

І.Ю. ПАРНІКОЗА¹, Д.М. ІНОЗЕМЦЕВА²

¹ Київський національний університет імені Тараса Шевченка
вул. Володимирська, 64, Київ, 01033, Україна

² Історико-архітектурна пам'ятка-музей «Київська фортеця»
вул. Госпітальна, 24а, Київ, 01133, Україна

СУЧАСНИЙ СТАН ЦЕНОПОПУЛЯЦІЙ РІДКІСНИХ РОСЛИН РЕГІОНАЛЬНОГО ЛАНДШАФТНОГО ПАРКУ «ЛИСА ГОРА» (м. КИЇВ)

Ключові слова: рідкісні види, ценопопуляції, Київ, Лиса гора

Починаючи з 1872 р. урочище Лиса гора, розташоване в сучасному Голосіївському р-ні м. Києва, було режимним військовим об'єктом [2]. Тому до нашого часу тут збереглося унікальне для великого міста поєднання грабових дібров та лучно-степових угруповань: *Carpinus betulus* L. зростає на межі суцільного поширення, а *Quercus robur* L. зберігся окремими невеликими локалітетами. Однак у 1977 р. військовий об'єкт було ліквідовано, і Лису гору почали активно використовувати як рекреаційну та частково господарську зону. Це негативно вплинуло на стійкість екосистем у цілому та ценопопуляцій рідкісних рослин зокрема. Якщо за даними обстеження у 1984 р. в урочищі зростали такі рідкісні для Києва види, як *Prunella grandiflora* (L.) Scholl., *Pulsatilla patens* (L.) Mill. р. р., *Potentilla alba* L., що охороняються в межах міста за рішенням Київради від 2000 р. (повідомлення про знахідку тут *Isopyrum thalictroides* L., напевне, є помилковим), а також види, занесені до Червоної книги України, зокрема *Galanthus nivalis* L., *Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Schult., *Lilium martagon* L., *Neottia nidus-avis* (L.) Rich.[3, 4, 6, 7], то ми, починаючи з 1999 р., їх не знайшли.

Зараз у флорі Лисої гори ще трапляються три види рослин з Червоної книги України: *Pulsatilla nigricans* Störk, *Epipactis helleborine* (L.) Crantz. та *Stipa capillata* L., а також ряд регіонально рідкісних видів рослин, з яких *Anemone sylvestris* L., *Iris hungarica* Waldst. et Kit., *Scorzonera purpurea* L., *Scilla bifolia* L., *Corydalis cava* (L.) Schweigg. et Koerte., *Convallaria majalis* L. охороняються за рішенням Київради № 219/940 [4]. Тут також поширені інші рідкісні для Києва види: *Dianthus membranaceus* V orb., *Actea spicata* L., *Gagea erubescens* (Bess.) Schult. et Schult. fil., які поки що охоронного статусу не мають. З метою збереження урочища в 1994 р. його територію загальною площею 137,1 га було оголошено регіональним ландшафтним парком (РЛП) «Лиса гора», який пізніше увійшов до першої черги створеного у 2003 р. РЛП «Голосіївський». Внаслідок наявності на території урочища найбільшого в Європі Лисогірського форту [2] у 2003 р. землекористувачем РЛП «Лиса гора» став музей

© І.Ю. ПАРНІКОЗА, Д.М. ІНОЗЕМЦЕВА, 2005

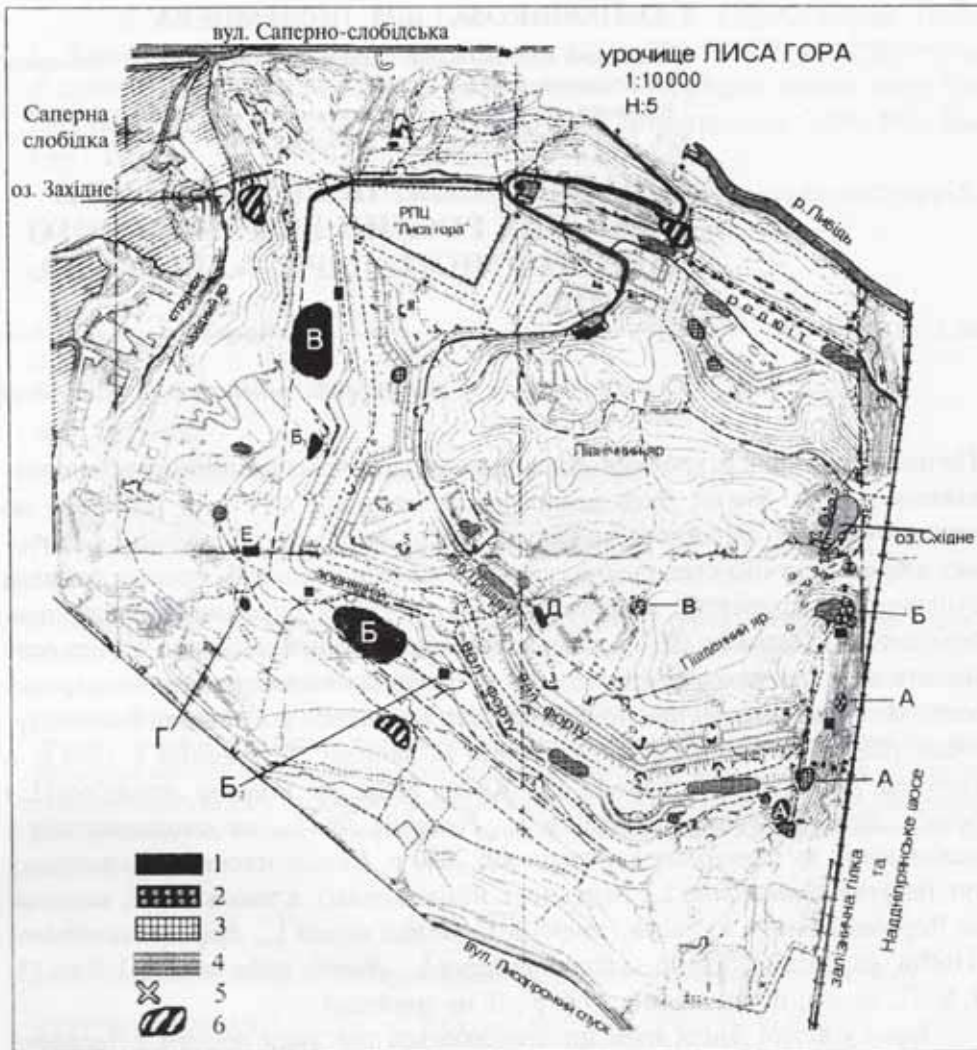
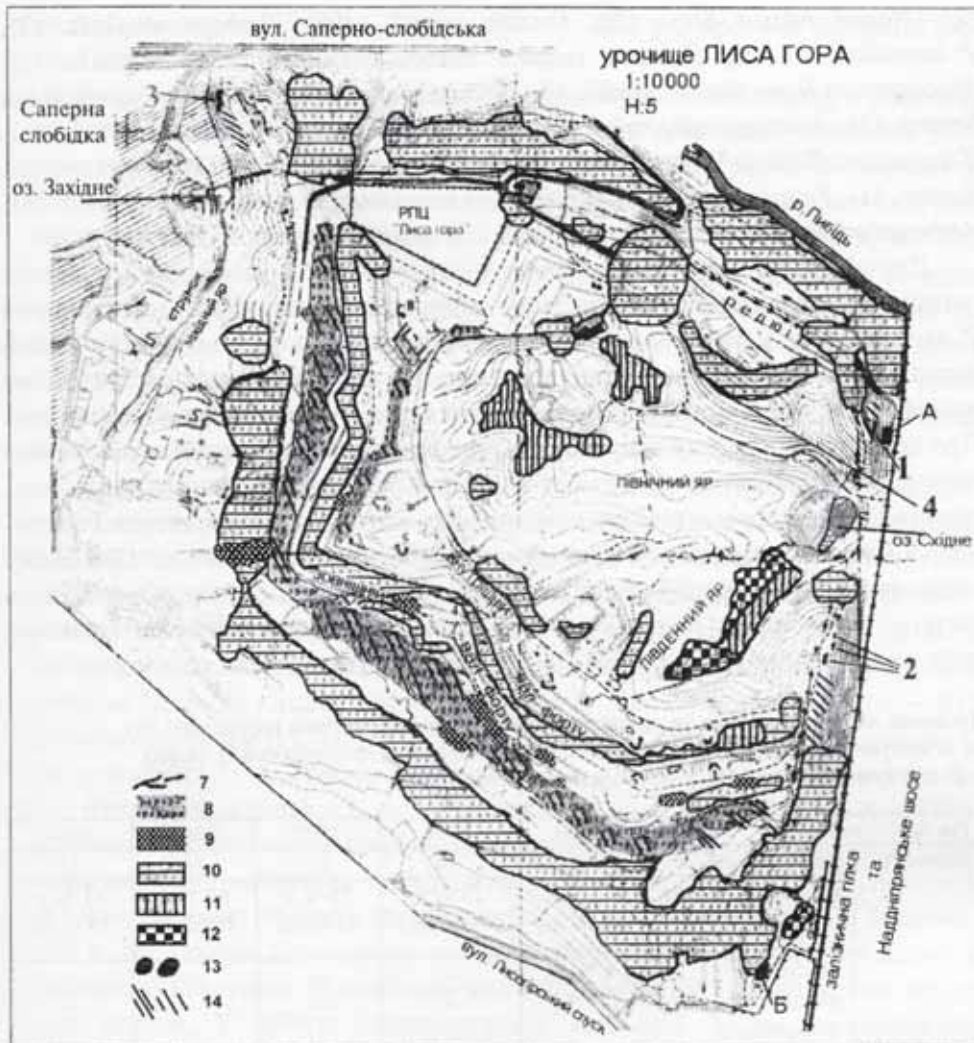


Рис. 1. Карта просторового розміщення ценопопуляцій рідкісних рослин РЛП «Лиса гора». Локалітети: 1 – *Pulsatilla nigricans*; 2 – *Epipactis helleborine*; 3 – *Iris hungarica*; 4 – *Convallaria majalis*; 5 – *Actea spicata*; 6 – групи *Quercus robur*; 7 – *Stipa capillata*; 8 – *Scorzonera purpurea*; 9 – *Anemone sylvestris*; 10 – *Scilla bifolia*; 11 – *Scilla bifolia* + *Corydalis cava*; 12 – *Corydalis cava*; 13 – *Gagea erubescens*; 14 – *Dianthus membranaceus*

Fig. 1. Map of spatial arrangement for cenopopulations of rare plants from RLP «Lysa gora». Localities: 1 – *Pulsatilla nigricans*; 2 – *Epipactis helleborine*; 3 – *Iris hungarica*; 4 – *Convallaria majalis*; 5 – *Actea spicata*; 6 – групи *Quercus robur*; 7 – *Stipa capillata*; 8 – *Scorzonera purpurea*; 9 – *Anemone sylvestris*; 10 – *Scilla bifolia*; 11 – *Scilla bifolia* + *Corydalis cava*; 12 – *Corydalis cava*; 13 – *Gagea erubescens*; 14 – *Dianthus membranaceus*

«Київська фортеця». Втім, урочище і зараз є місцем рекреації та господарювання мешканців прилеглого приватного сектора: тут постійно випасають кіз, проводять весняний пал, влітку скошують травостій. За таких умов зберегти раритетну флору Лисої гори можливо лише в разі встановлення оптималь-



Продовження рис. 1.

ного заповідного режиму. Для його розробки принципово важливо вивчити динаміку ценопопуляцій рідкісних рослин за умов постійного впливу різноманітних антропогенних факторів. Такі дослідження проводилися протягом останніх 6 років: щорічно вивчали просторове розміщення локалітетів вищевказаних рослин, їх віковий спектр, наявність генеративного та вегетативного розмноження, а також залежність цих показників від конкретних факторів людської діяльності.

Pulsatilla nigricans утворює велику ценопопуляцію в лучно-степовій смузі урочища (рис. 1), що складається з окремих локусів та поодиноких особин. У локусі А проективне покриття становить 90 %: *Salvia pratensis* L. (2), *Euphorbia cyparissias* L. (2), *Scorzonera purpurea* (+), *Filipendula vulgaris* Moench.

(2), *Nonea rossica* Stev. (2), *Stachys recta* L. (2), *Plantago media* L. (2), *P. lanceolata* L. (+), *Falcaria vulgaris* Bernh. (1), *Thalictrum minus* L. (1), *Vincetoxicum hirundinaria* Medik. (1), *Vicia sepium* L. (2), *Artemisia marshalliana* Spreng. (2), *Asparagus officinalis* L. (2), *Medicago sativa* L. (2), *Primula veris* L. (+), *Taraxacum officinale* Wigg. s. l. (1), *Ranunculus polyanthemos* L. (1), *Carex praecox* Schreb. (1), *Festuca rupicola* Heuff. (2), *Iris hungarica* (1), *Origanum vulgare* L. (1), *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl. (1), *Achillea pannonica* Scheele. (1).¹

Для з'ясування загального стану ценопопуляції в усіх особин вивчали співвідношення каудексних пагонів квітучого та неквітучого станів (у *P. nigricans* — це каудексні куртини) в межах локусів А та Б (таблиця). Такий підхід ми застосували внаслідок того, що більшість екземплярів *P. nigricans* лисогірської ценопопуляції є зрілими та старими генеративними особинами. Про це свідчить значний відсоток не квітучих пагонів у куртинах генеративного віку впродовж усього періоду вивчення всіх локусів лисогірської ценопопуляції. Крім того, точне визначення вікового стану певної частини екземплярів *P. nigricans* сильно ускладнювали постійні обривання та пали. При цьому підраховували і кількість окремих особин — каудексних куртин. Ювенільні та імагурні особини, за [1], в тих рідкісних випадках, коли вони були, зараховували в загальному співвідношенні на рівні одного каудексного пагона.

Динаміка кількості особин та співвідношення каудексних пагонів квітучого (к) та неквітучого (нк) станів, а також особин насінневого походження (j та im) в *P. nigricans* локусів А та Б лисогірської ценопопуляції

Рік дослідження		2000	2001	2002	2003	2004
Локус А	кількість особин	8	14	13	11	22
	каудексні пагони	23 % к 61 % нк	24 % к 76 % нк	55 % к 45 % нк	60 % к 40 % нк	61 % к 39 % нк
	особини насінневого походження	4 % im 12 % j	— —	— —	— —	— —
Локус Б	кількість особин	—	49	106	87	104
	каудексні пагони	—	42 % к 58 % нк	41 % к 55 % нк	94 % к 6 % нк	48 % к 52 % нк
	особини насінневого походження	—	—	2 % im 1 % j	—	—

У локусі А відзначене певне збільшення кількості відокремлених особин, яке пояснюється, напевне, партикуляцією вже існуючих куртин генеративного віку. Відсоток особин насінневого розмноження при цьому або був дуже низьким, або дорівнював нулю. Генеративне розмноження спостерігалось у

¹ Тут і далі участь виду в угрупованні подано балами шкали Браун—Бланке: <1 % — +, 1—5 % — 1 бал, 6—15 % — 2, 16—25 % — 3, 26—49 % — 4, >50 % — 5 балів.

рослин локусу А у 2000 р., локусу Б — у 2002 р., проте в наступні роки кількість особин не збільшувалася.

Розростання куртин каудексних рослин генеративного віку в обох локусах супроводжується посиленням прояву ознак сенілізації: засохлих та недорозвинених бутонів, покручених листків та ін. Прогресуюче старіння ценопопуляції *P. nigricans*, майже повна відсутність насінневого поновлення і, відповідно, поповнення молодими екземплярами пояснюються, на нашу думку, комбінацією впливу весняного палу, що знищує проростки та молоді особини, та щорічного обривання до 90 % квіток. Комбінований вплив обох факторів зводить нанівець насінневе розмноження, тому кількість куртин збільшується лише шляхом партикуляції існуючих. Зрозуміло, що в умовах продовження впливу зазначених факторів генофонд ценопопуляції *P. nigricans* Лисої гори збіднюється, вона зазнає сенілізації.

Ценопопуляція *Epipactis helleborine* в урочищі займає ділянки східних схилів, територію біля зарослого *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Steud. озерця, невеликий фрагмент існує поблизу галявини з ідолами (рис. 1). Починаючи з 1999 р. вивчали частину А лисогірської ценопопуляції, що тягнеться на 30 м уздовж та на 40 м вгору схилом, вкритим *Quercus robur* (зімкнутість 80 %). Чагарниковий ярус не виражений, наявні лише поодинокі кущі *Euonymus verrucosa* Scop. та підріст *Fraxinus excelsior* L. Проективне покриття — 40 %: *Epipactis helleborine* (1), *Veronica chamaedrys* L. (+), *Vincetoxicum hirundinaria* (2), *Poa nemoralis* L. (1), *Dactylis glomerata* L. (1), *Sedum ruprechtii* (Jalas.) Omelcz. (1), *Hypericum perforatum* L. (+). Чисельність особин на ділянці А у 1999 р. перевищувала 300 екземплярів, середня щільність становила 3 екз./м². Протягом періоду досліджень тут зберігався повночленний віковий спектр, але відсоток окремих вікових груп з року в рік коливався (рис. 2). Зокрема, у 2002 р. абсолютно домінували особини віргінільного стану. При цьому всі виявлені генеративні екземпляри мали недорозвинуті суцвіття і не зав'язували плодів. У 2000 р. спостерігалася вегетація 3g та 2v екземплярів *E. helleborine* на північніше розташованих схилах (ділянка Б, рис. 1). У 2001 р. тут і на прилеглий до озера ділянці зареєстровано понад 105 екземплярів з середньою щільністю 2 екз./м². У 2003 р. кількість особин на обох ділянках зменшилася до поодиноких рослин. Проте вже наступного року кількість особин збільшилася: на ділянці А вона перевищувала 332 екземпляри, середня щільність 3 екз./м², на ділянці Б — 151 екземпляр, середня щільність 2 екз./м².

Epipactis helleborine поширений на ділянках, що мало відвідуються, тому в урочищі він майже не обривається і практично не зазнає шкідливого впливу. У зв'язку з цим раптові коливання чисельності окремих ділянок напевне пов'язані з біологічними ритмами розвитку рослин ценопопуляції та особливостями погодних умов. Виявлене ураження рослин *E. helleborine* грибом *Phyllosticta cruenta* (Fr.) Kickx.

Ценопопуляція *Stipa capillata* в урочищі представлена окремими ділянками (рис. 1), які збереглися по краях лучно-степових схилів, що не зазна-

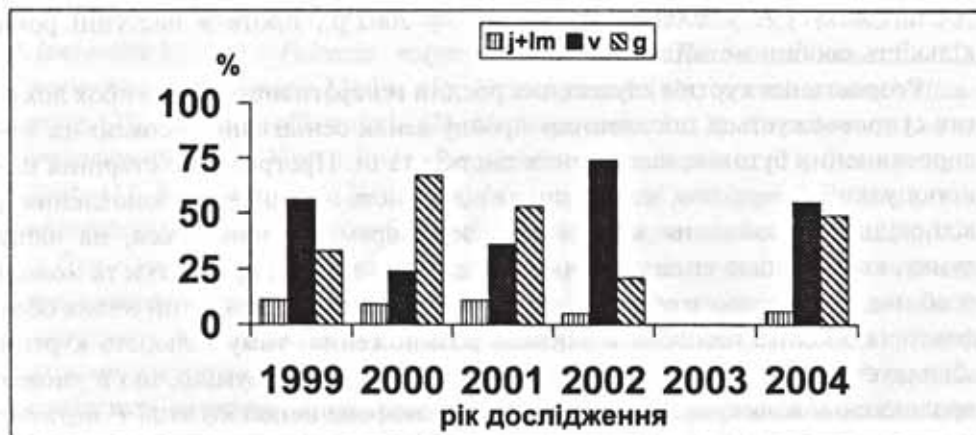


Рис. 2. Вікові спектри ділянки А ценопопуляції *Epipactis helleborine* «Лисої гори»
 Fig. 2: Aging spectra of A locus for *Epipactis helleborine* cenopopulation from «Lysa gora»

ють дії палу, випасання та витоптування. Так, ділянка 1 складається з куртин площею до 5 м² та окремих рослин. Проективне покриття — 90 %: *Stipa capillata* (4), *Elytrigia intermedia* (Host.) Nevski (1), *Artemisia dniproica* Klok. (1), *Medicago romanica* Prod. (1), *Dianthus membranaceus* Borb. (+), *Dactylis glomerata* L. (+), *Origanum vulgare* L. (+), *Achillea submillefolium* Klok. et Kryzka (+), *Knautia arvensis* (L.) Coult. (+). На усіх ділянках вид регулярно квітує та плодоносить, проте розширення ділянок чи утворення нових не відмічене. Навпаки, витоптування та розкладання багать рекреантами у 2001—2002 рр. призвели до зменшення площі ділянки 2.

Ці ж фактори негативно впливають на насіннєве розмноження у більшості локалітетів *Iris hungarica*, що представлений окремими кореневищними куртинами (діаметром до 7 м²) на лучних ділянках урочища (рис. 1). Незважаючи на регулярне квітування та плодоношення виду, спостерігалось лише радіальне вегетативне розростання куртин. Насіннєве розмноження виявлене лише на ділянці А, що знаходиться на стрімкому схилі і тому недосяжна для палу (рис. 1). Вид потерпає від викопування кореневищ на продаж.

Scorzonera purpurea є звичайною на лучних ділянках урочища, досягаючи щільності 20 екз./м², регулярно квітує і добре розмножується насіннєво. Поряд трапляється і *Dianthus membranaceus* (рис. 1). Ценопопуляція *Anemone sylvestris* представлена окремими куртинами з лівобічним повночленим віковим спектром, виявленими на межі лісу та лучно-степових ділянок урочища (рис. 1). Суттєвої шкоди переліченим видам завдають обривання, витоптування, розкладання багать і засмічування. Місця розведення багать стають зоною інвазії бур'янів, що руйнують цілісність вихідного лучного травостою.

Corydalis cava та *Scilla bifolia* — типові лісові ефемероїди урочища. *C. cava*, хоч і є тут досить чисельним, проте зростає окремими локусами по схилах ярів та валів (рис. 1). *S. bifolia* рівномірно поширена по лісових схилах, а також

на межі з лучно-степовими комплексами, по заглибинах колишніх стрілецьких окопів та на ділянках, що зазнали палу. Ценопопуляції обох видів мають повночленні вікові спектри, регулярно квітують та добре поновлюються насінням. Особливо вразливими є ділянки ценопопуляції *S. bifolia* на скотонах, адже в розпал квітання саме вони дуже потерпають від палу. Крім того, обидва види рослин щороку обриваються.

Convallaria majalis зростає окремими куртинами в умовах великого затінення грабняками (рис. 1), тому майже не квітує і розростається за рахунок вегетативного розмноження. Листки конвалії обривають для оформлення букетів.

Actea spicata та *Gagea erubescens* в урочищі представлені поодинокими особинами (рис. 1). Спостерігається квітання та плодоношення обох видів.

Висновки

1. Можна констатувати негативний вплив більшості антропогенних факторів на стан ценопопуляцій майже всіх рідкісних рослин урочища. Найнебезпечнішим є весняний пал, який разом з обриванням квіток зводить нанівець насіннєве розмноження *P. nigricans*, а також обмежує поширення *Stipa capillata*.

2. Засмічування території, розкладання багать, пали по всій території урочища призводять до дегресії травостоїв, блокуючи розширення та спричинюючи фрагментацію ценопопуляцій рідкісних рослин. Лише окремі види, зокрема *E. helleborine*, майже не зазнають негативного впливу внаслідок поширення у важкодоступних місцях. Коливання чисельності *E. helleborine* напевне пов'язані з природними факторами.

3. Виявлені негативні зміни рослинного покриву підтверджують необхідність повної заборони розкладання багать на лучно-степових ділянках, активної боротьби з підпалюванням травостою та збиранням рослин.

4. Випасання поки що не набуло таких масштабів, щоб відчутним став його вплив. Більше того, цей фактор (за умови збереження сучасного розміру поголів'я, яке упродовж 6 років спостережень відчутно не змінило) та літній сінокіс, що, за нашими спостереженнями, негативного впливу не справляє, є достатніми для захисту лучно-степових ділянок від заростання лісом.

5. За умови посилення заповідного режиму доцільно штучно поліпшити становище таких видів, як *P. nigricans* і *S. capillata* — шляхом підсіву насіння з інших локалітетів Середнього Придніпров'я.

1. Бакаліна Л.В. Онтогенез та популяційна структура снів широколистого та чорніючого в екосистемах Канівського природного заповідника // Запов. справа в Україні. — 1997. — 3, вип. 2. — С. 16–22.
2. Голованов О. Лисогірський форт — невивчена сторінка військового минулого Києва // Київська старовина. — 2002. — № 5 (347). — С. 21–27.
3. Парнікоза І.Ю., Василюк О.В., Шевченко М.С. та ін. Раритетна флора (охорона, вивчення, реінтродукція силами студентських екологічних організацій). — К.: НЕЦУ, 2005. — 1. — С. 12–16.

4. *Природно-заповідний фонд м. Києва. Довідник.* — К.: Аванпост-прім, 2001. — 64 с.
5. *Червона книга України. Рослинний світ.* — К.: УЕ, 1996. — 670 с.
6. *Чопик В.И., Краснова А.Н., Кузьмичов А.И.* Эталон дикорастущей флоры урбанизированных территорий — урочище Лысая гора в г. Киеве // *Ботан. журн.* — 1986. — 71, № 8. — С. 1136—1141.
7. *Шеляг-Сосонко Ю.Р., Дідух Я.П., Кузьмичов А.І., Падун І.М.* Рослинність урочища Лысая гора (околиці м. Києва) // *Укр. ботан. журн.* — 1984. — 41, № 1. — С. 86—90.

Рекомендує до друку
А.П. Ільїнська

Надійшла 12.08.2005

И.Ю. Парникоза¹, Д.М. Иноземцева²

¹ Київський національний університет імені Тараса Шевченка

² Історико-архитектурний пам'ятник-музей «Київська фортеця»

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РЕДКИХ РАСТЕНИЙ РЕГИОНАЛЬНОГО ЛАНДШАФТНОГО ПАРКА «ЛЫСАЯ ГОРА» (г. КИЕВ)

Начиная с 1999 г. в течение 6 лет изучались показатели состояния ценопопуляций трех видов, занесенных в Красную книгу Украины, и девяти регионально редких растений регионального ландшафтного парка «Лысая гора». Выявлено пагубное действие антропогенных факторов в урочище, в частности, весенних палов, разведения костров, обрывания цветов в букеты. Для сохранения ценопопуляций указанных видов предлагается усилить охранный режим урочища.

I.Yu. Parnikoza¹, D.M. Inozemtseva²

¹ Taras Shevchenko Kyiv National University

² Historical and architectural museum-memorial «Kyiv fortress»

TODAY'S STATE OF CENOPOPULATIONS OF RARE PLANTS FROM THE LANDSCAPE PARK «LYSA GORA» (KYIV)

To begin with 1999 for six years indices of cenopopulation state for three Red Book of Ukraine and nine regionally rare plants from regional landscape park «Lysa Gora» have been studied. Detrimental effect of human activity in natural limit was evident, in particular, spring burning, making bonfires, flower picking to arrange them in bouquets. To conserve cenopopulations of the plants involved the regime of protection in natural limit should be strengthened.

Н.А. ПАШКЕВИЧ

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ, 01001, Україна
paninata@bigmir.net

ФЕНОТИПІЧНА МІНЛИВІСТЬ ХВОЇ ВИДІВ РОДУ *PINUS* L. НА ТЕРИТОРІЇ УКРАЇНИ

Ключові слова: мінливість, сосна, хвоя, морфолого-анатомічні ознаки, популяція

Мінливість — це загальна властивість живих організмів, яка забезпечує хід адаптивного та еволюційного процесів. Дослідження мінливості ознак біологічних об'єктів важливе у різних аспектах, зокрема для встановлення характеру їх диференціації, ступеня подібності і відмінності між ними, а також тенденції зміни ознак, їхнього значення для систематики та еволюції у зв'язку зі зміною зовнішніх факторів.

Актуальними в науковому і практичному аспектах є дослідження на популяційному рівні як внутрішньовидової, так і міжвидової мінливості [2, 7—9, 12, 14]. Для того, щоб скласти повне уявлення про структуру таких об'єктів, потрібно вивчити мінливість популяцій протягом всього їх ареалу, а не лише типових представників.

Ми намагалися встановити величину відмінностей між видами роду *Pinus* L. та їх внутрішньовидовими складовими за морфолого-анатомічним та екологічним критеріями. Вже відомо, що анатомічні ознаки хвої на видовому рівні змінюються, хоча й у визначених межах [5, 9—11, 17], тобто є спадковими і в разі інтродукції в інші умови зберігають діагностичне значення [8, 17].

Матеріали і методи дослідження

Досліджували хвою 15 природних популяцій видів роду *Pinus* L. з різних регіонів України (табл. 1). Крім того, для порівняння було досліджено популяції *Pinus nigra* Arnold. та *Pinus sylvestris* L. з Піренеїв. У межах кожної популяції збирали по 10 дворічних хвоїнок з 25—40 дерев (окремо з кожного дерева) і фіксували у 70 %-му розчині спирту. З середньої частини довжини голки (10 голок кожної особини) було зроблено зрізи, які переведені у постійні препарати. Таким чином, одна популяція була представлена 250—300 вимірами кожної ознаки, що забезпечує достовірність результатів.

У даній роботі для дослідження популяцій видів роду *Pinus* L. використано 11 анатомо-морфологічних ознак (табл. 2). Для отримання даних щодо кореляції анатомо-морфологічних ознак між собою були зроблені додаткові розрахунки їх математичних відношень (ознаки 12—15).

© Н.А. ПАШКЕВИЧ, 2005

Таблиця 1. Місцезнаходження популяцій видів роду *Pinus* L.

Вид	№ популяції	Місце збору
<i>Pinus sylvestris</i>	I	Київська обл., заказник «Лісники», угруповання класу <i>Vaccinio-Piceetea</i> Br.-Bl. 1939
»	II	Рівненська обл., біля с. Городок, на виходах крейди, угруповання класу <i>Erico-Pinetea</i> Horvat 1959
»	III	Львівська обл. околиці м. Яворів, на піщаних схилах, угруповання класу <i>Vaccinio-Piceetea</i>
»	IV	Івано-Франківська обл., околиці м. Яремче, кам'янисті розсипи, угруповання класу <i>Vaccinio-Piceetea</i>
»	V	Волинська обл., Черемський природний заказник, на болоті біля оз. Редичів, угруповання класу <i>Vaccinio-Piceetea</i>
<i>P. sylvestris</i> var. <i>cretacea</i>	VI	Донецька обл., «Крейдова флора», на виходах крейди, угруповання класу <i>Erico-Pinetea</i>
<i>P. kochiana</i>	VII	Крим, угруповання класу <i>Erico-Pinetea</i>
<i>P. mugo</i>	VIII	Карпати, район Чорногори, г. Брескула (висота 1600—1700 м над р.м.), угруповання союзу <i>Pinion mughi</i> Pawl., 1928
»	IX	Карпати, г. Говерла (1500—1600 м над р.м.), угруповання союзу <i>Pinion mughi</i>
»	X	Карпати, г. Пожижевська (1600—1750 м над р.м.), угруповання союзу <i>Pinion mughi</i>
»	XI	Карпати, Горгани, національний парк «Синевір», г. Канч (1550 м над р.м.), угруповання союзу <i>Pinion mughi</i>
»	XII	Карпати, Чивчини, угруповання союзу <i>Pinion mughi</i>
»	XIII	Карпати, Горгани, г. Полениця, угруповання союзу <i>Pinion mughi</i>
<i>P. pallasiana</i>	XIV	Крим, Гурзуф, Ялтинський заповідник, угруповання класу <i>Erico-Pinetea</i>
<i>P. pityusa</i>	XV	Крим, м. Новий Світ, угруповання класу <i>Quercetea pubescenti-petrea</i>
<i>P. nigra</i>	XVI	Іспанія (Піренеї), угруповання класу <i>Erico-Pinetea</i>
<i>P. sylvestris</i>	XVII	Іспанія (Східні Піренеї), г. Col del Canto, висота 1500—1600 м над р.м., угруповання класу <i>Erico-Pinetea</i>
»	XVIII	Іспанія (Центральні Піренеї), г. Pena de Ogoel, висота 1750 м над р.м., угруповання класу <i>Erico-Pinetea</i>
»	XIX	Іспанія (Піренеї, Сієра Гуадарама), г. Puerto de los Cotos, 1900 м над р.м., угруповання класу <i>Erico-Pinetea</i>

Будь-яка окремо взята морфометрична ознака хвої не може бути використана для розмежування міжвидових таксонів, оскільки однаковий характер однієї й тієї ж ознаки часто спостерігається в таксономічно віддалених групах, але у подібних екологічних умовах зростання, що демонструє паралельність рядів ознак для поліморфних видів [4]. Тому для розв'язання цієї проблеми було проаналізовано комплекс ознак та виділено ознаки, які найістотніше впливають на диференціацію внутрішньовидових одиниць.

Таблиця 2. Використані біометричні ознаки

№ ознаки	Морфологічні та анатомічні ознаки хвої
1	довжина хвої (мм)
2	кількість продихових рядів на випуклому боці хвоїни
3	кількість продихових рядів на плескатому боці хвоїни
4	кількість продихів на випуклому боці хвоїни (на 2 мм довжини голки)
5	кількість продихів на плескатому боці хвоїни (на 2 мм довжини голки)
6	кількість смоляних каналів на випуклому та на плескатому боках хвоїни
7	ширина поперечного зрізу хвоїни (мкм)
8	висота поперечного зрізу хвоїни (мкм)
9	найменша відстань між провідними пучками центрального провідного циліндра (мкм)
10	висота клітин епідермісу на плескатому боці (мкм)
11	ширина клітин епідермісу на плескатому боці (мкм)
12	коефіцієнт Марцета $\frac{(7) \times (9)}{(8)}$
13	(2) / (3)
14	(8) / (7)
15	(11) / (10)

Кількісні ознаки проаналізовано та обчислено за допомогою пакета прикладних програм Statistica Ph 6.0. та Microsoft Excel.

Результати досліджень та їх обговорення

Результати досліджень (значення середнього арифметичного (\bar{x}) і стандартного (S) відхилення) наведено в табл. 3. З аналізу даних табл. 3 видно, що найкоротшою є хвоя *P. sylvestris* із сфагнового болота Черемського природного заповідника (мінімальне значення — 2,1 см) та *P. sylvestris* var. *cretacea* (Kalenicz.) Kom. з крейдяних схилів «Крейдової флори» — філіалу Українського степового природного заповідника (2,6 см), а найдовшою — *P. pallasiana* D. Don з Криму (максимальне значення — 18,1 см).

За кількістю продихових рядів найменші мінімальні та найбільші максимальні значення відмічено для гірських видів — *P. mugo* Turta, *P. pityusa* Steven, *P. pallasiana*. У популяції *P. sylvestris* з екстремальних умов місцезростань спостерігається тенденція до збільшення числа продихів на одиницю площі. Кількість смоляних каналів варіює для різних видів, а в деяких популяціях *P. mugo* є екземпляри взагалі без смоляних каналів. Загалом кількість смоляних каналів зменшується залежно від географічної широти з півночі на південь, що підтверджує дані С.А. Мамаєва, Л.Ф. Правдіна, Е. Марцета [7, 8, 15]. Було підтверджено також дані С. Соколовського [16] щодо кореляції між довжиною хвої та числом смоляних каналів у популяціях *P. sylvestris* з типових місцезростань (дорівнює +0,68), але для популяції зі сфагнового болота та з крейдяних відслонень кореляція виявилась неістотною (+0,43).

Найбільші значення товщини хвої характерні для *P. pallasiana*. За площею поперечного зрізу хвоя цього виду майже удвічі, а в деяких випадках — в 3,0—3,5 раза товща, ніж в інших видів. За ознакою відношення висоти до

ширини поперечного зрізу хвої спостерігається слабка диференціація між дослідженими популяціями: для популяцій *P. sylvestris* та близького до нього *P. kochiana* Klotzsch ex Koch характерна більш сплюснена, а для інших видів — більш опукла форма поперечного зрізу хвої. Ознака мінімальної відстані між провідними пучками добре диференціюється. Для *P. kochiana* характерна найбільша відстань між провідними пучками центрального провідного циліндра (ЦПЦ), трохи менша — для *P. sylvestris*, значно менша — для *P. mugo* і

Таблиця 3. Статистичні показники ознак хвої 15 популяцій видів *Pinus* L.

	№ Популяції	Номер біометричної ознаки														
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
\bar{x}	I	7,09	10,07	8,65	21,78	21,16	11,24	1262,26	657,40	209,27	19,14	16,95	407,09	1,18	0,52	0,89
S		1,27	1,45	1,18	1,45	1,38	1,78	148,30	61,56	52,62	1,31	0,91	119,82	0,07	0,03	0,06
\bar{x}	II	7,61	9,89	8,57	22,77	22,31	10,02	1300,88	649,17	220,41	19,14	16,81	446,88	1,16	0,50	0,89
S		0,80	1,70	1,25	1,42	1,18	1,93	103,21	51,31	48,08	1,45	1,16	112,80	0,09	0,03	0,06
\bar{x}	III	6,38	9,31	8,48	23,28	22,86	9,50	1258,89	603,71	221,29	17,63	15,73	465,87	1,12	0,48	0,90
S		1,00	1,07	1,10	1,52	1,23	1,45	104,83	44,55	42,36	1,28	1,02	106,73	0,11	0,03	0,06
\bar{x}	IV	4,64	7,83	7,19	22,65	22,23	6,63	1125,32	538,99	163,48	17,36	15,45	344,15	1,10	0,48	0,90
S		1,00	1,70	1,43	2,28	2,11	2,42	139,20	59,77	52,57	2,07	1,61	120,91	0,19	0,03	0,13
\bar{x}	V	3,85	10,10	9,27	24,57	23,86	9,07	1452,65	727,72	106,85	20,76	15,86	215,26	1,11	0,50	0,77
S		0,54	1,04	1,01	1,22	1,15	2,65	131,43	47,60	23,45	0,82	0,40	55,68	0,11	0,02	0,03
\bar{x}	VI	5,13	10,19	9,16	24,92	24,39	12,05	1484,74	687,65	118,92	22,01	16,29	258,21	1,12	0,47	0,75
S		0,96	1,71	1,32	1,67	1,61	2,98	164,99	76,34	28,71	1,31	0,49	66,81	0,09	0,05	0,04
\bar{x}	VII	6,20	12,32	10,88	22,94	22,51	9,80	1709,51	816,63	277,70	20,11	14,82	587,14	1,14	0,48	0,75
S		0,76	1,39	1,25	1,44	1,38	1,54	129,38	55,21	58,68	2,11	0,91	138,17	0,08	0,03	0,08
\bar{x}	VIII	5,10	8,66	6,45	19,80	19,45	3,39	1263,00	749,09	73,71	23,11	14,16	124,58	1,36	0,59	0,62
S		0,64	0,96	0,58	1,45	1,33	0,57	57,13	38,15	16,04	2,14	0,69	26,96	0,14	0,02	0,06
\bar{x}	IX	4,87	8,53	6,28	20,58	20,49	3,59	1312,21	769,41	84,28	23,54	14,48	144,40	1,38	0,59	0,63
S		0,66	1,06	0,78	1,50	1,64	0,50	106,60	58,51	25,55	2,05	0,80	45,65	0,09	0,02	0,06
\bar{x}	X	5,06	8,33	6,17	19,76	19,59	3,10	1270,27	755,34	73,25	21,08	14,04	123,77	1,38	0,60	0,68
S		0,74	0,86	0,62	1,28	1,39	0,65	92,09	59,93	21,75	1,86	1,01	37,35	0,11	0,02	0,06
\bar{x}	XI	5,51	7,99	5,67	19,72	19,22	3,08	1223,27	753,47	56,01	21,88	14,56	91,40	1,44	0,62	0,68
S		0,90	0,99	0,62	1,23	1,28	0,59	80,74	45,06	18,17	2,21	0,82	31,33	0,14	0,02	0,06
\bar{x}	XII	4,25	8,39	6,41	18,79	18,43	2,63	1096,60	652,32	77,92	24,36	15,38	131,93	1,33	0,60	0,64
S		0,47	1,00	0,87	1,17	1,03	0,56	75,84	37,85	23,58	2,37	0,93	42,02	0,12	0,03	0,05
\bar{x}	XIII	4,50	7,68	5,62	17,86	17,98	6,62	1093,64	667,75	58,37	25,06	15,60	96,61	1,40	0,61	0,64
S		0,60	1,00	0,87	1,24	1,18	0,61	100,21	48,53	27,09	2,91	1,12	47,41	0,12	0,03	0,08
\bar{x}	XIV	12,75	15,09	9,64	22,38	22,57	8,44	1727,42	1049,99	74,10	25,11	15,98	124,07	1,58	0,61	0,65
S		1,94	2,00	1,28	1,88	1,79	2,73	151,80	89,89	28,57	2,81	0,51	49,84	0,13	0,03	0,06
\bar{x}	XV	11,02	9,80	3,89	17,97	18,97	7,41	1137,56	759,68	30,56	19,56	17,65	45,97	2,58	0,67	0,92
S		1,51	0,92	0,35	1,45	1,48	1,93	70,19	47,08	6,82	1,57	1,09	10,99	0,27	0,02	0,08
\bar{x}	XVI	14,52	12,26	7,26	21,04	21,07	9,17	1364,64	854,68	50,81	21,78	16,31	81,35	1,71	0,63	0,75
S		2,38	1,87	1,22	1,91	1,97	2,91	118,74	69,94	25,97	2,41	0,96	41,87	0,29	0,03	0,40
\bar{x}	XVII	4,33	12,59	11,60	23,98	22,99	8,14	1768,87	842,32	243,13	21,65	15,57	514,82	1,09	0,48	0,73
S		0,86	2,15	1,87	1,72	1,68	2,04	170,61	78,44	63,64	3,17	1,70	151,49	0,15	0,03	0,12
\bar{x}	XVIII	4,67	12,55	11,23	21,72	20,78	8,74	1759,94	861,95	245,50	21,56	15,44	505,56	1,13	0,49	0,73
S		0,87	2,04	1,77	2,22	2,13	1,88	158,66	72,08	67,27	3,77	1,64	152,01	0,16	0,03	0,14
\bar{x}	XIX	5,54	13,19	11,59	21,72	21,40	9,52	1764,82	879,16	233,19	20,29	15,30	471,09	1,15	0,50	0,77
S		0,67	2,01	1,80	1,70	1,70	1,96	147,76	69,99	64,53	3,47	1,61	140,08	0,15	0,04	0,15

P. pallasiana, а найменша — *P. pityusa*. У популяціях *P. pallasiana* і *P. pityusa* також є екземпляри без проміжку між пучками ЦПЦ, утвореними склеренхіматичними клітинами. *P. mugo* характеризується різною будовою склеренхімних клітин — з тонкими клітинними стінками і широким клітинним про-світом. Досить добре також відрізняється хвоя різних видів за коефіцієнтом Марцета.

При аналізі епідермальної тканини досить високі клітини виявлено в популяціях *P. mugo* та *P. pallasiana*, а низькі — *P. sylvestris* з Українських Карпат. Широкі клітини епідермісу також є у *P. pityusa*. Цікаво, що в популяції *P. sylvestris* var. *cretacea* коефіцієнт варіації за цією ознакою найнижчий з усіх (5,45%). Крім того, спостерігаються відмінності за формою епідермальних клітин. У популяції *P. sylvestris* з мезотрофних місцезростань та *P. pityusa* клітини епідермісу за формою близькі до квадратних, а в популяціях *P. mugo* та *P. pallasiana* — видовжені.

Для дослідження ступеня спорідненості популяцій видів роду *Pinus* на території України було використано кластерний аналіз [3]. З побудованої дендрограми добре видно, що досліджувані об'єкти об'єдналися у природні групи (рис. 1).

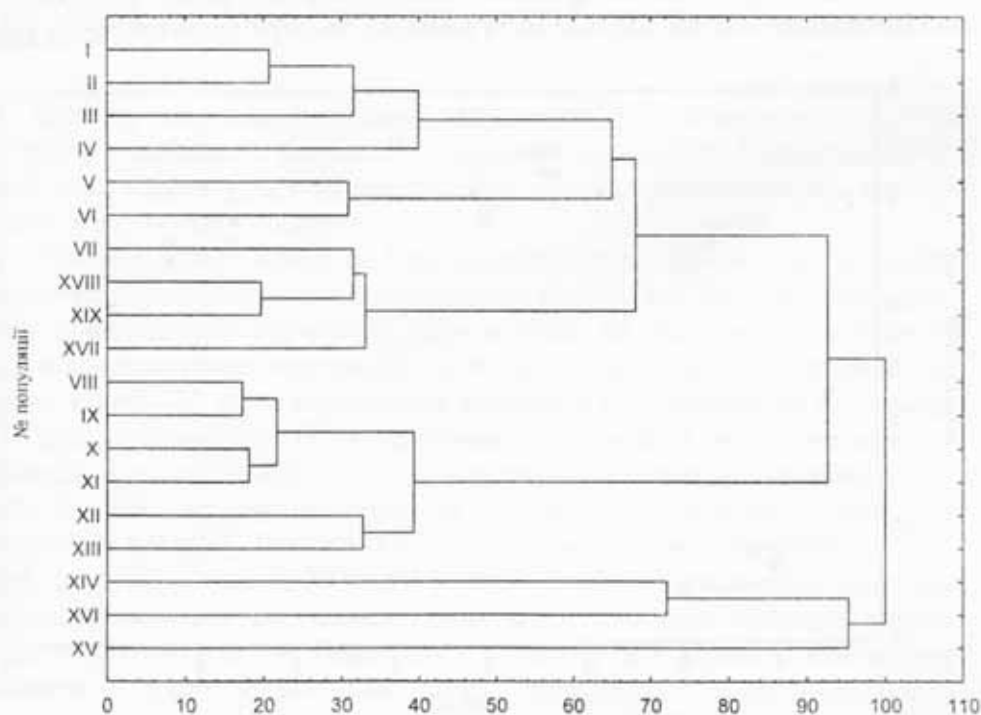


Рис. 1. Дендрограма об'єднання популяцій видів роду *Pinus* за біометричними ознаками хвої: I—XIX — популяції

Fig. 1. Dendrogram for populations of *Pinus* spp. on needle traits: I—XIX — populations

Так, за характером групування *P. kochiana* з Криму, що розглядається як *P. sylvestris* var. *hamata* Steven, виявилася ближчою до високогірної *P. sylvestris* з Піренеїв, аніж до рівнинної *P. sylvestris*.

Чотири популяції *P. sylvestris* з характерних для сосни мезотрофних еко-топів утворюють окрему групу і на евклідовій відстані (r) 3,2 відрізняються від двох популяцій *P. sylvestris* з екстремальних умов місцезростання (оліготрофні болота та крейдянні схили) за меншою товщиною хвої та майже удвічі більшою відстанню між провідними пучками. Характер цих ознак демонструє коефіцієнт Марцета, який для сосен з екстремальних умов удвічі нижчий, аніж для особин з типових місцезнаходжень, і відображає вплив екологічних чинників на *P. sylvestris* (сфагнове болото Черемського природного заповідника та крейдянні схили заповідника «Крейдова флора»). Останні еко-топи для *P. sylvestris* характеризуються екстремальними умовами місцезростання. Отже, можна припустити, що захисна реакція хвої виражається у зменшенні її довжини та потовщенні, збільшенні продихового індексу та кількості продихових рядів, площі склеренхімної тканини ЦПЦ і потовщенні епідермісу. Для сосни зі сфагнового болота ці ознаки сформувалися внаслідок утруднення транспорту поживних речовин, спричиненого перезволоженням субстрату та підвищенням кислотності ґрунту. А для *P. sylvestris* var. *cretacea* подібні фенотипічні прояви є ознакою ксероморфності [6] і викликані природним водним дефіцитом та низькою температурою субстрату [1].

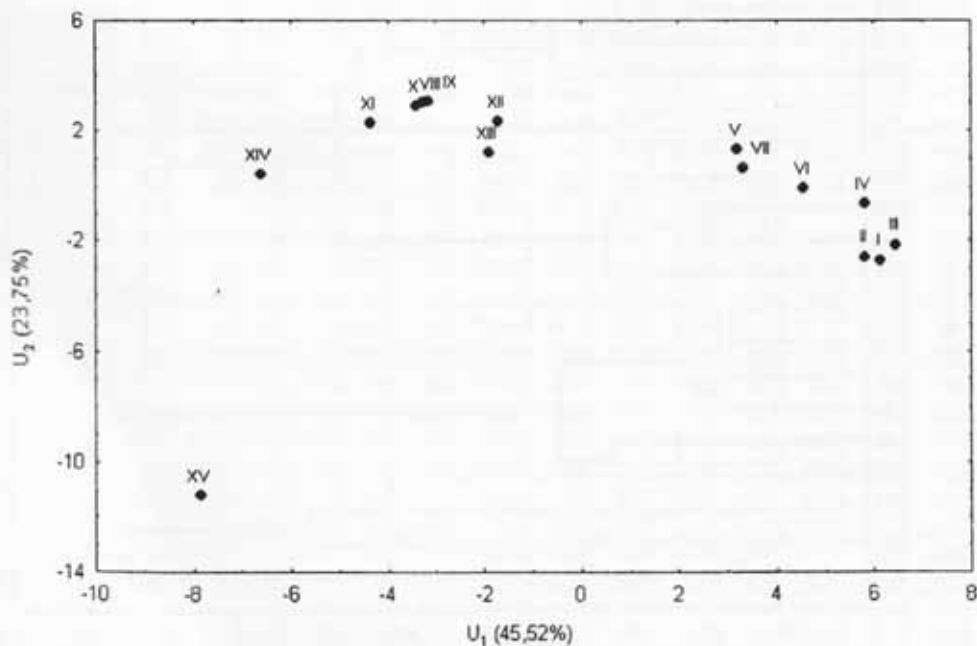


Рис. 2. Розподіл популяцій видів роду *Pinus* залежно від показників впливу канонічних змінних U_1 (73 %) та U_2 (23 %): I–XV — популяції

Fig. 2. Result of discriminant analysis based on needle traits for 15 populations of *Pinus* spp. plotted along the first two discriminant variables: U_1 and U_2 : I–XV — populations

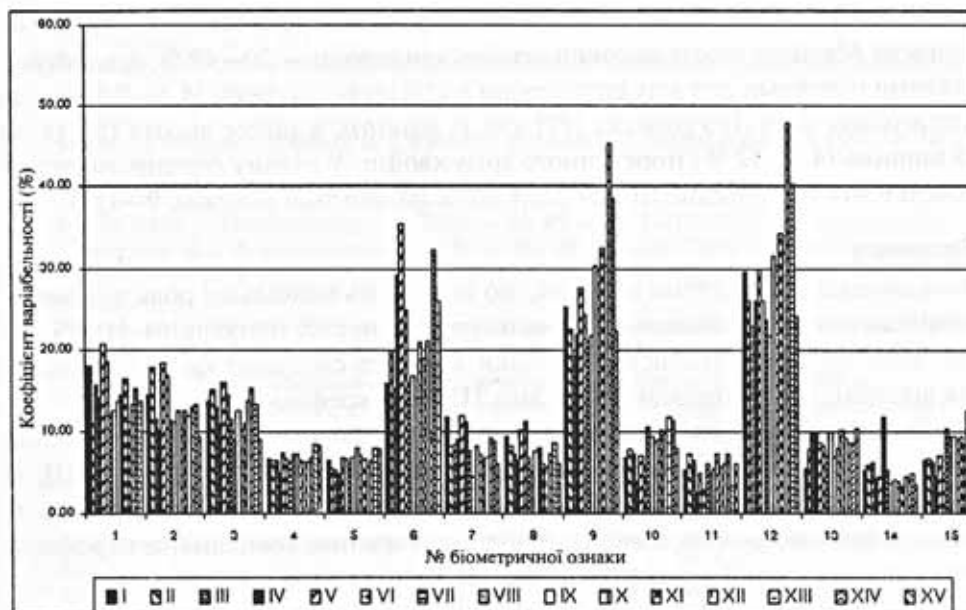


Рис. 3. Діаграма варіабельності ознак для популяцій видів роду *Pinus*: I—XV — популяції
 Fig. 3. Coefficients of variation of needle traits in analysed populations of *Pinus* spp.: I—XV — populations

Окрему, достатньо рівномірну за ознаками групу становлять популяції *P. mugo* з Українських Карпат. При цьому Чивчинська та Горганські популяції дещо відрізняються від високогірних з Чорногірського масиву, що займають верхню межу поширення.

Pinus pallasiana з Криму та *P. nigra* з Іспанії за досліджуваними ознаками досить відрізнялися і об'єдналися лише на відстані 3,6. Як і слід було очікувати, ізольованою залишилась *P. pithyusa*. Отже, на евклідовій відстані до 2,0 (що відповідає рівню відмінності до 40 %) об'єднуються всі популяції, від 3,0 до 4,0 (60—80 %) — виділяються підвиди, а з 4,0 (більше 80 %) — види.

При дискримінації 15 досліджуваних популяцій за двома канонічними функціями дискримінації (U_1 та U_2) утворилося декілька нерівномірних груп (рис. 2). Так, до групи популяцій *P. sylvestris* приєдналася популяція *P. kochiana* з Криму. Популяції *P. mugo* утворили досить рівномірний блок. При цьому популяції X, XI та XII певною мірою відмежовуються від трьох інших, що пояснюється відмінностями екологічних умов місцезростання та різною висотою над р.м. Популяції *P. pallasiana* та *P. pithyusa* за канонічною змінною U_2 досить віддалені від інших і відрізняються за багатьма біометричними ознаками: індексом продихових рядів, довжиною хвої, числом смоляних каналів, товщиною хвої тощо.

Аналіз популяційної мінливості морфометричних ознак хвої за коефіцієнтом варіабельності засвідчив (рис. 3), що такі параметри, як кількість смо-

ляних каналів, найменша відстань між провідними пучками ЦПЦ та коефіцієнт Марцета мають високий ступінь мінливості — 20—48 %. А найбільш сталими ознаками для всіх видів сосни є кількість продохів (4,5—8,5 %), що підтверджує дані Л. Урбаняка [17] для *P. sylvestris*, а також висота (5—11 %) та ширина (4,5—12 %) поперечного зрізу хвоїни. У цілому середнє значення коефіцієнта варіабельності для популяцій змінюється в межах 9—15 %.

Висновки

Встановлено фенотипічні критерії, що відіграють найбільшу роль для диференціації внутрішньовидових одиниць (підвидів, рас, популяцій). Найбільш інформативними виявились такі ознаки: кількість смоляних каналів, найменша відстань між провідними пучками ЦПЦ та коефіцієнт Марцета.

Було виявлено наймінливіші анатомо-морфологічні ознаки (кількість смоляних каналів, найменша відстань між провідними пучками ЦПЦ та коефіцієнт Марцета) і найбільш стабільні (кількість продохів, висота і ширина поперечного зрізу хвоїни). У цілому значення коефіцієнта варіабельності для популяцій змінюється в межах від 4 до 48 %.

Досліджувані за ступенем спорідненості популяції *P. kochiana* з Криму та *P. sylvestris* з Піренеїв виявились близькими не лише за екологічними умовами місцезростання, а й за анатомо-морфологічними ознаками хвої, що підтверджує думку [13, 14] про доцільність виділення кримського виду в підвид *P. sylvestris* або екологічну расу.

В окрему групу об'єднано популяції зі сфагнового болота та крейляних відслонень з крайніми протилежними значеннями екологічної амплітуди сосни, які виявились дуже подібними за фенотипічними проявами.

Проведений кластерний аналіз для *P. mugo* показав, що популяції цього виду утворюють досить рівномірну групу, чітко відокремлену від інших видів.

Проведений аналіз морфометричних ознак хвої показав спорідненість *P. nigra* з Піренеїв з популяцією *P. pallasiana* з Криму, але деякі відмінності в анатомії і морфології та дані кластерного аналізу свідчать про значну відмежованість цих видів один від одного — їх можна розглядати як підвиди *P. nigra* s. l.

Отримані дані популяційного аналізу є необхідним матеріалом для порівняння з популяціями досліджуваних видів з інших регіонів Європи і широкого узагальнення щодо систематики та еволюції видів роду *Pinus*.

1. Альохин В.В. География растений. — М.: Сов. наука, 1944. — 322 с.
2. Бобров Е.Г. О межвидовой гибридации в семействе *Pinaceae* // Ботан. журн. — 1983. — 68, № 7. — С. 857—865.
3. Боровиков В.П. Популярное введение в программу STATISTICA. — М.: Компьютер—Пресс, 1998. — 267 с.
4. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. — Л.: Наука, 1967. — 35 с.
5. Васильев Б.Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон. — Л.: Наука, 1988. — 367 с.
6. Кордюм Е. Л., Сытник К.М., Бараненко В.В. и др. Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях. — Киев: Наук. думка, 2003. — 280 с.

7. *Мамаев С.А.* Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (*Pinaceae*). — М.: Наука, 1972. — 284 с.
8. *Правдин Л.Ф.* Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. — М.: Наука, 1964. — 191 с.
9. *Чернодубов А.И.* Изменчивость морфолого-анатомических признаков сосны обыкновенной в островных борах юга Русской равнины // *Лесоведение*. — 1994. — № 2. — С. 28—35.
10. *Boratynska K., Bobovicz M.A.* Variability of *Pinus uncinata* Ramond ex DC. As expressed in needle traits // *Dendrobiology*. — 2000. — № 45. — P. 7—16.
11. *Christensen K.I.* A morphometric study of the *Pinus mugo* Turra complex and its natural hybridization with *Pinus sylvestris* L. (*Pinaceae*) // *Feddes Repert.* — 1987. — № 11/12. — P. 623—635.
12. *Christensen K.I.B., Dar G.H.* A morphometric analysis of spontaneous and artificial hybrids of *Pinus mugo* x *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) // *Nord. J. Bot.* — 1997. — № 17(1). — P. 77—86.
13. *Farion Aljos.* World Checklist and Bibliography of Conifers. — 2001. — 309 p.
14. *Goncharenko G.G., Silin A.E., Padutov V.E.* Intra- and interspecific genetic differentiation in closely related pines from *Pinus* subsection *Sylvestres* (*Pinaceae*) in the former Soviet Union // *Pl. Syst. Evol.* — 1995. — № 194. — P. 39—54.
15. *Marcet E.* Über den Nachweis spontaner Hybriden von *Pinus mugo* Turra und *Pinus sylvestris* L. Aufgrund von Nadelmerkmalen // *Ber. Schwiz. Bot. Ges.* — 1967. — № 77. — S. 314—361.
16. *Sokolowski S.* Prace biometryczne nad rasami sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris*) na ziemiach Polski. — Krakow: Polska Acad. Umiejetnosci, 1931. — 41 p.
17. *Urbaniak L.* Zróżnicowanie geograficzne sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.) z terenu Eurazji na podstawie cech anatomicznych i morfologicznych igiel. — Poznań: Wyd. Nauk. UAM, 1998. — 142 p.

Рекомендує до друку
С.Л. Мосякін

Надійшла 24.05.2004

Н.А. Пашкевич

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ХВОИ ВИДОВ РОДА *PINUS* L. НА ТЕРРИТОРИИ УКРАИНЫ

Изменчивость хвои видов рода *Pinus* L. изучали на 15 морфолого-анатомических признаках 19 природных популяций. Выявлены наиболее информативные морфометрические признаки: минимальное расстояние между ЦПЦ и коэффициентом Марцета. Анализ популяционной изменчивости показал, что устьичный индекс, а также толщина и ширина хвои — наиболее стабильные признаки, а средний уровень популяционной изменчивости равен 14—20 %. По характеру морфометрических признаков хвои изучаемые виды образовали широкие группы, соответствующие рангу видов (*P. sylvestris*, *P. mugo*, *P. nigra* s. l.), подвидов и экотипов.

N.A. Pashkevich

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

PHENOTYPICAL VARIABILITY PINE-NEEDLE OF SPECIES OF THE GENUS *PINUS* L. IN UKRAINE

Variability of pine-needle of species of the genus *Pinus* for 15 morphological and anatomical traits of 19 natural populations has been investigated. Minimum distance between vascular bundles and Martset's index are found out as the most informing morphometrical traits. As population variability analysis showed, stomatal index, thickness and width of pine-needle are the most stable traits, and the middle level of populations variability is equal 14—20 %. On morphometrical traits of pine-needle the studied species form wide groups which correspond to the grade of species (*P. sylvestris*, *P. mugo*, *P. nigra* s. l.), subspecies and ecotypes.