

ОЦІНКА ЖИТТЄЗДАТНОСТІ ПРИРОДНИХ ПОПУЛЯЦІЙ *PINUS SYLVESTRIS* L. КРЕМЕНЕЦЬКОГО ГОРБОГІР'Я ТА МАЛОГО ПОЛІССЯ ЗА МІНЛИВІСТЮ КІЛЬКІСНИХ ТА ЯКІСНИХ ОЗНАК

*Досліджено життєздатність трьох природних популяцій *Pinus sylvestris* L. Кременецького горбогір'я і Малого Полісся за віталітетом, віковою структурою, щільністю, чисельністю, насінневою продуктивністю, співвідношенням внутрішньопопуляційних і міжпопуляційних компонент алейного різноманіття. Встановлено, що досліджувані популяції характеризуються високим рівнем генетичної мінливості та стійкою життєздатністю.*

Ключові слова: Кременецьке горбогір'я і Мале Полісся, *Pinus sylvestris*, природні популяції, мінливість, життєздатність.

Одна з основних проблем сучасності — збереження біорізноманіття — потребує активного вивчення механізмів, які забезпечують стабільність та відтворення структури популяції виду протягом багатьох поколінь. Особливо важливою є проблема стійкості популяційних систем для видів-ецифікаторів лісових фітоценозів, які формують умови існування для багатьох живих організмів. Ліси України, які останніми роками зазнають значного антропогенного впливу через вибірккові та суцільні рубки, надлишкову рекреацію, пожежі, локально втрачають свою середовищформувальну функцію. Це, а також зміни клімату можуть спричинити дигресію і навіть деградацію унікальних популяційних систем, зокрема реліктових популяцій деревних рослин. Такі осередки природних лісів становлять інтерес насамперед як модельні для формування екологічно стабільних насаджень та реконструкції трансформованих фітоценозів [18].

На території Кременецького горбогір'я та в прилеглих районах Малого Полісся досі збереглися залишки природних лісів основної лісоутворювальної породи України — сосни звичайної (*Pinus sylvestris* L.) [7, 15]. Дослідження сучасного стану і життєздатності цих унікальних популяцій, де збере-

глися гени стійкості, які забезпечили виживання виду в різні історичні епохи, не проводили. У 60-ті роки ХХ ст. частково було вивчено флору та рослинність соснових фітоценозів [8]. Значну увагу приділено дослідженню рідкісних видів рослин [14].

Методи оцінки внутрішньопопуляційного різноманіття та науково-практичні підходи до його збереження розроблено недостатньо. На детальне вивчення заслуговують невеликі популяції як найвразливіші. Малі за площею природні популяції *P. sylvestris* Кременецького горбогір'я та Малого Полісся потребують комплексних досліджень, необхідних для визначення особливостей саморегуляції їх чисельності, демографічної структури, спектру життєвого стану, поліваріантності онтогенезу, репродуктивної активності, насінневої продуктивності, темпів розселення, тобто слід установити структурне і динамічне різноманіття цих популяцій [20], що є основою для комплексного інтегрального аналізу їх життєздатності та прогнозу щодо їх розвитку в майбутньому [6]. Також важливе значення має вивчення спадкової неоднорідності особин у популяції [9], яка формує їх адаптивний потенціал і забезпечує наступність поколінь [1].

Мета роботи — оцінити життєздатність природних популяцій *Pinus sylvestris* Кременецького горбогір'я і Малого Полісся на основі аналізу мінливості кількісних та якісних ознак.

Об'єкти і методи

Дослідженнями було охоплено три природні популяції *Pinus sylvestris*: в урочищах «Заріччя» (Кременецький р-н Тернопільської обл.), «Бір» (Острозький р-н Рівненської обл.) та «Суразька дача» (Шумський р-н Тернопільської обл.).

Корінний сосновий деревостан урочища «Заріччя» із зімкненістю крон 0,5—0,6 займає площу 4,4 га. Вік деревостану — приблизно 135 років. Зростає на дерново-слабопідзолистих супіщаних свіжих ґрунтах з неглибоким заляганням ґрунтових вод. Висота над рівнем моря — 249 м.

Досліджувані природні деревостани урочища «Бір» із зімкненістю крон 0,6—0,7 зростають на сильно еродованих схилах Острозької долини, в основі яких лежать крейдові відкладення, і займають площу 10 га. Вік дерев — приблизно 135 років. Ґрунти слабопідзолисті глинисто-піщані. Висота над рівнем моря — 214–283 м.

Корінні деревостани державного лісового заповідника «Суразька дача» поширені серед структурно-денудатійних височин і пластово-аккумулятивно піднятих рівнин з перепадами висот від 222 до 355 м н. р. м. Об'єктом наших досліджень був сосново-дубовий деревостан віком приблизно 145 років, який зростає на площі 22 га і сформувався на темно-сірих слабопідзолистих ґрунтах на карбонатній основі.

Феноформову структуру популяцій визначали згідно з методиками феногеографічних досліджень [2, 21]. Оцінку популяційної мінливості (внутрішньопопуляційного фенотипового різноманіття), а також розрахунок показника подібності та критерію ідентичності популяцій за поліморфними ознаками (індексами) здійснювали, використовуючи статистичні підходи, запропоновані Л.А. Животовським [3–5]. При аналізі показників насінневої продуктивності керувалися методичними розробками Т.П. Некрасової [16] і М.Г. Романовського [17]. Насіннєве відновлення *P. sylvestris* досліджували шляхом закладання в кожному

деревостані трьох пробних ділянок площею 100 м², на яких підраховували кількість молодих особин *P. sylvestris*, визначали їх вік та морфометричні показники — висоту рослини і діаметр стовбура на поверхні ґрунту.

Для визначення генотипів дерев використовували метод електрофоретичного аналізу ізоферментів тканин гапліодних ендоспермів. Як генетичні маркери застосовували ізоферменти 9 ферментних систем: глутаматдегідрогеназу (GDH), алкогольдегідрогеназу (ADH), глутаматоксалоацетаттрансаміназу (GOT), діафоруазу (DIA), кислу фосфатазу (ACP), лейцинамінотрипсидазу (LAP), малатдегідрогеназу (MDH), форміатдегідрогеназу (FDH), супероксиддисмутазу (SOD), які розділяли у 7,5 % поліакріламідному гелі за методикою В.Д. Давіс [22] на приладі ЕЛФ-2 [19].

Для вивчення рівня мінливості і диференціації досліджуваних популяцій *P. sylvestris* розраховували частоту алелей та генотипів, які трапляються, наявну (H_o) і очікувану (H_e) гетерозиготність, середнє число алелей (A) та генотипів (P_g) на локус, частку поліморфних локусів за 99 %-м (P_{99}) критерієм, фактичний розподіл генотипів, частку міжпопуляційного різноманіття в одному локусі.

Статистичну обробку морфологічних даних здійснювали за Г.Ф. Лакіним [12], а генетичних — за допомогою пакета комп'ютерних програм Biosys-2 (вдосконаленого аналога програми Biosys-1) та Phylip-3.

Результати

Наші дослідження особливостей структури деревостанів *Pinus sylvestris* в умовах Кременецького горбогір'я та Малого Полісся засвідчили, що відновлення поколінь у межах природних популяцій майже не відбувається, за винятком урочища «Заріччя», де старі генеративні дерева мають низьку зімкненість крон [13]. Середня кількість дерев *P. sylvestris* на 1 га в природних популяціях, згідно з матеріалами лісовпоряджень Кременецького та Острозького держлісгоспів, становила: урочище «Бір» —

227 дерев, урочище «Заріччя» — 205, «Суразька дача» — 339 дерев. В останній популяції на *P. sylvestris* припадало лише 66 дерев. В окремих локалітетах цих популяцій чисельність дерев була різною: у найбільших скупченнях вона становила до 500–600 дерев на 1 га. В урочищі «Бір» найбільш представлені рослини віком 2–3 роки. В урочищі «Заріччя» на ділянках відновлення переважають 5–6-річні рослини. За морфометричними показниками одновіковий самосів в обох популяціях істотно не відрізнявся. Наприклад, висота молодих 6-річних рослин становила 129,9–130,9 см, діаметр стовбура — 3,2–3,5 см. Це свідчить про схожість едафічних умов зростання. В урочищі «Суразька дача» ділянок відновлення *P. sylvestris* нами не виявлено. Тут крони дерев та підлісок формують загальне фітогенне поле, яке домінує.

В усіх трьох популяціях відсутні локалітети, де чисельність дерев зменшується нижче за нижню межу, коли суттєво знижується їх життєвість і починається дегресія локальної ділянки деревостану. В досліджуваних популяціях не відзначено інсуляризацию на окремі локуси, спричинену антропогенним впливом. Отже, за показниками чисельності і щільності досліджувані популяції *P. sylvestris* характеризуються високою життєздатністю. У досліджуваних деревостанах відсутні дерева з ознаками пошкоджень, всихаючі та суховершинні. Життєвий стан дерев — добрий.

За феномаркером (індексом форми шишки (ІФШ)) досліджувані популяції мали невеликі відмінності. В популяціях переважають дерева з конусоподібною формою шишки (58,6–72,1 %). Дерев з конусоподібними шишками характерні для більшості насаджень і популяцій *P. sylvestris* у східній частині європейської території Росії від Архангельської області до Татарської Автономної Республіки [2]. Значно рідше у трьох популяціях представлені дерева з вузькоконусоподібними шишками — 13,8–25 %. За винятком урочища «Бір», дерева з ширококонусоподібними шишками трапляються з частотою 2,9–27,6 %.

У деревостанах *P. sylvestris* на території Росії мало дерев з ширококонусоподібними шишками (1,3–12,2 %), а в 27 із 72 досліджених деревостанів вони були зовсім відсутні. І лише в одній популяції відносна кількість дерев з ширококонусоподібними шишками становила 20 % [2]. У багатьох деревостанах часто трапляються дерева з вузькоконусоподібними шишками (20–50 %), а в деяких вони навіть переважають. Отже, за таким феномаркером, як ІФШ, популяції Кременецького горбогір'я і Малого Полісся відрізняються від деревостанів *P. sylvestris* в основній частині ареалу в Росії насамперед більшою участю дерев з ширококонусоподібною формою шишок.

Середня кількість продуктивних лусок у шишках рослин у трьох популяціях варіювала від 0,6 до 26,2 шт., а загальна кількість лусок — від 38,8 до 78,6 шт. Частка продуктивних лусок від загальної їх кількості в шишках рослин в середньому в популяціях становила 22,6–26,0 %. Незавжди лінійні розміри шишок та, відповідно, більша кількість лусок визначали високу насінневу продуктивність. Наприклад, у рослини із 72,2 лускою в шишці вихід повнозернистих та пустих насінин дорівнював відповідно 9,4 та 2,0 шт., а у рослини із 46,6 лускою — 20,4 та 2,0 шт. Такі відмінності, як правило, визначаються індивідуальними особливостями запилення рослин і виживанням насінневих зачатків у період гаметофітного та ембріонального розвитку [16, 17].

Найбільшу середню кількість повнозернистого насіння зареєстровано в шишках рослин урочища «Бір» — 18,6 шт., тоді як у рослин двох інших популяцій — 13,7–14,2 шт. Кількість зовнішньо нормально сформованого пустого насіння в середньому в трьох деревостанах становила 3,4–4,7 шт. на шишку. За результатами наших досліджень, природні популяції *P. sylvestris* Кременецького горбогір'я та Малого Полісся можна вважати цілком придатними для формування регіональної насінневої бази цього виду.

Для цього найбільше підходять дерева з високою насінневою продуктивністю, які були нами виділені в досліджуваних деревостанах. У шишках таких дерев середня кількість повнозернистого насіння у трьох популяціях становила 30,8–33,2 шт. на шишку, що майже вдвічі перевищує середньопопуляційні показники. Дерев з високою насінневою продуктивністю в популяціях трапляються досить часто (24–28 %).

Найточніше структуру популяції можна визначити за якісними ознаками, які характеризують мінливість генотипів. Для цього було використано алозими.

У загальній вибірці 154 дерев реліктових популяцій *P. sylvestris* Кременецького горбогір'я та Малого Полісся виявлено 50 алелей 19 досліджуваних алозимних локусів, із них 16 були поліморфними. В об'єднаній вибірці трьох популяцій *P. sylvestris* за 19 локусами, які аналізували, виявлено 65 генотипів, а в окремій популяції їх було 48–56, або 73,8–86,2 % від загальної кількості. Найбільшу частку поліморфних локусів — 0,842 виявлено в популяції урочища «Суразька дача», у решті популяцій вона дорівнювала 0,737.

Величина наявної гетерозиготності в популяції урочища «Заріччя» була на 10 % меншою, ніж у решті популяцій. Середній рівень H_E у досліджуваних популяціях — 0,201–0,205. У популяціях урочищ «Суразька дача» та «Бір» значення фактичної та очікуваної гетерозиготності збігалися, що підтверджує рівновагу їх генетичної структури за досліджуваними локусами. За середнім рівнем гетерозиготності природні популяції *P. sylvestris* Кременецького горбогір'я та Малого Полісся близькі до реліктових карпатських популяцій ($H_O = 0,185–0,194$; $H_E = 0,193–0,197$), але поступаються степовим ($H_O = 0,239–0,272$; $H_E = 0,230–0,259$) та лісостеповим ($H_O = 0,229–0,300$; $H_E = 0,228–0,261$) популяціям України, мінливість яких вивчали за тими самими локусами [10]. Однак установленний рівень генетичної мінливості для досліджуваних популяцій є високим порівняно з іншими видами роду *Pinus* L.

Згідно із середнім значенням внутрішньопопуляційного коефіцієнта інбридингу (F_{IS}) в цілому у досліджуваних популяціях спостерігається нестача гетерозигот. Популяції дуже слабо підрозділені і диференційовані, про що свідчать дуже низькі середні значення коефіцієнтів F_{ST} і G_{ST} . Генетична дистанція $Nei (D_N)$, яка враховує відхилення в частотах алелей усіх поліморфних локусів у трьох популяціях варіювала в межах 0,001–0,005, середнє значення — 0,003. Це в 6 разів менше, ніж генетична дистанція між гірськими карпатськими та рівнинними степовими і лісостеповими популяціями в межах ареалу *P. sylvestris* в Україні [10], що свідчить про високий ступінь однорідності генетичної структури цих популяцій і про те, що в минулому вони були складовою єдиної мегапопуляції, яка не мала субпопуляційної диференціації.

Отже, проведений порівняльний аналіз засвідчив, що природні популяції *P. sylvestris* Кременецького горбогір'я та Малого Полісся відрізняються меншим рівнем мінливості, ніж постльодовикові популяції цього виду в інших частинах рівнинного ареалу. Ймовірно, цю особливість популяцій можна пояснити дифузністю їх ареалу через наступи та відступи льодовика, а також, можливо, меншим представництвом в їх геномах летальних і сублетальних генів. Через слабкий притік генів ззовні, тривалий період у ході чергування поколінь більшість схрещувань в ізольованих невеликих реліктових популяціях відбувалися всередині них. Природний відбір сприяв збільшенню частоти комбінації генів, що забезпечувало кращу пристосованість популяцій до умов зростання.

Природні популяції *P. sylvestris* Кременецького горбогір'я та Малого Полісся характеризуються певною унікальністю генетичної структури і можуть бути використані як донори генів стійкості, які пройшли тривалий еволюційний відбір. Їх генетична структура може бути еталоном для створюваних у цьому районі штучних лісонасаджень. Унікальність генофонду кожної при-

родної популяції потребує підвищення рівня статусу охорони, що стало можливим після створення національного природного парку на території Кременецького і Шумського районів Тернопільської області.

Також проведено порівняльний аналіз генетичної мінливості популяцій *P. sylvestris* Кременецького горбогір'я та популяцій сосни крейдяної (*Pinus sylvestris* var. *cretacea* Kalenicz. ex Kom.), які зростають у подібних едафічних умовах на крейдяних відкладеннях. За середньопопуляційним рівнем частки поліморфних локусів відрізнялися популяція сосни звичайної із урочища «Суразька дача» та популяція сосни крейдяної з урочища «Богородичне-3» [11]. Середня кількість алелей та генотипів на локус в обох популяціях була близькою. За рівнем очікуваної і фактичної гетерозиготності шість досліджуваних популяцій обох таксонів значних відхилень не мали, а це означає, що рівень мінливості у них за моногенними ознаками є дуже близьким. Імовірно, в минулі епохи ареал *P. sylvestris* був цілісним і включав частину, де нині зростає *P. sylvestris* var. *cretacea*. В подальшому завдяки інсуляризації ареалу *P. sylvestris* під впливом природних чинників і насамперед чинників антропогенного походження розділені популяції еволюціонували самостійно в межах внутрішньопопуляційного генетичного різноманіття.

Висновки

Невеликі популяції *P. sylvestris* Кременецького горбогір'я та Малого Полісся характеризуються стійким рівнем життєздатності завдяки високій насінневій продуктивності, активному самовідновленню і стабільному співвідношенню внутрішньопопуляційних та міжпопуляційних компонент аельного різноманіття. Генетична структура популяцій є близькою до врівноваженої. Популяції *P. sylvestris* у районі досліджень та *P. sylvestris* var. *cretacea* у Донецькій області відзначаються високим ступенем подібності.

Для збереження генетичних ресурсів унікальних реліктових популяцій *P. sylvestris* Кременецького горбогір'я та Малого Полісся необхідна так звана консервація в їх місцезростаннях методом *in situ*. Насамперед у межах популяцій слід виділити не менше трьох генетичних резерватів, де відбувається активне самовідновлення цього виду, а також плюсові дерева як селекційно перспективні для створення регіональної насінневої бази. Популяцію в урочищі «Заріччя», яка зазнає найбільшого антропогенного тиску, слід рекомендувати до заповідання. Для збереження унікальних популяцій *P. sylvestris* з огляду на результати наших досліджень та рекомендації попередніх дослідників необхідно території, на яких збереглася природна рослинність, у тому числі природні соснові деревостани, включити до складу національного природного парку «Кременецькі гори».

1. Алтухов Ю.П., Корочкин Л.И., Рычков Ю.Г. Наследственное биохимическое разнообразие в процессе эволюции и индивидуального развития // Генетика. — 1996. — 32. — С. 1450–1473.
2. Видякин А.И. Изменчивость формы шишек в популяциях сосны обыкновенной на востоке европейской части СССР // Лесоведение. — 1991. — № 3. — С. 45–52.
3. Животовский Л.А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общ. биол. — 1979. — 40, № 4. — С. 587–602.
4. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. — М.: Наука, 1991. — 271 с.
5. Животовский Л.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. — 2001. — № 1. — С. 3–7.
6. Жиляев Г.Г. Жизнеспособность популяций растений. — Львов: Ин-т экологии Карпат НАН Украины, 2005. — 304 с.
7. Заверуха Б.В. Нарис рослинності Кременецьких гір // Питання фізіології і флори України. — К.: Вид-во АН УРСР, 1963. — С. 81–104.
8. Заверуха Б.В. Флора і рослинність Кременецьких гір: Автореф. дис. ...канд. біол. наук: спец. 03.00.05 «Ботаніка». — К., 1965. — 20 с.
9. Злобин Ю.А. Структура фитопопуляций // Успехи современной биологии. — 1996. — 32, № 2. — С. 133–146.

10. Коршиков И.И., Калафат Л.А., Пирко Я.В., Великоридько Т.И. Популяционно-генетическая изменчивость сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в основных лесорастительных районах Украины // Генетика. — 2005. — 41, № 2. — С. 216–228.

11. Коршиков И.И., Мудрик О.А., Лисничук А.М., Великоридько Т.И. Аналіз генетичної спорідненості реліктових популяцій *Pinus sylvestris* L. і *Pinus sylvestris* var *cretacea* Kalenicz. ex Kom. в Україні // Укр. ботан. журн. — 2006. — 63, № 6. — С. 845–852.

12. Лакін Г.Ф. Биометрия. — М.: Высш. шк., 1990. — 352 с.

13. Лисничук А.М., Коршиков И.И. Природне відновлення сосни звичайної (*Pinus sylvestris* L.) в реліктових популяціях та штучних деревостанах Кременецького горбогір'я та Малого Полісся // Наук. зап. Тернопіл. держ. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. Біол. — 2008. — № 2 (36). — С. 83–89.

14. Мельник В.И. Редкие виды флоры равнинных лесов Украины. — К.: Фитосоцицентр, 2000. — 212 с.

15. Мякушко В.К. Сосновые леса равнинной части УССР. — К.: Наук. думка, 1978. — 256 с.

16. Некрасова Т.П. Изменчивость числа семян в шишках сосны от опыления // Лесоведение. — 1986. — № 1. — С. 38–42.

17. Романовский М.Г. Гаметофитная смертность семян сосны обыкновенной // Генетика. — 1989. — 25, № 1. — С. 99–108.

18. Стойко С.М. Праліси як екологічні моделі для ренатуралізації вторинних фітоценозів // Укр. ботан. журн. — 2006. — 63, № 3. — С. 358–368.

19. Трувеллер К.А., Нефедов Г.Н. Многоцелевой прибор для вертикального электрофореза в параллельных пластинках ПААГ // Биол. науки. — 1974. — № 9. — С. 137–140.

20. Царик Й., Жиляев Г., Кияк В. та ін. Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат / За ред. М.А. Голубця і К.А. Малиновського. — Львів: Поллі, 2004. — 198 с.

21. Яблоков А.В. Популяционная биология. — М.: Высш. шк., 1987. — 304 с.

22. Davis B.J. Disk electroforesis. II. Methods and applications to human serum proteins. — Ann. N. Y. Acad. Sci. — 1964. — 121. — P. 67–65.

Рекомендувала до друку О.П. Похильченко

А.Н. Лисничук

Кременецкий ботанический сад, Украина, г. Кременец

ОЦЕНКА ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *PINUS SYLVESTRIS* L. КРЕМЕНЕЦКОГО ХОЛМОГОРЬЯ И МАЛОГО ПОЛЕСЬЯ ПО ИЗМЕНЧИВОСТИ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ И КАЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

Исследована жизнеспособность трех природных популяций *Pinus sylvestris* L. Кременецкого холмогорья и Малого Полесья по виталитету, возрастной структуре, плотности, численности, семенной продуктивности, соотношению внутрипопуляционных и межпопуляционных компонент аллельного разнообразия. Установлено, что исследуемые популяции характеризуются высоким уровнем генетической изменчивости и устойчивой жизнеспособностью.

Ключевые слова: Кременецкое холмогорье и Малое Полесье, *Pinus sylvestris*, природные популяции, изменчивость, жизнеспособность.

А.М. Lisnichuk

Kremenets Botanical Garden, Ukraine, Kremenets

QUANTITATIVE AND QUALITATIVE VARIABILITY EVALUATION OF THE NATURAL POPULATIONS VITAL CAPACITY OF *PINUS SYLVESTRIS* L. ON THE TERRITORY OF THE KREMENETS HILLOCKS AND SMALL POLISSIA

The vital capacity of three natural populations of *Pinus sylvestris* L. of Kremenets hillocks and Small Polissia by vitality, age structure, density and number seed productivity, relation of the components of allele diversity inside and outside populations is investigated. It is found that the observed population is characterized by a high level of genetic variability and great stable vital capacity.

Key words: Kremenets hillocks and Small Polissia, *Pinus sylvestris*, natural populations, variability, vital capacity.