	і	н	і	і	н

Примітка. КД – контрольна ділянка, ПД1–ПД4 – ступені пасквального градієнта, ФД1–ФД3 – ступені фенісиціального градієнта.

Таблиця 2

Динаміка індексів генеративності популяцій злаків і бобових на пасквальному і фенісиціальному градієнтах

Види рослин	Злаки							Бобові					
	<i>Dactylis glomerata</i>	<i>Festuca pratensis</i>	<i>Phleum pratense</i>	<i>Alopecurus pratensis</i>	<i>Bromopsis inermis</i>	<i>Deschampsia cespitosa</i>	<i>Elytrigia repens</i>	<i>Trifolium pratense</i>	<i>Trifolium repens</i>	<i>Medicago falcata</i>	<i>Medicago lupulina</i>	<i>Lotus corniculatus</i>	<i>Vicia cracca</i>
КД	55,9	50,0	54,3	51,1	65,7	40,0	66,4	53,0	8,8	82,7	6,0	58,6	52,0
ПД1	56,9	52,9	60,9	68,7	63,4	56,3	60,0	44,7	8,6	89,3	38,3	45,4	47,3
ПД2	47,2	21,7	55,0	44,4	65,7	52,0	60,9	52,0	3,9	92,4	61,2	50,0	52,5
ПД3	50,6	57,0	37,8	50,0	48,6	66,7	62,8	77,1	7,7	92,1	76,0	80,5	-
ПД4	53,7	23,1	22,9	33,3	40,0	60,0	47,4	88,6	6,0	96,9	79,0	80,9	-
ФД1	59,2	54,0	58,7	25,0	69,2	38,0	68,6	25,0	7,1	75,0	22,3	58,1	46,7
ФД2	50,6	51,9	46,7	80,7	73,4	45,0	60,8	16,3	6,6	76,1	1,9	38,4	79,1
ФД3	57,5	64,6	42,9	25,0	65,2	40,0	52,8	11,3	3,1	69,4	16,3	23,9	79,0

Примітка. КД – контрольна ділянка, ПД1–ПД4 – ступені пасквального градієнта, ФД1–ФД3 – ступені фенісиціального градієнта.

генеративності, у злаків на контрольних ділянках висока і знаходиться на рівні 50–60%. За наростання пасовищних навантажень генеративність популяцій злаків відрізняється стійкістю і знижується до 23–53% тільки на вигонах. Індивідуальну реакцію на випас має щільнокущовий злак *D. cespitosa*, в якого за пасквальним градієнтом частка генеративних особин у популяціях збільшується з 40 до 60–66%.

На відміну від пасовищ, сінокосіння, навіть декількаразові протягом вегетаційного періоду, суттєво не змінюють індекс генеративності популяцій злаків.

Генеративність популяцій бобових трав та їх реагування на випас і сінокосіння залежить від їх виду (табл. 2). Незначну частку генеративних раметів (3–8%) у популяціях має *T. repens*, що розмножується, переважно, вегетативно. Значна та стійка за досліджуваними градієнтами частка генеративних рослин характерна для популяцій *M. falcata* і *L. corniculatus*. У *T. pratense* генеративність популяцій зберігається за всіх рівнів пасквальних навантажень, але суттєво знижується на сінокосах.

Співвідношення процесів омолодження і старіння особин у популяціях розкриває індекс віковості. За даними, наведеними в табл. 3 простежується, що за реагуванням на наростаючі пасовищні навантаження злаки і бобові поділяються на три групи. У першій групі видів (*A. pratensis*, *E. repens*) закономірних змін віковості популяцій не спостерігається, у другій групі (*D. glomerata*, *F. pratensis*, *D. cespitosa*, *M. falcata*) проходить процес омолодження популяцій, що полягає у підвищенні частки передгенеративних рослин, а у третій групі, що включає всі інші види злаків і бобових, пасовищні навантаження ведуть до старіння популяцій із зростанням частки рослин в онтогенетичних станах  $g_3$ ,  $ss$  та  $s$ . Індивідуалізована за видами рослин і їх реакція на сінокосіння. Можна виділити різке збільшення віковості популяцій *A. pratensis* і *V. cracca*.

Віталітет особин злаків і бобових оцінювали залежно від життєвої форми за таким ознаками як

загальна фітомаса надземних органів, розмір листової поверхні, загальна і продуктивна кущистість (у злаків), кількість сформованих органів репродукції (квіток, плодів або насіння), репродуктивне зусилля. Віталітетні спектри популяцій наведені на рис. 1 (злаки) і рис. 2 (бобові).

На контрольних ділянках популяції досліджуваних видів мали, як правило, віталітетну категорію процвітаючих, за виключенням *D. cespitosa* і *L. corniculatus*, популяції яких за загальний віталітетом відповідали категорії рівноважних. Такий характер популяцій більшості видів злаків і бобових на контрольних ділянках свідчить про їх гарну адаптованість до зростання у природних лучних екосистемах.

За пасквальним і фенісиціальним градієнтами у всіх досліджуваних видів рослин зареєстровано закономірне, статистично достовірне зниження віталітетної якості популяцій Q з послідовним переходом із категорії процвітаючих у рівноважні і далі регресивні. Виключенням з такої закономірності був лише щучник дернистий, віталітет особин якого у ряду антропогенної деградації зростає.

У порядку зниження стійкості до випасу досліджувані злаки склали ряд: *F. pratensis* → *P. pratense* → *B. inermis* → *A. pratensis* → *E. repens* → *D. glomerata*. Трансформація віталітетних спектрів злаків за умов зростання сінокісних навантажень була меншою. Ряд видів злаків у порядку зниження їх стійкості до сінокосіння мав наступний вигляд: *P. pratense* → *F. pratensis* → *A. pratensis* → *B. inermis* → *E. repens* → *D. glomerata*.

Загальна реакція бобових трав на пасовищні навантаження була подібною до злаків: їх популяції трансформувалися і перетворилися з процвітаючих у регресивні або рідше рівноважні (*T. repens*, *M. lupulina*). Низькою стійкістю відрізнялись *T. pratense*, *M. falcata* і *L. corniculatus*. Найбільшою вона була у *T. repens* і *M. lupulina*. Мінімальною стійкістю до випасу відрізнявся *V. cracca*. Бобові, як і злаки, були стійкішими до сінокосіння ніж до випасу.

Таблиця 3

**Динаміка індексів віковості популяцій злаків і бобових на пасквальному і фенісиціальному градієнтах**

Види рослин	Злаки							Бобові					
	<i>Dactylis glomerata</i>	<i>Festuca pratensis</i>	<i>Phleum pratense</i>	<i>Alopecurus pratensis</i>	<i>Bromopsis inermis</i>	<i>Deschampsia cespitosa</i>	<i>Elytrigia repens</i>	<i>Trifolium pratense</i>	<i>Trifolium repens</i>	<i>Medicago falcata</i>	<i>Medicago lupulina</i>	<i>Lotus corniculatus</i>	<i>Vicia cracca</i>
КД	1,89	1,47	1,70	0,87	0,42	0,75	1,36	0,27	0,26	0,28	0,02	0,48	0,50
ПД1	0,93	1,11	1,59	0,88	2,22	0,86	0,66	0,11	0,72	1,00	0,12	0,05	0,12
ПД2	0,96	0,59	1,50	0,75	5,51	0,60	1,91	0,27	0,80	0,39	0,42	0,19	0,37
ПД3	1,07	1,26	1,68	0,46	3,23	0,49	3,46	2,20	0,52	0,00	2,90	4,00	-
ПД4	160	1,00	2,19	0,81	4,13	0,31	1,36	9,30	0,92	0,00	6,10	5,00	-
ФД1	1,56	1,96	1,99	0,00	0,89	0,32	0,89	0,01	0,26	0,32	0,00	0,09	0,33
ФД2	1,39	2,36	1,11	2,70	1,75	0,75	0,68	0,05	0,77	0,33	0,00	0,27	1,17
ФД3	1,55	2,37	1,28	6,65	1,78	1,00	0,62	0,11	1,37	0,19	0,00	0,00	2,53

Примітка. КД – контрольна ділянка, ПД1–ПД4 – ступені пасквального градієнта, ФД1–ФД3 – ступені фенісиціального градієнта.

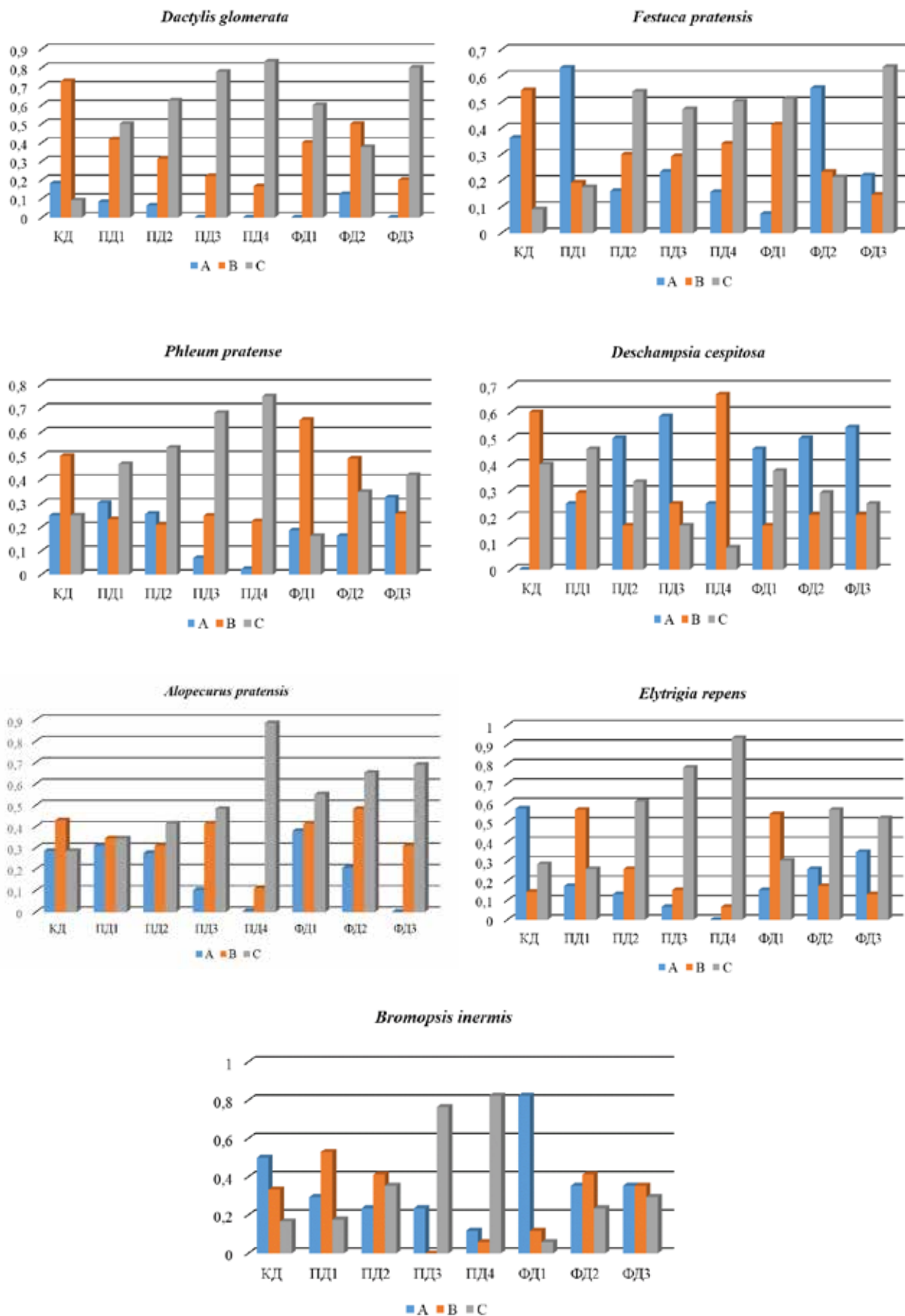


Рис. 1. Віталітетні спектри популяцій злаків на пасквальному і фенісиціальному градієнтах. Частоти у частках одиниці.

A – частота особин вищого класу віталітету, B – частота особин проміжного класу віталітету, C – частота особин нижчого класу віталітету. Позначення ступенів градієнту наведено у тексті

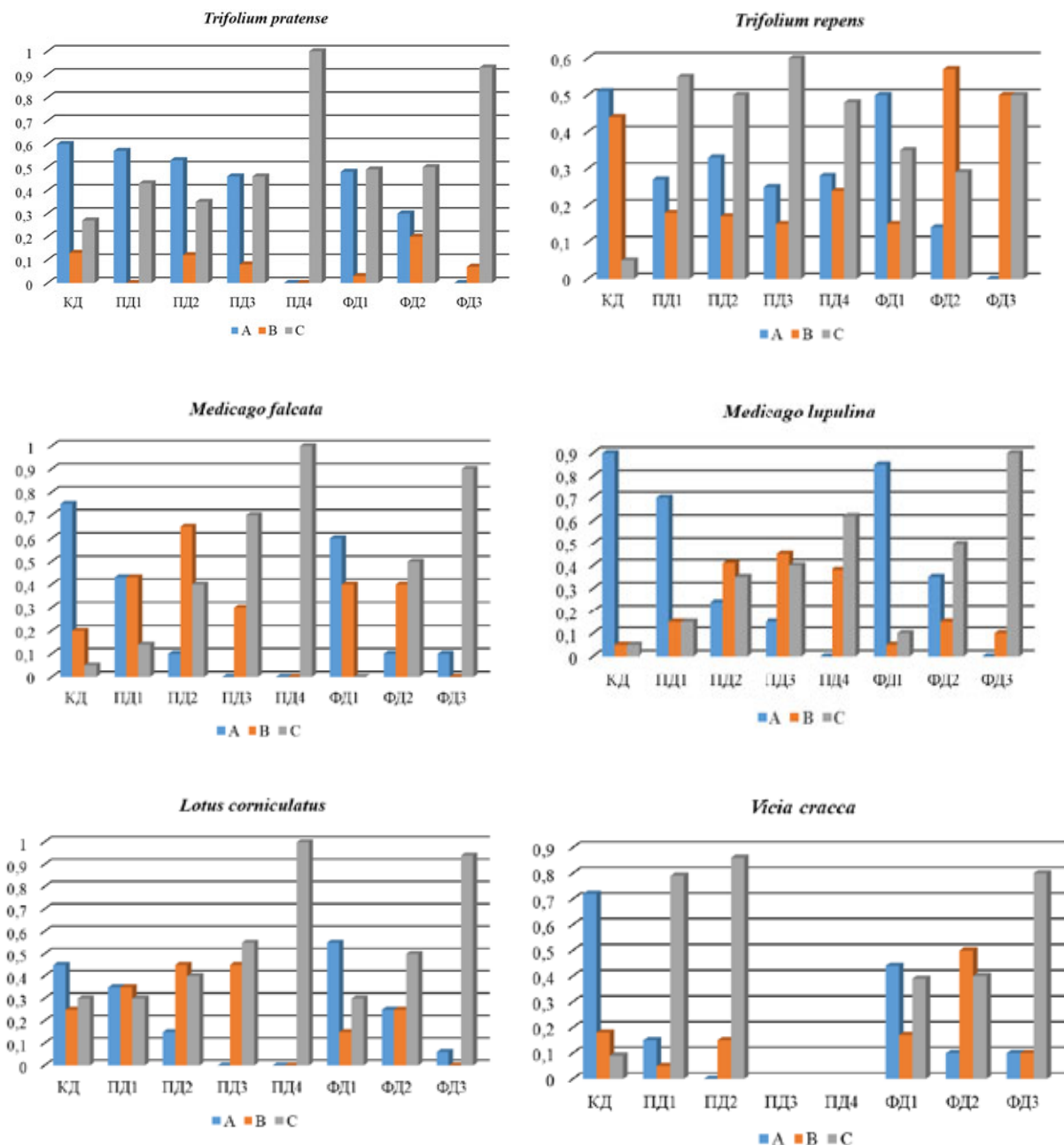
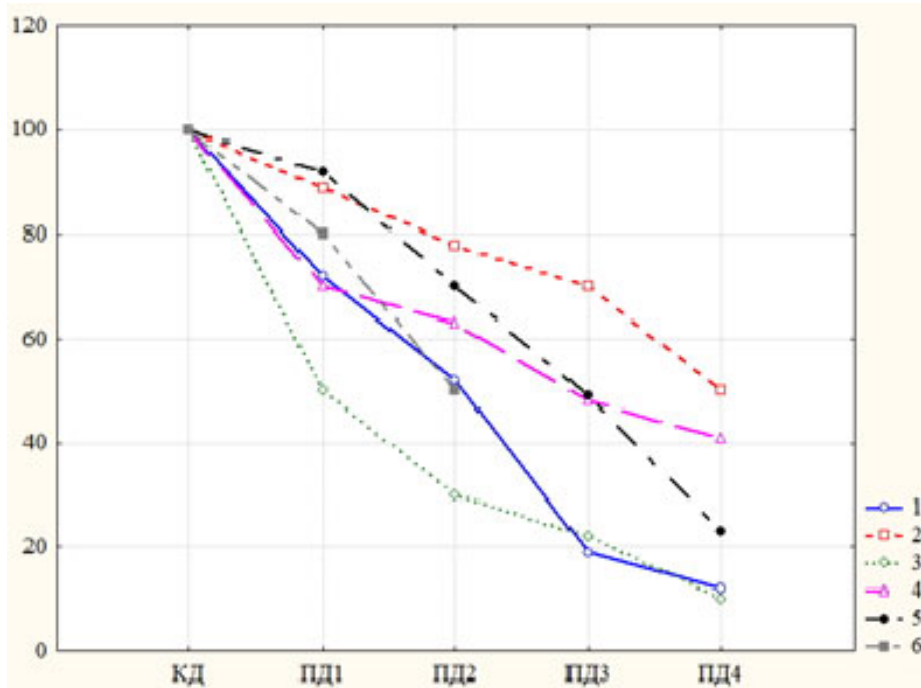


Рис. 2. Віталітетні спектри популяцій бобових на пасквальному і фенісіціальному градієнтах. Частоти у частках одиниці.

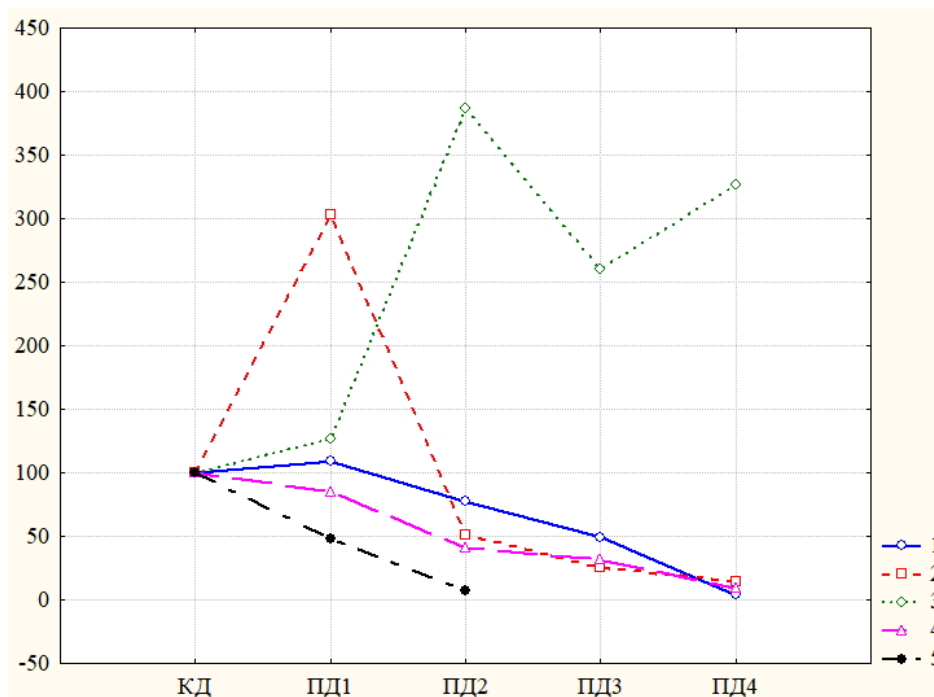
А – частота особин вищого класу віталітету, В – частота особин проміжного класу віталітету, С – частота особин нижчого класу віталітету. Позначення ступенів градієнту наведено у тексті

Трансформація онтогенетичного і, особливо, віталітетного складу популяцій зі зміною розміру особин призводить до змін запасу фітомаси злаків і бобових. Сумарний запас фітомаси на контрольних ділянках у злаків становив відповідно 577,5 і 78,9 г/м<sup>2</sup>. На ступені пасквального градієнта ПД4 він відповідно знизився до 255,0 і 34,8 г/м<sup>2</sup>. Ці зміни були видоспецифічні, тобто неоднакові у різних видів. Тому на пасовищах і сінокошах за інтенсивного їх використання змінюється не тільки запас фітомаси основних кормових трав, але і формуються нові співвідношення між фітомасою різних видів рослин.

Видоспецифічність реагування на випас ілюструють графіки на рис. 3, де запас фітомаси у г/м<sup>2</sup> на контрольних ділянках був прийнятий за 100%. При наростанні пасовищних навантажень вже до ступеня градієнта ПД3 із травостою повністю випадають *E. repens* і *V. cracca*. У *D. glomerata*, *P. pratense*, *T. pratense* і *L. corniculatus* від потенційного запасу фітомаси до ступеня градієнта ПД4 зберігається лише 7–15%. Приблизно вдвічі зменшується фітомаса таких кормових трав як *F. pratensis* і *A. pratensis*. Однак із збільшенням пасовищних навантажень відбувається активне розростання *D. cespitosa*, *T. repens* і *M. lupulina*, запас фітомаси яких збільшу-



А



Б

**Рис. 3. Динаміка запасу фітомаси (г/м<sup>2</sup>) у відсотках від контрольної ділянки за ступенями пасквального градієнта.**

А – злаки: 1 – *D. glomerata*, 2 – *F. pratensis*, 3 – *P. pratense*, 4 – *A. pratensis*, 5 – *B. inermis*, 6 – *E. repens*.

Б – бобові: 1 – *T. pratense*, 2 – *M. falcata*, 3 – *M. lupulina*, 4 – *L. corniculatus*, 5 – *V. cracca*

ється у 3–9 разів. В абсолютному обчисленні ці запаси незначні і складають у *D. cespitosa* 110, у *T. repens* – 26 і *M. lupulina* – всього 1,8 г/м<sup>2</sup>.

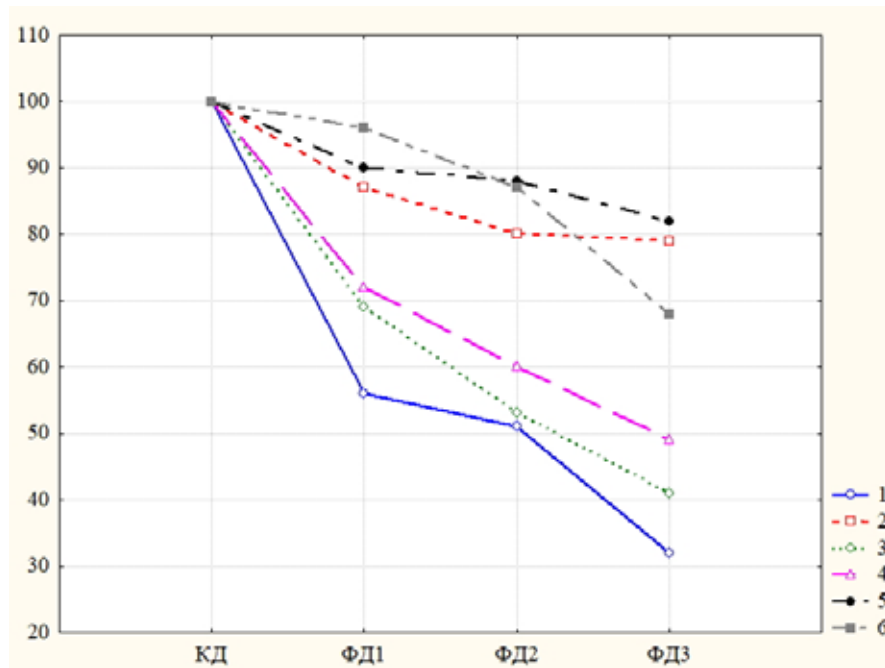
Втрати запасу фітомаси кормових трав на фенісіци- альному градієнті були меншими, порівняно з пасовищ-

ним градієнтом. На ступені ФД3 за безсистемних сіно- косінь у злаків зберігалось 390,0 г/м<sup>2</sup>, а у бобових 48,5 г/м<sup>2</sup> фітомаси. Реагування злаків і бобових на інтен- сифікацію сінокосінь також було видоспецифічним (рис. 4). Запас фітомаси *D. cespitosa*, *T. repens* і *M. lupulina*

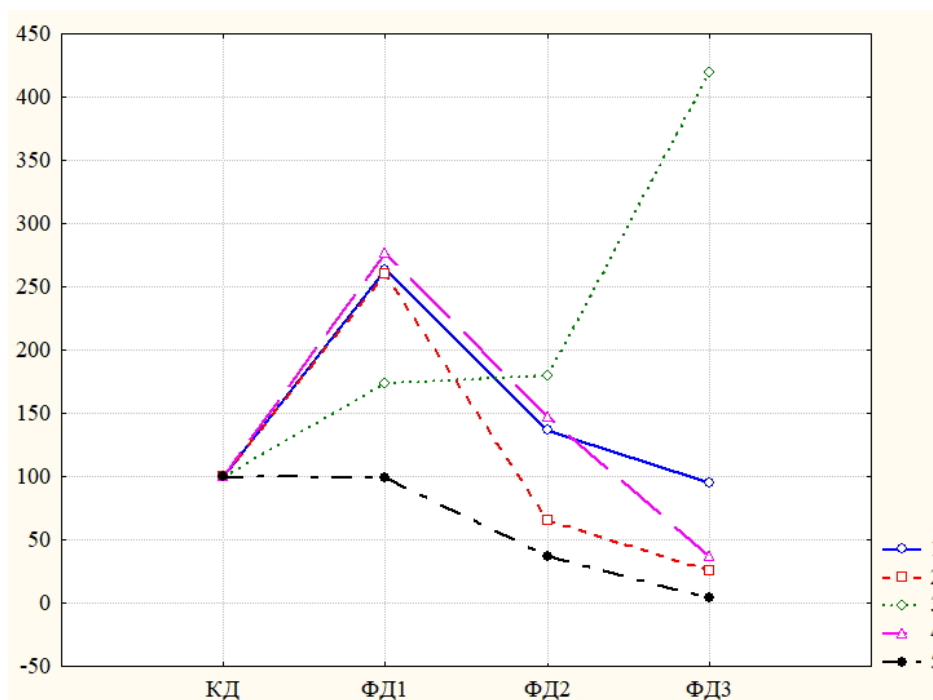
зростає. В інших видів рослин він знижувався до рівня 35–50% від контрольних ділянок. Найменшою стійкістю до сінокосів відрізнявся *V. cracca*. Стійкість до збереження запасу фітомаси на сінокосах (на рівні 80–95%

від КД) виявили *T. pratense*, *B. inermis*, *F. pratensis* та *E. repens*.

Загальний аналіз онтогенетичної та віталітетної структури популяцій, а також даних графіків на рис. 3 і 4



А



Б

**Рис. 4. Динаміка запасу фітомаси (г/м<sup>2</sup>) у відсотках від контрольної ділянки за ступенями фенісіціального градієнта.**

А – злаки: 1 – *D. glomerata*, 2 – *F. pratensis*, 3 – *P. pratense*, 4 – *A. pratensis*, 5 – *B. inermis*, 6 – *E. repens*.

Б – бобові: 1 – *T. pratense*, 2 – *M. falcata*, 3 – *M. lupulina*, 4 – *L. corniculatus*, 5 – *V. cracca*



демонструє, що найбільш катастрофічні зміни у популяціях злаків і бобових відбуваються на ступенях пасквального градієнта ПДЗ і ПД4, коли кількість тварин, що випасаються, перевищує 7–10 голів великої рогатої худоби на 1 га і на ступені ФДЗ фенісиціального градієнта за безсистемних скошувань травостою протягом всього вегетаційного періоду. Помічено, що особливо шкідливими є ранні сінокосіння та дуже ранній випас сільськогосподарських тварин.

**Обговорення.** На важливості збереження лук як одного із видів трав'яних екосистем останнім часом наголошує все більше науковців, відмічаючи їх значний потенціал як джерела екосистемних послуг (Didukh, 2018; Atlas..., 2022). Потужними факторами трансформації лучних угруповань і популяцій ценозоутворюючих видів виступає випас і сінокосіння (Shushpannikova, 2014; Biró, 2014). У зв'язку з різноманіттям умов у заплавах і особливостями пасовищних режимів, Міркін Б. М. (Mirkin, 1984, 1998) підкреслював необхідність «моніторингу стану пасовищ та визначення гранично допустимих норм пасовищних навантажень». Пізніше про важливість моніторингу фітопопуляцій з метою екологічно безпечного користування рослинним покривом та його ефективної

охорони наголошували й інші дослідники (Zaugolnova, 1993). Отримані дані щодо трансформації популяційної структури злакових і бобових трав на пасовищах і сінокосах підтверджують, що системне проведення геоботанічного і популяційного моніторингу лучних угідь може бути корисним інструментом для організації оптимального користування ними. Із всіх вивчених характеристик найбільшою мірою змінювалася віталітетна структура їх популяцій, тому вона може бути одним із найбільш чутливих індикаторів стану популяцій ценозоутворюючих видів під час проведення фітомоніторингу лучних угідь. Реагування різних видів злаків і бобових на випасання і сінокосіння відрізняється індивідуальністю, що відображає різний ступінь їх адаптованості до таких впливів.

**Висновки.** Встановлено, що популяції злакових і бобових лучних трав на різних ступенях градієнтів пасквальної та фенісиціальної дигресії демонструють індивідуальну реакцію та відрізняються одна від одної особливостями проходження онтогенезу, специфічністю онтогенетичного і віталітетного складу, а також здатністю накопичувати фітомасу. Рівень деградації популяцій на пасовищах і сінокосах необхідно враховувати під час визначення оптимальних режимів їх використання.

#### **Бібліографічні посилання:**

1. Atlas travianykh biotopiv Ukrainy [Atlas of herbal biotopes of Ukraine] (2022). Za zah. red. A.A.Kuzemko. Druk Art, Chernivtsi, 244.
2. Beltman, B., van den Broek, T., Martin, W., Cate, M. & Gusewell, S. (2003). Impact of mowing regime on species richness and biomass of a limestone hay meadow in Ireland. *Bulletin of the Geobotanical Institute, ETH* 69, 17–30.
3. Bondarieva, L.M. & Bjelan, S.S. (2010). Porivnyalniy analiz vitalitetnoyi strukturi populyatsiy tsenozoutvoryuyuchih zlakiv na teritoriyah zakaznikiv zaplavi richki Suly ta na dilyankah iz antropogennim vikoristanniam [Comparative analysis of vital population structure of coenogenerate species of grasses in territory of reserves and in areas with anthropogenic use on the meadow-lands of river Sula]. *Visnyk Sumskogo Nacionalnogo agrarnogo universitetu*, 4(19), 15–21 (in Ukrainian).
4. Bondarieva, L.M., Kyrylchuk, K.S., Skliar, V.H., Tikhonova, O.M., Zhatova, H.O. & Bashtovyi, M.G. (2019). Population dynamics of the typical meadow species in the conditions of pasture digression in flooded meadows. *Ukrainian Journal of Ecology*, 9(2), 204–211.
5. Bomanowska, A., Adamowski, W., Kwiecień, K. & Rewicz, A. (2019). The effects of different mowing regimes on diversity of grasses in lowland meadows. *Turkish Journal of Botany*, 43, 80–89.
6. Biró, M. (2014). Floodplain hay meadows along the river Tisza in Hungary. *Grasslands in Europe*, 238–245. doi: 10.1163/9789004278103\_027
7. Close, J., Jantunen, K., Saarninen, A. & Valtonen S. Saarnio (2007). Flowering and seed production success along roads with different mowing regimes. *Applied. Vegetation. Science*, 10, 285–292.
8. Didukh, Ya. P. (2018). Biotope as a system: structure, dynamics, and ecosystem services. *Ukr. Bot. J.*, 2018, 75(5), 405–420 (in Ukrainian). doi: 10.15407/ukrbotj75.05.405
9. Gaujour, E., Amiaud, B., Mignolet, C. & Plantureux, S. (2012). Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32, 133–160.
10. Gorchakovskiy, P.L. & Abramchuk, A.V. (1983). Pastbischnaya digressiya poymennyih lugov i ee otsenka po dole uchastiya sinantropnyih vidov [Pasture digression of flood meadows and its assessment by the proportion of synanthropic species]. *Ekologiya*, 5, 3–10 (in Russian).
11. Grime, J.P. (1979). *Plant strategies and vegetation processes*. N.Y., 222.
12. Hautier, Y., Isbell, F., Borer, E.T., Seabloom, E.W., Harpole, W.S., Lind, E.M., MacDougall, A.S., Stevens, C.J., Adler, P.B., Alberti, J., Bakker, J.D., Brudvig, L.A., Buckley, Y.M., Cadotte, M., Caldeira, M.C., Chanton, E.J., Chu, C., Daleo, P., Dickman, C.R., Dwyer, J.M., Ekelinen, A., Fay, P.A., Firn, J., Hagenah, N., Hillebrand, H., Iribarne, O., Kirkman, K.P., Knops, J.M.H., La Pierre, K.J., McCulley, R.L., Morgan, J.W., Pärtel, M., Pascual, J., Price, J.N., Prober, S.M., Risch, A.C., Sankaran, M., Schuetz, M., Standish, R.J., Virtanen, R., Wardle, G.M., Yahdjian, L. & Hector, A. (2018). Local loss and spatial homogenization of plant diversity reduce ecosystem multifunctionality. *Nature Ecology and Evolution*, 2, 50–56.
13. Klimek, S., Marini, L., Hofmann, M. & Isselstein, J. (2008). Additive partitioning of plant diversity with respect to grassland management regime, fertilization and abiotic factors. *Basic and Applied Ecology*, 9, 626–634. doi: 10.3389/fenvs.2018.00033.
14. Kohler, B., Gigon, A., Edwards, P.J., Krusi, B., Langenauer, R., Luscher, A. & Ryser, P. (2005). Changes in the species composition and conservation value of limestone grasslands in Northern Switzerland after 22 years of contrasting managements. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 7, 51–67.

15. Kovalenko, I.M. (2005). Struktura populyatsiy dominantiv trav'yano-chagarnichkovogo yarusu v lisovih fitotsenozah Desnyansko-Starogutskogo natsionalnogo prirodnogo parku. Ontohenetychna struktura. [The structure of the populations of the dominants of grass-shrub layer of forest plant communities in the National Natural Park "Desnansko-Starogutskiy". Ontogenetic structure.] *Ukrayinskiy botanichnyy zhurnal*, 62(5), 707–714 (in Ukrainian).
16. Kovalenko, I.M. (2006). Struktura populyatsiy dominantiv trav'yano-chagarnichkovogo yarusu v lisovih fitotsenozah Desnyansko-Starogutskogo natsionalnogo prirodnogo parku. Vitalitetna struktura [The structure of the populations of the dominants of grass-shrub layer of forest plant communities in the National Natural Park "Desnansko-Starogutskiy". Vital structure.] *Ukrayinskiy botanichnyy zhurnal*, 63(3), 376–386 (in Ukrainian).
17. Krahulec, F., Skalova, H., Herben, T., Hadincova, V., Wildova, R. & Pecháčková, S. (2009). Vegetation changes following sheep grazing in abandoned mountain meadows. *Applied Vegetation Science*, 4, 97–102. doi: 10.1111/j.1654-109X.2001.tb00239.x.
18. Kuzemko, A.A. & Kozyr, M.S. (2011). Syntaxonomic changes of the meadow vegetation on the Seim River floodplain in Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 68(2), 216–226 (in Ukrainian).
19. Kyrylchuk, K.S., Skliar, V.G., Tykhonova, O. & Kobzhev, O. (2021). Vitality dynamics of populations of some legume species on floodplain meadows of the Psel river basin under grazing and haymaking (Ukraine). *Horticulture. Scientific Papers. Series B*, LXV(1), 406–414.
20. Kyrylchuk, K.S. & Bashtovyi, M.H. (2018). Kompleksnyi analiz populatsii *Trifolium pratense* L. na zaplavnykh lukakh lisostepovoi zony Ukrainy [Comprehensive analysis of populations of *Trifolium pratense* L. on the flood meadows of the Forest-Steppe zone of Ukraine]. *Naukovyi visnyk Skhidnoevropeiskoho natsionalnogo universytetu imeni Lesi Ukrainky*, 4(377), 5–15 (in Ukrainian).
21. Milberg, P., Tälle, M., Fogelfors, H. & Westerberg, L. (2017). The biodiversity cost of reducing management intensity in species-rich grasslands: mowing annually vs. every third year. *Basic and Applied Ecology*, 22, 61–74.
22. Mirkin, B.M. (1984). Antropogennaya dinamika rastitelnosti [Anthropogenic dynamics of vegetation]. *Itogi nauki i tekhniki. Botanika*, 5, 139–232 (in Russian).
23. Mirkin, B.M. & Naumova, L.G. (1998). *Nauka o rastitelnosti [Vegetation Science]*. Gilem, Ufa, 413.
24. Li, W., Li, X., Zhao, Y., Zheng, S. & Bai, Y. (2018). Ecosystem structure, functioning and stability under climate change and grazing in grasslands: current status and future prospects. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 33, 124–135.
25. Rabotnov, T.A. (1950). Zhiznennyi tsikl mnogoletnih travyanistyh rastenii v lugovykh cenoazah [Life-cycle of perennial herbaceous plants in meadow coenoses]. *Trudy Botanicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR. Seriya 3. Geobotanika [Bulletin of the Academy of Sciences of the USSR]*, 3(6), 77–204 (in Russian).
26. Schmitz, A. & Isselstein, J. (2020). Effect of Grazing System on Grassland Plant Species Richness and Vegetation Characteristics: Comparing Horse and Cattle Grazing. *Sustainability, MDPI, Open Access Journal*, 12(8), 1–17. doi: 10.3390/su12083300
27. Shushpannikova, G.S. (2014). Formation and degradation of meadows under the impact of hay harvesting and grazing in the Vychedga and Pechora floodplains. *Russian Journal of Ecology*, 45(1), 33–37 (in Russian). doi: 10.7868/S0367059714010120
28. Szykh, A. P. (2016). Determination of the Degree of Pasture Factor Digression in the Communities of Environment Contact Sites (Some Methodological Approaches). *Open Access Library Journal*, 3(9), 1–4. doi: 10.4236/oalib.1103025.
29. Skliar, V., Kyrylchuk, K., Tykhonova, O., Bondarieva, L., Zhatova, H., Klymenko, A., Bashtovyi, M. & Zubtsova, I. (2020). Ontogenetic structure of populations of forest-forming species of the LeftBank Polissia of Ukraine. *Baltic Forestry*, 26(1): article id 441. doi: 10.46490/BF441.
30. Socher, S.A., Prati, D., Boch, S., Muller, J., Klaus, V.H., Holzel, N. & Fischer, M. (2012). Direct and productivity-mediated indirect effects of fertilization, mowing and grazing on grassland species richness. *Ecology*, 100, 1391–1399.
31. Steinshamn, H., Grova, L., Adler, S.A., Brunberg, E., Lande, U.S. (2018). Effects of grazing abandoned grassland on herbage production and utilization, and sheep preference and performance *Frontiers in Environmental Science*, 6, 33. doi: 10.3389/fenvs.2018.00033.
32. Ternovaya, Y.V., Rusev, I.T. (2012). Problemy antropogennoy transformatsii poymennykh lugov ustevoy zony reki Dnestr. [Problems of anthropogenic transformation of meadows in mouth of the Dniester river] *Visnik Odeskogo derzhavnogo ekologichnogo univrsitetu. [Bulletin of Odessa State Environmental University]*, 14, 170–178 (in Russian).
33. Wang, C. & Tang, Y. (2019). A global meta-analysis of the response of multi-taxa diversity to grazing intensity in grasslands. *Environmental Research Letters*, 4(11), doi: 10.5061/dryad.2fqz612k0
34. Wehn, S., Taugourdeau, S., Johansen, L. & Hovstad K.A. (2017). Effects of abandonment on plant diversity in semi-natural grasslands along soil and climate gradients. *Journal of Vegetation Science*, 28, 838–847. doi: 10.1111/jvs.12543.
35. Zaugolnova, L.B. (1993). Monitoring fitopopulyatsiy [Phytopopulations monitoring]. *Uspehi sovr. biologii*, 113(4), 402–413 (in Russian).
36. Zhivotovsky, L.A. (2001). Ontogeneticheskie sostoyaniya, effektivnaya plotnost' i klassifikatsiya populatsiy rasteniy [Ontogenetic states, effective density, and classification of plant populations]. *Russkiy zhurnal ekologiii [Russian Journal of Ecology]*, 32, 1–5. doi: 10.1023/A:1009536128912 (in Russian).
37. Zhukova, L.A. (1995). Populyatsionnaya zhizn lugovykh rasteniy [Population life of meadow plants]. *Lanar, Yoshkar-Ola*, 224 (in Russian).
38. Zhukova, L.A. (2001). Mnogoobrazie putey ontogeneza v populatsiyah rasteniy [Diversity of ontogenetic pathways in plant populations]. *Russkiy zhurnal ekologiii [Russian Journal of Ecology]*, 32(3), 151–158 (in Russian). doi: 10.1023/A:1011301909245.

39. Zlobin, Yu. A. (1980). O neravnotsennosti osobey v populyatsiyah rasteniy [On the unequal value of individuals in plant populations]. *Botan. zhurn.*, 65(3), 311–322 (in Russian).
40. Zlobin, Yu.A. (1989). Teoriya i praktika otsenki vitalitetnogo sostava populyatsiy rasteniy [Theory and practice of assessing the vitality composition of plant populations]. *Bot. zhurn.*, 74(6), 769–781 (in Russian).
41. Zlobin, Yu.A. (1992). Populyatsiya – edynitsa realnoy zhizni rasteniy [Population is a unit of real plant life]. *Priroda*, 8, 47–59 (in Russian).
42. Zlobin, Yu.A. (2009). Populyatsionnaya ekologiya rasteniy: sovremennoe sostoyanie, tochki rosta [Population ecology of plants: the current state, terms of growth] Sumy: Universitetskaya kniga: [Sumy: University Book], 263 (in Russian)
43. Zlobin, Yu.A. (2018). Alhorytm otsinky vitalitetu osobyn roslyn i vitalitetnoi struktury fitopopuliatsii [An algorithm for assessing the vitality of plant individuals and the vitality structure of phytoperulations]. *Chornomorskyi botanichnyi zhurnal [Chornomors'k. Botanical Journal]*, 14(3), 213–226. doi: 10.14255/2308-9628/18.143/2 (in Ukrainian).
44. Zlobin, Yu., Kovalenko, I., Klymenko, H., Kyrylchuk, K., Bondarieva, L., Tykhonova, O. & Zubtsova, I. (2021). Vitality Analysis Algorithm in the Study of Plant Individuals and Populations. *The Open Agriculture Journal*, 15, 119–129. doi: 10.2174/1874331502115010119
45. Zlobin, Yu. A., Skliar, V. G. & Klymenko, G. O. (2022). Biologiya ta ekologiya fitopopuliatsii [Biology and ecology of phytoperulations]. *Universytetska knyga, Sumy*, 512 (in Ukrainian).

**Bondarieva L. M.**, PhD (Biological Sciences), Associate Professor, Sumy National Agrarian University, Sumy, Ukraine

**Kyrylchuk K. S.**, PhD (Biological Sciences), Associate Professor, Sumy National Agrarian University, Sumy, Ukraine

**Structure of meadow plant populations in flood meadows of the forest-step zone under grazing and mowing conditions**

The article presents the results of studies of changes in the ontogenetic and vitality structure of the cereal population: *Dactylis glomerata* L., *Festuca pratensis* Huds., *Phleum pratense* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Alopecurus pratensis* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub. and legumes: *Trifolium pratense* L., *Trifolium repens* L., *Medicago falcata* L., *Medicago lupulina* L., *Lotus corniculatus* L., *Vicia cracca* L., as well as the dynamics of above-ground phytomass, which occur under the influence of grazing and mowing of different intensities under the conditions of the floodplains of the Psel and Sula rivers (Sumy region).

Ontogenetic analysis showed that cereals maintain complete or incomplete populations of the normal type in 70% of cases and become invasive and regressive only at the last stages of the gradients. Legumes turned out to be less resistant, the normal type of populations was registered only in 50% of cases. The generativity of cereal populations is distinguished by resistance to grazing and decreases to 23–53% only at the last stages, and mowing does not significantly change this indicator in general. According to the value of the age index, the studied populations were divided into three groups: the first – without significant changes (*A. pratensis*, *E. repens*), the second – population rejuvenation (*D. glomerata*, *F. pratensis*, *D. cespitosa*, *M. falcata*), the third – aging of populations (all other studied species). The reaction of species to mowing was also individualized, so *A. pratensis* and *V. cracca* sharply increased in the age of their populations.

According to the pasture and mowing gradients in all (with the exception of *D. cespitosa*) of the studied plant species, a logical, statistically significant decrease in the vital quality of populations (Q) was recorded. In order of decreasing resistance to grazing, the studied cereals made up a number: *F. pratensis* ® *P. pratense* → *B. inermis* → *A. pratensis* → *E. repens* → *D. glomerata*. The reaction of legumes was similar. The most persistent were *T. repens* and *M. Lupulina*, low-resistant – *T. pratense*, *M. falcata* and *L. corniculatus*, very vulnerable – *V. cracca*. Legumes, as well as cereals, better tolerated mowing.

The analysis of dynamics of the accumulation of above-ground phytomass showed that *E. repens* and *V. cracca*, *D. glomerata*, *P. pratense*, *T. pratense* and *L. corniculatus* (7–15%) fell out from grass stand in the last stages of the pasture gradient. The stock of phytomass in *D. cespitosa*, *T. repens* and *M. lupulina* increases by 3–9 times. Cereals retained 390,0 g/m<sup>2</sup> and legumes retained 48,5 g/m<sup>2</sup> of phytomass under the conditions of unsystematic haymaking.

A general analysis of the ontogenetic and vital structure and dynamics of the above-ground phytomass of the populations demonstrates that the greatest changes in the populations of cereals and legumes occur at the last stages of the pasture gradient, when the number of grazing animals exceeds 7–10 head of cattle per 1 ha and also under the conditions of unsystematic haymaking.

**Key words:** meadows, meadow plants, cereals, legumes, population, ontogenetic structure of populations, vitality structure of populations, grass stand degradation, grazing, haymaking, Sula, Psel.