

НАУКОВІ З АПІІСКИ

Випуск 25 / 2009

**Державного
природознавчого
музею**



Національна академія наук України
Державний природознавчий музей

**НАУКОВІ ЗАПИСКИ
ДЕРЖАВНОГО
ПРИРОДОЗНАВЧОГО МУЗЕЮ**

Випуск 25

Львів 2009

УДК 57+58+59+502.7:069

Наукові записки Державного природознавчого музею. – Львів, 2009. – Вип. 25. – 312 с.

25-й випуск присвячено 200-річчю від дня народження видатного еволюціоніста Чарльза Дарвіна. Більшість статей з екології, ботаніки і зоології представлена учасниками міжнародної наукової конференції, яка відбулася з нагоди 50-річчя функціонування в Українських Карпатах високогірного біологічного стаціонару „Пожижевська” НАН України (Львів-Пожижевська, 23-27 вересня 2008 р.). Також опубліковано матеріали з музейної справи і охорони природи, наведено інформацію про діяльність музею у 2008 році та наукові конференції і школи.

Для екологів, ботаніків, зоологів, працівників природничих музеїв, заповідників, національних парків та інших природоохоронних установ.

РЕДАКЦІЙНА КОЛЕГІЯ

Чернобай Ю.М. д-р біол. наук, проф. (*головний редактор*); Берко Й.М. д-р біол. наук, проф.; Бокотей А.А. канд. біол. наук (*відповідальний секретар*); Волгін С.О. д-р біол. наук, проф.; Дригант Д.М. д-р г.-м. наук; Климишин О.С. д-р біол. наук (*науковий редактор*); Малиновський А.К. д-р с.-г. наук; Тасенкевич Л.О. д-р біол. наук; Третяк П.Р. д-р біол. наук, проф.; Царик Й.В. д-р біол. наук, проф.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Чернобай Ю.Н. (*главный редактор*), Берко И.Н., Бокотей А.А. (*ответственный секретарь*), Волгин С.А., Дрыгант Д.М., Климишин А.С. (*научный редактор*), Малиновский А.К., Тасенкевич Л.А., Третяк П.Р., Царик И.В.

EDITORIAL BOARD

Chernobay Y.M. (*Editor-in-Chief*), Berko I.M., Bokotey A.A. (*Managin Editor*), Volgin S.O., Drygant D.M., Klymyshyn O.S. (*Scientific Editor*), Malynovsky A.K., Tassenkevich L.O., Tretjak P.R., Tsaryk I.V.

*Рекомендовано до друку вченою радою
Державного природознавчого музею*

ISBN 966-02-2806-6 (серія)
ISBN 978-966-02-4750-5 (Випуск 25)

© Наукові записки ДПМ, 2009

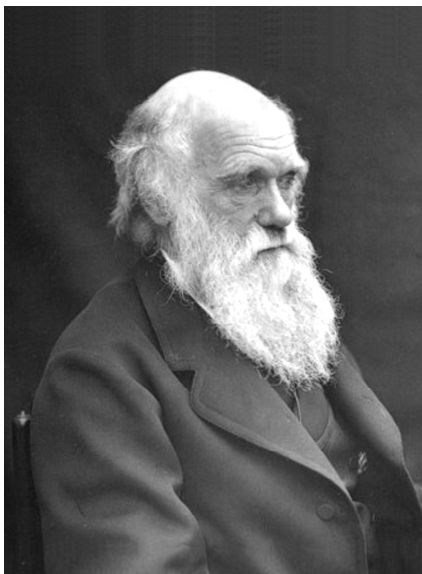
МУЗЕЙНА СПРАВА

УДК 575.82:069.4/5

Ю.М. Чернобай

ДАРВІН ТА ЕВОЛЮЦІЯ У МУЗЕЙНІЙ ЕКСПОЗИЦІЇ

*Еволюція живого на Землі – це пригода, від якої захоплює дух.
Фритьоф Капра*



З нагоди 200-річчя від дня народження Ч. Дарвіна та 150-річчя виходу у світ його книги „Походження видів шляхом природного добору” розглянуто вирішальне значення вченого у впровадженні еволюційної думки до рівня суспільної свідомості. Новітні методології радикально змінюють погляди на механізми еволюції, проте перший крок, зроблений у пізнанні найзагадковішого явища природи – еволюції живих організмів, залишає за Ч. Дарвіном славу генія світової науки. Завдання музейного представлення еволюційної теорії в усій повноті та суспільно-світоглядному значенні становлять важливу гносеологічно-етичну проблему. Для її розроблення природничий музей має володіти багатим арсеналом наукових, освітніх, духовних та мистецьких засобів. Це чи не єдина інституція, яка спроможна виконувати сучасні завдання з формування біосферного мислення.

1. Роль та місце Ч. Дарвіна у генезі еволюційної теорії

Перше трактування еволюції, як природного явища, запропонував геніальний натураліст Жан Батист Ламарк (1744-1829). Знаменно, що його славнозвісна „Філософія зоології” вийшла у світ у 1809 р., в той самий рік, коли народився Чарльз Роберт Дарвін (1809-1882). Саме Ламарк запровадив термін **біологія**, а головним механізмом еволюції він вважав здатність організмів передавати набуті через вплив довкілля зміни своїм нащадкам. Не вдаючись у загальновідомі, так звані „помилки” Ламарка, слід визнати усю революційність визнання феномена еволюції – виникнення нових біологічних форм упродовж історії видів. Погляди Дарвіна знаходились під значним впливом думок Ламарка, як і натурфілософських положень про еволюцію у творах його діда Еразма Дарвіна (1731-1802). Дарвін виявився виразником нового менталітету, що народжувався у нетрях новоявлених технократичних стосунків. Зародження нового мислення вимагало нових ідей щодо розвитку світу, зокрема живої матерії. Суспільству потрібні були нові критерії вартості природи та можливостей керувати цими вартостями. Людство чи не вперше

зрозуміло у XIX ст. свою здатність панувати над природою, підкоряти її механізми і ресурси під свої потреби. Такий підхід дивним чином поєднувався з відомим англійським консерватизмом. Стрімкий розвиток машин і технологій аж ніяк не похитував ортодоксальних традицій та біблійних засад у трактуванні генеалогії живих істот.

На півторасторічній відстані вчення Дарвіна про еволюцію інколи губиться за більш модернізованими та більш агресивно впроваджуваними новітніми концепціями. Дехто, навпаки, схильний думати, що Дарвін раз і назавжди заклав фундамент і змурував споруду еволюції. Загальний успадкований план має залишатись незмінним, хіба слід „довершити” теорію новітніми генетичними досягненнями та „удосконалити” класичні трактовки облігатності, спричиненості чи стохастичності явища еволюції. Кожен, хто брав до рук „Походження видів”, не міг не звернути увагу на вкрай непевну тональність Дарвіна. Він як ніхто інший знав, що сама по собі ідея еволюції далеко не нова. Пізніше історики науки з’ясують, що у Дарвіна було щонайменше три попередники, які намагалися розгорнути ідею еволюції у концепцію практично за тою самою термінологією.

Праця Дарвіна місцями нагадує безкінечну промову перед судовими присяжними, яким важливо довести радше не досконале формулювання концепції, а переконати їх в самому існуванні еволюції. Дискусії, породжені його книгою, не вщухли й до сьогодні. Переворот у суспільній свідомості перевершив за наслідками досягнення таких велетнів, як Коперник та Ньютон. Адже ж йшлося про найсвятіше – незбагненність живого. Дарвіну вдалося донести до суспільства думку про те, що світ живого виник на Землі природним шляхом через тривалий розвиток організмів. Ці зміни відбувалися у такому спрямуванні, що внаслідок еволюції, тобто природним шляхом, виникла й людина, неначе як завершальна ланка процесу. Добре помітно, що Дарвін уникає обговорення виникнення життя, а також проблем стосовно змін сучасної людини, коли еволюція трансформується в історію. Як чесний дослідник, не маючи емпіричного матеріалу, він залишає поза обговоренням питання, що не мають відповіді. До речі, такої ж позиції дотримувався й автор „Біосфери” В. Вернадський.

По смерті Дарвіна теорія еволюції знаходила усе нові й нові підтвердження, дякуючи наступним відкриттям. Молекулярна біологія та гена інженерія уможливили побудову еволюційного дерева видів набагато точніше, аніж це спроможні були зробити Дарвін та його сучасники на засаді морфології. Хоча дані порівняльного аналізу додали безліч фактів, невідомих для перших дослідників еволюційної теорії, вони загалом підтвердили панораму еволюції, розроблену у XIX ст. Еволюція за Дарвіном – це шлях природного добору, що діє на безлічі дрібних успадкованих відмін. Цьому не суперечила й синтетична теорія еволюції. Проте сьогодні відомо, що успадковані відміни та зміни можуть бути і великими, і раптовими – як через обвал мутацій, так і шляхом ще більш радикального механізму енто- та ектоклітинного симбіозу, чи генетичного синтезу.

Дарвінівська концепція якби зняла „табу” з проблеми розвитку і породила лавиноподібний масив концепцій і теорій, пов’язаних з еволюцією. Багато чого з цього спадку відсіялося, але з’явилися і справжні відкриття, які або підтверджували, або надавали подальшого розвитку теорії еволюції. Відбувався процес синтезу базисної дарвінівської ідеї з доктринами і розділами біології, які феноменально просунулися у пізнанні механізмів розвитку живої матерії [6, 10].

З розвитком теорії систем стало можливим методологічно зв'язувати у єдине ціле уявлення про структуру, функціонування та розвиток живих систем [4, 7, 11]. Були опубліковані класичні праці І.І. Шмальгаузена [13], О.С. Северцова [9]. Не менш важливим було проголошення С.С. Шварцем ідеї про евристичність подальшого синтезу теорії еволюції з екологією [12]. У часі це збіглося з появою перших ідей Гайя-теорії Дж. Лавлока [18]. Образ грецької богині та планетарного „організму” надав емоційного забарвлення системній гіпотезі, сприяв її популяризації. Ситуація дуже нагадує суспільне сприйняття виходу „Походження видів” Ч. Дарвіна. Популярність є важливим чинником повертання суспільної уваги та формування екологічної самосвідомості в широких колах світової спільноти. Ставлення людини до Гайї, цього явища, далеко не пізнаного, (і радше такого, що не буде пізнане до кінця), окрім позицій раціонального підходу, обіймає етичні, естетичні та ймовірно навіть релігійні категорії. Чи не вперше наукова концепція містить необхідність привнесення моральної компоненти, без якої не досягнути мудрості цілісного та історичного еволюційного знання. А ця мудрість мала би спрямувати у позитивне русло використання досягнень цивілізації. Саме на це сподівався й В.І. Вернадський у своїй концепції ноосфери.

В основу теорії Дарвіна покладено дві засадничі ідеї – випадкове відхилення (яке пізніше назвали випадковою мутацією) та природний добір. Поштовхом до виникнення такої теорії стало емпірично обґрунтоване припущення, що усі живі організми пов'язані спільним походженням. Усі форми життя мають походження від певних загальних предків, пройшовши шлях безперервних відхилень у розвитку упродовж мільярдів років геологічної історії. У такому еволюційному процесі виникає значно більше різновидів, ніж здатних до виживання. Тому маса особин зникають через природний добір. Проте деякі змінені особини виживають і продовжують свій рід у нащадках.

На даний час ці засадничі ідеї докладно описані й емпірично підтвердені величезною масою свідчень з біології, біохімії, палеонтології тощо. Жоден з поважних дослідників не ставить їх під сумнів. Розбіжності між класичною теорією еволюції та новою теорією, що народжується, зосереджені навколо динамічних явищ еволюції, тих механізмів, через які здійснюються еволюційні зміни.

Відкриття Грегора Менделя про закріплену у нащадках спадковість відіграло не тільки вирішальну роль у становленні теорії еволюції, але й сформувало нове поле досліджень у ХХ ст. Це було вивчення спадковості через пізнання хімічної та фізичної природи генів.

З комбінації дарвінівської ідеї поступові еволюційні зміни та з відкритої Менделем стійкості спадковості синтезувався напрямок, відомий як неодарвінізм. Згідно неодарвіністської теорії, усі еволюційні варіації є наслідками випадкових мутацій, тобто випадкових генетичних змін, за якими настає черга природного добору. Наприклад, щоби вижити у холодному кліматі, тварина не відповідає на цю потребу відростанням вовни, натомість має широкий спектр випадкових генетичних змін, серед яких особини, що мають появу густої вовни, виживають і дають нащадків. Отже, на думку багатьох генетиків, лише випадковість лежить у витоків усього новонабутого в усіх жителів біосфери [3].

2. Еволюція як відзеркалення світового універсуму

Усе сплетене одне з другим і святи цей зв'язок, і нічого майже немає, що є чуждим іншому. Усе зіставлене та упорядковане у єдиному світо-впорядкуванні. Бо світ при всьому єдиний, і Бог у всьому єдиний, і природність єдина і єдин закон – загальний розум усіх розумних істот, і одна істина, якщо вже одне призначення у єдинородних і до єдиного розуму причетних істот.

Марк Аврелій

На думку творців голістичної Гайя-теорії Лінн Маргуліс та Джеймса Лавлока, неодарвінізм не здатний дати відповіді на запити теорії еволюції не лише через застарілі редукаціоністські поняття, а й через використання неадекватної математичної мови. „Мова життя – це не просто звичайна арифметика і алгебра – твердить Маргуліс, – мова життя – це хімія. Неодарвіністам бракує відповідних знань, наприклад, у мікробіології, біології клітин, біохімії чи екології мікробів” [20].

Одною з причин того, що у наш час провідні еволюціоністи не володіють належним лексиконом для опису еволюційних змін, на думку Л. Маргуліс, криється у додержанні зоологічної традиції вчених, які у більшості звикли мати справу лише з невеликою, порівняно недавною частиною еволюційної історії. Новітні дослідження у галузі мікробіології безсумнівно вказують на те, що головні напрями еволюційної творчості сформувалися задовго до того, як у біосфері з'явилися тварини [20]. Про фундаментальну роль мікроорганізмів у створенні біоцентричної матриці, рівно як і біогеохімічного середовища біосфери, як арили еволюції, стверджував ще В.І. Вернадський [1, 2]. Варто нагадати, що цей великий вчений розглядав еволюцію живого лише у загальному контексті еволюції Землі. Шкода, що автори сучасних концепцій ектогенетичних механізмів еволюції не володіють іншими мовами, крім англійської. Перше видання „Біосфери” В.І. Вернадського вийшло у Парижі у 1929 р. французькою, згодом у СРСР російською, ще пізніше – німецькою. Були й англійські переклади, проте західні вчені воліють читати й визнавати переважно „своїх” класиків. Навіть серед вчених сусідніх з Україною по західному кордону країн ім'я В.І. Вернадського хоч і знайоме, проте суть вчення про біосферу вони пізнають переважно через інтерпретації західних англомовних авторів.

Великі досягнення молекулярної біології, які часто звать „розгадуванням генетичного коду”, звелися до тенденції зображувати геном у вигляді лінійного ланцюга незалежних генів, кожен з яких відповідає конкретній біологічній ознаці. Проте було показано, що окремий ген здатний впливати на широкий спектр ознак і навпаки, часто одна лише ознака спричиняється множиною генів. Отже, залишається таємницею, як такі складні структури, як око або квітка, могли розвинути через послідовні мутації окремих генів. Нагальна необхідність вивчення координуючої та інтегруючої діяльності усього генома очевидна, проте цьому стоїть на заваді метафізичний світогляд, що панує у традиційній біології. Лише останнім часом біологи сприйняли розуміння генома живого організму, як найглибшим чином переплетеної мережі, і почали вивчати діяльність цієї мережі виходячи з системної точки зору [5].

Вражаючим проявом генетичної цілісності став тепер вже ґрунтовно підтверджений факт, що еволюція не завжди здійснювалася у вигляді безперервних поступових змін, спричинених тривалими ланцюгами послідовних мутацій. На

підставі викопних матеріалів стає зрозумілим, що упродовж усієї еволюційної історії траплялися тривалі періоди стабільності, або стазису, які не відмічені генетичними відхиленнями, а згодом ці періоди змінювалися раптовими різкими переходами. Причому ці переходи не були зумовленими випадковими мутаціями, а мали ознаки нового упорядкування генів, до якого відбір лише причинився.

За Гайя-теорією, у реальному живому світі у всій його цілісності, еволюція не може бути зведеною до пристосування організмів до оточуючого середовища, оскільки це середовище саме формується мережею живих систем, здатних до пристосування та творчості. За таким підходом кожен пристосовується до кожного – це коєволюція. За словами Дж. Лавлока еволюція живих організмів настільки тісно пов'язана з еволюцією оточуючого середовища, що разом вони становлять єдиний еволюційний процес.

Для тих, хто знайомий з теорією біосфери В.І. Вернадського, ці слова не є одкровенням. Адже ще у 20-х роках минулого століття автор книги „Біосфера” писав, що еволюція організмів на Землі почалася відразу у ценотичній формі. Тобто, це явище суто системне, а ніяк не елементарне. У глобальній системі живе і неживе настільки нероздільні і взаємозалежні через глобальний кругообіг та перенесення речовин, обмін інформацією, що традиційне уявлення про довкілля, як про сукупність зовнішніх чинників, до яких вид змушений пристосовуватись через адаптації та еволюцію, виглядає однобічним і вузьким поглядом з середини, з пункту бачення популяції та виду, та ще й у обмежених часових рамках, адекватним лише для масштабів існування конкретних таксонів та окремо обраних типів екосистем. Хоча ототожнення Землі з організмом Дж. Лавлок визнав лише популяризаційною метафорою, але ця метафора дозволила йому розвинути ідею біосфери до логічного рівня дуже великої геосистеми з властивостями саморегуляції та самовдосконалення. Він створив емпіричний базис для методологічного переходу від ієрархічного трактування управління (кібернетична схема) до мережевої організації самокерованих компонентів глобальної цілісності, охоплюючи й людське суспільство.

В еволюції життя на Землі ми вирізняємо три досить місткі епохи, кожна з яких охоплює часовий період від одного до двох мільярдів років і складається з кількох окремих стадій.

Перша епоха – передбіотична, упродовж якої формувалися умови для виникнення життя. Вона тривала один мільярд років – від формування Землі до виникнення початкових форм життя, перших клітин. Це близько 3,5 млрд. років тому.

Друга епоха – що тривала повних 2 млрд. років – це епоха мікрокосму, коли бактерії та інші мікроорганізми винайшли усі базові процеси життя і сформували глобальні цикли зворотного зв'язку для саморегуляції системи Гайї.

Третя епоха – близько 1,5 млрд. років тому, упродовж якої в основному сформувалися сучасний вигляд поверхні Землі та її атмосфера. Мікроорганізми заповнили повітря, воду і ґрунт. Угрупування мікробів у циклічний спосіб переганяли по усій планетарній мережі газу і поживні речовини, чим вони зайняті й сьогодні. Тим самим були створені умови для переходу до третьої епохи життя – макрокосму, епохи еволюції більш крупних форм життя, включаючи й рід людський.

Для зіставлення масштабів епох і бачення істинного місця організмів в історії біосфери корисною є часова шкала у вигляді шести діб творення. Це так званий

сценарій Д. Брауера (6 днів творення Землі). Уся фіксована історія людства триває вже близько 0,7 секунди у часовій системі шестиденного творіння:

- Неділя, 00 год. – виникнення планети;
 близько 8 год. – поява життя у формі перших бактеріальних клітин;
- Від неділі до середи еволюціонує мікрокосм (світ мікроорганізмів);
- Четвер, 00 год. – повне панування мікрокосму, котрий регулює усю планетарну систему живого;
- П'ятниця, близько 16.00 – поява у мікроорганізмів статевого розмноження;
- Субота, останній день творення – розвиток усіх крупних форм життя;
 близько 1.30 – перші морські тварини;
 3.30 – амфібії та комахи;
 16.55 – поява рептилій;
 21.45 – масове вимирання динозаврів;
- близько 17.30 – поява ссавців;
- близько 19.15 – поява птахів;
- близько 22.00 – поява перших приматів;
 23.00 – поява мартішок;
 23.40 – поява людиноподібних мавп;
 23.52 – поява прямо ходячих мавп;
 23.56 – поява першого виду людей *Homo habilis*, який упродовж 0,5 хв. еволюціонує до *Homo erectus*;
- За 30 сек. до півночі з'являються архаїчні форми *Homo sapiens*.
- Неандертальці панують у Європі та Азії 9 сек. і зникають за 4 сек. до півночі.
- В Африці та Азії за 11 сек., у Європі – за 5 сек. до півночі з'являються перші сучасні люди.

З часового співвідношення проявів ускладнення життєвих форм з усією очевидністю виступає велетенська роль царства мікроорганізмів в еволюції біосфери. У невимірно довгий період панування бактерій, як єдиної форми життя на Землі, відбувався безперервний та надзвичайно прискорений (через короткі цикли життя) генетичний обмін за допомогою вірусів та плазмід. В такий спосіб прадавнє бактеріальне угруповання, маючи організацію єдиної тканини, у вигляді живої плівки заселяло поверхню Землі й панувало упродовж трьох мільярдів років.

Біосфера (також ціла Гайя-система) виступає само вартісним явищем і не може бути підвладною людині. Навпаки, людина має усвідомити, що він є частиною живого тіла Гайї, що її стан є й його буття. Найефективнішою турботою про людину є турбота про стан біосфери. Технократичний захист природи (на підставі кібернетичної регуляції) не має перспективи. Чим більше ми дбаємо про добробут людини, як біотичної популяції, шляхом науково-технічного прогресу, тим гіршим робимо довкілля для решти видів, відтак через певний час й для самих себе. У просторі біосфери усі види мають системний сенс і досягли через тривалу коеволюцію багаторівневого симбіозу. Як свідчить палеонтологія, усі види, що порушували гармонію з довкіллям, робили його непридатним для нащадків, і разом з іншими еволюційно непристосованими відмінами зникали зі складу живого населення планети. Людина, кидаючи виклик Гайя-системі, мусить бути свідомою про неминучу поразку, оскільки буде боротися сама із собою. Народжуючись, людина переходить з лона матері до лона біосфери, яке є єдино можливим і

практично довічним життєвим простором людської популяції. Як стверджує Дж. Лавлок [19], керувати біосферою, Гайєю, – це незбагненне і невдячне завдання, оскільки вона є безмежно складною системою, що увібрала мудрість циклічного багаторівневого еволюційного процесу упродовж понад трьох з половиною мільярдів років.

3. Еволюція в експозиціях природничих музеїв

На батьківщині Ч. Дарвіна з належною повагою ставляться до теорії еволюції та самої постаті великого англійця. Національний музей природничої історії (NHM) у Лондоні вважає пріоритетним завдання інформування відвідувачів про сенс поняття „еволюція” та впливу цього явища на розвиток життя на Землі. Керівництво музею дбає про підвищення освітнього рівня як відвідувачів, так і своїх співробітників, особливо з питань теорії еволюції. Музей ХХІ століття має бути відповідним до сучасних досягнень людської думки й висвітлювати питання еволюції, використовуючи найрізноманітні засоби – як то стаціонарні, тимчасові чи пересувні експозиції, веб-сторінки, освітні програми тощо.

Особистість Ч. Дарвіна вважається одною з найвідоміших серед англійських вчених, поряд з І. Ньютоном, Ф. Беконом чи А. Смітом. Поряд з урочистими заходами з приводу 200-річчя з дня народження Ч. Дарвіна, у 2009 р. заплановано також відзначення 150-річчя опублікування його книги „Походження видів шляхом природного добору”. На підставі власних фондових матеріалів та експонатів інших музеїв, у NHM планується проведення таких заходів:

- Тимчасова виставка, присвячена Дарвіну та Уоллесу;
- Освітній день для персоналу на тему: „Дарвін, еволюція і докази: відповіді на полемічні запитання”;
- Монтаж великої експозиції, присвяченої життю і праці Ч. Дарвіна;
- Науково-мистецька експозиція „Під шатами Дарвінівських ідей”, де будуть представлені твори десяти живописців, які намалювали свої картини під враженням ідей Дарвіна, вплинувши на сучасну картину світу.

Поза тим музей координує діяльність кількох організацій, які об’єдналися для пропагування наукового спадку Ч. Дарвіна та популяризації теорії еволюції (Проект Дарвін-200, на веб-сайті www.darwin200.org). Готується до видання оглядове зведення, яке підкреслює особливості дизайну та підтримання постійно діючої виставки „Галерея Еволюції”, на створення якої було витрачено кілька мільйонів фунтів стерлінгів.

Один з найбільших музеїв, присвячених еволюції, Дарвінівський музей у Москві – розробив спеціальну ювілейну програму, яка заслуговує на ретельне вивчення, як певне методологічне розроблення у справі освіти з питань теорії еволюції. Програма містить 3 розділи:

Розділ 1. Програма виставок.

1. Еволюція – вигадка чи реальність?
2. Головна книга двох століть – історія книги Ч. Дарвіна „Походження видів...”, полеміка навколо еволюційної теорії, прихильники та опоненти Ч. Дарвіна;
3. Звідки ми прийшли? – історія людини, як біологічного виду;
4. Перетворення свійських тварин;

5. Життя рослин у працях Ч. Дарвіна;
6. Світ черва, – по останній праці Ч. Дарвіна „Про утворення ґрунтової верстви завдячуючи червам”.
7. Життя атолу, – виставка про кораловий риф, по двох працях Ч. Дарвіна „Структура та розподіл коралових рифів” та „Вусоногі раки”.

Розділ 2. Інтернет-сторінка „До 200-річчя Ч. Дарвіна” на сайті Державного Дарвінівського музею.

1. Значення наукового спадку Ч. Дарвіна;
2. Біографія Ч. Дарвіна;
3. Подорож на „Бігли”;
4. Список наукових праць з посиланнями на повнотекстові on-line версії окремих робіт („Походження видів”, „Автобіографія” та ін.);
5. Ч. Дарвін у сучасному світі (як сучасне суспільство ставиться до особистості та творчості вченого);
6. Відзначення 200-річного ювілею Ч. Дарвіна.

Розділ 3. Наукова програма.

До 200-річчя Ч. Дарвіна видано колективне зведення праць „Сучасні проблеми біологічної еволюції”, яке висвітлює наступні напрями:

1. Еволюційна теорія: історія та сучасність;
2. Мікроеволюція;
3. Еволюційна генетика;
4. Макроеволюція та еволюція онтогенезу;
5. Еволюція поведінки;
6. Еволюція угруповань.

Порівнюючи викладену програму з планом Лондонського музею, можна дійти висновку, що рівень фінансового забезпечення і мотивації творчого пошуку знаходяться у зворотній залежності. Крім того, висока відповідальність за високо бюджетні проекти, напевно, спонукає до реалістичного лаконізму у плануванні.

Експозиція музею ВЛ у швейцарському місті Лісталь ставить альтернативні питання на кшталт: чи є життя наслідком еволюції, або ж світ був створений Богом за 6 днів? Чи існує щось, що поєднує науку та релігію? Дискусії навколо ідей Ч. Дарвіна точаться до сьогодні. Розбіжності у поглядах людей з табору креаціоністів та тих, хто сприймає теорію еволюції, з часом усе зростають. Музей ВЛ закликає своїх відвідувачів до самостійного вибору у суперечках між еволюціоністами та креаціоністами.

Великого успіху дістав спільний проект Музею Верхньої Австрії та Біологічного центру Лінца, з використанням палеонтологічних експонатів інших музеїв Австрії та ФРН. У музеї Лінца експозицію склали з 3-х частин: історія Землі, біорізноманіття (колекція моллюсків) та діюча ДНК-лабораторія. Головною родзинкою проекту стала можливість проаналізувати власну ДНК відвідувачів (історія моєї власної ДНК). Аналіз мітохондріальної ДНК, успадкованої по материнській лінії, пов'язаний з основними шляхами міграції людини із східної Африки до Європи (7 сестер Єви). Попередні результати виявили несподівано високий рівень генетичного різноманіття (www.biologiezentrum.at/mpdh). Виставку за півроку (жовтень 2007 – квітень 2008) відвідало близько 40 тис. людей. Для усіх вікових категорій відвідувачів були

розроблені свої варіанти екскурсій та семінарів. Суміщення класичної експозиції, що містить палеонтологічні експонати з сучасними прикладами біорізноманіття та ДНК-лабораторією, яка діяла безпосередньо з відвідувачами, забезпечило виставці чималий успіх. Багато відвідувачів приїжджали здалека, аби дістати можливість проаналізувати власну ДНК. Такою можливістю скористались навіть деякі політики. Склалася досить незвичка ситуація, коли організація подібної експозиції одночасно дозволила отримати й важливий науковий матеріал на підставі обробки та аналізу 2200 зразків ДНК відвідувачів (які, зрозуміло, лишилися анонімними).

На тлі успіху експозиції у Лінці, експозиції Природознавчого музею Відня демонструють класичний консерватизм, спричинений обмеженнями, пов'язаними з тим, що сам музей за австрійським законодавством є історичним пам'ятником. Сама експозиція цього музею становить пам'ятку музейного планування другої половини XIX ст. Тому еволюція тут представлена через систематику організмів і трактується як дивовижний, але тим не менш, цілковито природний процес.

Варто звернутись до представлення еволюції, яке мало місце у стінах Державного природознавчого музею НАН України у Львові. Очевидно, що ситуація тут дуже подібна до Віденського музею. Так само, експозиція бере початок від першої половини XIX ст., навіть унікальні музейні вітрини і шафи на замовлення засновника музею графа В. Дідушицького були виготовлені тими ж віденськими майстрами! Експозиція В. Дідушицького вважалася одною з найкращих і найбагатших серед природничих музеїв Європи [16]. Головною особливістю музею В. Дідушицького були регіональність та наявність археологічної та етнографічної експозицій. Це створювало неповторну ауру музею, яка приваблювала усіх без винятку відвідувачів – від пересічних жителів Галичини до шляхетних гостей м. Львова, аж до цісаря Франца-Йосифа I. Ефект антропічного оточення В. Дідушицький використав пізніше під час експонування Галичини на Всесвітніх виставках у Парижі та Відні (1873; 1878). Такий підхід на той час був настільки незвичним, що викликав загальне захоплення і був відзначений золотими та бронзовими нагородами. Включення людського чинника до природничої експозиції (яке сьогодні назвали би скансеном), настільки володіло увагою В. Дідушицького, що він закрив у плани на майбутнє розвинути свій музей до статусу Музею людини. Це приклад дивовижної інтуїції В. Дідушицького, який таким чином передбачав прихід парадигми біосферного мислення, формування людської етики на засадах глобальних законів природи.

Еволюційний аспект музейного природознавства у Львові підсилюється з появою у 1884 р. у стінах Львівського університету унікальної експозиції Зоологічного музею, створеної професором Б. Дибовським на основі рідкісних матеріалів, зібраних ним на просторах Східного Сибіру, Центральної Азії та Камчатки [15]. Ця експозиція збуджувала зацікавленість до різноманітності тваринного світу, спонукала до пошуків пояснень причин цієї різноманітності. Не випадково спадкоємець Б. Дибовського на кафедрі зоології та по Зоологічному музею Львівського університету, професор Й. Нусбаум-Гілярович (1859-1917) вважався одним з провідних еволюціоністів свого часу [14].

Створюючи новітню експозицію Природничого музею у Львові після тривалої реконструкції, доведеться розв'язати досить складне завдання збереження історично сформованого ядра з одночасним дотриманням сучасних теорій еволюції, включаючи розуміння коєволюції, як наслідку узагальнень В.І. Вернадського, еволюційних

відкриті М. Вавилова, глобальних постулатів Гайя-теорії Дж. Лавлока та Л. Маргуліс, врешті мережових концепцій еволюції І. Пригожина [8] та С. Кауфмана [17]. Пріоритетною задачею музею повстає популяризаційна трансформація сучасної системи пояснень еволюції, донесення еволюційної проблематики до найширших верств суспільства. Сприйняття теорії еволюції – це єдино можливий шлях до сприйняття парадигми біосферного мислення, коли біотична еволюція є неодмінною передумовою історії соціального розвитку.

1. Вернадский В.И. Биосфера. – М.: Наука, 1967. – 376 с.
2. Голубець М.А. Плівка життя. – Львів: „Поллі”, 1997. – 185 с.
3. Горбань А.Н., Хлебопрос Р.Г. Демон Дарвина. Идея оптимальности и естественный отбор. – М.: Наука, 1988. – 208 с.
4. Ирвин У. Обезьяны, ангелы и викторианцы. Дарвин, Гексли и эволюция. – М.: Молодая гвардия, 1973. – 464 с.
5. Капра Ф. Паутина жизни. Новое научное понимание живых систем. – К.: София – М.: ИД „Гелиос”, 2002. – 336 с.
6. Лима-де-Фариа А. Эволюция без отбора. Автоэволюция формы и функции. – М.: Мир, 1991. – 455 с.
7. Майр Э., Айала Ф., Дикерсон Р., Шопф У., Валентайн Дж., Мэй Р., Мэйнард Смит Дж., Уошберн Ш., Левонтин Р. Эволюция. – М.: Мир, 1981. – 264 с.
8. Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса: Новый диалог человека с природой. – М.: Прогресс, 1986. – 431 с.
9. Северцов А.С. Основы теории эволюции. – М.: Изд-во МГУ, 1987. – 320 с.
10. Ситник К. Геніальний природознавець. До 200-річчя від дня народження Чарльза Дарвіна // Вісник НАН України. – 2009. – № 2. – С. 45-50.
11. Хайтун С.Д. Фундаментальная сущность эволюции // Вопр. философии. – 2001. – № 2. – С. 152–166.
12. Шварц С.С. Эволюция и биосфера // Проблемы биогеоценологии. – М.: Наука, 1973. – С. 213–228.
13. Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. – М.: Наука, 1968. – 451 с.
14. Brzęk G. Józef Nusbaum-Hilarowicz. Życie, praca, dzieło. – Lublin: Wyd-wo Lubelskie, 1984. – 298 s.
15. Brzęk G. Benedykt Dybowski. Życie i dzieło. – Warszawa-Wrocław: Wyd-wo „Biblioteka Zesłańca”, 1994. – 397 s.
16. Dzieduszycki W. Muzeum imienia Dzieduszyckich we Lwowie, Z.1. – Lwów: Związkowej Drukarni, 1888. – XXI s. + 206 s. + 35 s.
17. Kauffman S. At Home in the Universe. – New-York: Oxford University Press, 1995. – 321 p.
18. Lovelock J.E. GAIA: A New Look at Life on Earth. – New-York: Oxford University Press, 1979. – 252 p.
19. Lovelock J.E. What’s in a Name? // Gaia Circular, 1998. – V. 1, is. 1. – P. 6-7.
20. Margulis L., Sagan D. What is Life? – Weidefeld & Nicholson Ltd., 1985. – 207 p.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
e-mail: yuchor@museum.lviv.net

УДК 594.38

Н.В. Гураль-Сверлова, Р.І. Гураль

**ПРІСНОВОДНІ МОЛЮСКИ РОДІВ *PLANORBARIUS* І *PLANORBIS*
(*GASTROPODA*, *PULMONATA*, *PLANORBIDAE*) У МАЛАКОЛОГІЧНОМУ
ФОНДІ ДЕРЖАВНОГО ПРИРОДОЗНАВЧОГО МУЗЕЮ**

*Гураль-Сверлова Н.В., Гураль Р.І. Пресноводные моллюски родов *Planorbarius* и *Planorbis* (*Gastropoda*, *Pulmonata*, *Planorbidae*) в малакологическом фонде Государственного природоохранного музея // Науч. зап. Гос. природоохран. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 13-24.*

В статье обсуждаются результаты научной ревизии конхологических материалов по родам *Planorbarius* и *Planorbis*, а также взгляды различных исследователей на некоторые аспекты систематики пресноводных моллюсков семейства *Planorbidae*. Продемонстрированы внутривидовые формы *Planorbarius corneus*, которые некоторые исследователи рассматривают в качестве самостоятельных видов: *P. purpura*, *P. banaticus*, *P. grandis*. Показано несоответствие материалов, описанных И. Бонковским как *Planorbis marginatus* var. *carinatus*, современным описаниям *P. carinatus*.

*Gural-Sverlova N.V., Gural R.I. Freshwater molluscs of the genus *Planorbarius* and *Planorbis* (*Gastropoda*, *Pulmonata*, *Planorbidae*) in the malacological collection of the State Natural Historical Museum // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 13-24.*

The results of the scientific revision of the conchological materials of the genus *Planorbarius* and *Planorbis* and also view of various researchers on the certain aspects of the systematic of the freshwater molluscs of the family *Planorbidae* are discussed in this article. The intraspecific forms of *Planorbarius corneus* which the certain researchers regard as the independent species (*P. purpura*, *P. banaticus*, *P. grandis*) are demonstrated. The disparity between the materials described J. Bąkowski as the *Planorbis marginatus* var. *carinatus* and the modern description of *P. carinatus* are shown.

Ця робота продовжує серію публікацій, присвячених результатам наукової ревізії матеріалів малакологічного фонду Державного природознавчого музею НАН України (надалі в тексті – ДПМ) [6]. На теперішній час у музеї зберігається багата конхологічна колекція, яка досить добре відображує видову різноманітність і внутривидову мінливість прісноводних молюсків України, зокрема представників родини *Planorbidae* [5]. З огляду на можливу географічну мінливість широко розповсюджених видів молюсків, значний науковий інтерес мають також матеріали, зібрані на території сусідніх країн (Польщі, Росії). Станом на кінець 2008 р. родина *Planorbidae* представлена в основному фонді ДПМ 347 одиницями зберігання, серед яких 103 одиниці (близько 30%) становлять черепашки молюсків з родів *Planorbarius* і *Planorbis* (загалом понад 2 тис. черепашок).

Зважаючи на те, що серед українських малакологів на сьогодні немає усталених поглядів на систематику прісноводних молюсків загалом [5] і представників родини *Planorbidae* зокрема [2, 7, 10], при описі фондових колекцій не можна обійтися без відповідних коментарів, порівняння наявних у літературі характеристик окремих таксонів тощо [6]. При цьому особливої інформативності подібним публікаціям надають фотографічні матеріали по конкретних фондових об'єктах [6]. Часом лише вони можуть дати прихильникам різних малакологічних шкіл і течій точне уявлення

про те, до якого саме видового, внутрішньовидового таксону, конхологічної форми належать описані в публікації екземпляри.

Отже, метою роботи було охарактеризувати сукупність колекційних зразків, а також порівняти погляди різних українських і закордонних дослідників на таксономічний статус окремих форм і проілюструвати це відповідними зображеннями. Для цього необхідно було провести аналіз наявних фондових матеріалів по родах *Planorbarius* і *Planorbis* у світлі сучасних поглядів на їх систематику.

Матеріал і методика досліджень

Матеріалом для написання статті стали результати наукової ревізії колекції прісноводних легеневих молюсків основного фонду ДПМ, проведеної у 2002 р. [5], а також нові надходження до малакологічного фонду в період 2002-08 рр. При опрацюванні фондових зразків автори використовували традиційні погляди на систематику прісноводних молюсків, прийняті в більшості європейських країн [14, 16 та ін.], за винятком країн колишнього СРСР [7-9]. Проте у роботі приведено також фотографії окремих внутрішньовидових форм *Planorbarius corneus* (Linnaeus, 1758) (рис. 1-3), яким Я.І. Старобогатов [8, 9] та його послідовники [7] надають видового статусу. Ці форми були виділені в листопаді 2002 р. Д.А. Гарбар [1] під час роботи над кандидатською дисертацією, присвяченою молюскам роду *Planorbarius* на території України [2]. Хоча Я.І. Старобогатов виділив рід *Planorbarius* до окремої родини *Vulinidae* [8, 9], поза межами колишнього СРСР його продовжують розглядати у складі родини *Planorbidae* [14-16 та ін.]. Цього поділу дотримуються й автори статті [5].

Автори висловлюють щире подяку співробітникам Житомирського державного університету к.б.н. Д.А. Гарбар і к.б.н. О.В. Гарбару за надання інформації щодо результатів перегляду фондових матеріалів ДПМ і поповнення малакологічного фонду музею черепашками *Planorbarius* з Житомирської області (інв. №№ G791-G794), к.б.н. О.І. Уваєвій за допомогу у підборі літературних джерел і поповнення малакологічного фонду зборами молюсків-планорбід з різних регіонів України (по роду *Planorbis* – інв. №№ G801, G802, G954, G961, G976), к.б.н. М.В. Вінарському (Омський державний педагогічний університет) – за поповнення малакологічного фонду матеріалами з Сибіру і Казахстану (по родах *Planorbarius* і *Planorbis* – інв. №№ G1005, G1055, G1059).

Результати досліджень

Згідно з поглядами західних малакологів [14-16 та ін.], рід *Planorbarius* представлений у фауні України та, відповідно, у малакологічному фонді ДПМ одним поліморфним видом – *P. corneus*. Засновник „компаративного методу” в малакології Я.І. Старобогатов та його послідовники виділяють у роді *Planorbarius* різну кількість видів [8, 9]. 5 видів були вказані А.П. Стадніченко [7] для України: *P. corneus*, *P. purpura* (O.F.Müller, 1774), *P. grandis* (Dunker, 1856), *P. banaticus* (Lang, 1856), *P. stenostoma* (Bourguignat in Servain, 1881).

Використовуючи опублікований А.П. Стадніченко ключ для визначення видів роду *Planorbarius* [7], Д.А. Гарбар [1] виявила в малакологічному фонді ДПМ 4 таксони: *P. corneus*, *P. purpura* (рис. 1), *P. banaticus* (рис. 2), *P. grandis* (рис. 3). Проте

подальші дослідження молюсків роду *Planorbarius* на території України показали, що ці форми неможливо надійно розмежувати на підставі комплексного аналізу ані лише конхологічних [1], ані конхологічних і анатомічних (будова статевої системи) [2] лінійних параметрів і розрахованих за ними індексів. Проведений Д.А. Гарбар каріологічний і генетичний аналіз молюсків роду *Planorbarius* також не підтвердив видової самостійності *P. purpura*, *P. banaticus* і *P. grandis* [2].

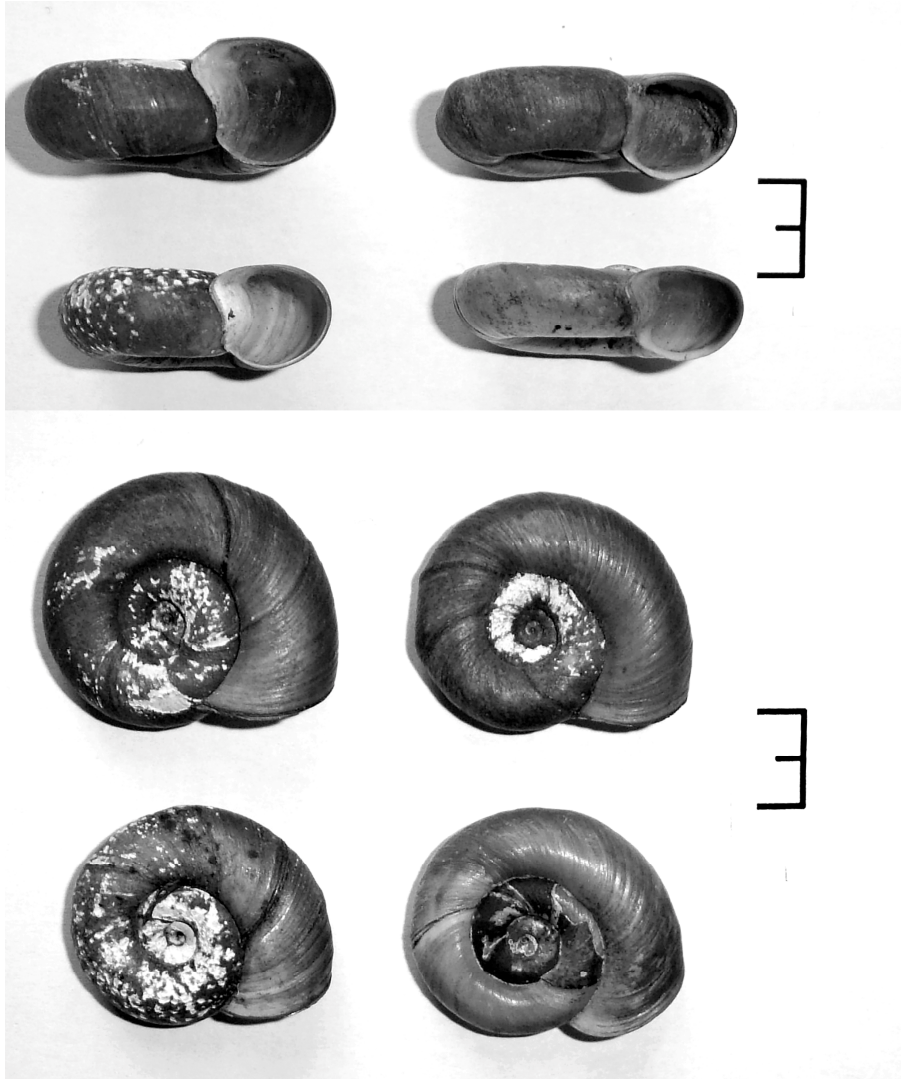


Рис. 1. Черепашки *P. corneus* з околиць с. Руда (Львівська обл., Кам'яно-Бузький р-н, інв. № G422), віднесені Д.А. Гарбар [1] до *P. corneus* s. str. (зліва) і *P. purpura* (справа). Масштаб: велика поділка – 10 мм, мала – 5 мм.

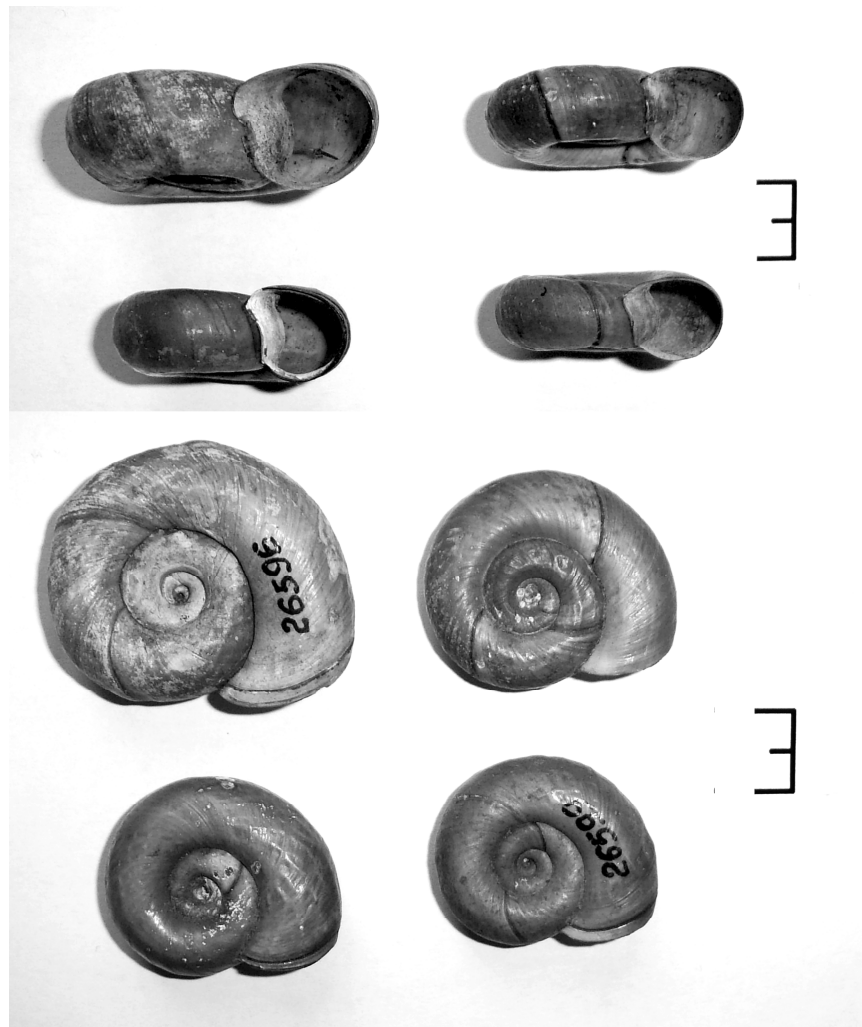


Рис. 2. Черепашки *P. corneus* з околиць с. Руда (Львівська обл., Кам'яно-Бузький р-н, інв. № G424), віднесені Д.А. Гарбар [1] до *P. corneus* s. str. (зліва) і *P. banaticus* (справа). Масштаб: велика поділка – 10 мм, мала – 5 мм.

Отже, *P. purpura*, *P. banaticus* і *P. grandis* на теперішній час можна розглядати лише як конхологічні форми поліморфного виду *P. corneus*, які, очевидно, не мають жодного таксономічного статусу, проте добре відображують особливості внутрішньовидової і внутрішньопопуляційної (див. рис. 1-3) конхологічної мінливості цього виду. Однією з головних відмінностей між „видами” *Planorbarius* у розумінні Я.І. Старобогатова є швидкість наростання обертів [7-9], максимальна у *P. grandis* і мінімальна у *P. banaticus* [8]. Відповідно змінюються й максимальні розміри черепашок. Відмінності у формі устя, опуклості обертів та глибині шва між

ними, про які згадує Я.І. Старобогатов [8, 9], також можуть бути обумовлені відносною швидкістю наростання обертів. Так, якщо останній оберт черепашки швидше наростає у висоту, він набуває опуклішої форми, відповідно змінюється форма устя і збільшується глибина шва.



Рис. 3. Черепашки *P. corneus* з околиць м. Монастирська (Тернопільська обл., Монастирський р-н, інв. № G423), віднесені Д.А. Гарбар [1] до *P. corneus* s. str. (зліва) і *P. grandis* (справа). Масштаб: велика поділка – 10 мм, мала – 5 мм.

Загалом в основному фонді ДПМ станом на кінець 2008 р. знаходиться 42 одиниці зберігання (684 черепашки) *P. corneus* з території України, 6 од. зб. (58 черепашок) з інших країн: Польщі (збори кінця XIX ст.), Росії (збори початку XXI ст. з Омської обл.). Матеріали з України в часовому відношенні презентують період з кінця XIX ст. [13] до 2008 р., в адміністративному – зібрані на території Львівської, Тернопільської, Івано-Франківської, Волинської, Житомирської та Чернігівської областей. Водойми, з яких було зібрано зазначені матеріали, знаходяться в басейнах Західного Бугу, Дністра, Південного Бугу, Дніпра, Дунаю (басейн Пруту).

Проведена у 2002 р. наукова ревізія колекції прісноводних легеневих молюсків ДПМ [5] показала присутність в основному фонді музею лише одного виду з роду *Planorbis*, а саме широко розповсюдженого голарктичного [15, 16] виду *Planorbis planorbis* (Linnaeus, 1758). Загалом українськими малакологами [7, 10] для фауни України згадується ще 2 види роду *Planorbis*: *P. carinatus* (O.F.Müller, 1774) і *P. philippianus* Locard, 1897. Російські дослідники, розділяючи *P. carinatus* на декілька самостійних видів [17, 18], вказують два з них для України (див. нижче).

Загально визнаним є на теперішній час лише видовий статус *P. planorbis* і *P. carinatus* [4, 14-16 та ін.].

На підставі аналізу літературних джерел [4, 7-10, 14-16, 18] основними діагностичними ознаками, які відрізняють черепашки *P. carinatus* від *P. planorbis*, слід вважати більшу швидкість наростання обертів і розташування добре вираженого кіля переважно по периферії (посередині) останнього оберту. У *P. planorbis* ступінь розвитку кіля значно варіює [7]. У типовому випадку кіль проходить поблизу нижньої (базальної) поверхні черепашки, але в окремих екземплярів він може зміщуватися догори, досягаючи середини останнього оберту [4, 7, 15 та ін.]. Такі особини *P. planorbis* зі зміщеним до середини кілем дещо нагадують *P. carinatus* (див. вище) і можуть стати причиною помилкового визначення [15].

У своєму каталозі Й.Бонковський [13], крім типової форми *P. marginatus* (синонім *P. planorbis*), згадує також *P. marginatus var. carinatus*. Проте єдиною диференціальною ознакою для виділення цієї форми служить зміщений до середини останнього оберту кіль, що може спостерігатися не лише в *P. carinatus*, але й у *P. planorbis* (див. вище). На приведеному в каталозі Й. Бонковського [13] рисунку черепашки *P. marginatus var. carinatus* добре видно, що її оберти наростають відносно повільно (рис. 4, Г), що відповідає *P. planorbis*, а не *P. carinatus*.

Під час наукової ревізії колекції прісноводних легеневих молюсків [5] встановлено, що в основному фонді музею знаходилося 8 одиниць зберігання, визначених як *P. marginatus var. carinatus* [13] або *P. carinatus*. З них Й. Бонковським [13] визначені матеріали з таких місць збору:

- 1) Львівська обл., Пустомитівський р-н, смт Щирець, 3 екз., інв. № G389;
- 2) Львівська обл., Кам'яно-Бузький р-н, с. Руда, 10 екз., інв. № G393;
- 3) Львівська обл., Перемишлянський р-н, м. Бібрка, 2 екз., інв. № G440 (рис. 5);
- 4) Львівська обл., Сокальський р-н, с. Поториця, 13 екз., інв. № G442;
- 5) Івано-Франківська обл., Галицький р-н, м. Галич, 2 екз., інв. № G439;
- 6) Польща, Підкарпатське (колишнє Жешувське) в-во, м. Стшижув, 2 екз., інв. № G400.

Черепашки з Щирця і Бібрки (рис. 5) згадані у переліку матеріалів, на підставі яких було зроблено опис *P. carinatus* у монографії А.П. Стадниченко [7].

Ще дві невеликі вибірки зібрані орієнтовно у першій половині ХХ ст. (дати збору відсутні) в таких місцевостях:

- 1) Львівська обл., Пустомитівський р-н, смт Щирець, 4 екз., інв. № G309;
- 2) Івано-Франківська обл., Галицький р-н, с. Дубівці, 10 екз., інв. № G216.

Перегляд згаданих вище матеріалів з'ясував, що усі вони належать до *P. planorbis* [3], що й внесено до картотеки та бази даних малакологічного фонду. На приведеній фотографії (рис. 5) добре видно, що оберти черепашок наростають повільніше, ніж у справжнього *P. carinatus*. При цьому особливо показовим є порівняння із зображенням черепашок *P. carinatus* у роботах дослідників із Середньої Європи (рис. 4, Д і З).

Різні дослідники відзначають відносну конхологічну стабільність *P. carinatus* [4, 15, 16], особливо у порівнянні з таким мінливим видом, як *P. planorbis*. Проте зображення черепашок *P. carinatus* можуть більш або менш суттєво відрізнятися не лише в роботах різних дослідників, але навіть у різних публікаціях одного дослідника або авторського колективу. Так, в одній з публікацій О.В. Солдатенко і

Я.І. Старобогатова [17] увесь останній оберг черепашки *P. carinatus* є значно розширеним порівняно з передостаннім обергом (рис. 4, Б), в іншій роботі [18] – суттєво розширеною є лише остання чверть останнього оберту (рис. 4, В). Загалом порівняння зображень черепашок *P. carinatus* у роботах різних авторів (рис. 4) викликає певні сумніви в тому, що всі вони мали справу з одним видом.

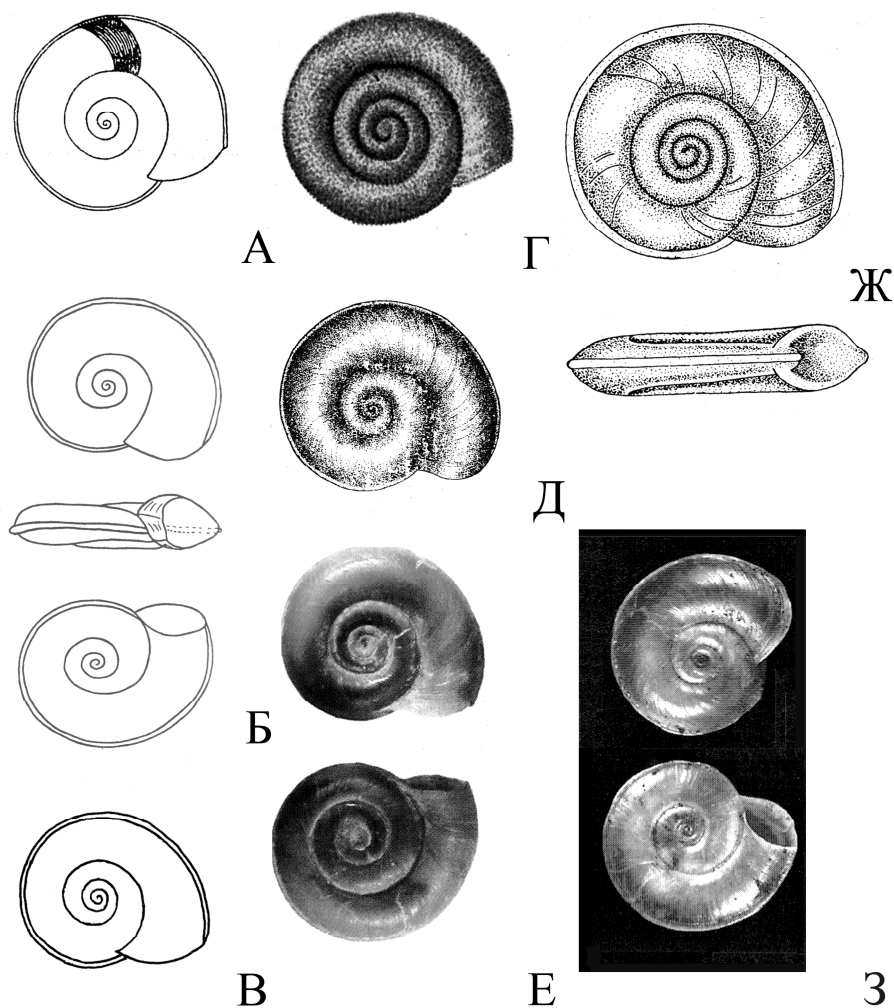


Рис. 4. Зображення черепашок *P. carinatus* у роботах різних авторів: А – за Я.І. Старобогатовим [8], Б – за О.В. Солдатенко та Я.І. Старобогатовим [17], В – за О.В. Солдатенко та Я.І. Старобогатовим [18], Г – за Й. Бонковським [13], Д – за А. Пехоцьким [16], Е – за О.І. Уваєвою [10], Ж – за А.П. Стадниченко [7], З – за П. Гльоером і К. Мейер-Брооком [14].



Рис. 5. Черепашки *P. planorbis* з околиць м. Бібрка (Львівська обл., Перемишлянський р-н, інв. № G440), описані Й. Бонковським [13] як *P. marginatus* var. *carinatus*. Масштаб: велика поділка – 10 мм, мала – 5 мм.

Швидкість наростання обертів черепашки переважно характеризують відношенням ширини останнього оберту до ширини передостаннього (а фактично – до ширини видимої згори частини передостаннього оберту, не перекритої останнім). За В.І. Жадіним [4], у *P. carinatus* останній оберт удвічі ширший, ніж передостанній. За А. Пехоцьким [16], у *P. planorbis* останній оберт не більше, ніж у 2 рази ширший за передостанній; у *P. carinatus* – більше, ніж у 2 рази. Згідно з монографією О.І. Уваєвої [10], ширина останнього оберту перевищує ширину передостаннього у 1,4-2,1 рази для *P. planorbis* і не менше, ніж у 2,4 рази для *P. carinatus*. Проте з додатків до монографії бачимо, що, по-перше, конхіометричні дослідження були проведені лише для 20 черепашок *P. carinatus* і 20 черепашок *P. planorbis*, зібраних у заплаві Дунаю поблизу смт Вилкове Одеської обл. По-друге, середнє арифметичне значення відповідного індексу та його похибка становили для *P. carinatus* $2,46 \pm 0,24$. Отже, навіть у межах обстеженої автором вибірки мали бути екземпляри, в яких відношення ширини останнього оберту до ширини передостаннього було меншим, ніж 2,4. За О.В. Солдатенко і Я.І. Старобогатовим [17], відношення ширини останнього

до ширини передостаннього оберту в *P. carinatus* коливається ще більше: від 1,86 до 3,50.

На оригінальних рисунках з монографії А.П. Стадниченко [7] помітно, що у черепашки *P. carinatus* (рис. 4, Ж) відносна ширина останнього оберту є дещо більшою у порівнянні з черепашкою *P. planorbis* переважно за рахунок ширини кіля. Теоретично навіть у *P. planorbis* при зміщенні кіля до середини останнього оберту ширина цього оберту має дещо збільшуватися, а сам оберт і, відповідно, черепашка – набувати більш сплющеної форми, що також згадується як одна з допоміжних ознак при диференціації черепашок *P. carinatus* і *P. planorbis* [15]. Таким чином, при визначенні черепашок *Planorbis* дуже важливо розрізняти видоспецифічні конхологічні риси та особливості, пов'язані з нетиповим розміщенням кіля в окремих особин *P. planorbis*.

Хоча жоден дослідник не надавав діагностичного значення забарвленню черепашок *Planorbis*, цікаво зауважити, що більшість дослідників згадують світліше забарвлення черепашок *P. carinatus* порівняно з *P. planorbis*: від світло-рогового [4, 15] або жовто-рогового [16] до зеленкуватого [16] або майже білого [4, 16]. Винятком є опис А.П. Стадниченко [7], згідно якого колір черепашок зазначених видів практично не відрізняється, а черепашки *P. carinatus* можуть мати навіть буре або коричневе забарвлення. У монографії О.І. Уваєвої [10] загалом немає класичних описів конхологічних і анатомічних ознак досліджених нею видів.

За матеріалами дослідників із Середньої Європи [14-16], черепашки *P. carinatus* є загалом дещо меншими, ніж у *P. planorbis*. Їх ширина (діаметр) переважно не перевищує 15 мм у Німеччині [14, 15] і 17 мм у Польщі [16]. За даними А.П. Стадниченко, навпаки, ширина черепашок *P. carinatus* може досягати 22 мм, *P. planorbis* – 18,8 мм. Середні розміри черепашок з пониззя Дунаю, промірних О.І. Уваєвою [10], також були більшими у *P. carinatus*, ніж у *P. planorbis*. Середня ширина черепашок становила відповідно 16,27 та 14,23 мм.

На теперішній час у малакологічному фонді ДПМ зберігаються лише 2 черепашки *Planorbis* (рис. 6), які більш-менш відповідають зображенню *P. carinatus* у сучасних монографічних роботах польських [16] і німецьких [14, 15] малакологів. Щоправда, в останньому випадку відносна ширина останнього оберту є помітно ширшою, особливо якщо розглядати черепашки знизу (рис. 4, З). Згадані черепашки були зібрані в травні 2003 р. в заплаві Дунаю поблизу смт Вилкове Кілійського р-ну Одеської обл. і люб'язно передані до малакологічного фонду ДПМ О.І. Уваєвою. Черепашка з тої самої популяції зображена у монографії авторки [10] (рис. 4, Е).

У зв'язку з можливістю помилкового визначення (див. вище) важко з'ясувати реальний ареал *P. carinatus* на території України. За даними В.І. Жадіна [4], цей вид трапляється в басейнах Дунаю, Дністра, Дніпра. Аналіз музейних колекцій показав відсутність черепашок справжнього *P. carinatus*, зібраних на території західного регіону України, не лише в малакологічному фонді ДПМ (див. вище), а також у колекції молюсків проф. В.І. Здуна, яка зберігається у Зоологічному музеї Львівського національного університету ім. І. Франка [12]. О.І. Уваєва [11] знайшла черепашки цього виду лише в зоологічному музеї Національного науково-природничого музею НАН України (м. Київ): збори О.В. Корнюшина з басейну Дніпра на території Волинської обл.



Рис. 6. Черепашки *P. carinatus* із заплави Дунаю (Одеська обл., Кілійський р-н, смт Вилкове, 2003 р., інв. № G976), передані до малакологічного фонду О.І. Уваєвою.

А.П. Стадниченко [7] відносить *P. carinatus* до рідкісних видів і зауважує, що за 20 років систематичних досліджень прісноводної малакофауни України вона знаходила його лише тричі в околицях м. Ковель (Волинська обл.), смт Івано-Франкове (Львівська обл.) і с. Повч (Житомирська обл.). Цікаво, що в тих самих місцевостях дослідниця знаходила й молюсків *P. planorbis* з нетипово розміщеним кілем.

О.І. Уваєва [10, 11] наводить *P. carinatus* для басейнів Дунаю, Південного Бугу, Західного Бугу, Дніпра. У басейні Дністра *P. carinatus* не був виявлений на початку ХХІ ст. ані О.І. Уваєвою, ані під час незалежних досліджень прісноводних малакокомплексів басейну верхів'я Дністра Р.І. Гуралем [3]. Згідно таблиці 43 у монографії О.І. Уваєвої [10], найбільша кількість знахідок *P. carinatus* була зроблена дослідницею в басейні Дунаю. На жаль, у роботі наведені проміри та зображення черепашок *P. carinatus* лише для заплави Дунаю (див. вище). За даними П. Гльєєра [15], *P. carinatus* зрідка трапляється в басейні Дунаю також на території Словаччини та Угорщини, проте для Угорщини частими є випадки помилкового визначення.

Фрагментарними та малоінформативними є вказівки російських малакологів про знахідки *P. carinatus* на території України. О.В. Солдатенко та Я.І. Старобогатов [17, 18], продовжуючи методичний підхід Я.І. Старобогатова до подрібнення „класичних” видів прісноводних молюсків і заниження ступеня можливої

внутрішньовидової конхологічної мінливості, виділяють 3 види *Planorbis* з положенням кіля більш або менш на периферії останнього оберту: *P. carinatus*, *P. kubanicus* Soldatenko et Starobogatov, 1998 і *P. dubius* Hartmann, 1821. З них в оглядовій публікації по роду *Planorbis* [18] конкретно для території України вказуються *P. carinatus* (в одному місці статті – для півдня України, в іншому – просто для України) і *P. kubanicus* (просто для України). Цікаво, що в попередній публікації тих самих авторів [17] *P. kubanicus* для України взагалі не згадується, а для *P. carinatus* згадується досліджений авторами конхологічний матеріал з колекції Зоологічного інституту РАН (м. Санкт-Петербург), зібраний у Дніпрі поблизу Києва (отже, не на півдні країни). Очевидно, той самий матеріал згадує у своїй монографії також А.П. Стадниченко [7].

Крім переданих О.І. Уваєвою черепашок із заплави Дунаю (рис. 8), решта черепашок *Planorbis* з основного фонду музею належить до *P. planorbis*. Загалом це 54 одиниці зберігання. З них 44 од. зб. (1152 черепашки) репрезентують внутрішньо- і міжпопуляційну, вікову і, можливо, географічну мінливість цього виду на території України. Вибірки зібрані за період з кінця XIX ст. [13] до 2008 р. у Львівській, Тернопільській, Івано-Франківській, Волинській, Житомирській, Чернігівській і Донецькій областях; у басейнах рік Західного Бугу, Дністра, Південного Бугу, Дніпра, Дону (басейн Сіверського Донця). Решта матеріалів (10 од. зб., 224 черепашки) зібрана на території Польщі (кінець XIX ст.), Росії (початок XXI ст., Московська і Омська обл.), Казахстану (початок XXI ст.).

Висновки

У малакологічному фонді ДПМ представлені переважно широко розповсюджені види розглянутих родів: *P. corneus* (загалом 48 одиниць зберігання, 742 черепашки з України, Польщі, Росії) і *P. planorbis* (54 од. зб., 1376 черепашок з України, Польщі, Росії, Казахстану). Фондові матеріали, описані в каталозі Й. Бонковського [13] як *P. marginatus* var. *carinatus*, належать не до *P. carinatus*, а до *P. planorbis*. Це підтверджує відносна швидкість наростання обертів черепашки.

Проведений аналіз літературних джерел виявив, що описи та, особливо, зображення черепашок *P. carinatus* можуть більш або менш суттєво відрізнитися в публікаціях різних авторів. Враховуючи підкреслену багатьма авторами відносну конхологічну стабільність *P. carinatus*, це викликає сумніви в тому, що в усіх проаналізованих роботах описаний один і той самий вид.

Серед матеріалів основного фонду ДПМ присутні лише 2 черепашки *Planorbis* із заплави Дунаю, які більш або менш відповідають зображенням *P. carinatus* у монографічних роботах малакологів із Середньої Європи (Німеччини, Польщі). Проте навіть у них швидкість наростання обертів є помітно нижчою, ніж у роботах німецьких малакологів. Це є особливо добре помітним, якщо розглядати черепашки не лише зверху, але й знизу.

Аналіз кількісного і якісного складу відповідних матеріалів малакологічного фонду ДПМ показав, що вони можуть бути в подальшому використані для дослідження різних форм внутрішньовидової мінливості таких широко розповсюджених видів молюсків-планорбід, як *P. corneus* і *P. planorbis*: внутрішньо- і міжпопуляційної, вікової, географічної мінливості.

1. Гарбар Д.А. Рід *Planorbarius* (Gastropoda, Pulmonata, Bulinidae) у фауні України // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2003. – Т. 18. – С. 123-126.
2. Гарбар Д.А. Моллюски роду *Planorbarius* (Gastropoda, Pulmonata, Bulinidae) фауни України: аналіз морфологічних, каріологічних та генетичних ознак: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: спец. 03.00.08 „Зоологія”/ Д.А. Гарбар. – К., 2006. – 21 с.
3. Гураль Р.І. Видовий склад прісноводних черевоногих моллюсків басейну верхів'я Дністра // Вісн. Львів. ун-ту. Серія Біологічна. – 2003. – Вип. 33. – С. 104-109.
4. Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1952. – 376 с. – (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. Т. 46).
5. Сверлова Н.В., Гураль Р.І. Видова різноманітність легеневих моллюсків (Gastropoda, Pulmonata) України у фондах Державного природознавчого музею НАН України // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2002. – Т. 17. – С. 27-31.
6. Сверлова Н.В., Гураль Р.І. Черевоногі моллюски роду *Theodoxus* у малакологічному фонді Державного природознавчого музею // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2008. – Вип. 24. – С. 11-20.
7. Стадниченко А.П. Прудовиковообразные (пузырчиковые, витушковые, катушковые). – К.: Наук. думка, 1990. – 292 с. – (Фауна Украины. Т. 29. Моллюски. Вып. 4).
8. Старобогатов Я.И. Клас Брюхоногие моллюски Gastropoda // Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (планктон и бентос). – Л.: Гидрометеиздат, 1977. – С. 152-174.
9. Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, Полихеты, Немертины. – СПб: Наука, 2004. – С. 9-491.
10. Уваєва О.І. Моллюски підродини Planorbinae України. – Черкаси: Чабаненко Ю.А., 2007. – 228 с.
11. Уваєва А.И., Гураль Р.И. Особенности распространения и экология моллюсков семейства Planorbidae (Gastropoda, Pulmonata) Украины // Ruthenica. – 2008. – Т. 18, № 2. – С. 25-38.
12. Царик Й., Гураль Р., Шидловський І., Яворський І., Федик У. Колекція прісноводних моллюсків В.І. Здуна у Зоологічному музеї Львівського національного університету імені Івана Франка // Вісн. Львів. ун-ту. Серія Біологічна. – 2005. – Вип. 40. – С. 111-119.
13. Wałowski J. Mięczaki (Mollusca) – Lwów: Wyd-wo Muzeum im. Dzieduszyckich, 1891. – 264 s.
14. Glöer P., Meier-Brook C. Süßwassermollusken. Ein Bestimmungsschlüssel für die Bundesrepublik Deutschland. – Neustadt, 1998. – 136 s.
15. Glöer P. Süßwassergastropoden Nord- und Mitteleuropas. Bestimmungsschlüssel, Lebensweise, Verbreitung. – Hackenheim: ConchBooks, 2002. – 327 s. – (Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise. Т. 73).
16. Piechocki A. Mięczaki (Mollusca). Ślimaki (Gastropoda). – Warszawa-Poznań: Państw. wyd-wo naukowe, 1979. – 187 s. – (Fauna słodkowodna Polski. Zesz. 7).
17. Soldatenko E.V., Starobogatov Ya.I. A new species of the genus *Planorbis* (Gastropoda Pulmonata Planorbidae) // Ruthenica. – 1998. – Vol. 8, № 1. – P. 59-63.
18. Soldatenko E.V., Starobogatov Ya.I. Genus *Planorbis* (Gastropoda Pulmonata Planorbidae) // Ruthenica. – 2000. – Vol. 10, № 1. – P. 23-35.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
 e-mail: sverlova@museum.lviv.net; gural@museum.lviv.net

УДК [581.55: 502.752] (292.452)

О.С. Климишин

**САМОРЕГУЛЯЦІЯ, САМООРГАНІЗАЦІЯ ТА ЕВОЛЮЦІЙНІ ЗМІНИ
СУКЦЕСІЙНИХ СИСТЕМ ВИСОКОГІР'Я УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ**

Климишин А.С. Саморегуляция, самоорганизация и эволюционные изменения сукцессионных систем высокогорья Украинских Карпат// Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 25-38.

С позиций системного подхода рассматриваются универсальные принципы саморегуляции и самоорганизации сукцессионных систем карпатского высокогорья. Вводятся понятия „элементарная сукцессионная система”, „циклоценоз” (тип сукцессионной системы) и „сукцессионный комплекс”. Обосновывается правомерность рассмотрения элементарной сукцессионной системы в качестве основной единицы эволюционных изменений биогеоценотического покрова.

Klymyshyn O.S. Self-regulation, self-organization and evolutionary changes of the succession systems of Ukrainian Carpathians highlands // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 25-38.

From positions of approach of the systems universal principles of self-regulation and self-organization of the succession systems of Carpathians highlands are examined. Concepts are entered „elementary succession system”, „cyclocoenon” (type of the succession system) and „succession complex”. Legitimacy of consideration of the elementary succession system is grounded as basic unit of evolutionary changes of biogeocenotic cover.

Нові завдання з поглибленого вивчення біогеосфери, викликані зростаючим господарським навантаженням на навколишнє природне середовище, змушують приділяти особливу увагу порушенням динамічної рівноваги у біогеоценотичному покриві, дослідженню механізмів саморегуляції і самоорганізації на рівні взаємодіючих особин, ценопопуляцій і ценосистем, прогнозуванню основних напрямів сукцесійної трансформації біогеоценозів [35] та їх можливих еволюційних змін за умов посилення впливу антропогенних і кліматичних чинників [33, 36].

У цьому зв'язку, особливої актуальності набувають дослідження сукцесій високогірних біогеоценозів, де на відносно невеликих площах зосереджена значна різноманітність екотопів, у яких мікро-, макро- і мегаеволюційні процеси біоти відбуваються набагато активніше, ніж у рівнинних умовах.

Метою роботи було виявити особливості саморегуляції, самоорганізації та мегаеволюції сукцесійних систем карпатського високогір'я й обґрунтувати виділення елементарної сукцесійної системи, як основної одиниці еволюційних змін біогеоценотичного покриву.

Матеріал і методи досліджень

Під динамікою біогеоценозів розуміють їх зміни під впливом зовнішніх чинників і внутрішніх протиріч їх компонентів [20, 68, 73]. Більшість змін, які характеризують динаміку біогеоценозів, можна віднести до сукцесійних, зумовлених дією різноманітних чинників (кліматичних, едафічних, антропогенних тощо). Зміни ж в історичному масштабі відображають філоценогенетичні процеси [73].

На сьогодні існує декілька класифікацій сукцесій [2, 20, 55, 64, 73 та ін.], які складені з врахуванням тих чи інших джерел сукцесії, її рушійної сили, тривалості реалізації та динамічного потенціалу рослинного і біогеоценотичного покриву. Термін „сукцесія”, запропонований А. Тенслі [97], застосовується для визначення процесів трансформації ценосистем, які відбуваються під впливом внутрішніх (автогенна сукцесія: сингенез і ендоекогенез) або зовнішніх по відношенню до угруповань чинників (алогенна сукцесія) – природних або антропогенних [57]. Сукцесії підрозділяють також на первинні і вторинні, оборотні (циклічні) і необоротні, дигресивні (регресивні) і прогресивні, відновні (демутаційні), рекреаційні (ретрогресивні), радіаційні тощо [2, 76, 88 та ін.], хоч такий поділ є доволі умовним, оскільки природні й антропогенні зміни у багатьох випадках відбуваються одночасно.

За В.Д. Федоровим і Т.Г. Гільмановим [77], сукцесія визначається як векторизована зміна ценосистеми через ряд стадій, або серію змін, в напрямі до клімаксового, за Ф. Клементсом [90], або корінного, за В.Б. Сочавою [71], чи вузлового, за П.Д. Ярошенком [87], угруповання, що її завершує. Клімакс є відносно стабільним станом біогеоценозу, проте, як зазначає М.В. Диліс [20] слідом за В.М. Сукачовим [72], клімаксові ценосистеми знаходяться лише в стані сповільненої сукцесії, яка повністю ніколи не припиняється. Концепція клімаксу пройшла кілька етапів розвитку – від моноклімаксу до поліклімаксу і клімакс-мозаїки [3, 53, 65, 66, 76], і використовується багатьма сучасними біогеоценологами.

Серед багатьох визначень сукцесії найпоширенішим є розуміння її як процесу незворотної реорганізації біогеоценозу, який призводить до зміни одного ценозу на інший на певній ділянці території незалежно від характеру і природи чинників впливу [41, 52, 65, 72 та ін.]. Нами досліджено різні типи клімаксформуючих циклічних, або оборотних, дигресивно-демутаційних сукцесій (систем ценозів, або сукцесійних систем), які складаються з катастрофічних [73] і послідовних сукцесій [88] і значною мірою впливають на видове, популяційне й ценотичне різноманіття високогір'я Українських Карпат.

Аналіз застосування системної методології в еколого-фітоценологічних дослідженнях [1, 3, 5, 6, 8, 11, 18, 19, 22, 25, 46, 59, 78, 83, 84 та ін.] висвітлив її перспективність для вивчення універсальних закономірностей сукцесійної трансформації високогірних біогеоценозів.

Під сукцесійною трансформацією розуміємо процес поєднання як деструктивних змін ценосистем, так і компенсуючих їх конструкцій, загальний напрям якого спрямований на максимальну відповідність новоствореної в ході сукцесії ценосистеми умовам навколишнього середовища, що діють у даний конкретний відтинок часу. При цьому, ценосистему визначаємо, як сукупність організмів, які формують специфічне біоценотичне середовище (біотоп), що дозволяє існування певного набору видових популяцій у певному кількісному співвідношенні і у взаємодії між особинами і популяціями (у тому числі в межах трофічних біокомплексів) та середовищем в певних конкретних умовах (наприклад, фітоценоз, біогеоценоз), саморегуляцію сукцесійної системи – як різноманітні способи її збереження, наприклад, поліваріантність напрямів сукцесійних змін, а самоорганізацію сукцесійної системи – як процес відбору стійких варіантів структури, що запобігають її дезінтеграції.

У дослідженні сукцесійних систем застосовано метод популяційно-ценосистемного аналізу, який полягає в інтеграції еколого-демографічного напрямку популяційної екології й системного підходу [37]. Це передбачало комплексне вивчення сукцесійних механізмів на популяційному і екосистемному рівнях організації живого.

Результати досліджень та їх обговорення

Гомеостатичні механізми популяційної самоорганізації високогірних біогеоценозів. Високогір'я Українських Карпат складається з його природної частини, яка була сформована переважно внаслідок кліматичної вертикальної зональності, і антропогенної, сформованої внаслідок зниження верхньої межі лісу під впливом господарської діяльності людини. Трансформація біогенного середовища за довготривалого й постійного випасу, а в кінцевому підсумку зміна біогеопокриву природного високогір'я, в якому вторинні біогеоценози на більшості його території досягають стану параклімаксу, відбувається шляхом зміни вікової і віталітетної структури популяцій, внаслідок чого оновлюється видовий склад ценосистем (у тому числі склад флористично-ценофільного ядра ценозів), збільшується частка неповночлених популяцій, зменшується продуктивність фітомаси тощо. Таку трансформацію розглядають як антропогенну дигресію [16]. На місці корінних високопродуктивних біогеоценозів утворюються похідні більш пристосовані до антропогенного впливу щільнодернинні злакові ценосистеми, едифікаторна роль в яких переходить до *Nardus stricta* L. або до *Festuca supina* Schur. (= *Festuca airoides* Lam.), а інколи, у вологих ектопах, до *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv.

Інтенсивний випас на території, яку перед тим займали гірськочагарникові біогеоценози, спричинює глибоку трансформацію популяційної організації ценосистем [31, 69]. У складі угруповань зростає чисельність інвазійних і регресивних популяцій. У константних для первинних ценосистем видів збільшується смертність особин, зменшується їх фітомаса, знижується життєвість, унаслідок чого зі складу угруповань частина таких видів зникає. Випас гальмує демуаційні процеси і створює сприятливі умови для розвитку ценопопуляцій пасторальних рослин.

Еколого-демографічний аналіз корінних і вторинних субальпійських чагарничкових біогеоценозів виявив у них дію низки гомеостатичних механізмів самоорганізації, спрямованих на утворення оптимальної структури фітоценопопуляцій в конкретних умовах місцезростання [40]. За умов антропогенного навантаження у більшості рослин зменшується активність генеративного розмноження, натомість посилюється роль вегетативного поновлення, що позначається на віковому складі ценопопуляцій. Будова вікових спектрів не змінюється лише у ценопопуляцій, більш пристосованих до нових екологічних умов.

Автотрофний блок біогеоценозів альпійського поясу переважно формується з дефінітивних ценопопуляцій нормального типу з переважанням у віковому складі віргінільних особин. Антропогенна дигресія корінних лучних ценосистем верхньої частини субальпійського і альпійського поясів виявляється у входженні в угруповання пасторальних видів, зростанні загальної чисельності особин та їх щільності, що збільшує загальну напруженість фітогенного поля, спрощує структуру ценозів і спричиняє зниження фітомаси особин [28, 39].

Встановлення заповідного режиму активує демутаційні процеси у вторинному біогеоценотичному покриві високогір'я в напрямі відновлення корінних гірськочагарникових, чагарничкових і трав'яних ценосистем [29, 31, 32, 33, 38, 50, 51]. Часова континуальна сукупність корінного і похідних на його місці біогеоценозів, генетично пов'язаних між собою в процесі біогеоценогенезу, утворює циклічну сукцесійну систему.

Поняття циклічності змін біогеоценозів, елементарної сукцесійної системи, циклоценозу. Поняття „циклічні зміни біогеоценозів” багатьма вітчизняними і зарубіжними біогеоценологами і фітоценологами трактуються по-різному. Як зазначає В.М. Сукачов [73], біогеоценозам притаманні циклічні і корінні зміни та їх розвиток. До категорії циклічних змін, крім добових, сезонних і річних, В.Н. Сукачов відносить і зміни біогеоценозів, пов'язані з процесом їх відновлення. Корінні ж зміни, або власне сукцесії, визначаються як зміни якісного порядку [57, 73 та ін.], за яких відбувається зміна старого біогеоценозу новим біогеоценозом. Оборотно-вікові сукцесії інші автори також називають циклічними [68]. Б.М. Міркін та ін. [56] взагалі вважають, що циклічна сукцесія є варіантом сукцесій з поверненням до початкового стану за тривалості циклу більше 10 років, а якщо цикл триває менше 10 років – то це флуктуація. З іншого боку [56, с. 202], дигресивно-демутаційні сукцесії тривалістю більше 6-10 років вони також називають не сукцесіями, а флуктуаціями.

Ідеї циклічності присутні в працях З.В. Карамішевої [27] щодо комплексності рослинного покриву Центрально-Казахстанського дрібносопочника, у С.В. Вікторова [9] щодо еколого-генетичних просторових рядів угруповань степу, К.А. Малиновського [16, 47, 48] щодо генетичних рядів змін рослинності карпатського високогір'я, Б.М. Норіна [58-60] стосовно динаміки рослинного покриву в тундрі і лісотундрі та багатьох інших дослідників [4, 45, 75 і т. д.].

Отже, як бачимо, серед біогеоценологів до цього часу не існує єдиного підходу щодо бачення циклічності сукцесій. Виходячи з наведеного, вважаємо, по-перше, що сукцесія відбувається лише за умови зміни одного біогеоценозу на інший, тобто якісної зміни, а часовий критерій тут не має принципового значення, і, по-друге, будь-які сукцесійні зміни на певній території в умовах сталих флористичних і екологічних чинників, які починаються і закінчуються на певному етапі цих змін ценосистемою, практично однорідною з початковою корінною (клімаксовою), тобто мають оборотний характер і здатність повторюватися в часі, є циклічними. В рівній мірі це стосується як природних, так і антропогенних сукцесій. До цього висновку можна також дійти і за більш уважного аналізу схеми біогеоценогенезу, запропонованої В.М. Сукачовим та ін. (рисунок, 1), де стадія корінного (клімаксового) біогеоценозу періодично повторюється, утворюючи циклічну сукцесійну систему (рисунок, 2).

С.М. Разумовський [65-67], розвиваючи теорію клімаксу Ф. Клементса [90], вказує, що біогеоценози кожної території, однорідної за флористичним складом і фізико-географічною ситуацією, організовані в „сукцесійну систему”, яка спрямована на досягнення клімаксу (педоклімаксу). Серед головних положень, розробленої М.А. Голубцем і К.А. Малиновським [13-15, 47] еколого-фітоценотичної класифікації рослинності Українських Карпат, також зазначається, що корінна і похідні асоціації утворюють єдиний флористичний, екологічний та історико-генетичний комплекс.

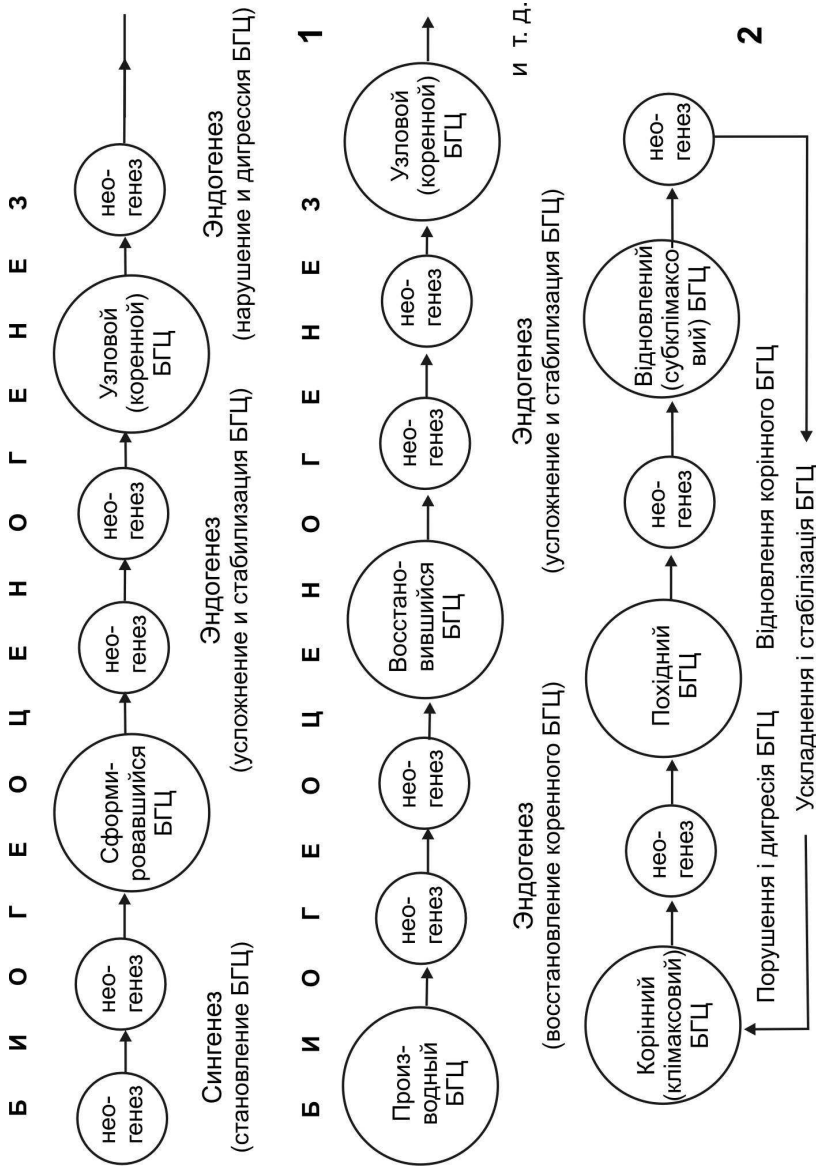


Рис. Циклічний характер сукцесійних змін біогеоценозів: **1** – схема біогеоценологічного процесу (біогеоценогенезу) за В.М. Сукачовим та ін. [13, с. 341]; **2** – графічна модель циклічної сукцесійної системи.

В поняття генезису К.А. Малиновським [48, с. 86] вкладається не „філоценогенез і ступінь історичної спорідненості угруповань, а зміст сукцесій, які наступали в період формування певних рослинних угруповань, наприклад, біловусників на місці смерекових лісів, соснових криволісь, букових лісів або поступового відновлення останніх”.

Таке розуміння динаміки ценосистем відповідає нашому баченню елементарної сукцесійної системи, яку визначаємо, як континуально-часову достатньо детерміновану сукупність генетично пов'язаних між собою угруповань в процесі біогеоценогенезу в межах території, яку займає корінний біогеоценоз (виділ корінної асоціації – за еколого-фітоценотичною класифікацією, ділянка корінного типу лісу – за лісівничо-екологічною класифікацією), цикл змін якого починається і завершується стадією клімаксу [37]. Близькими до елементарної сукцесійної системи поняттями є коло угруповань одного „флізе” М. Швінкерота [за 55] – певної екологічної ніші ландшафту (фації), де за відсутності антропогенного впливу формується однорідне угруповання, та сукцесійний цикл Г.Д. Диміної [21].

Сукцесійні системи представлені різними типами – циклоценонами, кожен з яких, що існує, існував у минулому і може виникнути в майбутньому, є історично сформованою в однорідних умовах екотопу морфо-функціональною системою (певним набором угруповань), яка має свій тип біогеоценогенезу і здійснюється шляхом просторово-часової зміни ценосистем. Тип сукцесійної системи (циклоценон) характеризує сукцесійні зміни в межах едафоцену – об'єднання корінних (в межах типу біогеоценозу) і похідних на їх місці біогеоценозів за показниками генезису, флористичного складу і ґрунтово-кліматичних умов, за екосистемологічною (біогеоценологічною) класифікацією М.А. Голубця [12], або типу лісорослинних умов у лісовій типології у визначенні, прийнятому Народою з лісової типології 1950 року. В межах високогірних біогеоценозів (біогеосистем субальпійського і альпійського поясів, біогеомасивів гірських хребтів тощо) сукупності циклоценонів об'єднуються в сукцесійні комплекси.

Подібних поглядів дотримуються і польські фітоценологи, які розробляють концепцію „сталого екологічного ніші”, або „типу місцевиростань” [89, 91, 94-96], за якою будь-який тип місцевиростання з чітко визначеним і постійним набором чинників середовища має притаманний лише йому ряд фітоценозів, які змінюють один одного в часі. При цьому, кожному типу місцевиростань відповідає декілька похідних угруповань, але тільки одне кінцеве є гомеостатичним [98].

Стійкість сукцесійної системи набагато вища, ніж у окремого організму, популяції чи ценозу. За несприятливих зовнішніх впливів вона зберігається значно довше. В той же час біогеоценогенез не завжди повністю завершується клімаксовою ценосистемою, а демуаційна трансформація може бути порушеною зовнішніми чинниками на будь-якій стадії. Хід сукцесії також залежить від сили порушення біотопу зовнішніми чинниками, тривалості порушення, від території, на якій відбулося порушення, від рослинності, яка оточує порушену площу тощо. Природний і антропогенний вплив незначної сили може не призводити до загибелі ценосистеми, проте може загальмувати її розвиток на певній стадії на невизначено тривалий термін, утворюючи різні види клімаксу.

У біогеоценотичному покриві природного високогір'я Українських Карпат присутні три групи сукцесійних систем. Перша з них об'єднує корінні субальпійські гірськочагарникові і похідні від них чагарничкові і трав'яні біогеоценози, друга – корінні чагарничкові і похідні від них трав'яні біогеоценози субальпійського і

альпійського поясів, третя – корінні і похідні від них субальпійські і альпійські трав'яні біогеоценози.

На площах корінних чагарникових гірськососнин і душекєвін та лише окремих трав'яних ценозів формуються складні поліциклічні суцесійні системи [37] з великим бета-різноманіттям (числом стадій). На територіях, зайнятими корінними чагарничковими і трав'яними угрупованнями, в процесі біогеоценогенезу формуються моноциклічні і прості поліциклічні суцесійні системи, які в загальних рисах складаються з коротких лінійних або дивергентних дигресивних рядів та лінійних або конвергентних демуаційних рядів [38].

Особливості самоорганізації та еволюційних змін суцесійних систем карпатського високогір'я. Застосування системного підходу до вивчення біотичних і біокосних об'єктів дало можливість зрозуміти, що на різних рівнях їх організації процеси еволюції відбуваються по-різному. Поняття „еволюція ценосистем” більшістю фітоценологів і біогеоценологів застосовується для узагальнення процесів їх розвитку на різних ступенях організації [26, 72, 79, 82]. Як вважають О.В. Яблоков [86] і Я.П. Дідух [17], процес еволюції фітоценосистем не вкладається в рамки макроеволюції. На відміну від мікроеволюції (еволюційні перетворення видової популяції) і макроеволюції (еволюційні перетворення виду), тут діють якісно інші механізми передачі спадкової інформації, у зв'язку з чим процес еволюції рослинного покриву цими авторами умовно визначається як „мегаеволюція”. Цей термін використовував також І.І. Шмальгаузен [85] для означення еволюційних перетворень біогеосфери. Геоісторичний процес становлення біогеоценозів був названий В.М. Сукачовим [73] філоценогенезом, який тісно пов'язаний з паралельними процесами флоро- і фауногенезу, що визначають якісний (видовий) склад біогеоценозів. Еволюція організації ценосистем спрямована на підвищення ступеня незалежності внутрішньоценозного середовища від флуктуацій зовнішніх чинників [62]. Очевидно, стабільне середовище, що утворюється ценозом, підвищує його стійкість завдяки здатності гасити мутаційні процеси [23]. Звичайно, слід мати на увазі, що історико-еволюційні зміни біотичних і біокосних систем є завжди взаємообумовленими (спряженими), які С.С. Шварц [82] запропонував називати синеволюцією, а Б.О. Биков [7] біоценогенезом.

Як хорологічну і функціональну, динамічно стійку системну єдність, біогеоценоз визнають елементарною одиницею біогеосфери. Проте біогеоценози, на нашу думку, не можна трактувати основною одиницею еволюції біогеоценотичного покриву, тому що в переважній більшості вони не відтворюють самих себе, а є лише певними стадіями суцесійних рядів. Як зазначають Б.М. Міркін [54] і Р. Уїттекер [76], у фітоценозів (і біогеоценозів) немає власної історії, а складається вона з історій ценопопуляцій, що пов'язані переважно через упаковку реалізованих екологічних ніш в єдиному гіперпросторі ресурсів фізичного простору та біотичних відносин.

При виділенні елементарної одиниці еволюційних змін біогеоценотичного покриву, слід враховувати динамічний критерій по відношенню до корінного (клімаксового) біогеоценозу. За С.М. Разумовським [65-67], до ценосистем, здатних до еволюціонування, належать не первинні угруповання (у широкому розумінні), а сукупності біогеоценозів (суцесійні системи), пов'язані відносинами детермінованої ендоекогенетичної суцесії. На нашу думку, саме елементарна суцесійна система, якій властиві стійкість і періодична оборотність в часі, а отже здатність до самовідтворення, і є елементарною одиницею еволюційних змін біогеоценотичного

покриву, хоча часткові зміни відбуваються і в біогеоценозах, які представляють окремі сукцесійні стадії.

Загальновідомо, що індивідуальний розвиток організмів визначається, властивим конкретному біологічному виду, генотипом, а основою еволюції слугує індивідуальна генотипічна мінливість. Рушійним фактором еволюції є відбір, а завдяки фактору ізоляції забезпечується внутрішньовидова дивергенція, яка визначає різноманітність видів [70]. На популяційному рівні організації роль пам'яті і регулятора виконує генофонд конкретної популяції [10]. Тут еволюційний процес здійснюється шляхом відбору окремих індивідуумів за допомогою дії фітогенних полів у межах ценоосередків або груп особин одного виду, що відбувається на зміні ценотичної ролі популяції по відношенню до едифікатора [17].

У сукцесійних систем високогір'я в процесі біогеоценогенезу спостерігається своєрідна спадкова мінливість, боротьба за існування, певна ізоляція і природний добір видових ценофільних популяцій, тобто в них в тій чи іншій мірі діють усі фактори, які властиві мікро- і макроеволюції. Аналогом дивергенції в сукцесійних системах виступає диференціація, проявом якої, очевидно, є їх поліваріантність, яка забезпечує досягнення рівності між сукцесійною системою в процесі її розвитку і змінними умовами зовнішнього середовища. Еволюційний розвиток сукцесійних систем визначається генопластом [10] первинного набору ценофільних видових популяцій, який виконує роль пам'яті і регулятора і є аналогом генотипу та генофонду на екосистемному рівні організації.

Такому набору популяцій видів у високогір'ї Українських Карпат найближче відповідають флороценоантипи (або флороценоантипи) [45], а популяційний склад ценозів, які утворюють окремі типи сукцесійних систем, зумовлюється флороценоантипною диференціацією рослинного покриву.

Доки цей набір є постійним, структура конкретної елементарної сукцесійної системи самовідтворюється, у разі ж зміни компонентів, сукцесія відхиляється від норми. У випадку фіксації такої зміни в якості нової форми, ця трансформація може розглядатися, як елементарний акт філоценогенезу [24, 43]. При цьому, мегаеволюцію біогеоценотичного покриву можна визначити, як еволюцію організації сукцесійних систем, що не заперечує визначення філоценогенезу В.В. Жерихініним [99], який пропонує розуміти під ним процес набуття біотичною складовою екосистеми стійких самовідтворюваних відхилень від попередньої норми її організації.

До таких відхилень належить явище скорочення стадій сукцесійних систем. Інколи час проходження окремих стадій сукцесії може скорочуватися до мінімуму, створюючи враження їх повного випадіння. Проте є випадки, які дійсно свідчать про випадіння окремих стадій сукцесії. У сукцесійних системах лише угруповання клімаксового типу відзначаються відносною рівновагою продукційно-деструктивних процесів. Досягнення стійкості в процесі демуації визначається низкою втрат на попередніх стадіях. Саме тому існує тенденція до скорочення числа сукцесійних стадій, що переводить систему у ранг більш заощадливих. Якщо умовно вважати сукцесію особливим типом онтогенезу [100], то її вкорочення можна розглядати як філоценогенетичну модель неотенії [42], адже в обох випадках редукція окремих стадій розвитку призводить до мінімізації витрат для досягнення, в першому випадку, репродуктивного періоду, а в другому – клімаксової стадії.

Слід зазначити, що вкорочення сукцесії характерне для сукцесійних систем субальпійського, а особливо альпійського поясу карпатського високогір'я, де,

порівняно з іншими рослинними поясами, створюються найекстремальніші умови природного середовища. Саме тут заощадження ресурсів (пластичного матеріалу та використаної енергії) є необхідною умовою конкурентоздатності новостворених структурно-функціональних одиниць. Крім того, згідно із законом максимізації енергії [68], у боротьбі з іншими системами зберігається лише та з них, яка сприяє найкращому надходженню енергії, з одного боку, та використовує більшу її частину найефективнішим способом, що підпорядковується другому закону термодинаміки. Напрямок розвитку системи за принципом заощадження енергії визначає адаптаціогенез, який є основним детермінуючим чинником еволюції [61, 63, 93].

Розповсюдження на значних площах високогір'я Українських Карпат таких ландшафтотвірних ценосистем, як трироздільноситничники, пухнастокуничники, вічнозеленоосочники, зігнутоосочники тощо, свідчить про формування субклімаксових біогеоценозів на передостанніх стадіях суцесії через втрату клімаксовими ценосистемами свого регуляторного потенціалу внаслідок зменшення їхньої площі. Оскільки і клімаксові біогеоценози, і попередні стадії суцесій є продуктами еволюції коадаптацій між співіснуючими популяціями [29], то оптимізація співвідношення між стабільністю клімаксових ценосистем і суцесійними витратами має бути важливим чинником самоорганізації суцесійних систем в процесі їх мегаеволюції, що і підтверджує вкорочення суцесій в екстремальних умовах високогір'я.

Слід однак зауважити, що утворення нових суцесійних систем є тривалим історичним процесом. Він потребує не меншого, а, ймовірно, навіть більшого часу, ніж формування нових видів. Вести мову про виникнення антропогенних ценозів, про антропогенну еволюцію також навряд чи є підстави. Всі угруповання, що описуються під цією назвою, при більш прискіпливому розгляді виявляються модифікаціями, інколи зовнішньо значно зміненими, певних стадій, частіше за все початкових, існуючих нині суцесійних систем. Звичайно, що вони не здатні без дії зовнішнього чинника до самопідтримання, а тим більше до самовідтворення.

Остання великомасштабна планетарна філоценогенетична перебудова суцесійних систем відбулася ще в середині крейдового періоду, яка була викликана витісненням голонасінних рослин покритонасінними [23]. Поселяючись на якійсь певній території, покритонасінні переривали хід нормальної суцесії мезофітних угруповань, які раніше існували на цій території, на якій вони вже не відновлювалися. Це пов'язано, мабуть, з тим, що ценосистеми відносно слабо інтегровані і їхні елементи часто є взаємозамінними. Іншими словами, для виникнення нового або перебудови вже існуючого угруповання компоненти його відбираються з числа вже існуючих в сусідніх біогеоценозахоріонах.

Це явище відзначалося багатьма авторами, а найбільш повно його показав Ю.І. Чернов [80, 81]. Цікавим є той факт, що, як переконливо довів В.В. Жерихін [23], асоціації покритонасінних рослин, що витіснили флору голонасінних, сформувалися як азональні. Це і дозволило їм оселятися на будь-якій території, де корінна мезофітна рослинність з яких-небудь причин була порушена, наприклад внаслідок пожеж, оповзнів тощо.

В Карпатах менші за масштабами філоценогенетичні перебудови суцесійних систем відбувалися наприкінці неогенового періоду, коли континентальне похолодання клімату призвело до редукції вічнозеленої флори „полтавського типу” та її заміщення листопадною флорою „тургайського типу”. Карпати того часу були невисокими горами (близько 1000 м над р. м.) з достатньо добре розвинутою

поясною диференціацією рослинного покриву. Формування флори відбувалося за рахунок широкої міграції флористичних комплексів зі сформованих у палеогені рослинних угруповань суміжних територій. За даними Л.О. Тасенкевич [74], в неогені найбільш потужними були шляхи зі східноазійського та середземноморського генетичних центрів.

Наступна перебудова сукцесійних систем була пов'язана з глобальними змінами у флорі та рослинності Українських Карпат у плейстоцені. В цей час значно скоротилися площі листяних лісів, зі складу флори випали численні тепло- та вологолюбні види, відбулася концентрація флори в рефугіумах Передкарпаття, Закарпаття та південної частини Поділля [30, 44]. В голоцені остаточно сформувалась висотна рослинна пояснасть Карпат. Чергування різних кліматичних періодів (похолодання і потепління) сприяло міграції різних флористичних елементів, що відіграло визначальну роль у становленні і збагаченні флори та рослинного покриву. Про це свідчить склад генетичних, історичних і географічних елементів флори Українських Карпат [74], а також присутність голоценового елементу флори у складі сучасних сукцесійних систем [45, 48].

Висновки

1. Елементарна сукцесійна система визначається, як континуально-часова достатньо детермінована сукупність генетично пов'язаних між собою угруповань в процесі біогеоценогенезу в межах території, яку займає корінний біогеоценоз, цикл змін якого починається і завершується стадією клімаксу. Тип сукцесійної системи (циклоценоз) характеризує сукцесійні зміни в межах едафоцену. У високогірних біогеоценозах сукупності циклоценозів об'єднуються в сукцесійні комплекси.

2. У природному високогір'ї на площах корінних гірськоосочин і душекєвін формуються переважно складні поліциклічні циклоценози, а на місці корінних чагарничкових і трав'яних угруповань – моноциклічні і прості поліциклічні циклоценози, які в загальних рисах складаються з коротких лінійних або дивергентних дигресивних рядів та лінійних або конвергентних демутаційних рядів.

3. До механізмів саморегуляції сукцесійних систем належить детермінована поліваріантність напрямів сукцесійних змін, до механізмів самоорганізації – зміна бета-різноманіття (числа стадій), у тому числі явище редукції окремих стадій сукцесії, а також зміна ценофільного альфа-різноманіття, що має тенденцію до збільшення на середніх стадіях сукцесії.

4. Еволюційний розвиток сукцесійних систем визначається генопластом, що зосереджений у первинному наборі ценофільних видових популяцій, котрий може виступати аналогом генотипу особин або генофонду популяції на екосистемному рівні організації живого. Доки цей набір є постійним, структура конкретної елементарної сукцесійної системи самовідтворюється, у разі ж зміни компонентів, може утворюватись якісно нова форма її структури, що можна розглядати елементарним актом мегаеволюції біогеоценотичного покриву. Цикл змін елементарної сукцесійної системи має всі ознаки кванта, а це дозволяє вважати її елементарною одиницею еволюційних змін біогеоценотичного покриву.

5. У зв'язку з процесами подальшої антропоізації природних біогеоценозів і впливом глобального потепління на висотно-температурний режим [33, 92], можна очікувати у майбутньому нових еволюційних змін сукцесійних систем високогір'я Українських Карпат за рахунок посилення міграції видів і внаслідок цього інвазії до складу флори нових алохтонних елементів – потенційних ценотвірних видів.

1. Александрова В.Д. Растительное сообщество в свете некоторых идей кибернетики // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1961. – 66, вып. 3. – С.101-113.
2. Александрова В.Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника: в 4 т. – М.-Л.: Наука, 1964. – Т. 3. – С. 300-447.
3. Александрова В.Д. О методе моделирования в фитоценологии // Ботан. журн. – 1970. – 55, № 3. – С. 369-375.
4. Анишин П.А. Генезис северных ельников // Лесоведение. – 1984. – № 5. – С. 10-18.
5. Бергаланфи Л. фон. Общая теория систем, критический обзор // Исследования по общей теории систем: статьи. – М., 1969. – С. 23-82.
6. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. – М.: Мир, 1989. – 477 с.
7. Быков Б.А. Биоценозы и эволюция // Флора и растительные ресурсы Казахстана. – Алма-Ата: Наука КазССР, 1975. – С. 23-35.
8. Василевич В.И. Очерк теоретической фитоценологии. – Л.: Наука, 1983. – 247 с.
9. Викторов С.В. Индикация природных процессов // Теоретические вопросы фитоиндикации: статьи. – Л.: Наука, 1971. – С. 62-70.
10. Голубец М.А. Биотическая эволюция: сущность, условия, факторы, особенности // Методологические проблемы эволюционной теории. – Тарту: Изд-во Ин-та зоол. и ботан. АН ЭССР, 1984. – С. 50-52.
11. Голубец М.А. Біотична різноманітність і наукові підходи до її збереження. – Львів: Ліга-Прес, 2003. – 33 с.
12. Голубец М.А. Ретроспектива і перспектива лісової типології. – Львів: Поллі, 2007. – 78 с.
13. Голубец М.А., Малиновский К.А. Принципы класифікації та класифікація лісової, чагарникової й лучної рослинності Карпат // Досягнення ботан. науки на Україні 1965-1966 рр.: статті. – К.: Наук. думка, 1966. – С. 45-53.
14. Голубец М.А., Малиновский К.А. Принципы классификации и классификация растительности Украинских Карпат // Ботан. журн. – 1967. – Т. 52, № 2. – С. 189-201.
15. Голубец М.А., Малиновский К.А. Классификация растительности Украинских Карпат // Проблемы ботаники. – Л.: Наука, 1969. – Т. 11. – С. 237-254.
16. Дигрессия биогеоценологического покрова на контакте лесного и субальпийского поясов в Черногоре / Под ред. К.А. Малиновского. – К.: Наук. думка, 1984. – 208 с.
17. Дідух Я.П. Еволюція фітоценосистем і роль антропогенного фактора в її процесах // Укр. бот. журн. – 1987. – 44, № 2. – С. 86-93.
18. Дидух Я.П. Растительный покров горного Крыма (структура, динамика, эволюция, охрана). – К.: Наук.думка, 1992. – 256 с.
19. Дідух Я.П. Теоретичні проблеми еволюції рослинного покриву // Ю.Д. Клеопов та сучасна ботанічна наука: Матеріали читань, присвячених 100-річчю з дня народження Ю.Д. Клокова (Київ, 10-13 листопада 2002 р.). – К.: Фітосоціоцентр, 2002. – С. 12-26.
20. Дылис Н.В. Основы биогеоценологии. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. – 152 с.
21. Дымина Г.Д. Онто- и филоценогенез. Объем основной эволюирующей единицы фитоценоза. – Новосибирск, 1987. – 53 с. – (Препринт / СО АН СССР, ЦСБС).
22. Емельянов И.Г. Роль разнообразия в функционировании биологических систем. – К., 1992. – 64 с. – (Препринт / АН Украины, Ин-т зоологии; 92.6).
23. Жерихин В.В. Природа и история травяных биомов // Степи Евразии: проблемы сохранения и восстановления. – С.-Пб.-М.: Ин-т геогр. РАН, 1993. – С. 29-49.
24. Жерихин В.В. Усечение сукцесий: возможный механизм диверсификации биомов // Избранные труды по палеобиологии и филоценогенетике. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2003. – С. 173-188.
25. Злобин Ю.А. Исследование механизмов, определяющих межвидовые ассоциированности и фитоценологическую структуру растительного покрова // Ботан. журн. – 1976. – Т. 61, № 4. – С. 466-479.

26. Камелин Р.В. Филоценогенез (проблемы и опыт изучения) // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. – СПб.: Наука, 1994. – С. 116-132.
27. Карамышева З.В. О петро-литогенной комплексности растительного покрова каменистых степей Центрально-Казахстанского мелкосопочника // Ботан. журн. – 1961. – Т. 46, № 8. – С. 1183-1186.
28. Кияк В.Г. Структура популяцій рослин в угрупованні *Seslerietum cariceto-festucosum* // Укр. бот. журн. – 1985. – Т. 42, № 3. – С. 10-13.
29. Климишин А.С. Демутационные изменения растительности Карпат при заповедании // Проблемы охраны природы и управления экосистемами в заповедниках лесной зоны: всесоюз. совещ., Березинский заповедник, 23–25 сент. 1986 г.: тезисы докл. – М., 1986. – С. 102-103.
30. Климишин О.С. Стан популяцій реліктових трав'яних рослин на Розточчі // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – 1994. – Т. 11. – С. 65-68.
31. Климишин О.С. Довгочасний моніторинг відновлення угруповань *Duschekia viridis* (Chaix) Oriz на заповідних територіях Чорногори (Українські Карпати) // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2004. – Т. 20. – С. 107-114.
32. Климишин А.С. Моніторинг відновлення первинного рослинного покриву у високогір'ї Чорногори // Актуальні питання досліджень рослинного покриву Українських Карпат: матеріали міжнар. регіон. наук. конф., 4–6 жовт., 2007 р. – Ужгород, 2007. – С. 64-66.
33. Климишин О.С. Демутаційна трансформація високогірних фітосистем Українських Карпат // Вісник Прикарпатськ. ун-ту. Серія біол. – 2007. – Вип. 7-8. – С. 279-281.
34. Климишин А.С. Структурні рівні і сукцесійна організація біосистем // Наук. зап. Держ. природозн. музею НАН України. – Львів, 2008. – Вип. 24. – С. 27-34.
35. Климишин О.С. Антропогенна сукцесійна трансформація приполюнних лісів Українських Карпат // Відновлення порушених природних екосистем: Матеріали Третьої міжнар. конф. (м. Донецьк, 7-9 жовтня 2008 р.). – Донецьк, 2008. – С. 256-262.
36. Климишин О.С. Філоценогенетичні перебудови сукцесійних систем карпатського високогір'я // Значення та перспективи стаціонарних досліджень для збереження біорізноманіття: матеріали міжнар. наук. конф., Львів-Пожижевська, 23-27 вер. 2008. – Львів, 2008. – С. 174-175.
37. Климишин О.С. Сукцесійна трансформація високогірних біогеоценозів Українських Карпат: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня д-ра біол. наук: спец. 03.00.16 „Екологія”. – Дніпропетровськ, 2008. – 44 с.
38. Климишин О.С. Сукцесійна трансформація корінних трав'яних фітоценосистем високогір'я Українських Карпат // Вісник Прикарпатськ. ун-ту. Серія біол. – 2008. – Вип. 9. – С. 15-23.
39. Климишин О.С., Кияк В.Г. Структура ценопопуляцій рослин в угрупованні *Juncetum festucosum supinae* // Укр. бот. журн. – 1985. – Т. 42, № 5. – С. 52-54.
40. Климишин О.С., Слободян Г.М. Щільність і віковий склад фітоценопопуляцій карпатських чорничників // Укр. бот. журн. – 1983. – Т. 40, № 1. – С. 62-66.
41. Лавренко Е.М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения // Полевая геоботаника. – М.-Л.: АН СССР, 1959. – Т. 1. – С. 23-75.
42. Лисенко Г.М. Неотенія та „вкорочення” сукцесій як специфічні стадії онто- та філоценогенезу // Актуальні питання досліджень рослинного покриву Українських Карпат: матеріали регіон. наук. конф., 4-6 жовт., 2007 р. – Ужгород, 2007. – С. 79-80.
43. Лисенко Г.М. Критичний період автогенетичної сукцесії степових фітоценоструктур як вияв процесів філоценогенезу // Вісник Львівськ. ун-ту. Серія біол. – 2007. – Вип. 45. – С. 85-90.
44. Малиновський А.К. Аналіз сучасного поширення реліктових видів у вирішенні питань історії флор // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – 1994. – Т. 11. – С. 69-75.
45. Малиновський А.К. Лісові флороценогетичні комплекси Українських Карпат: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня д-ра с.-г. наук: спец. 06.00.03 „Лісознавство і лісівництво”. – Львів, 2004. – 40 с.

46. Малиновський А.К. Системний підхід у фітоценології // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2007. – Вип. 23. – С. 119-136.
47. Малиновский К.А. Растительность высокогорья Украинских Карпат (эколого-фитоценологическая характеристика, сравнение со странами-аналогами, рациональное использование, улучшение и охрана): автореф. дис. на соискание учен. степени д-ра биол. наук: спец. 03.00.05 „Ботаника”. – К., 1969. – 63 с.
48. Малиновський К.А. Рослинність високогір'я Українських Карпат. – К.: Наук. думка, 1980. – 278 с.
49. Малиновський К.А. Вплив заповідання на відновлення рослинності Карпатського національного природного парку // Укр. бот. журн. – 1998. – Т. 55, № 4. – С. 444-449.
50. Малиновский К.А., Климишин А.С. Динамика биогеоценологического покрова высокогорья Украинских Карпат // Общие проблемы биогеоценологии: II Всесоюз. совещ., Москва, 11-13 нояб. 1986 г.: тезисы докл. – М., 1986. – С. 65-67.
51. Малиновський К.А., Климишин А.С., Попадюк Р.В. Вплив режиму заповідності на відновлення корінної рослинності у високогір'ї Карпат // Укр. бот. журн. – 1987. – Т. 43, № 3. – С. 62-66.
52. Миркин Б.М. Антропогенная динамика растительности // Итоги науки и техники. Ботаника. – 1984. – Вып. 5. – С. 139-232.
53. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. – М.: Наука, 1985. – 136 с.
54. Миркин Б.М. Множественность синтаксономических решений: причины и следствия // Журн. общ. биологии. – 1986. – 47, № 4. – С. 494-504.
55. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. – М.: Наука, 1978. – 212 с.
56. Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. – М.: Наука, 1989. – 223 с.
57. Номоконов Л.И. Общая биогеоценология. – Ростов-на-Дону: Изд-во Ростов. ун-та, 1989. – 456 с.
58. Норин Б.Н. Структура растительных сообществ восточно-европейской лесотундры. – Л.: Наука, 1979. – 198 с.
59. Норин Б.Н. Растительный покров: ценологическая организация и объекты классификации // Ботан. журн. – 1983. – Т. 68, № 11. – С. 1449-1455.
60. Норин Б.Н. Формирование тундровых и лесных фитоценологических систем в горах Субарктики // Ботаника, физиология и биохимия растений, кормопроизводство: II Всесоюз. симпозиум, 1986 г.: тезисы докл. – Якутск: Изд-во СФ АН СССР, 1986. – Вып. 2. – С. 24-25.
61. Одум Ю. Экология. – М.: Мир, 1986. – 376 с. – (т. 2).
62. Плотников В.В. Задачи и перспективы эволюционной биогеоценологии // Журн. общей биологии. – 1985. – Т. 46, № 3. – С. 317-325.
63. Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса: Новый диалог человека с природой. – М.: Прогресс, 1986. – 431 с.
64. Работнов Т.А. Фитоценология. – 2-е изд. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. – 296 с.
65. Разумовский С.М. Основные закономерности сукцессионной динамики фитоценозов // Моделирование биогеоценологических процессов. – М.: Наука, 1981. – С. 47-62.
66. Разумовский С.М. Закономерности динамики биогеоценозов. – М.: Наука, 1981. – 232 с.
67. Разумовский С.М. Избранные труды. – М.: КМК Scientific Press, 1999. – 560 с.
68. Реймерс Н.Ф., Яблоков А.В. Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы. – М.: Наука, 1982. – 144 с.
69. Сварник М.И. Структура ценопопуляций в угрупованнях гірськососнового дигресивного ряду // Укр. бот. журн. – 1985. – Т. 42, № 2. – С. 23-27.
70. Северцов А.С. Основы теории эволюции. – М.: Изд-во МГУ, 1987. – 320 с.
71. Сочава В.Б. Вопросы классификации растительности, типологии физико-географических фаций и биогеоценозов // Тр. Ин-та биол. Уральск. фил. АН СССР. – 1961. – Вып. 27. – С. 5-22.
72. Сукачев В.Н. Идея развития в фитоценологии // Сов. ботан. – 1942. – № 1/3. – С. 5-17.
73. Сукачев В.Н. Основные понятия лесной биогеоценологии // Основы лесной биогеоценологии. – М.: Наука, 1964. – С. 5-50.

74. Тасенкевич Л.О. Природна флора судинних рослин Карпат, її особливості та генезис: автореф. дис. на соискание учен. степени д-ра биол. наук: спец. 03.00.05 „Ботаника”. – Львів, 2006. – 35 с.
75. Ткаченко В.С. Автогенез степів України: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня д-ра біол. наук: спец. 03.00.05 „Ботаніка”. – К., 1992. – 49 с.
76. Уитеккер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 328 с.
77. Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. – 464 с.
78. Фрей Т. Э.-А. Фитоценоз как многомерная стохастическая система // Тр. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1970. – 38. – С. 237-247.
79. Хайтун С.Д. Фундаментальная сущность эволюции // Вопр. философии. – 2001. – № 2. – С. 152-166.
80. Чернов Ю.И. Эволюционный процесс и историческое развитие сообществ // Фауногенез и филоценогенез. – М.: Наука, 1984. – С. 5-23.
81. Чернов Ю.И. Флора и фауна, растительность и животное население // Журн. общ. биологии. – 1984. – Т. 45, № 6. – С. 732-746.
82. Шварц С.С. Эволюция и биосфера // Проблемы биогеоценологии. – М.: Наука, 1973. – С. 213-228.
83. Шмальгаузен И.И. Интеграция биологических систем и их саморегуляция // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1961. – 66, вып. 2. – С. 104-134.
84. Шмальгаузен И.И. Кибернетические вопросы биологии. – Новосибирск: Наука, 1968. – 223 с.
85. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. – М.: Наука, 1968. – 451 с.
86. Яблоков А.В. Популяционная экология. – М.: Высш. школа, 1987. – 304 с.
87. Ярошенко П.Д. Геоботаника. Основные понятия, направления и методы. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. – 474 с.
88. Ярошенко П.Д., Грабарь В.А. Смены растительного покрова Закарпатья. – Л.: Наука, 1969. – 112 с.
89. Badania biologiczne ekosystemow ladowych i wodnych Roztocza i Karpat Wschodnich w warunkach antropopresji / Mat. Lubelsko-Lwowskiej sesji nauk., 25-27. 09. 1989. – Lublin: Wyd-wo UMCS, 1990. – 165 s.
90. Clements F.E. Plant succession and indicators. – N.-Y.: Hafner press, 1973. – 453 p.
91. Fukarek F. Fitosociologia. – Warszawa: PWR i L, 1967. – 218 s.
92. Hansen J., Sato M., Ruedy R. [et al.]. Climate simulations for 1880-2003 with GISS modelE. Date of access: October 16, 2006. – Available on URL: <http://arxiv.org/abs/physics/0610109>.
93. Kennedy I.R. Action in Ecosystems: Biothermodynamics for Sustainability. – Baldock (Hertfordshire, England): Research Studies Press Ltd, 2001. – 251 p.
94. Matuszkiewicz W., Polakowska M. Materiały do fitosocjologicznej systematyki borów mieszanych w Polsce // Acta Soc. Bot. Poloniae. – 1995. – Т. 8, № 5. – 79 s.
95. Scamoni A. Wstęp do fitosociologii praktycznej. – Warszawa: PWR i L, 1967. – 247 s.
96. Sokolowski A.W., Kliczkowska A., Grzyb M. Okreslenie jednostek fitosocjologicznych wchodzących w zakres siedliskowych typów lasu // Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa. – 1997. – Ser. B, № 32. – S. 5-55.
97. Tansley A.G. The use and abuse of vegetational concepts and terms // Ecology. – 1935. – V. 16, № 3. – P. 284-307.
98. Wysocki C., Sikorski P. Fitosociologia stosowana. – Warszawa: Wyd-wo SGGW, 2002. – 449 s.
99. Zherikhin V.V., Rozanov A.Yu. e.a. (eds.). Phylogenesis and phylocoenogenesis // Evolution of the Biosphere. Rec. Queen Victoria Mus. & Art Gallery. – Launceston, 1997. – № 104. – P. 57-63.
100. Zherikhin V.V., Rozanov A.Yu. e.a. (eds.). Succession pruning: a possible mechanism of biome diversification // Evolution of the Biosphere. Rec. Queen Victoria Mus. & Art Gallery. – Launceston, 1997. – № 104. – P. 65-74.

УДК 581. 524.12

Г.Г. Жилиєв

ЕФЕКТ ГРУПИ В НАСІННЄВОМУ САМОВІДНОВЛЕННІ ПОПУЛЯЦІЙ *SOLDANELLA HUNGARICA SIMONK.*

Жилиєв Г.Г. Эффект группы в семенном самовозобновлении популяций Soldanella hungarica Simonk. // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 39-44.

Изучены элементы семенного возобновления карпатских популяций *Soldanella hungarica Simonk.* Установлено, что эффект группы, возникающий в субпопуляционных локусах, увеличивает уровень семенного возобновления в популяциях. Приведены сведения, демонстрирующие специфическую роль особей разной жизнестойкости в семенном возобновлении популяций.

Zhyliayev G.G. Effect of group in processes of seed self-renewal of populations of Soldanella hungarica Simonk. // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 39-44.

Elements of seed renewal *Soldanella hungarica Simonk.* are studied in populations of Carpathians. It is established, that the effect of group arising in subpopulations loci, increase stability of seed renewal in populations. Data showing a specific role of individuals of different vitality in seed renewal of populations are resulted.

Функції насіння як компоненту популяційної структури, елементарних одиниць розмноження, розселення, засобу популяційної консервації й підтримання різноманіття генетичних рекомбінацій в збереженні життєздатності популяцій [21, 23]. Однак нестабільність відповідних індивідуальних показників, їхня залежність від активності консортів, життєвого й вікового стану особин, чутливість до погодних коливань, можуть спотворювати висновки щодо реального стану і перспектив популяцій рослин [13, 16]. Об'єктивна оцінка популяційних процесів неможлива без врахування групових ефектів, що виникають внаслідок інтеграції особин в різні субпопуляційні локуси.

Саме специфічні властивості й реакції, які з'являються в життєдіяльності особин в їхніх скупченнях були обґрунтовані як ефект групи [18]. За нашим переконанням, вивчення такого ефекту на субпопуляційному і популяційному рівнях повинно бути обов'язковою складовою традиційного популяційного аналізу рослин. В цій статті розглянуті закономірності насінневого поновлення *Soldanella hungarica Simonk.* в субпопуляційних скупченнях й ефект групи, як механізм збереження циклічності процесів самовідновлення популяцій трав'яних багаторічників.

Об'єкти і методи досліджень

Дослідження, об'єктом яких були популяції *Soldanella hungarica Simonk.*, виконували на біологічному стаціонарі Інституту екології Карпат НАН України. Елементи насінневої продуктивності й урожаю насіння вивчали за загальноприйнятими методиками [1, 11, 14]. Потенційна (кількість насінневих зачатків), умовно-фактична (кількість насіння, що зав'язалося після цвітіння, або їх співвідношення з показником плодючості) й реальна (кількість дозрілого насіння на час обнасінення) насіннева продуктивність визначена з урахуванням як власне рівнів

життєвості насіння, так і життєвого та вікового стану генеративних особин: молодих (g_1), зрілих (g_2) і старих (g_3). Облік ознак демографічної, віталітетної і просторової структури та оцінку ефективності оновлення популяцій проведено за стандартними методиками [2, 3, 4, 8, 9, 15, 17, 19, 22].

Життєвість ми приймали як незмінну, дискретну ознаку будь-якого індивідууму, якою зумовлені його потенції до розвитку, а життєвий стан, як фактичну реалізацію потенціалу життєвості в конкретних умовах [3]. Рівня життєвості від насінин до сеньільних особин маркували символами: "Ж-1" (високий), "Ж-2" (середній), "Ж-3" (низький).

Результати досліджень

Незважаючи на принципові відмінності в структурі різних популяцій *S. hungarica*, за показниками плодючості ця різниця відсутня. Натомість, реальна насіннева продуктивність безпосередньо пов'язана із зовнішніми умовами і змінюється в широкому діапазоні. Відомо [5], що особини різної життєвості відрізняються між собою не тільки за показниками насінневої продуктивності, але й діапазонами їх змін. Це обумовлює особливу роль, віталітетної структури в ефективному насінневому поновленні, а, відтак, і в збереженні життєздатності популяцій.

Важливо, що насіння різної життєвості завжди має суттєві розбіжності за показниками інтенсивності і динаміки проростання, виживання сходів і варіантності життєвих циклів. Це, а також здатність генеративних особин, незалежно від власної життєвості й життєвого стану, формувати повний набір насіння усіх рівнів життєвості, створює пластичний і надзвичайно ефективний механізм збереження та регенерації віталітетного складу популяцій [3]. Оскільки оновлення й поповнення популяцій особинами різної життєвості відбувається виключно шляхом насінневого розмноження, то співвідношення між реальною й потенційною насінневою продуктивністю можна інтерпретувати як потенціал стресового реагування рослинних популяцій. Віталітетна диференціація насіння зберігається в усіх елементах насінневої продуктивності, але їхні конкретні співвідношення залежать від життєвості, вікового й життєвого стану материнських особин.

Натомість плодючість особин різної життєвості є практично сталим показником, який мало залежить від еколого-ценотичних факторів. В усіх досліджених нами популяціях *S. hungarica* плодючість особин за рівнями життєвості становить на пагін: 67-78 шт. (Ж-3); 119-130 шт. (Ж-2); 170-200 шт. (Ж-1). Відповідно, диференціація насіння та особин за рівнями життєвості, їх специфічні співвідношення (віталітетна структура) безпосередньо впливають на урожай насіння, його якість, ефективність поновлення, дистанції розселення, життєві цикли, а відтак є надзвичайно важливою передумовою циклічності розвитку популяцій *S. hungarica*, їхнього самовідновлення, навіть після глибокої деградації структури [6].

Відомо, що в будь-яких видів насіння відрізняється за ритмами проростання та схожістю. Частина з них проростає вже через декілька діб, інші, тривалий час залишаються в стані спокою. Завдяки ефекту групи, в популяціях *S. hungarica* формуються ґрунтові банки насіння, якими створюється буферний резерв насіння, згладжується нерівномірність інспермацій і забезпечується регулярність омолодження рослинних популяцій [10, 24]. Наші дослідження показали, що насіння

високої життєвості завжди проростає скоріше і швидше втрачає здатність до проростання, ніж насіння середньої і низької життєвості [5, 6].

Аналіз функціонування й механізмів формування ґрунтових банків насіння різної життєвості в популяціях трав'яних рослин потребує проведення спеціальних досліджень і окремого обговорення. Але, слід визнати, що наявність довготривалих ґрунтових банків насіння і їхній віталітетний склад, є важливим елементом загальної стратегії і збереження життєздатності популяцій, який призводить до суттєвого пом'якшення дії несприятливих факторів [7, 10, 21].

Відомо, що в більшості трав'яних рослин, індивідуальна дисперсія насіння здійснюється за принципом топоспорії. Тобто, насіння розподіляється і акумулюється в безпосередній близькості від материнських особин [12]. Тактика топоспорії в субпопуляційних групах сприяє локальному омолодженню і ротації поколінь в загальному популяційному полі [9, 25].

На відміну від насіннєвої продуктивності, урожай насіння є результатом дії двох різноспрямованих векторів, які по чергово домінують в популяціях. Перший – ефект групи, що підвищує (у деяких популяціях *S. hungarica*, більш як в 10 разів) шанси сходів вижити, а другий – груповий ефект локальної щільності особин, яким, внаслідок конкуренції за ресурси і погіршення життєвого стану особин, ці шанси обмежуються (рисунок).

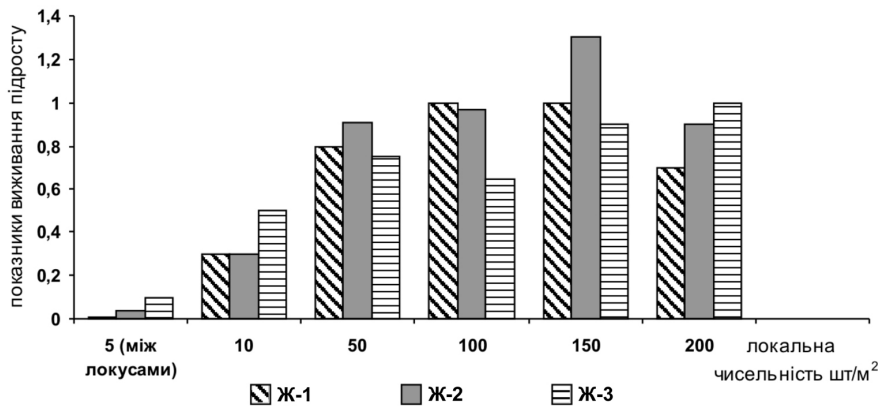


Рис. Вживання (до іматурного стану) підросту різної життєвості в субпопуляційних локусах *Soldanella hungarica* в угрупованні *Piceetum myrtillosum* (1340 м).

Незважаючи на те, що урожай насіння в дефінітивних популяціях *S. hungarica* значно перевищує формально необхідний рівень, фактичне насіннєве омолодження в них, здебільшого, низьке й епізодичне. Саме відмінності в елементах насіннєвої продуктивності, притаманні особинам різної життєвості, їх унікальні співвідношення в локусах сприяють насіннєвому відновленню популяцій *S. hungarica* [7]. Ще раз звертаємо увагу на той факт, що будь-які генеративні особини одночасно продукують насіння усіх трьох рівнів життєвості. Цей, один з головних популяційних механізмів, знижує залежність популяцій від зовнішніх інвазій насіння і навіть, в разі значних порушень, робить можливим самовідновлення їх віталітетної структури.

Але після обнасення (як у локусах, так і популяціях) елімінація сходів, ювенільних і іматурних особин залишається диференційованою їхньою життєвістю. Таким чином, вже на рівні підросту починає формуватися специфічна віталітетна структура, яка відповідає конкретними еколого-ценотичним умовам.

Таблиця

Віковий склад субпопуляційних локусів *Soldanella hungarica* у гірськососновому криволіссі (1550 м)

№ локусу	Життєвість особин	Віковий склад субпопуляційних локусів, %								
		p*	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s
1	Ж-1	+	16	7	12	19	32	10	3	1
	Ж-2	+	7	2	0	0	64	19	8	0
	Ж-3	+	10	16	23	0	0	39	10	2
2	Ж-1	+	14	8	40	0	0	16	10	12
	Ж-2	-	0	41	25	23	7	0	0	0
	Ж-3	-	0	0	49	32	11	4	4	0
3	Ж-1	+	0	0	24	31	39	5	1	0
	Ж-2	+	8	7	12	21	45	0	4	3
	Ж-3	+	2	1	0	0	71	16	3	7
4	Ж-1	+	10	9	24	27	30	0	0	0
	Ж-2	-	0	12	14	0	45	10	10	9
	Ж-3	+	23	62	15	0	0	0	0	0
5	Ж-1	+	0	0	13	29	44	10	4	0
	Ж-2	-	0	27	4	17	35	0	0	17
	Ж-3	+	8	11	5	9	29	30	7	1
6	Ж-1	+	11	4	11	23	29	21	1	0
	Ж-2	-	0	0	0	8	8	77	6	1
	Ж-3	-	3	1	24	35	0	31	5	1
7	Ж-1	+	8	31	11	35	15	0	0	0
	Ж-2	+	15	29	43	4	9	0	0	0
	Ж-3	-	36	29	16	6	10	2	1	0
8	Ж-1	+	29	21	15	24	9	0	0	2
	Ж-2	+	6	42	34	9	5	2	1	1
	Ж-3	+	-	34	24	3	30	4	2	3
9	Ж-1	+	12	28	21	28	7	3	-	1
	Ж-2	+	20	44	25	1	8	0	2	0
	Ж-3	-	0	8	29	44	8	5	5	1
10	Ж-1	-	0	31	9	24	29	7	0	0
	Ж-2	-	14	11	23	8	16	22	2	4
	Ж-3	+	0	0	29	31	33	0	0	7

Примітка: * Сходи наводяться в показниках наявності (+) або відсутності (-) на момент обліку.

Зрозуміло, що урожай насіння в популяціях безпосередньо залежить від чисельності генеративних особин. Але, оскільки в різних популяціях віталітетна й вікова структура є специфічними, особини різної життєвості й вікового стану набувають неоднакові пріоритети. Наприклад, в *Piceetum vaccinosum (myrtilli)* (1340 м) генеративні особини (g₁, g₂, g₃) *S. hungarica* високої життєвості використовують близько 0,7, 0,2 і 0,8% свого репродуктивного потенціалу відповідно, а особини низької життєвості – на 1,6, 0,6 і 2,3%. Натомість це ще не свідчить про безумовну перевагу особин g₁ і g₃ низької життєвості у формуванні

урожаю насіння. Адаже за абсолютними показниками, як потенційна, так і реальна насіннева продуктивність в особин g_2 є істотно вищою, ніж в інших [3]. В наведеному прикладі чисельність зрілих генеративних особин високої життєвості становить лише 0,2 екз./м². Але вони продукують 69 насінин на м². Будь-яка інша група генеративних особин *S. hungarica* з угруповання *Piceetum vacciniosum (myrtilli)*, деякі з яких за своєю чисельністю набагато переважають генеративні особини високої життєвості, продукують у 5-7 разів менше насіння. З цього прикладу стає зрозумілим, що у разі зменшення чисельності зрілих генеративних особин високої життєвості, буде відбуватися непропорційно різке зниження урожаю насіння, а, відтак і рівня насінневого відновлення популяції *S. hungarica*.

Безумовно, що цей висновок не є універсальним, адже на верхній межі субальпійського поясу і в альпійському поясі більшу роль в насінневому поновленні відіграють саме особини низької життєвості. Тут їх внесок до урожаю насіння популяції *S. hungarica* досягає 70 і більше відсотків. Цей раз підтверджує дискретну природу екологічних оптимумів в особин різної життєвості. На загал, навіть за найсприятливіших умов не більше 0,005% урожаю насіння *S. hungarica* досягає вікового стану зрілих генеративних особин. Більшість пророслого насіння (70-100%) відмирає ще на стадії проростків.

Базуючись на показниках регресу чисельності сходів до їхнього дозрівання до дорослого генеративного стану, який у *S. hungarica* в *Piceetum vacciniosum (myrtilli)* становить близько 0,1%, розраховано, що факт щорічного заміщення однієї генеративної особини може реально відбутися на території з радіусом близько 1030 м [25]. Натомість в локальних скупченнях з високою локальною чисельністю особин цей показник становить лише 2,5 м. Цей приклад вказує, що в субпопуляційних локусах (кластерах) ефективність насінневого відновлення *S. hungarica* значно вища ніж в середньому у популяціях. Оскільки в межах популяції просторове розміщення, розміри і склад локусів не ідентичні (таблиця), то і функціонують вони асинхронно один до одного. Відтак, саме субпопуляційні локуси стають тими „вікнами відновлення”, де зберігається регулярне насіннєве відновлення і підтримуються реальні передумови для успішного оновлення поколінь в рослинних популяціях.

Висновки

Елементи насінневої продуктивності, проростання і розподіл насіння значною мірою визначаються груповим ефектом особин різної життєвості в складі субпопуляційних локусів.

Ефект групи є одним з вирішальних чинників у самовідновленні структури й збереженні життєздатності популяцій трав'яних багаторічників. Цей факт слід враховувати при виконанні робіт, по збереженню і відновленню рослинних популяцій в Карпатах.

Здатність генеративних особин одночасно формувати насіння усіх рівнів життєвості сприяє самовідновленню оптимальної віталітетної структури після порушень.

Специфічні властивості насіння різної життєвості визначають їх участь у формуванні ґрунтового насінневого банку, підтриманні регулярності омолодження і зміні поколінь в популяціях. Саме співвідношення такого насіння, а не його загальний урожай, першочергово впливають на збереження головних ознак життєздатності популяцій.

1. Вайнагий И.В. К методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. – 1974. – Т. 59, № 6. – С. 826-831.
2. Григорьева Н.М. Методика изучения пространственной структуры ценопопуляций. – Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций. – М.: МГПИ, 1986. – С. 48-58.
3. Жилияев Г.Г. Жизнеспособность популяций растений. – Львов, 2005. – 304 с.
4. Жилияев Г.Г. Ідентифікація рівнів життєвості в онтоморфогенезі трав'яних багаторічників // Укр. бот. журн. – 2005. – 62, № 5. – С. 687-698.
5. Жилияев Г.Г. Зміни базових ознак життєздатності *Soldanella hungarica* Simonk. (Primulaceae) у природних екотонах Карпат // Укр. бот. журн. – 2006. – 63, № 3. – С. 369-376.
6. Жилияев Г.Г. Самовідновлення популяцій *Soldanella hungarica* Simonk. (Primulaceae) в природних і похідних екотонах Карпат // Укр. бот. журн. – 2007. – 64, № 5. – С. – 651-660.
7. Жилияев Г.Г. Пространственная структура как фактор устойчивости семенного возобновления растений в экотонах // Сиб. экол. журн. – 2008. – № 4. – С. 589-594.
8. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений. – Казань: КЗУ, 1989. – 146 с.
9. Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Ботан. журн. – 1989. – 74, № 6. – С. 769-784.
10. Куркин К.А. Системные исследования динамики лугов. – М.: Наука, 1976. – 284 с.
11. Малиновский К.А. Статистична оцінка плодовитості підбілика альпійського (*Homogone alpina* (L.) Cass.) в різних рослинних угрупованнях // Укр. бот. журн. – 1961. – 18, № 1. – С. 49-57.
12. Малиновский К.А., Царик И.В., Жилияев Г.Г. О границах природных популяций растений // Журн. общ. биол. – 1988. – Т. 49, № 1. – С. 5-12.
13. Марков М.В. Проявление пластичности и состав популяций пастушьей сумки в посевах разных полевых культур // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1976. – Т. 81, вып. 4. – С. 118-123.
14. Работнов Т.А. Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. – М., Л.: АН СССР, 1960. – Т. 2. – С. 278-332.
15. Работнов Т.А. Некоторые вопросы изучения ценоотических популяций // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1969. – Т. 74, вып.1. – С. 141-149.
16. Работнов Т.А. Экология луговых трав. – М.: МГУ, 1985. – 176 с.
17. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М. и др. Ценопопуляции растений [основные понятия и структура]. – М.: Наука, 1976. – 216 с.
18. Титов Ю.В. Эффект группы у растений. – Л.: Наука, 1978. – 151 с.
19. Уранов А.А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1960. – Т. 67, вып. 3. – С. 77-92.
20. Cideciyan M.A., Malloch A.J. Effects of seed size on the germination, growth and competitive ability of *Rumex crispus* and *Rumex obtusifolius* // J. Ecol. – 1982. – Т. 70, № 1. – P. 227-232.
21. Cook P.E. Growth and development in clonal plant populations // Population biology and evolution in clonal organisms. – New Haven: Yale Univ. Press, 1985. – P. 259-296.
22. Falińska K. Przewodnik do badań biologii i populacji roślin. – Warszawa: PWN, 2002. – 588 s.
23. Grime J.P., Crick J.E., Rincon J.E. The ecological significance of plasticity // Plast. Plan: Sympos. Duhram, 1986. – P. 5-29.
24. Montegut J. Ecologie de la germination des mauvaises herbes // Germination semences. – Paris, 1975. – P. 191-217.
25. Zhilyaev G.G. Spatial Structure as a Factor of Stability for Seed Revegetation in Ecotones // Contemp/ Provl. of Ecolog. – 2008. – Vol. 1, № 4. – P. 15-20.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів
e-mail: ggz.lviv@gmail.com

УДК 581.526:581.524

В.Г. Кияк

ОНТОГЕНЕЗ І СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ *RHODODENDRON MYRTIFOLIUM* SCHOTT ET KOTSCHYI В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ

Кияк В.Г. Онтогенез і структура популяцій *Rhododendron myrtifolium* Schott et Kotschyi в Українських Карпатах // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 45-52.

Исследованы особенности онтогенеза и структуры популяций *Rhododendron myrtifolium* в Украинских Карпатах в природных условиях и под воздействием выпаса и вытаптывания. Самая высокая плотность популяций выявлена в условиях заповедности. Установлена высокая буферность популяций, однако самовозобновление после нарушений длительно и может составлять десятки лет.

Кууак, V.G. Ontogenesis and population structure of *Rhododendron myrtifolium* Schott et Kotschyi in Ukrainian Carpathians // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 45-52.

The peculiarities of ontogenesis and population structure of *Rhododendron myrtifolium* in Ukrainian Carpathians in natural conditions and under grazing and trampling were investigated. The highest population density was found out under the protection. High buffer capacity was discovered, but the recovery after disturbances is long and can last for dozens of years.

Rhododendron myrtifolium Schott et Kotschyi – це карпатсько-балканський високогірний вид, котрий в Українських Карпатах розташований на північно-східній межі свого ареалу. Дуже рідко трапляється у Горганах, Чивчинах і Свидовці, частіше у Мармароських горах і лише у Чорногорі поширений на великих площах у альпійському і субальпійському поясах у межах висот 1500-2000 м над р. м. Крайне північне оселище *R. myrtifolium*, котре на початку минулого століття відзначалося на Боржаві, знищене, очевидно внаслідок пасторального впливу [5, 13]. Вид занесений до Червоної книги України [3].

R. myrtifolium – це сланкий чагарничок, ентомофіл, анемохор, мезоксерофіт. Росте переважно на кам'янистих схилах з малопотужним ґрунтовим шаром на свіжих безкарбонатних, зрідка на вапнякових субстратах. Виступає едифікатором або асектатором у фітоценозах за участі *Vaccinium myrtillus* L., *Juniperus sibirica* Burgsd., *Pinus mugo* Turta, *Calamagrostis villosa* (Chaix.) J. F. Gmel. тощо. Вид і його популяції вразливі до випасу і витоптування [5, 7].

З огляду на зростаючу інтенсивність рекреації у високогір'ї Українських Карпат, виникає загроза інсуляризації, зменшення площі та деградації популяцій *Rhododendron myrtifolium*. Тому дослідження екології популяцій, оцінка їх стану та перспектив має актуальне значення. Наукові праці щодо *R. myrtifolium* стосуються переважно аспектів хорології, фітоценології та культивування цього виду [5, 6, 9, 12, 14]. Метою даної статті є висвітлення особливостей онтогенезу і структури популяцій *R. myrtifolium* в Українських Карпатах.

Матеріал і методика досліджень

Стаціонарними методами досліджено популяцію *R. myrtifolium* у Чорногорі на проміжку г.г. Брескул – Шпиці на схилах різної експозиції і стрімкості у межах висот 1500-1900 м над р. м. Маршрутні дослідження проведено на інших ділянках Чорногори (від г. Шпиці до г. Піп-Іван та на г. Петрос), у Свидовці на відрогах Близниці (полонини Свидова, 1700-1780 м, сх., Кручинека і Штеришора, 1440-1470 м, сх.), Мармароських горах (г. Піп-Іван і Ненеска, 1700-1900 м, пн.-сх. і пн.-зах.), Горганах (г. Синяк, 1650-1660 м пд.-зах. і пн.-сх.) і Чивчинах (г. Команова, 1680-1720 м, пн.-сх.).

Для встановлення особливостей онтогенезу особин спостереження й експерименти були спрямовані на охоплення якомога ширшого діапазону умов їх росту. Тому досліджено популяції, розташовані на схилах різної експозиції і стрімкості, у лучних і скельних угрупованнях.

Основний фактичний матеріал отримано під час спостережень на постійних пробних ділянках з використанням картування і мічення особин біля їхньої основи кольоровими мітками, що давало можливість ідентифікації досліджуваних особин протягом багатьох років. Використано традиційні термінологію і методи популяційно-онтогенетичних досліджень [4, 8, 10, 11].

З метою виявлення діапазону варіабельності онтогенезу і структури популяцій застосовано низку пасивних і активних експериментів, котрі імітували зміни середовища природного характеру і антропогенного впливу. Досліджено зміни умов для вегетативної рухливості між мезо- і ксеротрофними, між лучними і кам'янистими ділянками; вплив відчуження генеративних пагонів; наслідки випасу і витоптування.

Результати досліджень

В Українських Карпатах вид представлений усіма типами популяцій. У Чорногорі – метапопуляцією, котра охоплює головний масив верхньої частини субальпійського та альпійський пояс. Окрім цього, у Чорногорі і Мармароських горах наявні великі континуальні та локальні популяції. Решта популяцій у Горганах, Свидовці і Чивчинах – локальні ізольовані та порівняно невеликі – від декількох тисяч особин на г. Команова до декількох сотень на полонині Свидовій. Ці популяції займають площу від 0,1 до 4 га.

Нами виділено наступні екобіоморфи *R. myrtifolium*: 1) найбільш розповсюджена типова сланка форма, котра приурочена до стрімких схилів або площ з мілким сніговим покривом взимку і 2) подушковидна, яка займає вирівняні площі незначної стрімкості з достатньо глибоким сніговим покривом [1]. Щодо відмінностей онтогенезу особин в межах цих життєвих форм можна виділити популяції, які розташовані в заповідних умовах, під випасом і витоптуванням.

Найбільш повно вікові групи представлені у популяціях *R. myrtifolium* подушковидної екобіоморфи в заповідних умовах. Тут проходить повний цикл розвитку особин від насінини до снільної фази. В таких умовах нами вивчалась ценопопуляція на північному схилі г. Пожижевська на висоті 1700-1750 м над рівнем моря. Розглянемо онтогенез особин цієї ценопопуляції.

Після проростання з насінини первинний пагін несе дві сім'ядолі і спочатку 2, а потім 4 справжні листки. Протягом року у ювенільної особини з'являється до 9

листіків, корінь розгалужується до 3 порядків. Листки дрібні – до 2 мм. Надземна висота однорічних особин – 0,5-1,3 см. На наступний рік або два відбувається подальше наростання первинного пагону без його галуження. Порядок галуження кореня досягає чотирьох. Висота особин становить 1,5-2 см. Поступово збільшується оліснення пагона. Листки на одній особині завжди різної величини – нижні найменші від 2 мм до найбільших на верхівці пагона, довжиною до 7 мм. Листки ювенільних особин відрізняються від листків дорослих рослин тим, що вони в декілька разів менші, більш округлі. Краї листків не загнуті до середини або загнуті лише незначно. У віці 2-3 років відбувається перше моноподіальне галуження первинного пагону. Тривалість ювенільної фази – до 4 років.

Іматурна фаза триває від 4-5 року життя протягом наступних 2-4 років. В цей час у особин, які мають у висоту по 3-6 см, порядок галуження кореня досягає семи, листки набувають форми і розмірів, близьких дорослим особинам. У особин віком 8-10 років формуються вже дорослі структури, чим і означається початок віргінільної фази. Починається інтенсивне щорічне збільшення величини річних приростів пагонів (до 3 см на рік). Через 2-3 роки особина може переходити у генеративну фазу. На даному етапі онтогенезу особини десятирічного віку представляють собою кущик висотою 10-15 см з трьома порядками галуження надземного пагона і сімома порядками – підземного. Бокові надземні пагони лише незначно поступаються у швидкості росту термінальному пагону, тому висота особин не набагато перевищує її ширину і вертикальна проекція має округлу форму. Наступних декілька років, в залежності від умов екотопу, особина може наростати або лише ортотропно (чагарничкова ортотропна форма), або протягом цього періоду полягати і набувати життєвої форми сланичка. Розглянемо хід онтогенезу цих двох форм.

На пологих схилах у рододендрона ортотропне наростання пагонів продовжується до набуття особиною висоти до 50 см над рівнем ґрунту. При цьому довжина надземної невикоріненої частини пагонів досягає біля 80 см з порядком галуження 10-12. Периферійні пагони такої особини полягають, прикриваються опадом і вкорінюються. При цьому система головного кореня не втрачає своєї ролі і розвивається надалі. Додаткове вкорінення пагонів, що полягли, відіграє лише другорядне значення. З кожним роком генеративна особина утворює щораз більшу кількість квіток, продукує більше насіння. В заповідних умовах цвітіння відбувається щорічно і лише за випадкових негативних екзогенних впливів спостерігаються перерви у цвітінні генеративних особин. При надземній висоті особин біля 20-25 см форма їх вертикальної проекції близька до округлої. В подальшому онтогенезі спостерігається набуття ними овальної форми, бо відбувається вторинне вкорінення приземних пагонів та їх інтенсивніше приростання порівняно з невикоріненими ортотропними пагонами і особини швидше збільшуються в ширину, ніж у висоту. У віці біля 100 років середньовікова генеративна особина має наступні параметри: висота надземної частини – 50 см, ширина – 1,5-2,5 м. Порядок галуження надземних пагонів – 10-12. Діаметр головного кореня – до 2 см. Після 100-120 років починають прогресувати процеси старіння. Особини переходять у старий генеративний стан. Характерною ознакою даної фази є порушення компактності будови особини. Це відбувається з причини згасання швидкості наростання пагонів центральної частини особини і початку їх відмирання. Одночасно, периферійні пагони полягаючи, поширюються відцентрово. Поступово губиться подушковидна форма. Наступним етапом є відмирання значної частини надземних пагонів у центральній частині особини і

відмирання системи головного кореня. Периферійні вкорінені пагони втрачають зв'язок з материнським центром і перетворюються у самостійні особини повзучої форми. Значна частина таких партикул відмирає. У інших онтогенез у виді сланничка за сприятливих умов може бути невизначено тривалим.

Розглянемо подальший хід онтогенезу таких особин сланничкової форми. Найбільш сприятливими умовами для розвитку особин цієї форми є стрімкі схили. Нами досліджувалася популяція на г. Пожижевській на східному схилі стрімкістю 25°. Доросла особина представляє собою парціальний кущик висотою 20-25 см. Пагони приростають за рік на 1-2 см в залежності від життєвості особини. З такою ж середньою швидкістю пагони полягають вниз по схилу, прикриваються опадом, поступово занурюються у підстилку і вкорінюються. Підземна, вкорінена додатковими коренями частина пагонів в той же час поступово відмирає від кінця. Таким чином, водночас полягаючи і наростаючи, особина переміщується по схилу майже не змінюючи своїх розмірних параметрів. Загальна довжина зрілої генеративної особини біля 1м (60 см живої підземної частини і 40 см наземної). Вік надземної частини 20-30 років, а разом з підземною – 50-80 років.

В заповідних умовах спостерігаються різноманітні коливання життєвості і вікового стану особин переважно внаслідок несприятливих температурних умов перезимовування. Це у сукупності з чинниками едафотопу, взаємовпливу між рослинами і впливу зоологічних компонентів екосистеми в окремі роки призводить до падіння життєвості особин і популяції, що проявляється у перервах у цвітінні генеративних особин, переході частини особин у сенільний та квазісенільний вікові стани та відмирання. Процеси омолодження відбуваються внаслідок розвитку нових пагонів із сплячих бруньок в тій частині скелетних осей, яка розташована на межі вкоріненої і невикоріненої полеглої частини пагона, що перебуває в шарі підстилки. Ці пагони формування, які за рівнем омолодження аналогічні іматурним особинам, характерні у перші роки інтенсивними темпами приростання (2-3 см). Через 1-2 роки пагони полягаючи вкорінюються, галузяться і набувають габітусу віргінільних рослин, а через декілька років починають генерувати. Через 10-20 років підземний зв'язок з матірною особиною переривається і утворюється нова партикула. Тривалість життя сланких партикул, які беруть початок від однієї материнської особини насіннєвого походження, може бути невизначено довгою.

Під впливом антропогенних чинників, зокрема випасу і витогування, перебіг онтогенезу у рододендрону дещо змінюється. Найпомітнішими є різниці у тривалості та почерговості фаз онтогенезу. Витогування та випас помірних навантажень спричиняють відмирання частини особин внаслідок механічних пошкоджень. В перші роки антропогенного впливу чи в перші роки його інтенсифікації, поведінка популяції характерна масовими "квазівіковими" переходами особин. Різко збільшується чисельність субсенільної вікової групи за рахунок квазісубсенільних особин, які поповнюються з віргінільної та генеративної вікових груп. Характерне також падіння чисельності квітучих особин. Внаслідок довготривалого антропогенного впливу помірних навантажень чисельність популяції, знизившись, стабілізується. Врівноважується і віковий спектр популяції, набувши правостороннього вигляду. У ньому характерна тепер більша частка частково з прискоренням онтогенезу у віргінільній фазі, а частково зі зменшенням інтенсивності процесів вегетативного розростання і розмноження і, відповідно, зі зниженням

темтів поновлення і омолодження. В генеративній фазі, у свою чергу, скорочується тривалість молодого і середньовікового станів. Загальна тривалість повного онтогенезу особин і короткого онтогенезу партикул під впливом антропогенних чинників зменшується. Для *R. myrtifolium* не притаманні тривалі затримки і різкі прискорення онтогенезу, спалахи цвітіння і вторинний спокій а індивідуальний розвиток особин достатньо послідовний.

У заповідних умовах найвагоміші відмінності у популяціях пов'язані зі стрімкістю схилів та кам'янистістю поверхні ґрунту. На стрімких задернованих схилах і невисокій кам'янистості чисельність віргінільних особин найвища і досягає 80% у вікових спектрах популяцій. Серед генеративних переважають молоді або середньовікові особини. На пологих і кам'янистих ділянках домінують середньовікові і старі генеративні особини. На стрімких схилах за сприятливих умов для полягання і вкорінення вегетативна рухливість особин найвища, на пологих схилах – менша, а на кам'янистих ділянках найбільше обмежена. Перед виходами материнської породи, що є перепонами для полягання і вкорінення, відбувається нагромадження парціальних кущів. Тому їхня щільність і щільність пагонів у парціальних кущах різко зростає. У віковій структурі популяції на г. Пожижевській на кам'янистих ділянках домінують генеративні парціалі: 75%g (15 g1, 30 g2, 30 g3), 10v, 15ss, а на лучних ділянках – віргінільні: 80%v, 17g (9 g1, 5 g2, 3 g3), 3ss.

Вагому роль у формуванні парцел різної вікової структури відіграє ефект взаємної компенсації вегетативного і генеративного розмноження, який полягає у активації одного способу розмноження у разі пригнічення іншого. Якщо виникають умови, несприятливі для вегетативного розростання і розмноження, то активується цвітіння й утворення насіння. У випадку несприятливих умов для генеративного розмноження – стимулюється вегетативна активність. Окрім того, під час вищої вегетативної рухливості відносний вік особин (парціальей) менший. Парцели на ділянках інтенсивного вегетативного розмноження мають молодшу вікову структуру також завдяки глибокому омолодженню під час партикуляції.

Внутрішньопопуляційна просторова, вікова, віталітетна структура *R. myrtifolium* характеризується високою різноманітністю, що притаманне не лише для великих континуальних популяцій або метапопуляцій, але й для малих локальних популяцій. У межах популяції *R. myrtifolium* на горі Синяк в Горганах (1650 м н. р. м., пд.-зх., пн.-сх.) можна виділити декілька зон, які різняться між собою еколого-ценотичними умовами і, відтак, характеризуються відмінною структурно-функціональною організацією окремих локусів рододендрону – їх чисельністю, віковою та просторовою структурою, життєвістю тощо [2]. Наприклад, у північно-східній частині популяції характерним є розташування рододендрону у сусідстві з *Pinus mugo*, а також у значній мірі під її пологом. У цих умовах життєвість особин найвища. Висота дорослих особин становить 20-30 см. Річні прирости пагонів до 6 см. Віковий спектр цієї частини популяції лівосторонній з вираженим максимумом на віргінільній (60% особин) і молодій генеративній (25% особин) вікових групах. Просторова структура характеризується розташуванням груп особин стрічкоподібними локусами вздовж контурів гірської сосни смугами довжиною від декількох до десятків метрів і шириною до 0,5-1 (1,5) м.

У центральній і південно-західній частинах популяції віковий спектр правосторонній – домінують середньовікові й старі генеративні особини, котрі разом становлять біля 70% чисельності. У порівнянні з північно-східною частиною

популяції особини тут значно нижчої життєвості. Висота особин – 8-17 (20) см, а річні прирости пагонів в середньому 1,5 см. Розташовані особини переважно невеликими куртинами розміром 0,25-1 м², зрідка – 2-3 м². Зазначена ділянка слабо задернована, з кам'янистим плитким ґрунтом і проективним покриттям 50-70%. Популяцію перетинає туристична стежка, по обидва боки котрої на ширину 0,5-3 м рододендрон представлений локусами з домінуванням старих генеративних і частково субсенільних особин, що є результатом витоптування.

Найвища щільність популяцій *R. myrtifolium* притаманна за умов заповідання (табл. 1). Під час визначення щільності і чисельності популяцій необхідно враховувати, що дорослі морфологічно цілісні особини складаються з багатьох фітоценотичних облікових одиниць – парціалей (парціальних кущів або парціальних пагонів). Вікові спектри, визначені на основі парціалей, порівняно з обліком морфологічних особин, більш наочно відображають відмінності у структурі популяцій за різних режимів використання площ (табл. 2).

Таблиця 1

**Щільність і чисельність популяцій *Rhododendron myrtifolium*
за різних режимів використання**

Оселище популяції, висота н.р.м, експозиція	Режим використання	Щільність популяції, особин/ м ²	Чисельність ізольованих популяцій, особин
Пожижевська, 1700, пн.-зх.	Заповідання	3,3±0,4	Континуальна
Команова, 1700, пн.-сх.	Пограничний режим	2,6±0,3	4000
Штеришора, 1450, пн.	Випасання	1,7±0,1	2500
Синяк, 1650, пн., пд.	Витоптування	0,06±0,01	1200

Нормальні повночленні популяції з максимумом на віргінільних особинах властиві для *R. myrtifolium* у заповідних умовах. Слабкі природні або антропогенні порушення призводять до збільшення частки генеративних особин у вікових спектрах. Правосторонні спектри, у яких переважають зрілі генеративні та постгенеративні особини, виявлені у популяції, які розташовані в умовах високих антропогенних навантажень. Як приклад можна навести популяції на Близниці і Штеришорі за умов інтенсивного пасторального впливу (табл. 2).

У той час, як випасання спричиняє структурні зміни у популяціях більш-менш рівномірно по площі оселищ, витоптування і рекреація зумовлюють локальні (точкові, стрічкові) зміни. Витоптування і формування мережі стежок призводить до інсуляризації популяцій. Стежки є бар'єрами для вегетативної рухливості особин, домінуючий вектор якої спрямований вниз по схилу, і спричиняють тривалі негативні наслідки, сповільнюючи процеси самовідновлення. Особливо негативна роль тих стежок, що пролягають поперек стрімких схилів. У цьому випадку відбувається вагома зміна просторово-вікової структури, щільності і чисельності навколишніх популяційних фрагментів: вище стежок формується нагромадження особин, а нижче – їх розрідження.

Таблиця 2

Вікова структура популяцій *Rhododendron myrtifolium* за різних режимів використання (над ризкою – щільність парціалей/ м², під ризкою – %)

Назва популяції	Режим використання	Вікові групи					
		v	g1	g2	g3	ss	s
Пожижевська	Заповідання	<u>98.7</u> 74	<u>7.3</u> 5	<u>2.4</u> 2	<u>8.9</u> 6	<u>14.2</u> 11	<u>2.2</u> 2
Штеришорська	Слабкий випас	<u>65</u> 35	<u>56</u> 30	<u>37</u> 20	<u>17</u> 9	<u>7</u> 4	<u>4</u> 2
Штеришорська	Інтенсивний випас	<u>11.6</u> 15	<u>9.3</u> 12	<u>6.2</u> 8	<u>34.9</u> 45	<u>12.4</u> 16	<u>3.1</u> 4

На пологих схилах популяції *R. myrtifolium* менш вразливі до вигоптування. В умовах дослідного фітоценозу на г. Туркул (1820 м, пд.-зх.) у популяції *R. myrtifolium* притаманна вища буферність до вигоптування порівняно з більшістю інших видів – *Vaccinium uliginosum* L., *V. myrtillus*, *Hieracium alpinum* L., *Homogyne alpina* (L.) Cass., *Carex sempervirens* Vill. і *Pulsatilla alba* Reichenb. У *R. myrtifolium* нижча стійкість ніж у *Festuca supina* Schur і *Juncus trifidus* L., але буферність порівняльна. Внаслідок випасу і вигоптування популяції *R. myrtifolium* зазнають різкого зниження життєвості, проте у них порівняно вища інтенсивність вегетативної реколонізації. Особливо ефективний вектор реколонізації від мікропідвищень, де краще зберігаються особини *R. myrtifolium* внаслідок меншої інтенсивності вигоптування, до мікропонижень. Від периферії оголених ділянок до їх середини *R. myrtifolium* поширюється зі швидкістю до 4 см на рік щільним фронтом вегетативних пагонів і за рахунок творення сприятливого мікрофітоклімату формує умови для реколонізації іншими видами. На цих ділянках характерна висока галузистість *R. myrtifolium* зі щільністю до 40 пагонів/дм².

На даній дослідній площі серед ситничника рододендронно-лохинового було мікрогрупування лохинника рододендронно-ситникового. Але внаслідок вигоптування вівцями мікрогрупування деградувало. Станом на 2008 рік, тобто внаслідок 20-річної демутації після припинення випасання, ще 30% площі угруповання мозаїчно оголено. Від країв оголені локуси заростають вегетативними діаспорами *R. myrtifolium* і у меншій мірі *Rhodococcum vitis-idaea* (L.) Avror., від середини – *Festuca supina*, *Campanula alpina* Jacq. і частково *Hieracium alpinum*. Наявне також насіннєве поновлення *Rhododendron myrtifolium*. Загалом процес заростання дуже повільний, що характерне для біотопів альпійського поясу. У цьому угрупованні найбільша роль у реколонізації належить *R. myrtifolium*.

Рівень буферності, визначений за пороговими значеннями антропогенних навантажень або природних порушень, за яких популяції ще здатні до самовідновлення, не пов'язаний прямою залежністю зі швидкістю відновних

процесів. У популяції *R. myrtifolium* встановлено високу здатність до відновлення навіть після інтенсивного випасання і витоптування їй, водночас, низьку буферність за тривалістю відновлення, котра становить більше 10 років.

Висновки

На даний час головну загрозу існуванню популяції *R. myrtifolium* становить вплив гірського туризму, інтенсивність якого невинно зростає. Витоптування і розширення мережі стежок призводить до інсуляризації популяцій, зменшення їх площі та чисельності, порушення просторової і вікової структури.

У популяції *R. myrtifolium* встановлено високу здатність до самовідновлення після антропогенних порушень. Однак швидкість відновних процесів повільна і може становити у випадку інтенсивних навантажень десятки років. Найвища щільність популяції *R. myrtifolium* притаманна за умов заповідання.

1. Кияк В.Г. Зміни життєвих форм видів альпійських фітоценозів // Структура високогірних фітоценозів Карпат. – К.: Наук. думка, 1993. – С. 89-96.
2. Кияк В.Г., Білонога В.М. Структура популяції *Rhododendron myrtifolium* Schott et Kotschy на г. Синяк (Горгани) // Актуальні питання досліджень рослинного покриву Українських Карпат: Матер. міжнарод. Регіональ. Наук. конф., присвяченої 100-річчю проф. С.С.Фодора. – Ужгород, 2007. – С. 58-59.
3. Комендар В.І. *Rhododendron kotschyi* Simonk. // Червона книга України. Рослинний світ. – Київ: Українська енциклопедія, 1996. – С. 57.
4. Мазуренко В.В. Жизненные формы вересковых кустарничков // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1982. – Т.87, Вып. 3. – С. 46-57.
5. Малиновський К.А. Рослинність високогір'я Українських Карпат. – К.: Наук. думка, 1980. – 280 с.
6. Малиновський К.А., Крічфалушій В.В. Рослинні угруповання високогір'я Українських Карпат. – Ужгород, 2002. – 244 с.
7. Малиновський К.А., Царик Й.В., Жилиєв Г.Г., Дмитрах Р.І., Кияк В.Г., Кобів Ю.Й., Манчур М.М. Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат. – К.: Наук. думка, 1998. – 176 с.
8. Серебряков Н.Г. Экологическая морфология растений. – М.: Высшая шк., 1962. – 378 с.
9. Тимчишин Г.В. Біологія та особливості культури рододендронів (*Rhododendron L.*) на Західному Поділлі.- Автореф. дис. ...кандид .біол . наук., К. – 2003. – 24 с.
10. Царик Й., Жилиєв Г., Кияк В., Кобів Ю., Данилик І., Дмитрах Р., Сичак Н., Білонога В., Нестерук Ю. Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат. – Львів: Поллі, 2004. – 198 с.
11. Ценопопуляції рослин (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976.– 216 с.
12. Черевко М.В., Сапоженкова Т.В., Динаміка схожості та особливості проростання *Rhododendron kotschyi*. Укр. ботан. журн, 1975– 32, № 3. – С. 361-362.
13. Чопик В.І. Високогірна флора Українських Карпат. — К.: Наук. думка, 1976. – 270 с.
14. Boratyński A., Piwczyński M., Didukh Y.P., Tasenkevich L., Romo A., Ratyńska H. Distribution and phytocoenotic Characteristics of relict Populations of *Rhododendron myrtifolium* (Ericaceae) in the Ukrainian Carpathians // Polish Botanical Studies, 2006. – № 22. – P. 53-62.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів
e-mail: vlodkokyjak@rambler.ru

УДК 581.5:582.929.2(477)

В.М. Кобів

**САМОПІДТРИМАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ *SYMPHYTUM CORDATUM* WALDST.
ET KIT. EX WILLD.**

*Кобив В.М. Самоподдержание популяций *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd. // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 53-58.*

Исследовано вегетативное и семенное размножение карпатского субэндемического вида – *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd. и их роль в самоподдержании популяций в разных условиях в горной и равнинной частях ареала. Обращается внимание на необходимость охраны равнинных периферических популяций этого монтанного вида, что способствовало бы сохранению его генофонда, а также регионального фиторазнообразия.

*Kobiv V.M. Sustainment of populations of *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd. // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 53-58.*

Clonal and seed reproduction of a Carpathian subendemic species – *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd. and their role in sustainment of populations were studied in different conditions in the mountain and lowland parts of the range. Attention is drawn to the necessity of protection of peripheral populations of this mountain species that could facilitate conservation of genic pool of *S. cordatum* and regional biodiversity.

Вивчення популяцій ендемічних рослин і їх самопідтримання є важливим у зв'язку із збідненням біорізноманіття, що спостерігається протягом останнього часу. Під самопідтриманням популяцій розуміють сукупність процесів, які забезпечують їх відтворення і неперервність існування на певній території [6]. Як відомо, для насінневих рослин найістотнішу роль у самопідтриманні відіграє генеративне та вегетативне розмноження.

Насіннєве поновлення, порівняно з вегетативним, має ряд переваг, оскільки забезпечує розселення на дальшу відстань і призводить до генетичного урізноманітнення потомства. Однак, цей складний процес потребує наявності низки сприятливих екологічних факторів на різних етапах розвитку особин.

Вегетативне розмноження характеризується незначною смертністю потомства та його підвищеною конкурентоспроможністю. Воно забезпечує довготривалість існування генет і продукування особин з найпристосованішим до умов конкретного оселища генотипом [12]. Однак, інтенсивність вегетативного розмноження залежить від наявності відповідних еколого-ценотичних умов – вільних мікролокусів, потрібного рівня освітлення, вологості, трюфності ґрунту та ін.

Особливо актуальними є дослідження механізмів самопідтримання популяцій монтанних видів рослин, які перебувають у відмінних умовах у гірському та рівнинному субареалах [3, 5, 8, 11]. Ці відомості необхідні для розробки наукових основ і практичних рекомендацій щодо охорони їх популяцій і флори в цілому [8, 9].

Об'єкт і методика досліджень

Об'єктом досліджень були популяції карпатського субендеміка – *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd., які перебувають у різних еколого-фітоценотичних

умовах як в Українських Карпатах, так і на суміжних рівнинних територіях у межах висот 240-1770 м н. р. м.

Дослідження проводили протягом 1998-2008 рр. Генеративне та вегетативне розмноження, тип самопідтримання популяцій вивчали за усталеними методиками [1, 7, 10]. Отримані результати опрацьовано статистично.

Результати досліджень

Самопідтримання популяцій *Symphytum cordatum* здійснюється як шляхом вегетативного, так і генеративного розмноження.

Вегетативне розмноження. У результаті наших досліджень встановлено, що у *S. cordatum*, як клонального виду, вегетативне розмноження відіграє основну роль в утриманні та захопленні території, тобто в самопідтриманні та відновленні популяцій [4].

У *S. cordatum*, як і у більшості вегетативно рухливих рослин, що мають запасальні кореневища, процес вегетативного розмноження здійснюється в такій послідовності: 1) наростання кореневища, накопичення у ньому запасів поживних речовин і брунькоутворення, 2) розвиток надземних пагонів із бічних бруньок на кореневищі, що дає початок його галуженню, 3). відокремлення дочірніх рамет від материнської особини внаслідок неспеціалізованої партикуляції.

Розміри приростів кореневища, а також інтенсивність їх галуження є важливими показниками вегетативного розмноження. У генеративних рамет *S. cordatum* річний приріст кореневища становить (1-)2,5-5,3(-7) см при його діаметрі 5-14 мм, а у вегетативних – 1-4 см та 4-8 мм відповідно (табл. 1). На цій підставі *S. cordatum* можна вважати проміжним видом між коротко- та довгокореневищними рослинами [7]. Згідно з класифікацією О.В. Смирнової (1987), *S. cordatum* здебільшого властива повільна вегетативна рухливість.

Галуження кореневища відбувається у сприятливих для *S. cordatum* умовах. Чим більше особина має осей наростання кореневища, тим потенційно численнішим буде її вегетативне потомство.

Кореневища *S. cordatum* мають виразну акумулятивну (запасальну) функцію. Це уможливорює їх подальше вегетативне розростання за рахунок внутрішніх ресурсів і дає змогу особинам виживати за несприятливих умов.

Наростання кореневища супроводжується утворенням бічних бруньок. За класифікацією О.В. Смирнової (1987), *S. cordatum* властива низька, середня та висока потенційна продуктивність вегетативних зачатків (1-11 шт./річний приріст) в залежності від умов оселищ, хоч тільки їх невелика частина реально започатковує розвиток нових рамет.

У процесі вегетативного розростання *S. cordatum* утворюються глибоко- та неглибоко омолоджені рамети. Розвиток бруньок здебільшого призводить до появи віргінільних та іматурних рамет, рідше – генеративних і субсенільних. Їхні кореневища містять додаткові корені, що уможливорює їх автономність у разі фрагментації (у тому числі й механічної).

Помістивши частини кореневища *S. cordatum* довжиною 3-5 см у вологе середовище, нами було виявлено, що через 5-7 днів на ньому виростають додаткові корені довжиною 1-20 мм, а потім з'являються й надземні пагони. Це свідчить про

життєздатність окремої партикули, що відіграє важливу роль для вегетативного розмноження і розселення [7].

Таблиця 1

**Параметри річних приростів кореневища *Symphytum cordatum*
у різних частинах ареалу**

Розташування популяцій	Параметри річних приростів кореневища			
	вегетативних модулів		генеративних модулів	
	діаметр, мм	довжина, см	діаметр, мм	довжина, см
Гірський субареал				
котел Брескул-Пожижевська (хр. Черногора), 1645 м	6,2±0,2	1,9±0,1	8,4±0,6	4,2±0,2
г. Брескул (хр. Черногора), 1540 м	7,3±0,2	3,5±0,2	8,7±0,4	5,0±0,3
г. Пожижевська (хр. Черногора), 1485 м	6,4±0,3	2,0±0,1	8,8±0,3	4,0±0,3
г. Брескул (хр. Черногора), 1430 м	7,3±0,1	3,0±0,1	9,0±0,6	4,5±0,2
г. Данцер (хр. Черногора), 1400 м	8,0±0,3	2,7±0,2	11,0±0,6	3,4±0,1
г. Пожижевська (хр. Черногора), 1340 м	4,0±0,3	1,5±0,2	5,0±0,2	2,0±0,1
полонина Апшинець (хр. Свидовець), 1300 м	6,2±0,4	2,2±0,2	7,8±0,8	3,0±0,2
г. Бердо (Сколівські Бескиди), 1090 м	–	–	9,0±0,8	2,5±0,2
г. Високий Верх (хр. Боржава), 1075 м	–	–	10,0±0,9	2,7±0,2
г. Чивчин (Чивчинські гори), 1065 м	–	–	9,5±0,9	2,4±0,2
ур. Бабина Яма (хр. Черногора), 950 м	–	–	8,2±0,6	3,6±0,3
с. Розгірче (Сколівські Бескиди), 420 м	–	–	7,5±0,3	4,1±0,4
Рівнинний субареал				
с. Бродки (Опілля), 330 м	6,3±0,4	2,2±0,2	8,6±0,3	2,8±0,1
м. Львів (Опілля), 310 м	5,0±0,2	1,2±0,1	6,0±0,2	1,4±0,1
с. Фійна (Розточчя), 260 м	6,0±0,5	1,8±0,1	8,1±0,4	2,5±0,1
с. Тязів (Прикарпаття), 250 м	5,4±0,4	2,4±0,2	6,9±0,3	2,9±0,2
с. Воронів (Опілля), 245 м	6,2±0,3	2,0±0,1	7,5±0,4	2,9±0,2
м. Полонне (Мале Полісся), 243 м	–	–	9,6±0,4	5,3±0,2

Вегетативне розмноження у *S. cordatum* настає внаслідок неспеціалізованої партикуляції кореневища. Як правило, воно вперше відбувається на 4-6-у році розвитку особини, що за сприятливих умов відповідає генеративному періодові. Партикуляція здебільшого буває спричинена відокремленням відгалуження кореневища II-III порядку від його материнської частини. Поділ кореневища іноді зумовлюється механічними пошкодженнями, внаслідок зсувів ґрунту, розмивання приструмкових ділянок, діяльності диких чи свійських тварин, а також людини. Після відокремлення від материнської дочірні особини здатні існувати самостійно.

Наші багаторічні спостереження за природним оселищем *S. cordatum*, розташованим на присадибній ділянці у Львові, виявили, що механічна фрагментація

кореневищ, спричинена перекопуванням, сприяла вегетативному розмноженню та в окремих випадках навіть призвела до освоєння видом досить віддалених нових ділянок, на які під час городніх робіт випадково потрапили частини його кореневищ.

За нашими даними, фрагменти кореневищ *S. cordatum* досить часто переносяться потоками, а потім успішно вкорінюються на прибережних ділянках. Цей спосіб розселення є досить характерним для виду. Ймовірно, власне цим зумовлене часте трапляння популяцій виду в рівнинних оселищах біля річок (наприклад, уздовж Дністра), що беруть початок у Карпатах [8].

Вид здебільшого виявляє так звану „фалангову” (phalanx) стратегію колонізації оселища, що полягає у відносно нешвидкому, але безперервному розростанню клона [13, 14]. Скупчення *S. cordatum* не є занадто густими, щоби спричинити зайву внутрішньовидову конкуренцію, але водночас вони достатньо щільні, аби протидіяти проникненню світлолюбних низькорослих рослин. Фалангове захоплення території передбачає її наступне тривале утримання [13, 14]. Нами встановлено, що клони *S. cordatum* можуть понад 10-15 років утримуватися в освоєних ними локусах.

Із несприятливих умов, що пригнічують вегетативне самопідтримання популяцій *S. cordatum*, насамперед слід відзначити надмірне затінення.

Генеративне відтворення. Результати наших досліджень показали, що генеративне відтворення у цього виду пригнічене і відіграє лише другорядну роль у самопідтриманні популяцій. Кількість квіток у суцвітті живокосту серцелистого змінюється від 3 до 27 шт. Генеративний пагін *S. cordatum* найчастіше несе 1 або 2 суцвіття, подекуди їх буває й більше – 3-4 шт. Відповідно середня кількість квіток на пагін коливається у межах від 9 до 25 шт. Як впливає з таблиці 2 середні значення потенційної насінневої продуктивності (ПНП) перебувають у межах від 38 до 99 шт./паг. і є менш мінливими на протязі ареалу виду, порівняно з реальною насінневою продуктивністю (РНП). За класифікацією О.В. Смирнової (1987), високий рівень ПНП виявлено у карпатських популяціях, розташованих у сприятливих умовах у межах висот 1220-1630 м, а також у рівнинному оселищі біля м. Полонне (Мале Полісся). Натомість, на краях ареалу і в неоптимальних умовах (при значному затіненні або низькій вологості ґрунту) видові здебільшого властивий середній рівень ПНП.

Величина РНП дещо більше залежить від умов оселищ *S. cordatum*. Порівняно вищі значення РНП спостерігаються здебільшого у сприятливих умовах вологості ґрунту й освітлення, незалежно від висоти над рівнем моря. Найбільший показник РНП (32,7 нас./паг.) виявлено у популяції біля м. Полонне, розташованій на північно-східній межі ареалу виду (що зумовлене переважанням тут бічного пагоноутворення, а отже й збільшеною кількістю суцвіть на пагоні до 3-4 шт.). Найнижчі значення цього показника відзначено на верхній межі поширення *S. cordatum*, а також у несприятливих умовах. Однак, загалом видові властиві низькі значення РНП (табл. 2).

Середній відсоток обнасінення (ВО) в *S. cordatum* порівняно невисокий, а його значення змінюються від 14 до 37%.

Середні значення урожаю насіння коливаються у широких межах – від 8 до 273 нас./м². Найбільший урожай (205-273 нас./м²) спостерігається у низці рівнинних популяцій, приурочених до сприятливих умов, що пояснюється високою щільністю генеративних особин у цих оселищах.

Як відомо, здатність популяцій рослин до насінневого поновлення залежить не тільки від кількості насіння, але й від його якості, найбільш важливим показником

якої є схожість. Схожість насіння у природних умовах в *S. cordatum* є дуже низькою, оскільки при обстеженні оселищ виду нам траплялося зовсім мало проростків, або ж їх не було виявлено взагалі. Це можна пояснити декількома причинами. Очевидно, для проростання насіння потрібні спеціальні умови, а саме достатнє зволоження, особливий температурний режим і відповідна товщина шару підстилки. Крім того, значна частка дозрілого насіння пошкоджується комахами, які видають зародок.

Таблиця 2

Середні показники генеративної сфери живокосту серцелистого у різних частинах ареалу

Розташування популяцій; висота над рівнем моря, м	Кількість суцвіть, шт./паг.	Кількість квіток, шт./суцв.	Кількість квіток, шт./паг.	Насіннева продуктивність		Відсоток обнасіння	Урожай
				потенційна	реальна		
Гірський субареал							
котел Брескул-Пожижевська, 1770	1,2±0,1	11,9±0,7	14,3±0,8	57,0±4,7	8,6±1,4	15,02	68,6
г. Велика Ненеска (Мармарош), 1630	1,1±0,1	17,4±1,2	19,2±2,2	76,8±5,2	13,1±1,9	17,04	102,1
г. Брескул, 1540	1,1±0,1	18,4±1,5	20,6±1,9	82,4±6,7	12,2±1,2	14,82	100,2
г. Пожижевська, 1485	1,3±0,1	13,9±0,9	18,1±1,7	72,3±5,6	16,3±1,6	22,59	153,5
г. Брескул, 1430	1,3±0,1	15,8±1,4	20,5±1,8	82,2±6,4	11,6±1,1	14,08	92,56
г. Данцер, 1400	1,2±0,1	14,0±1,2	16,1±1,5	64,4±6,0	11,0±1,0	17,14	25,4
г. Пожижевська, 1340	1,0	14,0±0,7	14,0±0,7	56,0±4,8	11,0±1,0	19,64	8,2
г. Пожижевська, 1330	1,2±0,1	18,5±1,5	22,2±2,0	88,8±3,9	18,2±1,5	20,52	38,3
г. Менчул (хр. Чорногора), 1220	1,0	17,7±1,3	17,7±1,3	70,9±5,2	18,9±1,6	26,66	107,7
ур. Озірний (хр. Чорногора), 1070	1,0	9,7±0,9	9,7±0,9	38,8±3,4	9,9±1,0	25,52	25,7
ур. Бабина Яма, 950	1,0	13,2±0,5	13,2±0,5	52,8±4,5	19,1±1,4	36,12	108,7
с. Розгірче, 420	1,0	10,0±0,8	10,0±0,8	40,0±3,4	5,6±0,6	14,00	16,8
Рівнинний субареал							
с. Бродки, 330	1,3±0,1	12,3±0,8	15,9±0,8	63,5±5,3	16,4±1,0	25,80	205,0
м. Львів, 310	1,1±0,1	11,3±0,4	12,7±0,6	50,9±4,2	15,0±1,1	29,48	45,0
с. Фійна, 260	1,2±0,1	9,4±0,6	11,3±1,1	45,1±5,0	10,5±1,3	23,27	31,5
с. Тязів, 250	1,2±0,1	13,8±0,9	16,6±1,5	66,2±4,6	17,0±1,7	25,72	272,6
с. Воронів, 245	1,1±0,1	12,7±0,4	14,3±1,3	57,3±5,0	15,5±1,1	27,06	224,8
м. Полонне, 243	1,4±0,1	17,6±0,9	24,6±1,0	98,5±6,5	32,7±2,0	33,20	212,5

У лабораторних умовах насіння *S. cordatum* не проростає як без спеціальної обробки, так і під дією стимулятора росту – 0,02% розчину гібереліну в 0,01% диметилсульфоксиді [2].

Висновки

Провідну роль у самопідтриманні популяцій *S. cordatum* у всіх досліджених частинах ареалу відіграє вегетативне розмноження, яке супроводжується

омолодженням потомства. Воно забезпечує неперервність існування поколінь, тобто утримання оселища, а також захоплення нових територій в умовах пригніченого або відсутнього насінневого поновлення та сприяє відтворенню особин, найпристосованіших до біотопу.

Низька чисельність або відсутність підросту свідчить про незначну участь генеративного відтворення у самопідтриманні популяцій *S. cordatum*. При неінтенсивному генеративному розмноженні в цього виду пригнічується здатність до розселення (що особливо помітно на периферійних рівнинних територіях) та генетичного урізноманітнення потомства.

Тому варто забезпечити локальну охорону пограничних рівнинних популяцій *S. cordatum* для збереження його генофонду, а також підтримання регіонального фіторізноманіття.

1. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. – 1974. – 59, № 6. – С. 826-831.
2. Василишина В.М. Мінливість морфологічних ознак і насінневої продуктивності *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd. в Українських Карпатах // Наук. вісн. Укр. держ. лісотех. ун-ту. – 2000. – Вип. 10.3. – С. 232-237.
3. Кобів В.М. Поширення та індивідуально-групові параметри *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd. в умовах рівнини заходу України // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – 2007. – Вип. 23. – С. 137-144.
4. Кобів В.М. Роль вегетативного розмноження у самопідтриманні популяцій *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd. (Boraginaceae) // Значення та перспективи стаціонарних досліджень для збереження біорізноманіття: матеріали міжнар. наук. конф. – Львів, 2008. – С. 186-187.
5. Кобів Ю.Й. Генетична різноманітність і спорідненість популяцій *Arnica montana* L. в Українських Карпатах // Укр. бот. журн. – 1993. – 50, № 4. – С. 67-74.
6. Крічфалушій В.В., Мезев-Крічфалушій Г.М. Популяційна біологія рослин. – Ужгород: Ужгород. ун-т, 1994. – 80 с.
7. Любарский Е.Л. Экология вегетативного размножения высших растений. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1967. – 181 с.
8. Малиновский А.К. Монтанный элемент флоры Украинских Карпат. – К.: Наук. думка, 1991. – 240 с.
9. Парфенов В.И. Обусловленность распространения и адаптация видов растений на границах ареалов. – Минск: Наука и техника, 1980. – 208 с.
10. Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. – М.: Наука, 1987. – 207 с.
11. Стратегія популяцій рослин у природних і антропогеннозмінених екосистемах Карпат / За ред. М. Голубця, Й. Царика. – Львів: Євросвіт, 2001. – 160 с.
12. Falińska K. Ekologia roślin. – Warszawa: Wyd-wo Naukowe PWN, 1996. – 453 s.
13. Lovett-Doust L., Lovett-Doust J. The battle strategies of plants // New Scientist. – 1982. – 95, № 1313. – P. 81-84.
14. Silander J.A. Microevolution in clonal plants // Population biology and evolution of clonal organisms. – New Haven & London: Yale Univ. Press, 1985. – P. 107-152.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів
e-mail: yukobiv@gmail.com

УДК 581.9

В.М. Білонога

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ *PULMONARIA FILARSZKYANA* JÁV. В ПРИРОДНИХ І АНТРОПОГЕННО ЗМІНЕНИХ ЕКОСИСТЕМАХ КАРПАТ

Билонога В.М. Структура популяцій *Pulmonaria filarszkyana* Jáv. в природних і антропогенно измененных екосистемах Карпат // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 59-64.

Приведены результаты исследований структуры популяций и индивидуального развития *Pulmonaria filarszkyana* в различных условиях местопроизрастания. Установлен характер изменений в генеративной сфере, обусловленных эколого-ценотическими особенностями растительного покрова.

Bilonoha V.M. Population structure of Pulmonaria filarszkyana Jáv. in different ecological and coenotic situation of Carpathians // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 59-64.

The results of studying of the *Pulmonaria filarszkyana* population's structure and individual development in different ecological and coenotic situation are presented. Trait of some changes in reproductive sphere is revealed.

Дослідження спрямовані на вивчення структури популяцій рослин мають визначальне значення для вирішення низки теоретичних і практичних завдань, пов'язаних із визначенням життєздатності, самовідновлення та еволюційних перспектив популяцій, а також їхнього раціонального використання, збереження і охорони. Аналіз динаміки основних популяційних параметрів, як і особливостей індивідуального розвитку, дозволяє виявляти чинники загрози, передбачати спрямованість та інтенсивність змін як в межах окремих популяцій, так і для систем вищого рівня організації. Це є особливо актуальним для рідкісних чи загрожених видів, які водночас претендують на специфічну роль у екосистемі. Це може стосуватись популяцій ценозоутворюючих, ключових чи діагностичних видів.

Матеріал і методика досліджень

Дослідження проводились протягом 2006-2008 років в рамках проекту „Оцінка стану популяцій рослин міжнародних червоних списків в Українських Карпатах” за підтримки Науково-технологічного центру в Україні. Об'єктом дослідження були популяції *Pulmonaria filarszkyana* Jáv. в межах основних масивів поширення виду в Українських Карпатах. Застосовано стаціонарні та маршрутні методи, спрямовані на вивчення основних популяційних параметрів, особливостей індивідуального розвитку та самопідтримання популяцій в різноманітних еколого-ценотичних умовах середовища [6-13].

Pulmonaria filarszkyana Jáv. є діагностичним видом ендемічної для Східних Карпат асоціації *Pulmonario-Alnetum viridis* Pawł. et Wal. 1949 corr. Kricsfalusy et Malynovski 2000 (Syn.: *Pulmonarieto-Alnetum* Pawłowski et Walas 1949) разом з *Alnus viridis* (Chaix) DC, *Cirsium waldsteinii* Rouy, *Adenostyles alliariae* (Gouan) A.Kerner, *Rumex alpestris* subsp. *carpaticus* Zapał. Угрупування асоціації поширені у висотному

діапазоні від 1370 до 1750 м н.р.м. на стрімких схилах льодовикових котлів переважно північної та північно-східної експозицій. Ґрунти добре розвинуті гумусні буроземні з високою вологістю у верхніх горизонтах. Угруповання з участю *P. filarszkyana* представлені у Чорногорі, Свидовецькому та Гринявському масивах, Чивчинах і Мармароських горах. У структурі угруповань чітко виражені три вертикальні яруси з домінуванням у першому *Alnus viridis*, високотрав'я – у другому і *P. filarszkyana* у трав'яному. У двох останніх ярусах, окрім *P. filarszkyana*, істотно представлені *Senecio nemorensis* L., *Adenostyles alliariae*, *Calamagrostis arundinaceae* (L.) Roth, *Vaccinium myrtillus* L. В антропогеннозмінених внаслідок інтенсивного випасу чи знищення у минулому (вирубка, випалювання) екосистемах стелюхів вільхи зеленої відбувається заростання звільнених ділянок чорничниками, щучниками та різнотрав'ям. Здебільшого в підсумку сукцесії прямують до формування рослинних угруповань з домінуванням *Deschampsia cespitosa* (L) Beauv [4]. Водночас, згідно з Європейським Червоним Списком *P. filarszkyana* є східнокарпатським ендеміком і відноситься до групи видів, які вимагають певних заходів охорони. В Українських Карпатах вид перебуває під охороною в Карпатському біосферному заповіднику. При цьому статус виду, на думку різних дослідників, варіює від „невизначеного” до „рідкісного”, „вразливого” чи „зникаючого” [1, 2, 3, 5]. З огляду на існуючі розбіжності щодо статусу виду, відсутність інформації про реальний стан популяцій в межах основних гірських масивів Українських Карпат дослідження, спрямовані на вивчення популяційної структури, особливостей онтогенезу, розмноження та самопідтримання *P. filarszkyana*, є цілком вмотивованими.

Результати досліджень

Аналіз основних популяційних параметрів *P. filarszkyana* проводився в угрупованнях з домінуванням *Deschampsia cespitosa*, *Alnus viridis* та *Picea abies* (L.) Karst. розташованих на різних гіпсометричних рівнях. Відмінність умов місцезростання, зумовлена як природними, так і антропогенними чинниками, провокує низку спрямованих змін структурно-функціональної організації популяцій *P. filarszkyana*. У залежності від характеру та глибини трансформацій в угрупованні можливі зміни ценотичної ролі виду, чисельності популяції і запасів фітомаси, особливостей онтогенезу, способів самопідтримання тощо. Біологічні особливості, сукупність еколого-ценотичних умов, а також поточне антропогенне навантаження визначають як поширення, так і розміри популяцій виду. В ході багаторічних досліджень зафіксовано існування популяцій чисельністю від декількох тисяч особин (Чорногора) до кількох пагонів (потік Паркалаб, 1010 м н.р.м.).

За типом біоморфи *P. filarszkyana* належить до групи явнополіцентричних трав'яних багаторічників з ранньою дезінтеграцією материнської особини і відзначається високою вегетативною рухливістю. Остання забезпечується інтенсивним розростанням, вкоріненням і автономізацією монокарпічних пагонів. Дициклічний тип пагоноутворення у *P. filarszkyana* передбачає формування розеткового пагону з бруньки поновлення у пазусі листка минулорічного пагону. Протягом першого року на такому пагоні закладаються бруньки вегетативного поновлення і термінальна брунька. Наступного року за сприятливих умов розвиток

пагону завершується формуванням генеративних структур і відмиранням ортотропної частини пагону. Базальна плагіотропна частина може залишатись живою протягом кількох років і зберігати зв'язок з фрагментами пагонів попередніх років. На таких кореневищах зі сплячих бруньок періодично можуть утворюватись розеткові пагони. Останні, проте, здебільшого є низької життєвості і не завжди спроможні формувати повноцінні генеративні структури. Виходячи з особливостей життєвої форми, оцінювання вікової структури популяції *P. filarszkyana* є проблематичним, оскільки окремі вікові стани, в їх традиційному розумінні, у окремому онтогенезі відсутні. Вивчення загального онтогенезу внаслідок швидкої автономізації і відмирання попередніх парціальних утворень є проблематичним. Натомість, для даного виду цілком задовільним у інформативному плані щодо вікової структури популяції може бути кількість парціальних утворень і співвідношення пагонів, які перебувають на різних стадіях розвитку. Зокрема, превалювання протягом кількох років пагонів, які не спроможні нормально завершувати розвиток формуванням генеративних структур, може свідчити про існування певних загроз для окремих локусів чи популяції загалом.

Наявність великої кількості нових центрів розростання на вкорінених плагіотропних пагонах попередніх років сприяє формуванню достатньо щільних клонів площею до кількох м². У зеленівільхових стелюхах такі клони розміщені відносно рівномірно і можуть досягати щільності до 300 пагонів/м² (г. Пожижевська, Чорногора). В угрупованнях з домінуванням щільнокущових злаків кількість і щільність клонів *P. filarszkyana* зменшується в декілька разів. В окремих випадках у клони чи популяції нараховується лише кілька пагонів. Співвідношення кількості генеративних і вегетативних (віргінільних та іматурних) пагонів у клонах відчутно варіює залежно від еколого-ценотичних умов. В угрупованні з домінуванням *Deschampsia cespitosa* на висоті 1750 м н. р. м. (г. Пожижевська) таке співвідношення становило близько 0,05, а в зеленівільховому криволіссі на висоті близько 1550 м н. р. м. – 0,13. При цьому, вплив висотного параметра на стан популяції може посилюватись або нівелюватись як ценотичною структурою угруповання, так і особливостями рельєфу. Наприклад, у виявленого на г. Піп-Іван (Мармарош) локусу популяції *P. filarszkyana*, розміщеного під скельним карнізом на висоті близько 1730 м н.р.м. співвідношення між генеративними і вегетативними пагонами виявилось найбільшим і становило 0,85.

Насіннєве розмноження *P. filarszkyana* визначається багатьма внутрішньопопуляційними та зовнішніми чинниками і суттєво варіює в окремі роки та в різних локалітетах. В умовах екологічного та ценотичного оптимуму – в угрупованнях з домінуванням *A. viridis*, щільність проростків у різні роки коливалась від 0 до 4-5 на м² при стабільно високій насіннєвій продуктивності та життєздатності насіння. Встановлено, що з підняттям на вищі гіпсометричні рівні відбувається зменшення активності генеративного розмноження. Це стосується формування квітів і насіннєвої продуктивності. У локусах, розташованих на висоті 1750 м н.р.м., кількість квіток на генеративних пагонах зменшується майже вдвічі, а насіннєва продуктивність не перевищує 30% (при середньому значенні 21%) від максимальних значень у криволіссі на висоті 1550 м. Життєздатність насіння є достатньо високою з чітко вираженим максимумом у лолітетах, приурочених до екологічного оптимуму – в угрупованнях вільхи зеленої. Найменш життєздатним виявилось насіння зібране на

верхній межі поширення *P. filarszkyana*. В лабораторних умовах життєздатність насіння протягом року знижувалась до 40-25%. Найістотнішими виявились втрати життєздатності у зразках, відібраних в локалітетах на вищих гіпсометричних рівнях і в умовах інтенсивного антропогенного навантаження.

Зміни основних параметрів, які стосуються функціонування генеративної сфери, є найвідчутнішими в локусах розташованих на верхній межі зеленовільхових стелюхів і в угрупованнях з домінуванням щільнокущових злаків, сформованих на місці зведеного криволісся (Рисунок). Зменшення абсолютних показників спостерігається за усіма без винятку параметрами. Певні відхилення від середніх для популяції значень є і у локусах на нижчих висотах. Однак в даному випадку зміни не є однонаправленими.

У результаті досліджень встановлено наявність внутрішньопопуляційної різноманітності рівня омолодження окремих парціальних утворень та зміни їх будови у процесі вегетативного розмноження. У особин популяції *P. filarszkyana* у сприятливих екологічних і фітоценотичних умовах, наприклад, на добре зволжених і захищених від вітру ділянках з домінуванням *Alnus viridis*, звичайними є випадки глибокого омолодження субсенільних особин, чого не спостерігається на вищих висотах й у відкритих трав'яних ценозах із домінуванням щільнокущових злаків.

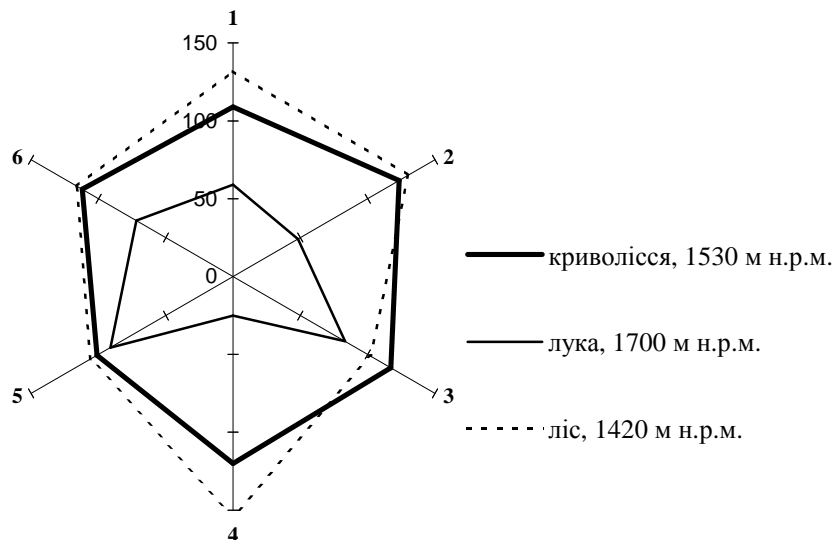


Рис. Деформація морфометричних параметрів *Pulmonaria filarszkyana* в різних еколого-ценотичних умовах, % (1 – квіток на пагоні, 2 – насіння у квітці, 3 – ефективність квіткування, 4 – насіннева продуктивність, 5 – довжина листкової пластинки, 6 – ширина листка).

У клонах *P. filarszkyana* у відмінних фітоценотичних умовах поряд із структурною перебудовою плагіотропних кореневищ у особин спостерігаються зміни морфометричних параметрів асимілюючих органів і генеративної сфери. Наприклад,

прослідковується тенденція до зменшення довжини пагонів і розмірів листків у клонах *P. filarszkyana* на вищих гіпсометричних рівнях. Зокрема, довжина кореневища в середньому зменшується від 10,3 см до 7,4 см, а його суха маса від 1,9 до 0,6 г, тобто втричі. Окрім цього, спостерігаються певні відмінності у співвідношенні між загальною довжиною листка і довжиною листової пластинки, а також довжиною і шириною листової пластинки в залежності від еколого-ценотичних умов. Виявлено окремі клони, у яких коефіцієнт співвідношення між довжиною і шириною пластинки листка відрізнявся на 30–37 % і становив відповідно 3,7 та 2,7. Здебільшого, лінійні параметри асимілюючих листків були більшими в сприятливіших умовах місцезростань, наприклад у вільхових стелюхах. Натомість, різниця ширини листових пластинок сягала 35% залежно від гіпсометричного рівня. При цьому зменшення площі листків може становити від 15% до 40% від середнього значення для популяції в досліджуваних умовах. Загалом це має негативні наслідки для популяції *P. filarszkyana* – зменшується чисельність і щільність, насіннева продуктивність і насіннєве розмноження. Водночас вид залишається стабільним компонентом ценозу, а популяція демонструє високий рівень життєвості.

Висновки

Виходячи з еколого-біологічних особливостей виду і характеру деформації основних параметрів популяційної структури *P. filarszkyana* в різних екологічних і ценотичних умовах, до можливих чинників загрози слід віднести знищення стелюхів вільхи зеленої, інтенсивний випас, рекреаційне навантаження та можливі кліматичні зміни. Трансформації рослинного покриву в першу чергу провокують зниження вегетативного розмноження. Оскільки самопідтримання популяцій забезпечується в основному саме вегетативним розмноженням це призводить до зменшення чисельності та щільності популяцій, розпаду їх на окремі фрагменти. Насіннєве розмноження, незважаючи на стабільно високий врожай насіння, є епізодичним і протягом періоду спостережень не мало істотного впливу на основні демографічні параметри популяцій. Причинами ізоляції окремих локалітетів також є орографічні фактори за низької екологічної пластичності виду та обмеженості можливостей поширення насіння на великі відстані. Отримані результати засвідчили існування загрози зникнення окремих локальних популяцій. Разом з тим, значна кількість виявлених локалітетів, їх загальна площа та щільність, особливості самопідтримання не дозволяють категорично стверджувати, що вид загалом перебуває під загрозою.

1. Антосяк Т., Волощук М., Сухарюк Д. Раритетні судинні види рослин Карпатського біосферного заповідника та заходи щодо їх збереження // Біорізноманіття Українських Карпат. Матеріали наукової конференції присвяченої 50-річчю Карпатського високогірного біологічного стаціонару Львівського національного університету ім. І. Франка. – Львів, 2005. – С. 91-95.
2. Величко М., Чорней І. Оцінка Чивчинських гір як ключової ботанічної території // Біорізноманіття Українських Карпат: Матеріали наукової конференції присвяченої 50-річчю Карпатського високогірного біологічного стаціонару Львівського національного університету ім. І. Франка. – Львів, 2005. – С.106-108.
3. Крічфалушій В.В., Будников Г.В., Мигаль А.В. Червоний список Закарпаття: види рослин та рослинні угруповання, що знаходяться під загрозою зникнення. – Ужгород, 1999. – 140 с.

4. Малиновський К.А., Крічфалушій В.В. Рослинні угруповання високогір'я Українських Карпат. – Карпатська Фундація. – Ужгород, 2002. – 244 с.
5. Малиновський К., Царик Й., Кияк В., Нестерук Ю. Рідкісні, ендемічні, реліктові та погранично-ареальні види рослин Українських Карпат. – Львів: Ліга-Прес, 2002. – 76 с.
6. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология: принципы и методы. – М.: Наука, 1978. – 212 с.
7. Полевая геоботаника. Т. 3 / Под ред. А.А. Корчагина, Е.М. Лавренко и В.М. Понятовской. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1964. – 530 с.
8. Серебряков Н.Г. Экологическая морфология растений. – М.: Высш. шк., 1962. – 378 с.
9. Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. – М.: Наука, 1971. – 358 с.
10. Серебрякова Т.И. Изучение структуры и взаимоотношения ценопопуляций. – М.: МГПИ, 1986. – 73 с.
11. Смирнова О.В. Особенности вегетативного размножения травянистых растений дубрав в связи с вопросами самоподдержания популяции // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. – М.: Наука, 1974. – С. 168-195.
12. Смирнова О.В., Структура травяного покрова широколиственных лесов. – М.: Наука, 1987. – 208 с.
13. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М. и др. Ценопопуляции растений (основные понятия и термины). – М.: Наука, 1976. – 216 с.

Робота виконана за підтримки Українського науково-технологічного центру.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів
e-mail: v_bilonoha@ukr.net

УДК 581.5

Р.І. Дмитрах

**СТАТЕВА ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ РОСЛИН РІЗНИХ ЖИТТЄВИХ ФОРМ ТА
ОСОБЛИВОСТІ САМОПІДТРИМАННЯ ЇХ ПОПУЛЯЦІЙ В УКРАЇНСЬКИХ
КАРПАТАХ**

Дмитрах Р.И. Половая дифференциация растений разных жизненных форм и особенности самоподдержания их популяций в Украинских Карпатах // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 65-70.

На основанні аналізу флори Українських Карпат отримана загальна класифікація статевої диференціації видів різних життєвих форм. Вивчено структурно-функціональна організація різностатевих видів, співвідношення статевих форм, адаптаційний потенціал, а також особливості їх розповсюдження в різних екологічних умовах.

Dmytrakh R.I. Sexual differentiation for plants of various life forms and peculiarities of self-support their population in Ukrainian Carpathians // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 65-70.

On the basis of analysis of the Ukrainian Carpathians flora the sexual differentiation for plants of various life forms has been characterized. There were studied structural and functional peculiarities of the heterosexual plants as well as their distribution in different ecological conditions. Main factors which affect the sexual differentiation have been revealed.

Статева диференціація рослин зумовлена різною структурно-функціональною організацією їх репродуктивної сфери в процесі розмноження. Різні способи запилення сприяють формуванню відповідних статевих ознак, які відображають адаптивний характер та відповідні реакції видів на дію зовнішніх факторів середовища як в межах особин (на індивідуальному рівні), так і в популяціях на груповому рівні. Морфологія квітки та способи їх запилення – два тісно взаємопов'язані процеси, а ті чи інші морфологічні характеристики квіток сприяють тому чи іншому синдрому запилення, який спрямований на відновлення популяції виду за допомогою насіння. Перехресне запилення в цьому аспекті вважається ефективним способом передачі генетичної інформації наступному поколінню. Однак, структурні пристосування до перехресного запилення можуть бути різними й в еволюційному плані постійно змінюватися.

Відомо, що рослинам властиві різні статеві типи, основу яких становлять генетично неоднорідні структури: тичинкові й маточкові. За умови різного їх поєднання формуються як двостатеві (гермафродитні) структури в межах однієї квітки, так і роздільностатеві з тичинковими й маточковими квітками на різних особинах. Різна комбінація таких структур визначається поліморфією видів, наявність якої засвідчує присутність широкої норми реакції особин на умови зовнішнього середовища. Еволюційні причини появи різностатевих видів і, зокрема, одно- і дводомних полягають не тільки у забезпеченні в них перехресного запилення, але й функціональному призначенню їх статевих структур. Різностатевість у рослин вважається однією з прогресивних форм в процесі еволюції, оскільки останні за багатьма особливостями мають певні переваги над двостатевими [2, 3, 11]. Важливою є думка про те, що різностатеві особини вирізняються за фізіолого-біохімічними

властивостями та різним відношенням до умов середовища [13, 15]. Відповідно, кожна із статей є неоднозначною за своїми функціональними особливостями та здатністю до розмноження в різних умовах середовища. Адже відомо, що формування різностатевих чоловічих і жіночих структур підтримується не окремими частинами квітки, як у гермафродитних рослин, а всім організмом в цілому. Окрім цього, умови середовища менше впливають на зміни цього процесу, оскільки буферні властивості різностатевих структур є значно стабільнішими [12]. Тому, у вирішенні проблеми статевої диференціації видів важливими є відомості щодо поширення цього процесу серед рослин різних життєвих форм, а також взаємозв'язку з конкретними екологічними умовами їх існування. Доцільним є з'ясування питань, які пов'язані зі структурно-функціональною організацією різностатевих видів, оцінкою їх адаптаційного потенціалу та специфікою самопідтримання їх популяцій.

Методика досліджень

Статева диференціація рослин різних життєвих форм проведена на основі аналізу флори Українських Карпат [1, 10] з відповідною оцінкою процентної участі в них різних статевих типів. Розподіл видів на двостатеві, однодомні й дводомні та різні статеві форми (андроецичні, гіноецичні, гермафродитні тощо) наведено за загальноприйнятою методикою досліджень генеративної сфери [4, 5, 7, 8, 9]. Загалом, у вивченні статевої диференціації видів використано такі методичні підходи, як описово-морфологічний, який пов'язаний зі зовнішньо-морфологічними особливостями генеративної сфери, та кількісно-функціональний, який ґрунтується на співвідношенні різних статевих форм та їх функціональному призначенні в популяціях [14]. Статева структура популяцій окремих видів досліджена на основі кількісного співвідношення в них особин різних статевих форм та специфіки їх адаптації в різних екологічних умовах (едафічних, геоморфологічних, мікрокліматичних тощо).

Результати досліджень

На основі проведених досліджень отримано загальну характеристику статевої диференціації видів різних життєвих форм та їх кількісного розподілу у флорі Українських Карпат. У сферу досліджень включено три групи рослин: голонасінні, покритонасінні й трав'яні. Серед них – дерева, чагарники й чагарнички, трав'яні (однодольні й дводольні) види. Основні статеві типи досліджено на рівні виду, роду й родини. Установлено, що серед видів з різними життєвими формами двостатеві становлять 70,5%, однодомні – 21,5%, дводомні – 8,0% (таблиця). На рівні родин цей показник є таким: 56% – двостатеві, 26% – однодомні, 18% – дводомні. Найбільшу частку серед родин з різностатевою організацією генеративної сфери видів мають деревні й чагарникові голо-і покритонасінні (20%), дещо меншу – трав'яні (14%).

Різні статеві типи неоднаково представлені у видів з різними життєвими формами: серед двостатевих 6,8% становлять дерева й чагарники, 63,7% – трав'яні рослини; серед однодомних 8,7% – дерева й чагарники, 12,8% – трав'яні рослини; серед дводомних 3,6% – дерева й чагарники, 4,4% – трав'яні рослини. У групі голо- і покритонасінних деревних і чагарникових рослин значна частка належить сучасним

хвойним, більшість з яких є однодомними видами (ялина, ялиця, модрина, тсуга, псевдотсуга, сосна, яловець, туя, туєвик, кипарисовик, біота, метасеквоя, таксодій тощо). Двodomні форми представлені реліктовими тисовими та гінкговими. До групи різностатевих одно- і двodomних покритонасінних належать дуб, бук, граб, хмелеграб, ясен, береза, вільха, верба, душекція, тополя, горіх, самшит, лох, карія, ліщина, коркове дерево, гіркокаштан, деякі кленові тощо.

Різностатевість є достатньо характерною ознакою трав'яних видів (17,2%). Сюди відносяться представники таких родин, як гречкові (*Polygonaceae: Rumex L.*), кропивні (*Urticaceae: Urtica L., Parietaria L.*), гвоздичні (*Caryophyllaceae: Dianthus L., Melandrium Roehl.*), молочайні (*Euphorbiaceae: Euphorbia L., Mercurialis L.*), валер'янові (*Valerianaceae: монтанні види Valeriana L.*), товстолисті (*Rhodiola L.*), губоцвіті (*Labiaceae: Thymus L.*), зонтичні (12 родів, 23 види), айстрові (*Asteraceae: 16 родів, 29 видів*); серед однодольних - осокові (*Cyperaceae: понад 20 видів Carex L.*), частухові (*Alismataceae: Sagittaria L.*), жабурникові (*Hydrocharitaceae: Hydrocharis L., Elodea Michx.*), рдесникові (*Potamogetonaceae: Zannichellia L.*), ароїдні (*Aracaceae: Arum L.*), їжачоголівкові (*Sparganiaceae*), рогузові (*Typhaceae*) тощо.

Таблиця

Статеву диференціацію рослин у флорі Українських Карпат, %

Життєва форма рослин	Двостатеві			Однодомні			Двodomні		
	Родина	Рід	Вид	Родина	Рід	Вид	Родина	Рід	Вид
Дерева й чагарники (голонасінні)	–	–	–	2,0	7,5	4,6	3,0	1,1	0,4
Дерева, чагарники й чагарнички (покритонасінні)	15,0	9,2	6,8	11,0	5,3	4,1	4,0	1,8	3,2
Разом:	15,0	9,2	6,8	13,0	7,8	8,7	7,0	2,9	3,6
Трав'яні (дводольні)	32,0	45,0	50,7	8,0	12,4	9,4	8,0	3,2	3,8
Трав'яні (однодольні)	9,0	16,7	13,1	5,0	1,8	3,3	3,3	1,1	0,6
Разом:	41,0	61,7	63,7	13,0	14,2	12,8	11,0	4,3	4,4
Всього:	56,0	70,9	70,5	26,0	21,8	21,5	18,0	7,3	8,0

Диференціація видів за їх відношенням до конкретних екологічних умов показала, що найбільша частка різностатевих видів є представниками мезофітної (64%), мезогігрофітної (17%) та гігрофітної (19%) флори. Однодомні види найчастіше трапляються в лучних і лісових ценозах (айстрові, зонтичні, гвоздичні, кропивні), двodomні – в болотяних і водних (осокові, валеріанові, рогузові, ароїдні, жабурникові, частухові тощо). Серед різностатевих трав'яних рослин близько 20% видів є високогірними. Підвищена участь останніх зумовлена кліматичними особливостями цього регіону, які відіграють особливу роль в їх статевій диференціації. Очевидно, в процесі природного добору різностатеві види краще пристосовуються до мінливих і несприятливих умов природного середовища.

Важливим критерієм статевої диференціації видів є індивідуальна спеціалізація генеративної сфери різностатевих особин та особливості їх розподілу як на індивідуальному, так і популяційному рівнях. Диференціація видів за кількісним співвідношенням у них різних статевих форм є специфічною для кожної популяції

[6]. Наприклад, серед дводомних видів жіночі форми переважають в гінодієцичних і гіноандродієцичних популяціях, які становлять у *Dianthus compactus* Kit. – 54,3%, у *Thymus alpestris* Tausch – 57,0%, у *Valeriana tripteris* L. – 59,8%, у *Melandrium dioicum* (L.) Cass et Germ. – 69,7%, у *Rumex carpaticus* Zapal. – 78,4%. В популяціях андрогінодієцичних видів, таких як *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Rhodiola rosea* L., *Valeriana simplicifolia* (Reichenb.) Kabath значну перевагу (понад 60,0%) мають чоловічі форми. В однодомних (андромно- і андрогіномоецичних) видів чоловіча стать коливається від 60,0% у *Carex limosa* L. до 78,5% у *Astrantia major* L. Серед однодомних видів найменша кількість жіночих квіток є характерною для гіномоецичних популяцій (2,5-26,8%).

Поліморфність у різностатевих видів, яка пов'язана з різною функціональністю морфологічних структур, є достатньо поширеною їх особливістю. В гінодієцичних видів поряд з жіночими й двостатевими (гермафродитними) формами трапляються перехідні, які мають андроцей на різних стадіях редукції, що вказує на походження жіночих форм від гермафродитних. Редукція андроцея пов'язана зі стерильністю пилку, не розкриванням пиляків, деформацією або відсутністю тичинок, зменшенням розмірів віночка тощо. Наприклад, в популяціях *Valeriana tripteris* особини перехідної форми мають квітки середніх розмірів з невеликими тичинками й частково відсутніми в них пилковими зернами. У *Thymus alpestris* пиляки в жіночих квітках зберігаються в якості рудимента.

Режим запилення й зав'язування насіння в популяціях одно- і дводомних видів залежить від кількісного розподілу й співвідношення в них особин різних статевих форм. Структурна організація їх статевих елементів, як правило, виключає можливість самозапилення, тому зав'язування насіння в популяціях цих видів є в певній залежності від активності агентів запилення. Потенціальна насіннева продуктивність жіночих особин у порівнянні з гермафродитними є вищою за рахунок не тільки більшої кількості в них квіток (65,7% проти 54,2% у гермафродитних), але й більшої їх ваги та кращої схожості. Окрім цього, жіночі особини дають насіння тільки в результаті перехресного запилення, а гермафродитні – як при самозапиленні, так і при перехресному. Відповідно, гетерозиготність жіночих особин та їх потомства є вищою. Ефективність запилення в популяціях різностатевих видів визначається за особливостями розподілу їх особин. Характерною ознакою популяцій різностатевих видів є достатньо виражена мозаїчність в них окремих статевих форм, унаслідок чого, особини розподіляються за групами з певною статевою формою.

Різностатевий розподіл особин в популяціях видів зумовлює своєрідність не тільки систем схрещування, а й різні потенційні їх можливості та здатність адаптуватися до конкретних екологічних умов. Статева структура популяцій виду є лабільним показником, який може змінюватися в неоднорідних екологічних умовах. Найвиразніше ця особливість виявляється в різних за висотною поясністю районах Карпат. Вплив різних екологічних умов має важливе значення у формуванні статевих співвідношень особин в популяціях одного й того ж виду. Наприклад, у дводомного виду *Valeriana simplicifolia*, популяції якого трапляються як в рівнинних, так і в гірських районах, кількість андроецичних (чоловічих) особин збільшується (68%) у високогірних районах (1350-1500 м н. р. м.) і зменшується (54%) у передгірських (300-700 м). Кожній статевій формі властивий відповідний екологічний диференціал, який відображає різні їх потреби до умов середовища. Різностатевість зумовлюється

не тільки індивідуальною спеціалізацією генеративної сфери видів, але й їх функціональним призначенням. Будь-які зміни у співвідношенні статевих форм визначаються різною їх адаптацією до існуючих умов, зокрема кліматичних, едафічних, ценотичних тощо. Останні безпосередньо впливають на формування в популяціях видів різних статевих співвідношень та відображають характерну закономірність розподілу в них різних статевих форм. Такий адаптивний потенціал визначається сукупністю генетично детермінованих ознак їх поведінки, набутої в процесі онтогенезу при взаємодії з факторами навколишнього середовища. Зокрема, несприятливі кліматичні умови високогір'я (тривале залягання снігу, рясні дощі та повені, повільне прогрівання схилів тощо) зумовлюють короткий період вегетації та прискорений розвиток рослин. Вплив різних екологічних умов є, очевидно, визначальним в інтенсивності переходу видів із гермафродитного стану в різностатевий. Водночас, статеве співвідношення особин є важливим показником, який характеризує особливості існування виду та здатність до адаптації в конкретних умовах середовища. Відповідно до специфіки існуючих умов, як наприклад, у популяціях *Valeriana simplicifolia* на сфагново-мохових болотах і вологих луках, *Rhodiola rosea* на скелях і різнотравних луках, *Valeriana tripteris* L. на гірських високотравних і чагарниково-лісових луках, *Thymus alpestris* в субальпійському різнотрав'ї та рідколіссі, формується характерний для кожного конкретного виду комплекс адаптивних змін: болотний і лучний, субальпійський і лісовий, скельний і різнотравний, високотравний і чагарниково-лісовий тощо.

Важливою є думка про те, що особливості самопідтримання різних за статтю особин зумовлені різним розподілом їх енергетичного потенціалу та затратами на репродуктивне відтворення [16]. Багаторічні спостереження за змінами морфологічних показників в різних еколого-ценотичних умовах показали значні розбіжності в розвитку й формуванні різностатевих особин. Насамперед, це стосується таких ознак, як розміри особин, форма й будова окремих структур. Характерною особливістю жіночих особин у порівнянні з іншими є малі розміри квіток, що пояснюється редукцією андроцея й стерильністю пилку. Внаслідок цього, окремі групи особин в популяціях вирізняються за дрібноквітковою жіночою й великоквітковою чоловічою формами, як наприклад, у *Valeriana simplicifolia*, *Rumex carpathicus*, або дрібноквітковою жіночою й великоквітковою двостатевою формами у *Valeriana tripteris*, *Thymus alpestris*, *Dianthus compactus* і т. д. Такі відмінності визначаються індивідуальною спеціалізацією статевих структур та особливостями їх пристосування до реалізації конкретних функцій. Установлено, що жіночі особини в порівнянні з чоловічими вирізняються за висотою й товщиною основи стебла, числом вузлів і міжвузль, кількістю й площею листків, кількістю квіток у суцвіттях, товщиною кореневища тощо. Отримані дані в різних еколого-ценотичних умовах підтвердили цю особливість і показали, що така морфологічна диференціація є характерною ознакою різностатевих видів.

Висновки

В результаті проведеного аналізу встановлено, що у флорі Українських Карпат близько 30% видів належать до різностатевих. Останні вирізняються за різними статевими типами та характеризуються різним співвідношенням в них статевих

форм. На основі статеві диференціації видів встановлено, що різні статеві типи неоднаково представлені серед різних життєвих форм: 12,3% становлять дерева й чагарники, 17,2% – трав'яні рослини. Потенційна адаптивна здатність останніх зумовлюється комплексним поєднанням як морфологічних, так і функціональних особливостей, що дає їм можливість по-різному пристосовуватись до умов навколишнього середовища. Очевидно, в процесі еволюції екологічні умови є визначальними в статевій диференціації видів та характері розподілу в них різностатевих форм. Диференціація видів за кількісним співвідношенням статевих форм є специфічною для кожної популяції та характеризує неоднакову їх адаптивну здатність в різних умовах середовища.

1. Визначник рослин Українських Карпат. – К.: Наук. думка, 1977. – 434 с.
2. Геодакян В.А. Проблемы передачи информации // Журн. общ. биол. – 1974, № 35. – С. 256-272.
3. Грант В. Эволюционный процесс: критический обзор эволюционной теории. – М.: Мир, 1991. – 488 с.
4. Демьянова Е.И. Гинодиэция // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т.3. Системы репродукции. – СПб.: Мир и семья, 2000. – С. 78-82.
5. Джапаридзе Л.И. Пол у растений. – Тбилиси: Изд-во АН ГрССР, 1963. – Ч. 1. – 307 с.
6. Дмитрах Р.І. Внутрішньопопуляційний поліморфізм різностатевих видів рослин // Наук. вісник УкрДЛТУ. – Львів, 2000. – Вип. 10.3. – С. 226-232.
7. Кожин А.Е. Вопросы выражения пола и многообразия сексуальных типов у цветковых растений // Журн. общ. биол. – 1941. – Т. 2, № 3. – С. 355-374.
8. Кордюм Е.Л., Глушенко Г.И. Цитозмбриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. – К.: Наук. думка, 1976. – 198 с.
9. Меликьян А.П. Половой полиморфизм // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т.3. Системы репродукции. – СПб.: Мир и семья, 2000. – С. 73-75.
10. Определитель высших растений Украины. – К.: Наук. думка, 1987. – 547 с.
11. Северцов А.С. Основы теории эволюции. – М.: Изд-во МГУ, 1987. – 320с.
12. Сидорский А.Г. Современные представления о вероятных эволюционных причинах появления раздельнополых форм у покрытосеменных растений // Усп. совр. биол. – 1979. – № 3 (6). – С. 445-456.
13. Шереметьев С.Н. Интенсивность транспирации и ее временная организация у мужских и женских особей *Pistacia vera* (Anacardiaceae) // Ботан. журн. – 1981. – Т. 66, № 4. – С. 565-572.
14. Gender and sexual dimorphism in flowering plants. – Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 1999. – 306 p.
15. Connor H.E. Breeding system in *Cortaderia* (Graminea) // Evolution. – 1973. – Vol. 27, № 4. – P. 633-678.
16. Harper J. Population biology of plants. – New-York – London: Acad. Press, 1977. – 592 p.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів
e-mail: ecotusika@gmail.com

УДК 581.9

К.В. Дорошенко

**ОСОБЛИВОСТІ ДИНАМІКИ ВІКОВОГО СКЛАДУ ЦЕНОПОПУЛЯЦІЙ
CORYDALIS SOLIDA (L.) CLAIRV. ЗА РІЗНИХ ТИПІВ
СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКОГО ВИКОРИСТАННЯ ТЕРИТОРІЇ**

*Дорошенко Е.В. Особенности динамики возрастного состава ценопопуляций *Corydalis solida* (L.) Clairv. при разных типах сельскохозяйственного использования территории // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 71-76.*

Представлены результаты исследования динамики возрастного состава и других демографических параметров ценопопуляций ранневесеннего эфемероида *Corydalis solida* (L.) Clairv. при разных типах сельскохозяйственного использования территории. Установлено, что возрастной состав ценопопуляций *C. solida* в малонарушенных сообществах характеризуется тенденцией к правосторонности возрастных спектров. Ценопопуляциям также свойственна низкая плотность, средние значения индекса возобновления. В условиях антропогенных нарушений выявлено повышение значений плотности и индекса возобновления.

*Doroshenko K.V. The peculiarities of the age spectrum dynamics of the *Corydalis solida* (L.) Clairv. cenopopulations in the different types of agricultural using of the territory // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 71-76.*

The results of the investigations of the age spectrum dynamics and other demographic parameters of the *Corydalis solida* (L.) Clairv. cenopopulations in the different types of agricultural using of the territory are presented. The age-dependent composition of the *Corydalis solida* (L.) Clairv. cenopopulations have a right side tendency in the low disturbed communities. The increasing of the density and reveal index meaning under anthropogenic pressure are discovered.

Важливим глобальним питанням сьогодення є збереження біотичної різноманітності. Основним способом її збереження є система природно-заповідного фонду, в межах якої здійснюють фоновий моніторинг, у тому числі ботанічний, або фітомоніторинг [1], що ведеться шляхом стеження за станом і рівнем антропогенних змін рослинного покриву. Об'єктом фітомоніторингу можуть бути конкретні ценопопуляції рослин, серед яких нами були обрані ценопопуляції ранньовесняного ефемероида *Corydalis solida* (L.) Clairv. – євразійського виду з європейським типом ареалу [2, 4, 5].

Матеріал і методика досліджень

В околицях с. Лагодів (Львівська обл., Золочівський р-н) було закладено ряд дослідних ділянок у різних умовах сільськогосподарського використання території (пасквальне навантаження, витоптування, викошування). Ділянки №№ 2.1, 2.2, 2.4 не зазнають значного господарського впливу, представлені угрупованнями букового лісу. Ділянка № 2.5 розташована в липняку буковому, зазнає помірного пасквального навантаження. Ділянки №№ 2.6, 2.7, 2.8 були закладені в екстремальних і нетипових для виду умовах. Так, ділянка № 2.6 розташована в екотонних умовах – на межі соснового й букового деревостанів. Ділянка № 2.7 закладена в чагарниках біля дороги, де високим є рівень інсоляції та задерніння ґрунту. Плакорну ділянку № 2.8 використовують як пасовище. Дослідження проводили за загальноприйнятими методиками на постійних трансектах [3, 6, 7].

Результати досліджень

Максимальна загальна щільність особин (щільність особин усіх наявних вікових груп) *C. solida* була виявлена в екотонних умовах – між сосновими посадками (*Pinetum rubosum*) та *Fageto-Pinetum asarosum* (ділянка № 2.6) (таблиця). Велику щільність особин спостерігали і в липняку буковому (ділянка № 2.5). Мінімальна щільність особин була виявлена в бучині плющевій (ділянка № 2.1), мала – в грабняку буковому (ділянка № 2.2). На інших ділянках щільність мала середні значення.

В угрупованні *Fagetum hederosum* (ділянка № 2.1) ценопопуляція *C. solida* належить до старого нормального типу [7]. Її віковий спектр (далі у тексті – ВС) у 2003 р. був правостороннім, з максимумом на генеративних особинах, мінімумом – на іматурних. Частка інших вікових груп приблизно однакова. У 2004 р. тип ВС та положення максимуму й мінімуму не змінилося. У 2005 р. значно зросла частка ювенільних особин, на яких сформувався другий максимум, що зумовило бімодальність ВС. Мінімум змістився на віргінільні особини (рисунок).

В угрупованні *Fageto-Carpinetum aegopodiosum* (ділянка № 2.2) ценопопуляція *C. solida* належить до старого нормального типу. Її віковий спектр був у 2005 р. бімодальним: перший максимум – на генеративних особинах, другий – на ювенільних, мінімум – на віргінільних особинах. У 2006 р. тип ВС не змінився. Ще один мінімум сформувався на проростках.

В угрупованні *Carpinetum hederosum* (на плато) (ділянка № 2.4) ценопопуляція належить до старого нормального типу. Її віковий спектр у 2005 р. був бімодальним: максимуми на генеративних та ювенільних особинах, тоді як мінімум – на віргінільних. У 2006 р. тип ВС не змінився, лише мінімум змістився на іматурні особини.

У *Fageto-Tilietum aegopodiosum*, на південно-західному схилі (ділянка № 2.5) тип ценопопуляції – зріла нормальна. Її ВС у 2003 р. не мав чітко вираженого максимуму, а мінімум відповідав проросткам. У 2004 р. ВС набув бімодальності з максимумами на ювенільних і генеративних особинах, положення мінімуму не змінилося. У 2005 р. у ВС можна виділити три вершини в міру їх зростання – перша – на проростках, друга – на іматурних особинах, третя – на генеративних. Мінімум знаходився на ювенільних рослинах. Оскільки частка генеративних особин перевищила частку віргінільних, змінився структурний тип ценопопуляції, вона стала старою нормальною.

В екотонних умовах на межі соснового й букового деревостанів (ділянка № 2.6) сформувалася ценопопуляція старого нормального типу. Віковий спектр її у 2005 р. був бімодальним з максимумами на ювенільних і генеративних особинах, мінімумом – на віргінільних. У 2006 р. тип ВС не змінився, лише мінімум змістився на іматурні особини.

У відмінних екологічних умовах, на узбіччі дороги (ділянка № 2.7), – ценопопуляція *C. solida* належить до старого нормального типу. Її ВС також бімодальний, але тяжіє до правосторонності, оскільки перший максимум (на ювенільних особинах) значно нижчий від другого – на генеративних (у 2005 р.), мінімум – на віргінільних рослинах. У 2006 р. перший максимум змістився на проростки, положення ж мінімуму не змінилося.

Таблиця

Демографічні параметри ценопопуляції *Corydalis solida* в умовах помірного сільськогосподарського

Номер ділянки	Місцевиростання	Рік	Вікові стани, %					Загальна щільність, ос./м ²	Індекс відновлення, %	Віковість
			p	j	im	v	g			
№ 2.1	Fagetum heterosum	2003	10,6	11,2	8,3	9,6	60,3	31,2	65,9	0,39
		2004	16,3	17,9	10,8	19,6	35,3	18,4	183,1	0,27
		2005	20,6	32,3	8,4	4,5	34,2	15,5	192,5	0,24
№ 2.2	Fageto-Carpinetum aegorodiosum	2005	10,6	23,1	21,1	6,0	39,2	19,9	155,1	0,28
		2006	11,1	32,5	19,7	11,3	25,5	34,6	292,5	0,21
№ 2.4	Carpinetum heterosum	2005	27,8	30,1	8,6	2,3	31,1	30,2	221,3	0,22
		2006	23,1	37,8	7,1	8,4	23,6	39,4	323,6	0,18
№ 2.5	Fageto-Tilietum aegorodiosum	2003	7,1	17,5	18,2	28,5	28,7	88,5	248,4	0,25
		2004	12,6	25,1	21,6	15,5	25,3	75,6	295,8	0,21
		2005	17,1	12,9	24,3	15,7	30,0	70,0	233,3	0,22
№ 2.6	„екотон“*	2005	19,3	28,5	4,8	2,4	44,9	74,5	122,4	0,29
		2006	17,8	42,8	9,2	10,7	19,5	139,9	412,4	0,16
№ 2.7	„узбіччя дороги“*	2005	11,6	18,2	14,9	2,8	52,5	36,2	90,5	0,35
		2006	25,6	23,8	8,9	6,9	34,6	39,0	188,8	0,25
№ 2.8	„пасовище“*	2003	3,0	17,8	42,3	12,8	24,2	29,8	313,8	0,21
		2004	14,8	14,4	31,8	15,2	23,8	26,4	319,1	0,21
		2005	40,3	19,1	8,1	5,8	26,7	34,5	275,0	0,19

Примітка: „екотон“* – екотон між сосновими посадками (*Pinetum gibosum*) та *Fageto-Pinetum asarosum*, „узбіччя дороги“* – екотонна ділянка вздовж узбіччя дороги, „пасовище“* – частина невеликого пасовища, яке межує з лісом.

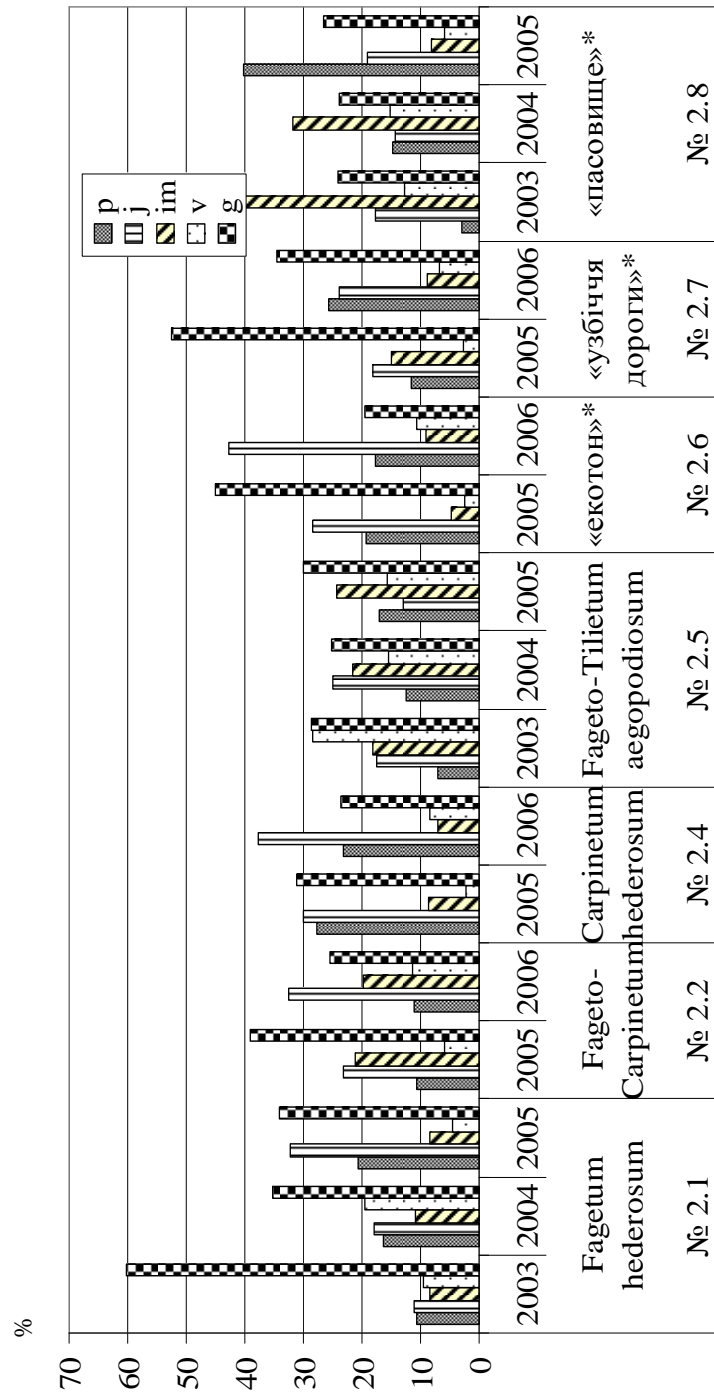


Рис. Динаміка вікового складу ценопопуляцій *Corydalis solida* (L.) Clairv. за помірного сільськогосподарського навантаження (вікові стани особин: p – проростки, j – ювенільні, im – іматурні, v – віргілійні, g – генеративні).

На частині невеликого пасовища (ділянка № 2.8), яке межує з лісом, ценопопуляція *C. solida* належить до старого нормального типу. Її ВС протягом трьох років досліджень був бімодальним. У 2003 р. перший максимум знаходився на іматурних особинах, другий – на генеративних, мінімум – на проростках. У 2004 р. мінімум змістився на ювенільні особини. У 2005 р. ВС також був бімодальним, проте перший максимум відповідав проросткам, а мінімум – віргінільним особинам. Ценопопуляція зі зрілого стану перейшла у старий нормальний.

Найбільшу частку проростків у віковому спектрі спостерігали в ценопопуляції з грабняка плющового (ділянка № 2.4) та пасовища (ділянка № 2.8), що свідчить про сприятливі умови для проростання насіння, тоді як найменша їх частка – у грабняку буковому (ділянка № 2.2). Найкращі умови для приживання сходів і переходу їх у ювенільний стан виявлено в екотонних умовах (ділянка № 2.6), а також у грабняку плющовому (ділянка № 2.4). Найменшу частку ювенільних особин виявлено в ценопопуляції з пасовища (ділянка № 2.8). Значну частку іматурних особин виявлено на пасовищі (ділянка № 2.8), найменшу їх частку – у грабняку плющовому (ділянка № 2.4) та в сосняку буковому (ділянка № 2.6). Сприятливі умови для розвитку віргінільних особин спостерігали в липняку буковому (ділянка № 2.5) та на пасовищі (ділянка № 2.8). Отже, ця вікова група є менш чутливою до дії антропогенних факторів, ніж особини інших прегенеративних вікових станів. Проте віргінільні особини негативно реагують на екотонні умови, оскільки саме тут виявлено їх найменшу частку у віковому складі (ділянки № 2.6, 2.7). Щодо генеративних особин, то найкращі умови для їх розвитку виявлено у бучині плющевій (ділянка № 2.1) та на узбіччі дороги (ділянка № 2.7), оскільки тут представлена найбільша їх частка у ВС. На інших ділянках частка генеративних особин у віковому складі ценопопуляції має середні значення.

Загалом, віковим спектрам ценопопуляцій *C. solida* в мало порушених угрупованнях притаманна тенденція до правосторонності з максимумом на генеративних особинах (ділянки № 2.1, 2.2). На пасовищі, у різко відмінних екологічних умовах, віковому спектру виду притаманне положення максимуму на іматурних особинах чи проростках, що вказує на активацію насінневого розмноження. ВС ценопопуляції на залісеній ділянці № 2.5 виявився полівершинним без чітко вираженого максимуму. Крім того, це єдина ценопопуляція, в якій у віковому складі присутня значна частка віргінільних особин. В екотонних умовах віковим спектрам ценопопуляцій *C. solida* характерна бімодальність (ділянки № 2.6, 2.7).

Максимальне значення індексу відновлення виявлено в ценопопуляції у буково-сосновому деревостані (ділянка № 2.6), великі значення показника – у ценопопуляції в липняку буковому (ділянка № 2.5) та на пасовищі (ділянка № 2.8), мінімальне – у ценопопуляції на узбіччі дороги (ділянка № 2.7). Середні значення показника притаманні ценопопуляціям на ділянках № 2.4, 2.6. Мале його значення виявлено у ценопопуляції в бучині плющевій (ділянка № 2.1). Значення індексу відновлення від року до року на досліджуваних ділянках зазнавало флуктуаційних змін.

Максимальне значення віковості виявлено в ценопопуляції у бучині плющевій (ділянка № 2.1) – 0,39, мінімальне – у буково-сосновому деревостані (ділянка № 2.6) – 0,16. Велике значення віковості виявлено у ценопопуляції на узбіччі дороги (ділянка № 2.7). Ценопопуляціям на інших ділянках притаманні середні значення

віковості. Від року до року віковість ценопопуляцій на усіх ділянках зменшувалася (див. таблицю).

Висновки

В мало порушених угрупованнях ценопопуляціям *C. solida* притаманна тенденція до правосторонності вікових спектрів з максимумом на генеративних особинах. Їм властиві також низька щільність і середні значення індексу відновлення (близько 200%). За наявності антропогенних порушень значення щільності та індексу відновлення зростають. Останній значно знижується в екотонних умовах (до 100-150%). На пасовищі, в різко відмінних екологічних умовах, віковому спектру виду притаманне положення максимуму, яке припадає на іматурні особини чи проростки, що вказує на активацію насінневого розмноження. В екотонних умовах у ценопопуляцій формуються двохвершинні вікові спектри. Динамічні тенденції у ценопопуляціях *C. solida* мають флуктуаційний характер, переважна їх більшість належить до зрілих нормальних ценопопуляцій.

1. Голубець М.А. Від біосфери до соціосфери. – Львів: Поллі, 1997. – 254 с.
2. Горьшина Т.К. Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1969. – 233 с.
3. Жукова Л.А. Динамика ценопопуляций луговых растений в естественных фитоценозах // Динамика ценопопуляций травянистых растений: сб. науч. тр. – К.: Наук. думка, 1987. – С. 9-19.
4. Пекар Я.П. Біоморфологія видів роду *Corydalis* D.C. Закарпаття: автореф. дис. ... канд. біол. наук. – К., 2000. – 35 с.
5. Смирнова О.В., Черемушкіна В.А. Род хохлатка *Corydalis Medic* // Біол. флора Моск. обл. – 1975. – В. 2. – С. 48-72.
6. Уранов А.А. Большой жизненный цикл и возрастной спектр ценопопуляций цветковых растений // V делег. съезд Всесоюз. ботан. об-ва: тезисы докл. – К.: Наук. думка, 1973. – С. 217-219.
7. Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1969. – Т. 74, вып. 1. – С. 119-134.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів
e-mail: dorkat@mail.ru

УДК 581.9

Н.Є. Паньків

**ВНУТРІШНЬО- ТА МІЖПОПУЛЯЦІЙНА МОРФОЛОГІЧНА МІНЛИВІСТЬ
CORONILLA CORONATA L. (FABACEAE) В УМОВАХ ПІВНІЧНО-ЗАХІДНОГО
ПОДІЛЛЯ**

*Паньків Н.Є. Внутри- и межпопуляционная морфологическая изменчивость *Coronilla coronata* L. (Fabaceae) в условиях Северо-Западного Подолья // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 77-84.*

Представлены результаты исследований внутри- и межпопуляционной морфологической изменчивости *Coronilla coronata* L. в условиях северо-западного Подолья. Исследуемые ценопопуляции *C. coronata* разделены на три основные группы по характеристике морфотипа особей: 1 – типичная форма вида, ценопопуляции приурочены к разным ценозам юго-западных склонов, 2 – ценопопуляции приурочены к экотону между буковым лесом и лугово-степными ценозами и размещены на участках с *Pinus sylvestris* и *Stipa pennata*, 3 – ценопопуляции приурочены к ксеротермным стремительным склонам южных экспозиций с лугово-степной растительностью.

*Pankiv N.Y. Intra- and interpopulation morphological changeability of *Coronilla coronata* L. (Fabaceae) in North-Western Podillia // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 77-84.*

The results of researches of intra- and interpopulation morphological changeability of *Coronilla coronata* L. in north-western Podillia are presented. Probed coenopopulations of *C. coronata* are parted on three basic groups by individuals morphotype characteristic: 1 – a typical form of species; coenopopulations belong to different plant communities on south-west slopes, 2 – coenopopulations attached to ecotone between beech wood and meadow-steppe coenosis as well as to plots with *Pinus sylvestris* and *Stipa pennata*, 3 – coenopopulations on kseroterm steep slopes of south exposition with a meadow-steppe vegetation.

Морфологічна мінливість на внутрішньо- та міжпопуляційному рівнях є виявом реакції рослин на варіабельність умов існування. Морфологічна мінливість у межах норми реакції виду є механізмом пристосування особин популяції до існування в конкретних умовах. На внутрішньопопуляційному рівні вона має яскраве виявлення у межах ценопопуляцій, що належать до угруповань різної еколого-ценотичної структури й походження.

Вивчення закономірностей морфологічної мінливості певного виду в межах ценопопуляцій, що сформувалися на різних етапах сукцесій певного типу фітосистем, має значення для формування підходів до вибору індикаторних параметрів ценопопуляцій. Так, морфологічна диференціація ценопопуляцій *Coronilla coronata* L. в умовах північно-західного Поділля та Опілля, приурочених до угруповань сільвато-постпасквального дигресивно-демутаційного сукцесійного ряду лучних степів *Cariceta humilis* та антропогенних дериватів сосняків низькоосокових (*Carici humilis* – *Pinetum*) є показовим маркером, що ідентифікує певні стадії сукцесії.

Матеріали та методика досліджень

Вивчали морфологічну мінливість *C. coronata* в умовах подільської частини ареалу [5].

Досліджено морфологічну мінливість *C. coronata* (в розрізі окремих ценопопуляцій приурочених до різних ценозів) на північно-західному Поділлі та західному Опіллі (Гологоро-Кременецький масив: Золочівський р-н Львівської обл. – г. Лиса, околиці с. Червоне; г. Свята, околиці с. Білий Камінь; г. Висока, околиці с. Жуличі; урочище Кам'яні гори, околиці с. Тростянець; Бережанський р-н Тернопільської обл. – г. Голиця, околиці с. Гутисько) у межах базових моніторингових локальних популяцій.

Еколого-ценотичні умови (угруповання, до яких належать досліджені ценопопуляції) наведені у підписі до рисунку 5. Вони відповідають певним стадіям сільватизаційної дигресії і постпасквальної демутації лучних степів регіону.

У межах кожної ценопопуляції під час фенофази цвітіння у 30 середньовікових генеративних особин, в яких відбувається кінцеве становлення життєвої форми, характерної для виду, відібрано по одному генеративному пагону. На кожному пагоні визначено 28 морфометричних параметрів. Статистичне опрацювання результатів досліджень здійснено з використанням пакета програм Stat Soft, Statistica, версія 6.

Вивчали дві форми мінливості виду: індивідуальну (внутрішньопопуляційну) і еколого-географічну (міжпопуляційну), за методикою С.А. Мамаєва [3]. Ознаки внутрішньо- й міжпопуляційної мінливості виду є високоінформативними щодо використання їх для індикації стану популяцій. Аналіз індивідуальної мінливості дає можливість оцінити рівень поліморфності популяцій за кожною ознакою. Рівень індивідуальної мінливості, з одного боку, визначається генотипічними особливостями індивідууму (генофондом популяції), а з іншого – екологічними факторами (різноманітністю екологічних умов на зайнятій популяцією території). Еколого-географічна мінливість відображає диференціацію популяцій в межах ареалу виду [1].

Результати досліджень

Морфологічні ознаки різняться за діапазоном варіювання. Для оцінки мінливості використали коефіцієнт варіації, на підставі значень якого, прийнято виділяти ознаки з низьким, середнім та високим рівнями мінливості. У особин *C. coronata* до високоваріабельних морфометричних показників належать: кількість та висота пагонів, довжина квітконосів, площа часток складних листків (рис. 1). Для оцінки біологічних ознак за ступенем варіювання використали 6-бальну шкалу [2], яка складена на основі величини коефіцієнта варіації. Показники морфометричних параметрів досліджуваного виду за ступенем варіювання належать до 3-ї та 4-ї позиції. Тобто, для особин *C. coronata* властиве „нормальне” – 5-44, та „значне” – 45-64 варіювання морфометричних параметрів.

За результатами аналізу еколого-географічної мінливості виявлено, що за більшістю морфометричних параметрів її рівень істотно нижчий від рівня індивідуальної мінливості. Лише деякі показники (кількість і довжина листків, кількість часток складних листків) мають приблизно однакову амплітуду двох форм

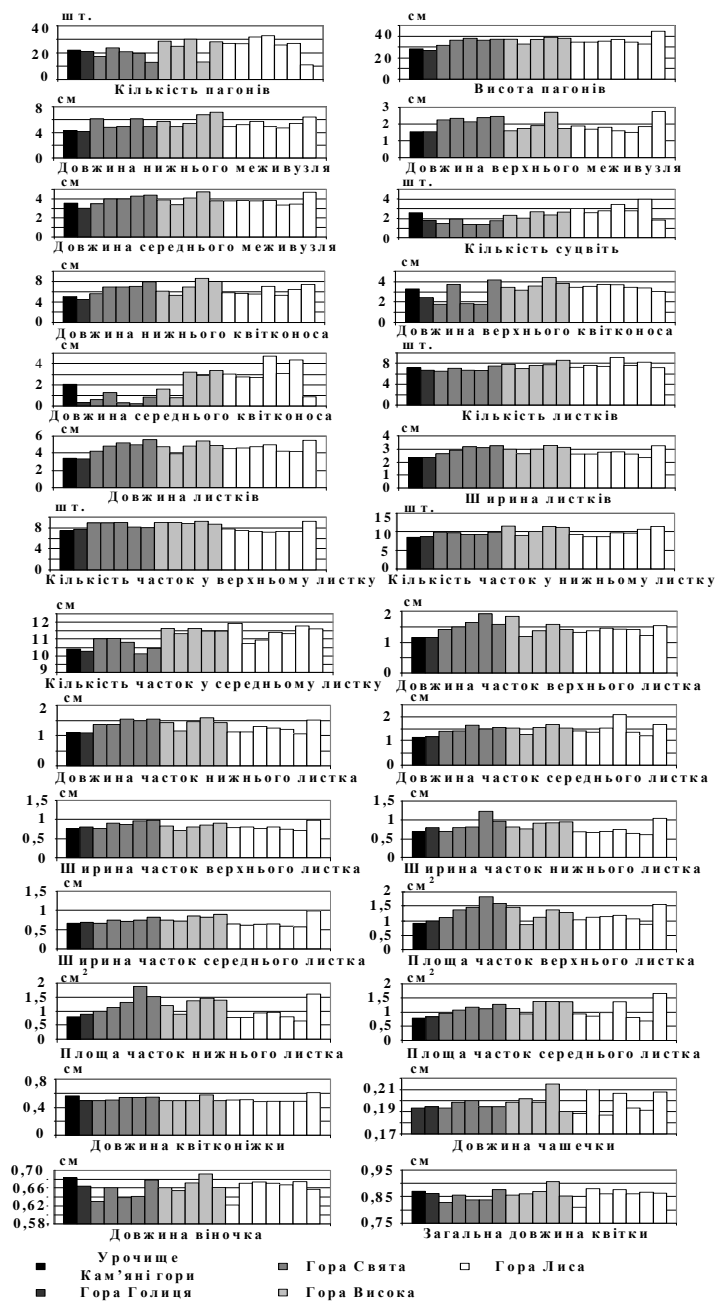


Рис. 1. Морфологічна мінливість *Coronilla coronata* L. на Поділлі та Опіллі.

мінливості. Такі показники, як кількість та висота пагонів, площа часток складних листків, варіюють більше в межах локальних популяцій і значно менше виражена їх міжпопуляційна мінливість. Це свідчить про існування певних відмінностей у механізмах формування і підтримання внутрішньо- та міжпопуляційної мінливості морфометричних параметрів. Мінливість цих показників у значній мірі залежить від еколого-ценотичних умов росту виду.

Наприклад, локалітети *C. coronata* на г. Голиця та в урочищі Кам'яні гори приурочені до ксеротермних схилів південної експозиції у складі лучно-степових угруповань. Як видно на рисунку 1, гістограми, побудовані за результатами досліджень морфометричних параметрів виду, у цих локалітетах є практично однаковими, лише частково відрізняються показники довжини квітконосів.

Відзначено значне варіювання морфометричних параметрів в різних ценопопуляціях у межах локальних популяцій виду. Зокрема, кількість пагонів є значно меншою в особин виду в ценопопуляціях, що сформувалися за несприятливих еколого-ценотичних умов (світлова повнота деревостану більше 0,4-0,5 та заростання схилів чагарниками) – ценопопуляція V на г. Свята; ценопопуляція IV на г. Висока, та ценопопуляція VI на г. Лиса, у решті ценопопуляцій кількість пагонів особин *C. coronata* є досить стабільною.

Висота пагонів за несприятливих умов, навпаки, збільшується. Так само збільшується довжина міжвузля, оскільки зменшується кількість світла. *C. coronata* належить до факультативних геліофітів, які, залежно від ступеня тіншовитривалості, виявляють певні адаптивні особливості, у цьому випадку – це видовження пагонів і відповідно, міжвузля.

Кількість суцвіть є найбільшою в ценопопуляціях на г. Лиса, оскільки південний схил тут зайнятий лучно-степовою рослинністю, відповідно є меншим затінення і вологість ґрунту, але в межах ценопопуляції VI (на узліссі) кількість суцвіть є майже вдвічі меншою.

Довжина квітконосів змінюється аналогічно до висоти пагона та довжини міжвузля, тобто за погіршення умов існування цей показник збільшується.

Кількість листків є майже однаковою у всіх досліджених ценопопуляціях. Відзначено незначну зміну показників довжини та ширини листків, лише на г. Лиса у ценопопуляції VI вони частково зростають.

Кількість часток складних листків є досить стабільною у всіх ценопопуляціях, а от довжина, ширина і, відповідно, їх площа збільшуються з погіршенням умов росту особин виду, оскільки рослини пристосовуються до зменшення кількості світла і набувають ознак, характерних для сціофітів, тобто листки збільшуються за розмірами, набувають темно-зеленого кольору та розташовуються горизонтально.

Довжина квітконіжки залишається незмінною в різних ценопопуляціях. Довжина чашечки, віночка та загальна довжина квітки є найбільшою у рослин з ценопопуляції IV на г. Висока, а найменшою – в ценопопуляціях, що сформувалися на перелогах.

Для дослідження внутрішньопопуляційної мінливості виду використали кластерний аналіз для кожної базової популяції *C. coronata*, що чітко розділені на декілька ценопопуляцій. У результаті, отримано дендрити (рис. 2-4), в яких на високому рівні відмінності (у всіх популяціях) розмежувалися два кластери: 1 – ценопопуляції, які сформувалися в умовах екотону з неморальними лісовими ценозами; 2 – справа відокремлені ценопопуляції, які займають заростаючий переліг

у межах лучно-степових угруповань формації *Cariceta humilis*, решта ценопопуляцій належать до різних варіантів дигресивно-демутаційних стадій сукцесій лучно-степового комплексу за участю різних лісових компонентів і формують компактний кластер.

Ця залежність спостерігається на дендрограмі, отриманій за результатами досліджень на г. Свята (рис. 2). Як бачимо, ценопопуляція V (екотон між *Fagetum fruticosum* і лучно-степовими ценозомами *B. pinnatum* + *C. humilis*) чітко відмежована на високому рівні відмінності. Другий кластер розділяється на декілька груп. З них окремо виділена ценопопуляція I (переліг з насадженнями *Pinus sylvestris* + *Teucrium chamaedrys*). Найбільш схожими виявилися ценопопуляції III і IV (синузії *P. sylvestris* + *Corylus avellana* – III; розріджені синузії *P. sylvestris* + *Ceracum fruticosa* – IV), їх кластери є на одному рівні. Отже, кластерний аналіз показує наскільки схожі чи відмінні умови існування особин виду в різних ценопопуляціях. Чим більше схожі еколого-ценотичні умови, тим ближче розміщені кластери у дендрограмі. Найвіддаленішими виявились ценопопуляції I-а і V-а, у яких ці умови найбільше відрізняються.

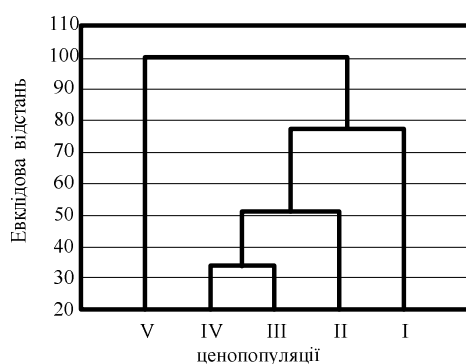


Рис. 2. Внутрішньопопуляційна мінливість *Coronilla coronata* L. на г. Свята.

Схожий вигляд має дендрограма, отримана за результатами досліджень на г. Висока (рис. 3). Аналогічно, на високому рівні відмінності, відмежований від інших кластер, що належить ценопопуляції IV (розріджені насадження *Pinus sylvestris* (0,3-0,4) + *Stipa pennata*), що найбільше схожа до середньоевропейських популяцій виду, тому вона відокремлена від інших. Аналогічно до попереднього кластера розміщена ценопопуляція I (переліг – *Teucrium chamaedrys* + *Inula ensifolia*), з якою на одному рівні є ценопопуляція III (*Carici humilis* – *Pinetum*). Так само відокремлена ценопопуляція II з лучно-степовою рослинністю. Ценопопуляція VI (екотон між *Pineto* - *Fagetum fruticosum* і лучно-степовими ценозомами) займає середнє положення у дендрограмі (на відміну від аналогічної ценопопуляції, що розміщена на г. Свята) тому, що на г. Висока, в межах цієї ценопопуляції, є менша світлова повнота деревостану.

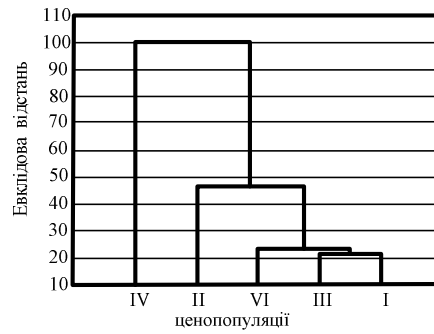


Рис. 3. Внутрішньопопуляційна мінливість *Coronilla coronata* L. на г. Висока.

Дендрограма, отримана за результатами досліджень на г. Лиса (рис. 4), розділена на два кластери, один з яких належить ценопопуляції VI, що є на узліссі (де світлова повнота деревостану 0,5-0,6 та більше), і другий кластер, що ділиться на дві компактні групи (лучно-степові ділянки).

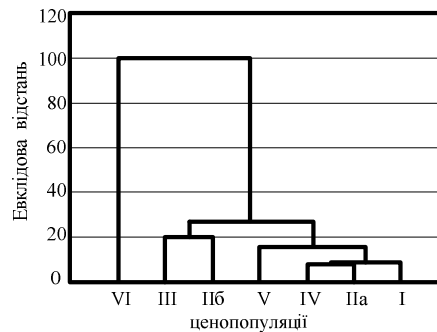


Рис. 4. Внутрішньопопуляційна мінливість *Coronilla coronata* L. на г. Лиса.

За результатами кластерного аналізу міжпопуляційної мінливості виду отримано дендрит (рис. 5), в якому на високому рівні відмінності чітко розмежувалися два кластери: перший, що охоплює ценопопуляції (19), які сформувалися в умовах екотону з неморальними лісовими ценозами (7, 12), або узлісних угруповань класу Trifolio-Geranieta. На рівні відмінності 78-79 відокремилася ценопопуляція (3) у складі демутаційного угруповання з домінуванням сосни звичайної, що є первинним етапом вторинних *Pineto-Caricetum humilis*, аналогічних за структурою до корінних. Ценопопуляції, які перебувають в режимі інтенсивного викошування, і, відповідно, стрес-стабілізації структурно-функціональної організації, також відокремлені від основної частини ценопопуляцій лучно-степових угруповань (1, 2). Решта ценопопуляцій формують досить компактний кластер, в межах якого, однак, на рівні 59 спостерігається певна диференціація, зумовлена належністю ценопопуляцій до різних варіантів дигресивно-демутаційних стадій сукцесій лучно-степового комплексу регіону за участю різних лісових компонентів. Ценопопуляції, що сформувалися в типових для регіону квазіклімаксових лучно-степових угрупованнях (13, 14, 17), відзначаються низкою особливостей, що й відображається в їх ізольованому положенні в межах загальної сукупності лучно-степових популяцій.

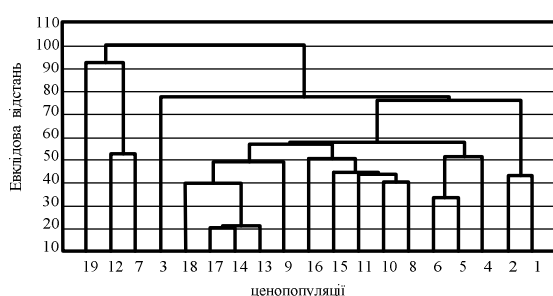


Рис. 5. Міжпопуляційна мінливість *Coronilla coronata* L. на Поділлі та Опіллі:

1. Ценопопуляція на г. **Голиця** (*Festuca valesiaca* + *Carex humilis*);
2. Ценопопуляція в **урочищі Кам'яні Гори** (*Caricetum (montanae)* – *Brisaeosum*).
3. В межах дослідної ділянки на г. **Свята** було виділено 5 (I-V) ценопопуляцій:
 - Переліг з насадженнями *Pinus sylvestris* + *Teucrium chamaedrys* – I.
 - Лучно-степові галявини (*Brachypodium pinnatum* + *Carex humilis*) – II.
 - Синузії *Pinus sylvestris* + *Corylus avellana* – III.
 - Розріджені синузії *Pinus sylvestris* + *Ceracetum fruticosum* – IV.
 - Екотон між *Fagetum fruticosum* і лучно-степовими ценозами *Brachypodium pinnatum* + *Carex humilis* – V.
4. На г. **Висока** було виділено 6 (I-VI) ценопопуляцій:
 - Переліг (*Teucrium chamaedrys* + *Inula ensifolia*) – I.
 - Лучно-степові ділянки (*Carex humilis* + *Brachypodium pinnatum*; *Carex humilis* + *Stipa pennata* + *Brachypodium pinnatum*) – II.
 - Розріджені соснові насадження (*Carici humilis* - *Pinetum*) – III.
 - Розріджені насадження *Pinus sylvestris* (0,3-0,4) + *Stipa pennata* – IV.
 - Екотон між *Pineto* - *Fagetum fruticosum* і лучно-степовими ценозами – VI.
5. На г. **Лиса** було виділено 7 (I-VII) ценопопуляцій, розміщених послідовно одна за одною по схилу, лише VI-а ценопопуляція знаходиться по краю лісу.
 - *Brachypodium pinnatum* + *Carex humilis* + *Anthericum ramosum* – I.
 - *Coronilla coronata* + *Brachypodium pinnatum* + *Carex humilis* + *Anthericum ramosum* – Па.
 - *Calamagrostis canescens* + *Geranium sanguineum* + *Coronilla coronata* + *Brachypodium pinnatum* – Пб.
 - *Lembotropis nigricans* + *Coronilla coronata* + *Carex humilis* + *Inula ensifolia* – III.
 - *Brachypodium pinnatum* + *Carex humilis* + *Coronilla coronata* + *Geranium sanguineum* – IV.
 - *Brachypodium pinnatum* + *Carex humilis* + *Anthericum ramosum* + *Pulsatilla patens* – V.
 - *Brachypodium pinnatum* + *Melampyrum polonicum* + *Geranium sanguineum* – VI.

Ураховуючи морфометричні параметри (середньовікових генеративних особин) *C. coronata*, а також його екологічні особливості, досліджені ценопопуляції розділили на три основні групи за характеристикою морфотипу особин.

I група. Ценопопуляції, приурочені до різних ценозів південно-західних схилів, лімітуючими факторами для яких є збільшення повноти деревостану сосни до 0,4-0,5 і більше, високий травостій, заростання схилів чагарниками, збільшення вологості ґрунту. Для цієї групи особин виду характерні: велика кількість пагонів (30 і більше), середня висота пагонів становить 30-40 см, кількість листків на пагоні – 7-9.

II група. Ценопопуляції, які приурочені до екотону між *Fagetum fruticosum* і лучно-степовими ценозами *B. pinnatum* + *C. humilis* і розміщені на ділянці з *Pinus sylvestris* та *Stipa pennata* (що є найбільш наближеною до умов виростання середньоєвропейських популяцій *C. coronata*). Для особин цієї групи характерне: зменшення кількості пагонів, збільшення середньої висоти пагонів, зменшення кількості листків, збільшення площі часток складного листка.

III група. Ценопопуляції, приурочені до ксеротермних стрімких схилів південних експозицій з лучно-степовою рослинністю та до перелогів. Для цієї групи особин характерне: зменшення площі часток складного листка, зменшення висоти пагонів, а їх кількість така ж, як в особин з I-ї групи [4].

Висновки

Виявлено, що внутрішньопопуляційна мінливість *C. coronata* виражена більше, ніж міжпопуляційна. Це зумовлено тим, що виділені у складі локальних популяцій виду ценопопуляції відповідають різному режиму функціонування фітосистем і різняться за еколого-ценотичною структурою. Диференційована мінливість особин виду між ценопопуляціями, залежно від стану фітосистем, свідчить про високу адаптованість виду до умов існування на північно-східній межі ареалу.

Досліджені ценопопуляції *C. coronata* поділено на три основні групи: 1 – ценопопуляції, приурочені до різних ценозів південно-західних схилів, 2 – ценопопуляції, які приурочені до екотону між буковим лісом і лучно-степовими ценозами та розміщені на ділянках із *Pinus sylvestris* та *Stipa pennata*, 3 – ценопопуляції, приурочені до ксеротермних стрімких схилів південних експозицій з лучно-степовою рослинністю та до перелогів.

За погіршення умов росту (створення лісових культур, зімкненість світлової повноти деревостану більше 0,5, заростання схилів чагарниками) для особин виду характерне: зменшення кількості пагонів і кількості листків; збільшення середньої висоти пагонів і площі часток складних листків. Отже, морфометричні параметри особин *C. coronata* можна використовувати для оцінки стану популяцій на північно-західному Поділлі та Опіллі.

1. Бондарева Н.А. Популяционно-морфологическая изменчивость и внутривидовая структура // *Caragana pugnata* (Fabaceae) в Сибири // Ботан. журн. – 1994. – Т. 79, № 6. – С. 74-87.
2. Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1990. – 296 с.
3. Мамаев С.А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости растений // Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений. – Свердловск, 1975. – С. 3-14.
4. Паньків Н.С. Індивідуальна та еколого-географічна мінливість *Coronilla coronata* L. на Поділлі / Матеріали ювіл. наук. конф. студентів, аспірантів і молодих учених присвяченій 180-річчю з дня народження Л.С. Ценковського. – Одеса, 2003. – С. 121.
5. Паньків Н.Е. // Онтогенетический атлас растений: науч. изд. Том V. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. – С. 115-120.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів
e-mail: pankiv@polynet.lviv.ua

УДК 551.5: 634.0

М.М. Гринчак, Г.В. Полив'яна

АНТРОПОГЕННА ТРАНСФОРМАЦІЯ РОСЛИННОГО ПОКРИВУ І РАДІАЦІЙНИЙ БАЛАНС ТЕПЛА БАСЕЙНОВИХ ЕКОСИСТЕМ СХІДНИХ БЕСКИДІВ

Гринчак Н.М., Полив'яна Г.В. Антропогенная трансформация растительного покрова и радиационный баланс тепла бассейновых экосистем Восточных Бескид // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – 25. – С. 85-90.

Приведены результаты анализа поступления и использования солнечной энергии первичным и современным растительным покровом бассейновых экосистем региона Восточных Бескид. Установлено, что современные изменения в растительном покрове сопровождаются уменьшением использования им энергии Солнца. В структуре радиационного баланса происходит перераспределение использования тепла в направлении уменьшения его участия в суммарном испарении и увеличения – в теплообменных процессах с атмосферой.

Hrynchak M.M., Polivjana G.V. The impact of anthropogenous transformation of the vegetation cover onto radiation warmth balance in river basin ecosystems of East Beskyd range // Proc. of State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 85-90.

The analysis of receipt and consumption of solar energy is given for primary and contemporary vegetation cover within river basin ecosystems. It is determined that the present changes in vegetation cover are caused an decrease of solar energy consumption. There is redistribution of warmth consumption in radiation balance structure descends in the way of decreasing of its part in total evaporation as well as increasing it in thermal exchange processes with atmosphere.

Основними факторами формування як широтної, так і висотної (в гірських системах) структури рослинного покриву є радіаційний баланс, багатство ґрунту та зволоженість території. У первинному біогеоценотичному покриві басейнових екосистем Східних Бескидів домінував лісовий покрив екологічно збалансованого видового складу деревних порід, повноти, запасів фітомаси, продуктивності й такої структурно-функціональної організації, що забезпечувала максимальне використання речовинно-енергетичних ресурсів середовища. В процесі еволюції змінювалися структура і функції цього покриву, що, насамперед, виявлялося в оптимізації взаємозв'язків з атмосферою й ґрунтом, підвищенні його регулятивних і стабілізуючих функцій в обмінних процесах. За сучасного рівня освоєності цієї території, де на місці функціонально збалансованих лісових екосистем з'явилися монокультурні агроценози, луки, пасовища, сільська та міська забудови, дорожня мережа тощо, втрачається здатність біогеопокриву в потрібному обсязі виконувати ці функції.

Метою роботи є порівняння рівня використання потенційних енергоресурсів та їх змін в одних і тих самих місцях за антропогенної трансформації рослинного компонента екосистем.

Матеріал і методика досліджень

Розрахунок надходження сумарної сонячної радіації на водозбори, з урахуванням середньої висоти й крутизни схилів і співвідношення їх експозицій, проводили з

використанням літературних джерел [1, 12]. Обчислення радіаційного балансу угруповань та його складових виконували за методиками Н.І. Руднева [11] та інших дослідників [3, 4, 7-10].

Основною частиною сонячної енергії, яка визначає теплообмін діяльного шару поверхні з атмосферою, є радіаційний баланс екосистем. Він не лише визначає, але й лімітує променевий теплообмін між землею поверхнею та атмосферою та є основним кліматотвірним фактором. Радіаційний баланс – це та частина поглинутої короткохвильової сонячної радіації, яка використовується на тепло- та водообмінні процеси в екосистемі й складається з чотирьох параметрів, пов'язаних між собою співвідношенням:

$$R=B+P+LE,$$

де R – радіаційний баланс; B – теплообмін у діяльному шарі, разом із ґрунтом; P – турбулентний теплообмін з атмосферою; LE – витрати тепла на сумарне випаровування (L – теплота пароутворення).

Основною за величиною, витратною частиною балансу є використання тепла на сумарне випаровування. В рівнинних хвойних лісах на випаровування витрачається 65-68%, а в листяних – до 97% тепла радіаційного балансу. В умовах Карпат, залежно від зімкнутості крон, цей показник відповідно становить 66,7-77,4% і 83,5–89,7%, а частка продуктивного випаровування (транспірація) – 48-60% і 62-69% від сумарного випаровування за вегетаційний період. Лучні угруповання Українських Карпат використовують на сумарне випаровування 58,6-70,2% енергії балансу. В степових угрупованнях цей показник зростає до 78%. Співвідношення транспірації до сумарного випаровування в лучних ценозах становить 0,36-0,41. На землях сільськогосподарського вжитку (ярий ячмінь, буряк, парове поле) частка сумарного випаровування дорівнює 65-44% радіаційного балансу, а транспірація, залежно від внесення добрив, – від 35 до 47% сумарного випаровування.

Корінний лісорослинний покрив регіону дослідження охарактеризовано за картосхемою первинного рослинного покриву Українських Карпат [2, 4], а сучасний біогеопокрив – на основі опрацювання таксаційних матеріалів лісництв і матеріалів землевпорядкування сільських і селищних Рад, територіально розташованих у межах водозборів.

Запас фітомаси корінних угруповань визначено за таксаційними описами деревостанів, що за породним і віковим складом та будовою ярусів відображають специфіку клімаксових чи умовно клімаксових лісів. Вираховування показників морфометричної будови водозборів проведено за допомогою географічних інформаційних систем.

Польові дослідження проведені у басейнових екосистемах, що знаходяться у верхів'ях рік Рибник, Славська, Завадка та Яблунька, які характеризуються різною величиною водозбірної площі (від 76,3 до 138 км²), середньою висотою над рівнем моря (від 682 до 845 м), середньою крутизною схилів (від 7,1° до 17,4°), співвідношенням південних/північних експозицій (від 1,09 до 0,86) тощо (табл. 1).

Результати досліджень і їх обговорення

Корінний покрив водозборів, за нашими розрахунками, формували складні багатоярусні (2-3, іноді 4 яруси) різні за віковим спектром лісові ценози з домінуванням у деревостані бука лісового та ялиці білої, а в басейні річки Яблунька – ялиці білої та бука лісового. Лісові екосистеми займали до 99,7% площі водозборів, решта 0,3% – це поверхневі води (струмки, потічки, ріки). У вологих мезотрофних умовах корінні ліси були різновисотними, складної фітоценотичної структури, із повнотою 0,9-1,0, запасом стовбурової деревини 720-770 м³·га⁻¹, з надземною фітомасою 376-384 т·га⁻¹ і продуктивністю надземної фітомаси 11,75-15,45 т·га⁻¹ (абсолютно сухої маси)¹.

Таблиця 1

Морфометрична характеристика басейнових екосистем у Східних Бескидах

Показник	Басейни			
	р. Славська	р. Завадка	р. Яблунька	р. Рибник
Площа, га	7 630	10 000	13 600	13 800
Перепад висот, м	593-1285	622-1176	548-932	487-1212
Середня висота над р.м., м	845	824	682	843
Співвідношення площ $\frac{Пд}{Пн}$ експ.	0.92	1.09	0.96	0.86
Середня крутизна схилів, °	13.0	10.7	7.1	17.4
Лісистість водозбору, %	63,3	61,9	34,6	89,9
Розораність, %	9,9	14,6	23,0	1,0

У сучасному лісовому покриві, площа якого зменшилася до 89,9% у водозборі р. Рибник і 34,6% – у р. Яблунька, спостерігається спрощення вертикальної фітоценотичної структури унаслідок створення одновікових лісових культур. Суттєвих змін зазнала горизонтальна структура покриву – на місці мішаних букових і ялицевих лісів ростуть переважно чисті смерекові угруповання. Найменших змін зазнав водозбір р. Рибник, де частка чистих смерекових лісів становить 4,3% лісової площі, тоді як у водозборах рік Завадка і Яблунька вона відповідно сягає 39,4 і 44,0%, й у водозборі р. Славська – 65,3%. Повнота сучасних деревостанів є значно нижчою і в середньому становить 0,63 для завадківського і яблуньківського басейнів та 0,75 для славського і рибниківського. За віком переважають молодняки і середньовікові угруповання. Також у сучасних лісостанах меншими є запаси стовбурової і надземної фітомаси – в 1,8 і 2,3 разу відповідно для басейнових екосистем рік Рибник і Славська та в 3,2 і 4,4 разу – для рік Завадка і Яблунька. Показники продуктивності надземної фітомаси зменшилися, відповідно в 1,1 і 1,5 та 1,9 і 2,4 разу порівняно з корінними угрупованнями.

¹ Продуктивність розрахована за графіками ходу росту та статистичних даних про врожайність сільськогосподарських культур

У сучасному біогеопокритті трьох басейнових екосистем значні площі (31,6-54,3%) перебувають у сільськогосподарському вжитку (рілля, пасовища, сіножаті, сади); за цим показником найменш трансформованим є басейн р. Рибник (табл. 2).

Таблиця 2

**Сучасна структура біогеоценологічного покриття басейнових екосистем
(над ризикою – га, під ризикою – %)**

Басейн	Загальна площа	Ліси	Рілля	Пасовища	Сіножаті	Сади	Забудова	Води	Дороги	Інші
р. Славська – смт. Славське	7630 100	4830 63,30	756 9,9	1024 13,4	624 8,2	5 0,1	71 0,9	41 0,5	100 1,3	179 2,4
р. Завадка – с. Риків	10000 100	6190 61,9	1462 14,6	1107 11,1	768 7,7	9 0,1	145 1,4	50 0,5	68 0,7	201 2,0
р. Яблунька – м. Турка	13600 100	4700 34,6	3120 23,0	3051 22,4	1161 8,5	56 0,4	617 4,5	71 0,5	197 1,4	627 4,7
р. Рибник – с. Майдан	13800 100	12390 89,9	145 1,0	281 2,0	107 0,8	6 0,0	33 0,2	135 1,0	42 0,3	661 4,8

Значна частина площі басейнів або вилучена з продукційного процесу – забудови, транспортні шляхи (0,5-5,9%), або представлена малопродуктивними вгіддями – ярами, болотами, трасами електро-, газо-, нафтопроводів тощо (2,0-4,7%). Збільшилася площа поверхневих водойм унаслідок створення ставків, озер та ерозійних процесів.

Порівняльний аналіз корінного і сучасного біогеопокриттів показав, що за період його антропогенної трансформації відбулося зменшення запасів фітомаси на одиницю площі в басейні р. Яблунька в 11 разів, р. Завадка – в 5, рік Славська і Рибник – відповідно в 3,9 і 1,9 рази, а продуктивності – у 2,7; 2,1; 1,8 і 1,3 рази відповідно по басейнах.

За теплий період року (V-X місяці) до діяльної поверхні водозборів надходить 2579-2731 МДж·м⁻² інтегрованої сонячної енергії, що сягає 60,8-61,8% від максимально можливого, або з урахуванням висоти, крутизни та експозиції схилів – 98,2-100,4% від сумарного поступлення на горизонтальну поверхню. Значна частина сонячної радіації внаслідок різної відбивної здатності поверхонь (альbedo) покидає басейнові екосистеми довгохвильовим випромінюванням в атмосферу. У корінному покритті, який формували мішані лісові багатоярусні ценози із значною шорсткватістю поверхні крони, альbedo становило 10,5-11,3% сумарного приходу. У сучасному покритті альbedo поверхонь становить 15,6% у залісненому басейні р. Рибник, 19,1-20,2% – у середньолісистих басейнах (ріки Славська і Завадка) і 24,9 – у малозалісненому басейні р. Яблунька. Таким чином, поглинання променевої енергії Сонця корінним покритвом становило 88,7-89,5% від сумарного її надходження, а сучасним – зменшилося до 84,4-75,3% (табл. 3).

У корінному покритті басейнових екосистем, за різного співвідношення в ньому листяних і хвойних порід, радіаційний баланс становив 61,3-64,7% сумарної радіації, тоді як у сучасному зменшився, залежно від ступеня його трансформованості, на 3,5-12,3%. Частка балансу, яка використовується на приріст і сумарне випаровування в

первинному покриві, сягала 76,0-78,3%. У сучасному покриві цей показник зменшився на 3,2% у малозміненому (за лісистістю) покриві р. Рибник, середньолісистих – на 7,1-7,3% і в найбільш трансформованому р. Яблуньки – на 16,4%. На транспірацію корінний покрив використовував 789-857 МДж·м⁻², або 61,5-63,7% сумарного випаровування. Враховуючи транспіраційні коефіцієнти [5], продуктивність надземної фітомаси цього покриву становила від 1,28 кг·м⁻² (р. Рибник), 1,31 і 1,37 (відповідно ріки Славська і Завадка) до 1,40 кг·м⁻² (р. Яблунька). У сучасних лісах використання енергії на продуктивне випаровування зменшується в 1,3-1,5 рази і становить 637-583 МДж·м⁻². У зв'язку з цим зменшується їх річна продуктивність – в басейні р.Рибник вона становить 1,11 кг·м⁻², рік Славська і Завадка – 0,86 і 0,85 та р. Яблунька – 0,79 кг·м⁻².

Таблиця 3

Радіаційний баланс басейнових екосистем, в МДж·м⁻²
(над рискою – для корінного біогеопокриву, під рискою – для сучасного біогеопокриву)

Басейн	Сумарна радіація	Альbedo	Поглинута радіація	Радіаційний баланс	Сумарне випаровування з басейну	Теплообмін
р. Славська – смт. Славське	2678	<u>281</u> 511	<u>2397</u> 2167	<u>1679</u> 1490	<u>1276</u> 1026	<u>403</u> 464
р. Завадка – с. Риків	2708	<u>295</u> 547	<u>2413</u> 2161	<u>1748</u> 1536	<u>1332</u> 1058	<u>416</u> 478
р. Рибник – с. Майдан	2579	<u>281</u> 702	<u>2298</u> 2177	<u>1582</u> 1492	<u>1239</u> 1121	<u>343</u> 371
р. Яблунька – м. Турка	2731	<u>309</u> 674	<u>2422</u> 2057	<u>1767</u> 1430	<u>1393</u> 892	<u>374</u> 538

Найменші показники використання спостерігаються на пасовищах – 169-196 МДж·м⁻² за врожайності травостою 0,13-0,14 кг·м⁻². Енергія транспіраційного випаровування в агроценозах і лучних угрупованнях водозборів коливається в межах 392-522 МДж·м⁻², а продуктивність їх надземної фітомаси відповідно становить для зернових 0,56-0,65 кг·м⁻² та 0,33-0,38 кг·м⁻². Таким чином, середній річний приріст по водозборах становить для р. Рибник – 1,03 кг·м⁻², рік Славська і Завадка відповідно 0,66 і 0,67 та р. Яблунька – 0,51 кг·м⁻² і у відношенні до корінного покриву зменшується відповідно в 1,2; 2,0; 2,1 і 2,8 рази.

Порівняльний аналіз розрахунків продуктивності фітомаси, отриманих методом радіаційного балансу та за графіками ходу росту і статистичних даних про врожайність сільгоспкультур, показав, що відхилення їхніх величин для водозборів рік Рибник, Славська і Завадка знаходиться в межах 0,3-8,1% і лише у водозборі р. Яблунька воно сягає 11,0%.

Отже, сучасна структура рослинного покриву басейнових екосистем спричинює зменшення сумарного випаровування із зміною у співвідношенні продуктивного і непродуктивного випаровування, де частка останнього зростає. Одночасно у структурі радіаційного балансу збільшується теплообмін покриву, в основному з атмосферою.

Висновки

Трансформація рослинного покриву супроводжується зменшенням запасів і продуктивності фітомаси, призводить до зменшення використання сонячної енергії. Різниця цих показників посилюється із збільшенням у структурі покриву лучних й сільськогосподарських площ. У структурі радіаційного балансу відбувається зменшення використання енергії на сумарне випаровування і збільшення теплообміну з навколишнім природним середовищем.

1. Бучинський І.О., Волеваха М.М., Коржов В.О. Клімат Українських Карпат. – К.: Наук.думка, 1971. – 172 с.
2. Голубець М.А. Ельники Украинских Карпат. – К.: Наук. думка, 1978. – 264 с.
3. Концептуальні засади сталого розвитку гірського регіону / За ред. М.А. Голубця. – Львів: Поллі; 2007. – 288 с.
4. Голубець М.А., Малиновський К.А. Рослинність // Природа Українських Карпат. – Львів: Вид-во Львів. ун-ту, 1968. – С. 125-159.
5. Гринчак М.М., Полив'яна Г.В. Транспіраційний потенціал водного ресурсу в Українських Карпатах // Теоретичні та прикладні проблеми екосистемології: тези доп. – Житомир, 2008. – С. 71-74.
6. Екологічний потенціал наземних екосистем / За ред. М.А. Голубця. – Львів: Поллі, 2003. – 180 с.
7. Коваленко А.П. Матеріально-енергетичні ресурси // Біологічна продуктивність лучних біогеоценозів субальпійського поясу Карпат. – К.: Наук. думка, 1974. – С. 94-115.
8. Коваленко А.П. Матеріально-енергетичні ресурси // Біологічна продуктивність смерекових лісів Карпат. – К.: Наук. думка, 1974. – С. 82-109.
9. Крок Б.А. Радиационный и тепловой режим // Биogeоценотический покров Бескид и его динамические тенденции. – К.: Наук. думка, 1983. – С. 104-127.
10. Раунер Ю.Л. Тепловой баланс растительного покрова. – Л.: Гидрометеоздат, 1972. – 206 с.
11. Руднев Н.И. Радиационный баланс леса. – М.: Наука, 1977. – 126 с.
12. Тепловой и водный режим Украинских Карпат / Под ред. Сакали Л.И. – Л.: Гидрометеоздат, 1985. – 365 с.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів
e-mail: ykanarsky@gmail.com

УДК 631.417:631.433.83

І.М. Шпаківська

**БАЛАНСОВА ОЦІНКА КРУГООБІГУ ВУГЛЕЦЮ В ЕКОСИСТЕМАХ
БОРЕАЛЬНОГО РЯДУ НА ВЕРХНІЙ МЕЖІ ЛІСУ В ЧОРНОГОРІ
(УКРАЇНСЬКІ КАРПАТИ)**

Шпаківська І.М. Балансовая оценка круговорота углерода в экосистемах бореального ряда на верхней границе леса в Черногоре (Украинские Карпаты) // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 91-98.

Проведены балансовые расчеты и установлены режимы трансформации углерода в первичных и вторичных экосистемах. Выявлено, что в экосистемах со стационарно-периодическим типом круговорота – ельнике и красноовсянничнике ежегодное поступление растительных остатков равняется их годовому разложению, а среднегодовая интенсивность минерализации растительных остатков и почвенного гумуса – интенсивности его образования. Для вторичных экосистем кустарничковых и травяных формаций характерны переходные режимы трансформации углерода: для черничника – переходной с потерями, поскольку интенсивность гумификации меньше, чем темпы минерализации, а для белоусника – переходной с накоплением, так как интенсивность минерализации ниже, чем скорость гумификации.

Shpakivska I.M. The balancing estimation of organic carbon turnover in the ecosystems of boreal series on timberline of Chornogora (Ukrainian Carpathians) // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 91-98.

Calculations of balances and certainly regimes transformation of organic carbon were carried out for the primeval and secondary ecosystems. Were show that for the ecosystems with the stationary – periodicals type – spruce forest and grassland with the dominated of *Festuca rubra* – annual receipt of derbies equals their annual mineralization and value of annual mineralization of plants materials and soils organic was near to intensity of its humus formation. For the secondary scrub and grass were established the transitional type of carbon turnover: for the ecosystem with the dominated of *Vaccinium myrtillus* – transitional with the losses of carbon, as the value of humification was less than rates of mineralization. For the secondary grass with the dominated of *Nardus stricta* – transitional with the accumulation of carbon, but the rate of mineralization was less than humification.

Важливу роль у забезпеченні сучасного рівня CO₂ в атмосфері відіграють процеси мінералізації та гуміфікації вуглецю в наземних екосистемах. Глобальні зміни клімату зумовлюють інтенсифікацію потоку неорганічного вуглецю з поверхні ґрунтів, зокрема у північних широтах та гірських регіонах, за рахунок біохімічної деградації органічної речовини. На думку С. Нільссона зі співавторами [10], кругообіг вуглецю – це динамічна відкрита система, що утворюється за рахунок нестационарних процесів. Методологія оцінки його балансу базується на поєднанні методів, які враховують потоки та динаміку резервуарів вуглецю в наземних екосистемах. Кожен із типів екосистем розглядається як система блоків: надземна і підземна фітомаса, фітодетрит, мікробна біомаса, лабільна та стабільна органічна речовина ґрунту, які поєднані потоками вуглецю за рахунок обмінних процесів. Пули органічної речовини в окремих блоках-резервуарах забезпечуються взаємодією двох протилежних процесів: фотосинтетичної асиміляції вуглецю атмосфери та його вивільнення внаслідок гетеротрофного дихання та міграції лабільних сполук вуглецю

[2, 14]. Актуальною є оцінка балансу вуглецю в наземних екосистемах регіонів, які є потенційним його стоком за рахунок тривалого депонування в органічній речовині ґрунтів [10].

Основну частину природної емісії вуглекислого газу внаслідок мінералізації вуглецю становить гетеротрофне дихання, яке за абсолютними величинами може перевищувати антропогенні емісії, особливо в гірських регіонах зі значною часткою природних екосистем за низької концентрації об'єктів промислового і комунального секторів. Оскільки антропогенний вплив на природні екосистеми гірських регіонів призводить до розбалансування циклу вуглецю, важливо встановити як унаслідок цього змінюються потоки вуглецю між компонентами екосистем.

Метою досліджень на високогірному біологічному стаціонарі Інституту екології Карпат НАН України „Пожижевська” була оцінка балансу вуглецю в екосистемах бореального сукцесійного ряду, які приурочені до сучасної верхньої межі лісу хребта Черногора (Українські Карпати).

Територія та методика досліджень

Лісова рослинність на північно-східних схилах Черногори була зведена наприкінці XVIII ст., а створені на її місці вторинні лучні екосистеми протягом двох століть використовувались як пасовища. Після 1974 р., внаслідок створення на цій території Карпатського національного природного парку, за рахунок демутаційних процесів розпочалося відновлення смерекових лісів [7]. На теперішній час верхня межа лісу характеризується складною мозаїчністю первинних лісових, вторинних чагарничкових і лучних рослинних угруповань, які перебувають на різних стадіях демутації. Для кожної з них характерний індивідуальний режим трансформації органічної речовини, зумовлений відмінностями едафічних умов і характером рослинного вкриття [4, 7]. Оскільки гранулометричний склад, фізичні та фізико-хімічні властивості ґрунтів, якісний склад органічної речовини ґрунту і хімічний склад компонентів автотрофного блоку екосистем впливають на процеси трансформації органічного вуглецю [20-22], в кожній з екосистем створюються різні умови для перебігу асиміляційно-мінералізаційно-гуміфікаційних процесів, які можна оцінити балансовим методом. З огляду на це, розрахунок річного балансу вуглецю проводили для клімаксової екосистеми смеречини чорницевої та післялісових екосистем чорничника зеленомохового, червонокостричника різнотравного та біловусника типового, які формують бореальний сукцесійний ряд екосистем [6] – один із варіантів сингенетичної демутації у розумінні Б.М. Міркіна [9]. Для цього використовували балансову схему трансформації вуглецю запропоновану А.А. Титляною [13, 14], у якій трансформація сполук вуглецю розглядається як система блоків: фітомаса (G), опад (D), підстилка (L), живі підземні органи (R), мертві підземні органи (V), мікроорганізми (MB), лабільна (LOM) та стабільна органічна речовину ґрунту (SOM), поєднаних між собою потоками сполук вуглецю – асиміляції, гетеротрофного дихання і внутрішньогрунтової міграції. Кількісну характеристику проводили за літературними даними для G та мортмаси ($DPM=D+L+V$) [3], V визначали розрахунково [12]; власними польовими та лабораторними визначеннями величин SOM, LOM [8, 19, 21], інтенсивності процесів гетеротрофного дихання та міграції водорозчинного вуглецю [20, 21].

Результати досліджень

Зміна складу біоти під час ендо- чи екзогенних сукцесій екосистем зумовлює трансформацію біогеохімічних циклів всіх елементів-органогенів, які забезпечують речовинно-енергетичну основу їх формування чи функціонування. Виділяють чотири основних типи режимів трансформації вуглецю: стаціонарний, періодичний, перехідний та змішаний [13]. У клімаксових екосистемах за період декількох років кількість чистої первинної продукції (NPP) дорівнює величині мінералізації органічної речовини. У сукцесійних екосистемах впродовж такого ж періоду величина NPP може бути більшою від інтенсивності мінералізації й органічна речовина накопичується за рахунок гуміфікації, або меншою, тоді органічна речовина втрачається за рахунок мінералізації. Перехідний режим з накопиченням характерний для екосистем впродовж первинної сукцесії та сукцесій відновлення. Режим з втратами властивий екосистемам, котрі деградують, зокрема агроекосистемам [9, 13, 14].

Встановлено, що екосистеми бореального ряду відрізняються за запасами органічного вуглецю в різних блоках та інтенсивністю обмінних процесів (табл. 1).

Таблиця 1

Запаси органічного вуглецю в блоках екосистем бореального ряду й інтенсивність обмінних процесів¹

Структурні блоки екосистем, потоки вуглецю	Смеречина чорнищева	Чорничник зеленомоховий	Червоно- кошарник різногравний	Біловусник типовий
Фітомаса – G*	16150	739	402	431
Підстилка – L*	585	609	462	243
Мортмаса – DPM*	827	662	549	338
Мікробна біомаса – MB*	209	176	209	245
Лабільний водорозчинний вуглець (у шарі 0-20 см) LOM*	250	277	155	334
Стабільний вуглець (у шарі ґрунту 0-20 см) – SOM*	11485	13881	7766	10689
Чиста первинна продукція – NPP**	400	353	320	235
Гетеротрофне дихання – Resp**	390	374	312	205
Внутрішньогрунтовий стік – Flit**	22	32	23	46

Примітка: * - г С м⁻²; ** - г С м⁻² рік⁻¹

Для екосистеми смеречини чорнищевої величина NPP, яка щорічно відмирає та потрапляє в блок DPM, становить 400 г С м⁻² (рис. 1). Цей потік I₁ є трофічною базою гетеротрофів та джерелом гумусових сполук. У клімаксовій екосистемі щорічне надходження рослинних решток дорівнює їх розкладу, тобто I₁ ≈ I₂ + I₃, де I₂ –

¹ Перерахунок запасів вуглецю у блоках екосистем G, L, DPM проведено з використанням даних з [3, 17, 20]

інтенсивність гуміфікації, а I_3 – інтенсивність мінералізації. Інтенсивність гуміфікації у бореальних лісах становить 25-26% від I_1 [5], тобто 110 г м^{-2} .

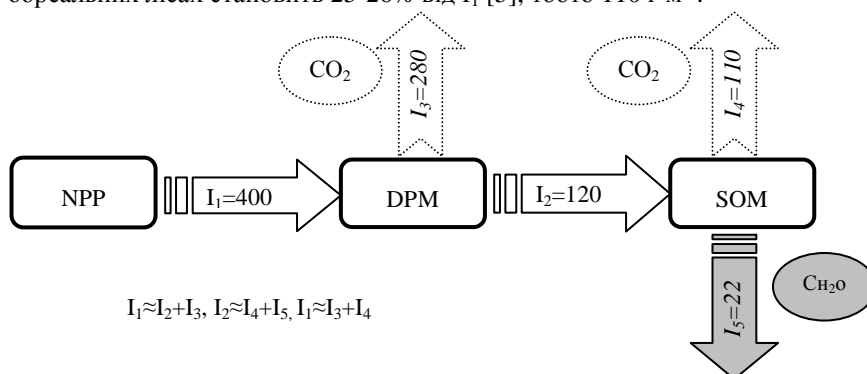


Рис. 1. Схема балансу вуглецю для смеречини чорницевої: NPP – чиста первинна продукція; DPM – рослинні рештки; SOM – органічна речовина ґрунту, I_1 – частка чистої первинної продукції, яка щорічно відмирає, I_2 – гуміфікація, I_3 – мінералізація DPM, I_4 – мінералізація SOM, I_5 – внутріґрунтова міграція водорозчинних сполук вуглецю SOM. Запаси С в блоках NPP, DPM і SOM – г С м^{-2} ; інтенсивність процесів – $\text{г С м}^{-2} \text{ рік}^{-1}$.

Середньорічна інтенсивність мінералізації фітодетриту I_2 в стаціонарних умовах приблизно дорівнює інтенсивності процесів гуміфікації та внутріґрунтової міграції, тобто $I_2 \approx I_4 + I_5$. Ця рівність є однією з основних причин стабільності запасів SOM в ґрунтах клімаксових екосистем. Середньорічна емісія вуглекислого газу, розрахована за період загальної вегетації, становить $390 \text{ г С-CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ рік}^{-1}$, що відповідає інтенсивності мінералізації DPM та SOM, а транспорт лабільного вуглецю в нижні горизонти ґрунтового профілю становить $22 \text{ г С м}^{-2} \text{ рік}^{-1}$.

Схожий варіант режиму трансформації вуглецю виявлений також для червонокостричника різнотравного (рис. 2). Це дозволяє класифікувати його як квазістаціонарний: інтенсивність процесів мінералізації сягає величини NPP, а накопичення органіки в ґрунті припиняється. Схожі випадки квазістаціонарних режимів описані для вторинних лучних екосистем степової зони [9, 14].

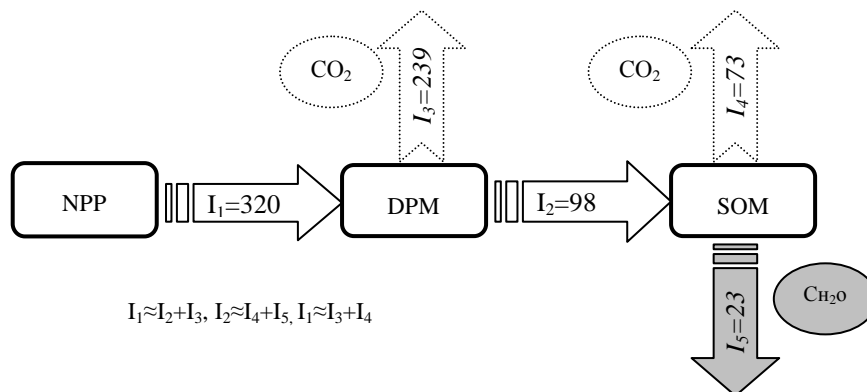


Рис. 2. Схема балансу вуглецю для червонокостричника різнотравного (умовні позначення як на рис. 1).

Для вторинних екосистем чорничника зеленомохового та біловусника типового властиві перехідні режими трансформації вуглецю (рис. 3, 4). Причому для чорничника зеленомохового – перехідний із втратами, оскільки інтенсивність гуміфікації нижча за темпи мінералізації SOM та вимивання, тобто I_2 менше I_4+I_5 , а для біловусника типового – перехідний з накопиченням, де мінералізація SOM менша від гуміфікації DPM.

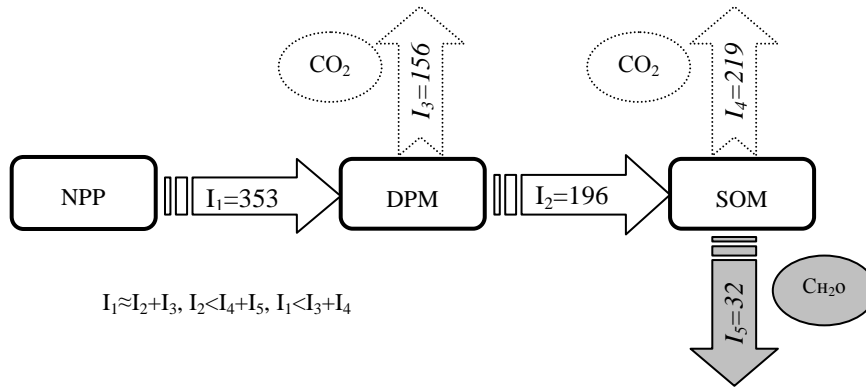


Рис. 3. Схема балансу вуглецю для чорничника зеленомохового (умовні позначення як на рис. 1).

Враховуючи, що величини NPP і DPM у вторинних чорничнику зеленомоховому та біловуснику типовому є постійними впродовж тривалого часу, можна вважати, що у цих екосистемах підсистема "NPP – відмирання – DPM – розклад" уже досягла стаціонарного рівня, а підсистема "DPM – гуміфікація – SOM – мінералізація" ще ні. Такий режим функціонування характеризується тим, що в багаторічних дослідженнях для однієї підсистеми виконуються умови стаціонарного, а для інших – перехідного режиму з накопиченням чи втратами [13].

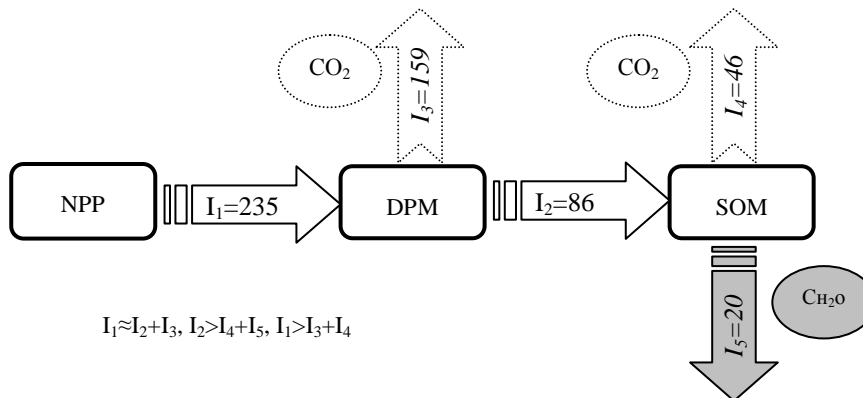


Рис. 4. Схема балансу вуглецю для біловусника типового (умовні позначення як на рис. 1).

Для оцінки переходу до стаціонарно-періодичного режиму ґрунтового блоку екосистем бореального сукцесійного ряду було проаналізовано окремі компоненти органічного вуглецю в 0-20 см шарі ґрунту (табл. 2).

Таблиця 2

Розподіл органічного вуглецю в підземному блоці екосистем бореального ряду на верхній межі лісу в Чорногорі, % від загального його вмісту

Екосистема	R	L+V	MB	SOM
Смеречина чорницева	2	7	2	89
Чорничник зеленомоховий	3	3	2	92
Червонокостричник різнотравний	5	7	2	86
Біловусник типовий	5	5	2	88

Встановлено, що частка вуглецю, живих підземних органів (R), що постачають органічні сполуки, які легко мінералізуються та обумовлюють розвиток ризосферних організмів, сягає максимальних величин у лучних екосистемах і лише 2% в лісовій. Надземна (L) та підземна (V) мортмаса, яка є джерелом енергії і трофічною базою гетеротрофів неризосферного шару ґрунту, максимальна також у смеречині чорницевої та червонокостричника різнотравного, дещо нижча в біловуснику типовому та найнижча – в чорничнику зеленомоховому. Відносна частка вуглецю мікробної біомаси (MB) є низькою у всіх екосистемах.

В усіх екосистемах частка вуглецю, акумульована в органічній речовині ґрунту (SOM), становить понад 85% і сягає максимальної величини у чорничнику зеленомоховому. Тобто, накопичення органічного вуглецю відбувається в інертній формі, а частка активних фондів не перевищує 15%, швидкість обміну загального запасу вуглецю сповільнена, що є властивістю зрілих екосистем [11].

Існують також більш узагальнені критерії діагностики режимів трансформації органічного вуглецю в наземних екосистемах без побудови балансових схем за усередненими значеннями співвідношення величин чистої первинної продукції та гетеротрофного дихання [13]. Ступінь мінералізації органіки оцінюється через потік CO₂, що виділяється в екосистемі за рік, тобто через величину гетеротрофного дихання (Resp). Якщо система перебуває в стаціонарному стані, наприклад клімаксова екосистема, то $NPP \approx Resp$. В окремі роки первинна продукція може бути меншою або більшою за гетеротрофне дихання. Якщо система перебуває в перехідному режимі (сукцесійна екосистема), то NPP більша за Resp або Resp більше NPP впродовж достатньо тривалого періоду часу (десятки років). В першому випадку органічна речовина буде накопичуватися в екосистемі, в другому – втрачатиметься [13, 14]. Якщо порівняти величини NPP і Resp, то режими трансформації органічного вуглецю будуть аналогічними для побудованих балансових схем (рис.1-4), тобто у стаціонарному режимі функціонують екосистеми смеречини чорницевої та червонокостричника різнотравного, в перехідному з втратами – чорничника зеленомохового, перехідному з накопиченням – біловусника типового. Але, враховуючи, що NPP відрізняється від Resp на незначні величини (див. табл. 1), можна припустити, що екосистеми чорничника зеленомохового та біловусника типового наближаються до стаціонарно-періодичного режиму функціонування.

Тобто, екосистеми чорничника зеленомохового, червонокостричника різнотравного та біловусника типового мають риси швидше квазістаціонарно-періодичного режиму трансформації органічних сполук, ніж перехідного, який властивий для демутаційних екосистем. Можливо, саме цим можна пояснити, що смерекові ліси на ВМЛ Чорногорі відновлюються повільно, на що вказує низка дослідників цієї території [1, 7, 15]. Ці екосистеми, за класифікацією післялісових екосистем А. Байцара [1], можна зарахувати до групи короткочасно-похідних екосистем в зоні верхньої межі лісу, які можуть існувати впродовж 50-150 років до проникнення у них біогруп підросту смереки, які змінять перерозподіл NPP і Resp. У разі відсутності підросту смереки, вони можуть перейти до категорії довготривало-похідних екосистем квазістаціонарного режиму та існувати декілька століть. Окремі дослідники вважають, що швидкість демутації корінних смерекових лісів на місці вторинних щільнодернинних післялісових екосистем у Карпатах можна відкоригувати заходами, які сприяють лісовідновленню: руйнування дернини, підсів насіння, висаджування сіянців смереки тощо [16].

Висновки

Емісія CO₂ за рахунок гетеротрофного дихання, поряд з величиною чистої первинної продукції, є одним з критеріїв функціонального стану екосистем, зокрема режимів трансформації органічного вуглецю на різних стадіях вторинної сукцесії. Встановлено, що для клімаксової лісової екосистеми властивий стаціонарно-періодичний режим, тобто динамічна зрівноваженість процесів мінералізації та гуміфікації, що є основною причиною стабільності запасів органічного вуглецю.

Для вторинних щільнодернинних екосистем, де відсутній підріст смереки, функціональний стан класифікується як квазістаціонарний, тобто інтенсивність обмінних процесів мінералізації та гуміфікації органічної речовини досягає величини чистої первинної продукції, накопичення органіки припиняється, а її запас залишається стабільним впродовж тривалого часу.

За рахунок процесів демутації, зумовлених проникненням домінанта первинної екосистеми у вторинні чагарничкові та щільнодернинні угруповання, функціонування вторинних екосистем може набувати властивостей перехідного режиму з втратами, коли інтенсивність гуміфікації нижча за темпи мінералізації, або з накопиченням, коли мінералізація нижча від гуміфікації.

1. Байцар А.В. Верхня межа лісу в Українських Карпатах: – Автореф. дис. ... канд. географ. наук. – Львів, 1994. – 16 с.
2. Ведрова Э.Ф., Чупрова В.В. Бюджет углерода в лесных и агроэкосистемах южной тайги центральной Сибири // Организация почвенных систем. (Тр. II национальной конференции с международным участием „Проблемы теории, методологии и философии почвоведения”. Пушино, 5-9 нояб. 2007 г.). – Пушино, 2007. – С. 172-175.
3. Дигрессия биогеоценотического покрова на контакте лесного и субальпийского поясов в Черногоре / под ред. К.А. Малиновского. – К.: Наук. думка, 1984. – 208 с.
4. Климишин О.С., Коржинський Я.В., Інкін С.Д. Демутаційні зміни рослинності на межі лісового і субальпійського поясів у Чорногорі (Українські Карпати) // Наук. зап. Держ. природозн. музею НАН України. – Львів, 2007. – Вип. 23. – С. 17-24.
5. Кобак К.И. Биотические компоненты углеродного цикла. – Л: Гидрометеоздат, 1988. – С. 121-128.

6. Малиновський К.А. Рослинність високогір'я Українських Карпат. – К.:Наук. думка, 1980. – 278 с.
7. Малиновський К.А. та ін. Вплив заповідності на відновлення корінної рослинності у високогір'ї Карпат // Укр. ботан. журн., 1987. – 44, № 3. – С. 127-139.
8. Марискевич О.Г., Шпаківська І.М., Пука Є.О. Запаси органічного вуглецю в екосистемах Говерляньського лісництва Карпатського природного національного парку // Лісова типологія в умовах сталого розвитку лісового господарства України: матеріали Восьмих Погребняківських читань. Харків, 3-5 жов. 2002 р.). – Харків, 2002. – С. 138-142.
9. Миркин Б.М. Антропогенная динамика растительности // Итоги науки и техники. Ботаника. – 1984. – Т. 5. – С. 139-209.
10. Нильссон С., Ваганов Е.А., Швиденко А.З., Столбовой В., Рожков В.А., Мак-Каллум И., Йонас М. Углеродный бюджет растительных экосистем России // Докл. Акад. наук – 2003. – Т. 2, № 4. – С. 541-543.
11. Одум Ю. Экология. Т. 2. – М.: Мир, 1986. – С. 165-191.
12. Рупасова Ж.А. Обмен химическими элементами в лесных сообществах // Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. – Новосибирск: Наука, 1976. – Т. 2. – С. 342-351.
13. Титлянова А.А. О режимах биологического круговорота в наземных биогеоценозах // Почвоведение. – 1989. – № 6. – С. 71-80.
14. Титлянова А.А., Тесаржева М. Режимы биологического круговорота. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд., 1991. – 150 с.
15. Царик Й.В. Вікова структура автотрофних компонентів біогеоценозів і їх консортивна організація // Структура високогірних фітоценозів Українських Карпат. – К.: Наук. думка, 1993. – С. 29-38.
16. Цурик Е.М. Особенности растительности и почв в полосе контакта полонины и елового леса в Карпатах // Лесоведение. – 1988. – № 4. – С. 49-59.
17. Чернобай Ю.Н., Марискевич О.Г. Диагностика антропогенных изменений детрита в бурых горно-лесных почвах Карпат // Деградация и восстановление лесных почв. – М.: Наука, 1991. – С. 163-174.
18. Шпаківська І.М. Режимы трансформації органічного вуглецю в екосистемах Чорногори // Наук. вісник УкрЛДТУ „Проблеми і перспективи розвитку лісового господарства”. – Львів, 1998. – Вип. 9.1. – С. 81-86.
19. Шпакивская И.М., Марискевич О.Г., Пука Е.А. Углерод в почвах Карпатского национального природного парка (Украинские Карпаты) // Вторая междунар. конф. „Эмиссия и сток парниковых газов на территории Северной Евразии”: тезисы докл. – Пушино, 2003. – С. 134-136.
20. Insam H., Domsch K.H. Relationship between soil organic carbon and microbial biomass on chronosequences of reclamation sites // Microbial Ecology. – 1988. – № 15. – P. 177-188.
21. Shpakivska I. Microbial biomass, C and N mineralization in mineral soil of adjacent montane ecosystems on timberline (East Carpathians Mts.) // Proc. Congress of the Polish Society of Soil. Sci. and Intern. Sci. Conference. – Lublin, 1999. – P. 474-475.
22. Singh J.S., Gupta S.R. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems // Botan. Rev. – 1977. – V. 43, №.4. – P. 449-528.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів
e-mail: ishpakivska@ukr.net

УДК 577.476

В.І. Козловський

**ВАЖКІ МЕТАЛИ В ЕКОСИСТЕМАХ ТЕХНОГЕННО ПОРУШЕНИХ
ТЕРИТОРІЙ ЯВОРІВСЬКОГО РОДОВИЩА СІРКИ (ПЕРЕДКАРПАТТЯ)**

Козловський В.І. Тяжелые металлы в экосистемах техногенно нарушенных территорий Яворовского месторождения серы (Предкарпатье) // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 99-110.

Определено содержание Cu, Zn, Pb, Cd, Mn, Fe, Sr, S в почвах и растениях техногенных ландшафтов Яворовского месторождения самородной серы. За исключением Mn, содержание изученных элементов в почвах не превышает кларковых значений и существующих в Украине предельно допустимых концентраций. Концентрация Mn находится в пределах от значений ниже кларковых до величин в 2-3 раза выше кларка. Содержание элементов в растениях не превышает средних значений для растительности суши.

Kozlovskyy V.I. Heavy metals in ecosystems of man-caused area of Yavoriv open-cast sulfur mining (Cisicarpathian region) // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 99-110.

Cu, Zn, Pb, Cd, Mn, Fe Sr, S content is measured in soils and plants of man-caused area of Yavoriv open-cast sulfur mining. Except Mn, the content of investigated elements is below clarke level and ukrainian boundary concentrations for heavy metals in soils. The Mn concentrations are fixed on range from clarke level to 2-3 times above clarke level. Metal content in plants is established on the average level for mainland flora.

Наприкінці ХХ століття видобуток самородної сірки став нерентабельним через збільшення обсягів добування супутньої сірки внаслідок очищення нафти і газу із підвищенням її вмістом. Таким чином виробництво сірки на сьогодні не залежить від попиту, а визначається обсягом видобутих енергоносіїв. В результаті найбільші у світі сіркодобувні підприємства Польщі (Махув, Пясечно) та України (Роздільське, Подороженське, Яворівське) опинилися перед необхідністю закриття та відновлення порушених земель.

Одночасно з забрудненням та механічним порушенням природних екосистем в процесі розробки корисних копалин відкритим способом на поверхню виносяться гірські породи, які можуть різко відрізнятися від материнських за своїми хімічними та фізичними властивостями. В нових геохімічних умовах середовища, навіть після усунення наслідків впливу відходів виробництва, процеси відновлення природних екосистем можуть йти іншим нехарактерним для цієї природної зони шляхом. Тому, з'ясування екологічної ситуації на порушених територіях є першочерговим завданням для формування стратегії відновлення природного середовища.

Знання фізико-хімічних властивостей та елементного складу винесених на поверхню гірських порід є важливим також з точки зору використання відновлених ландшафтів. Це пов'язано з тим, що хімічний склад поверхневих вод, ґрунтів, рослин, продуктів с/г виробництва буде відображати хімічні особливості винесених на поверхню гірських порід, і, за умов високого вмісту хімічних елементів та сприятливих геохімічних умов для накопичення, можливе їх перевищення у природному середовищі та продуктах с/г виробництва порівняно з існуючими гранично допустимими концентраціями (ГДК).

Метою дослідження було з'ясування вмісту хімічних елементів (Cu, Zn, Cd, Pb, Fe, Mn, Sr, S) у гірських породах, ґрунтах та рослинах на території Яворівського родовища сірки і оцінка можливих наслідків для природного середовища.

Об'єкти і методика досліджень

Об'єкти дослідження знаходяться на території техногенного ландшафту Яворівського ДГХП „Сірка”, сформованого протягом 1970-1994 рр. внаслідок розробки родовища сірчаної руди. Зразки відбирали з урахуванням особливостей технологічного процесу добування сірки.

Гірничо-геологічні дослідження свідчать, що самородна сірка в Передкарпатті знаходиться в горизонті ратненських вапняків і залягає на глибині 7.5-120 м. Покривні породи родовища представлені в основному третинними і четвертинними відкладами [13]. Саме ці відклади і складували у відвали в процесі добування сірчаної руди відкритим способом (відвали № 1, 2, 3, гідровідвал). Розкритий в кар'єрі поклад руди транспортували до переробного комплексу. Сірчана руда – це вапняк, в якому є включення чистої сірки. Вміст сірки в руді – близько 25%. Для збагачення руду подрібнювали і разом з водою подавали у флотомашини, де сірчана піна містила вже 60-70% сірки. Відходи флотації – частинки вапняку з водою – перекачували у хвостосховище, де тверді частинки осаджувались, а вода відстоювалась і поверталась у технологічний процес (хвостосховище флотації). Сірчаний концентрат транспортували в автоклави, де, використовуючи водяну пару (з додаванням кальцинованої соди, триполіфосфату натрію і гасу), виплавляли сірку. Хвости виплавки переправляли у накопичувач (хвостосховище виплавки). На території підземної виплавки сірку добували шляхом плавлення її гарячою водою в горизонті залягання з відкачуванням розплаву на поверхню через свердловини.

З огляду на значне рекреаційне та екологічне значення утвореного на місці сіркодобувного кар'єру штучної водойми (Яворівське озеро), також були проведені дослідження в межах берегової смуги новоствореного озера.

Для опису ґрунтів техногенних ландшафтів застосовували класифікацію В.М. Курачова та В.А. Андроханова [8]. Відібрані за генетичними горизонтами зразки висушували за кімнатної температури. Аналітичній обробці піддавали дрібнозем (фракція < 1.0 мм). Актуальну кислотність (рН) визначали потенціометрично у водній витяжці, використовуючи співвідношення ґрунт : розчин 1:2.5; гумус – за Тюрнімом із спектрофотометричним закінченням [12]. Рухомі форми металів визначали після екстракції у ацетатно-амонійному буфері (рН 4.8) [10].

Підготовку ґрунтових зразків до аналізу на валовий вміст важких металів (ВМ) здійснювали обробкою попередньо прожареного за 450°C зразка ґрунту сумішшю HCl та HNO₃ у співвідношенні 3:1. Сірку визначали ваговим методом після розчинення наважки ґрунту в суміші NaNO₃ + HNO₃ (100 г NaNO₃ + 350 мл HNO₃ доводять до 1 л дистиллятом), випаровуванні на електричній плитці до сухого залишку та спалювання в муфелі за 450°C [3].

Вміст ВМ у рослинах визначали в середній пробі. Середню пробу утворювали, залежно від маси особин, із 3-5 – 10-15 рослин. Проби повітряно сухого рослинного матеріалу озололяли за температури 450°C. Одержану золу після зважування розчиняли розведеною HNO₃ [10].

Метали визначали атомно-абсорбційним методом на спектрофотометрі С115М1 у пропан-бутановому полум'ї з використанням дейтерієвого коректора неселективної абсорбції. Визначення проводили у трьох повторностях. Відносна похибка за $P=95\%$ не перевищувала 7%.

Результати досліджень та їх обговорення

У межах техногенних ландшафтів Яворівського ДГХП „Сірка” ґрунтовий покрив сформований просторовими комбінаціями ґрунтів: зональних (лучні, лучно-болотні, дерново-слабопідзолисті); біогенно-нерозвинутих (ембріоземів), що формуються на рихлих породах з достатньою кількістю фракції фізичної глини та техноземів нерозвинутих [9]. Загальною особливістю ембріоземів на території дослідження є малопотужний приповерхневий органогенний горизонт. Переважно важкий гранулометричний склад гірських порід (глини, суглинки) уповільнює процеси диференціації ґрунтових розрізів ембріоземів й інтенсивність міграції елементів вниз по профілю. Отже, існує тенденція до накопичення елементів у верхньому біогенному горизонті ґрунту.

За величиною актуальної кислотності досліджувані ембріоземи поділяються на дві категорії: сильнокислі та середньолужні. До середньолужних належать ґрунти відвалів, хвостосховищ флотації і плавки сірчаної руди (рН 7.5-8.1), до сильнокислих – ембріоземи території підземної виплавки сірки (рН 2.8-3.1), де після рекультивації рівень кислотності ґрунту вже наближається до зональних показників (рН 4.5-5.0). Таким чином, низький рівень кислотності ґрунтів, за винятком техноземів території підземної виплавки сірки, не сприяє рухливості металів.

Формування ґрунтового покриву в межах обстежених ділянок відбувається в умовах високого окислювально-відновного потенціалу ґрунтового розчину. Ознак різкої зміни окисно-відновного потенціалу в межах досліджених ґрунтових профілів не виявлено, за винятком колишнього хвостосховища флотації, де морфологічні ознаки ґрунтового профілю і запах сірководню у горизонті D свідчать про різке зниження окисно-відновного потенціалу та формування відновних умов ґрунтового поглинального комплексу. В умовах відновного сірководневого середовища елементи, рухомі в окислювальному та глеєвому (безсірководневому) середовищах, осаджуються у вигляді сульфідів. Халькофільні елементи та елементи групи заліза відновлюються до двохвалентних і утворюють практично нерозчинні сульфіди або дуже слабозчинні гідросульфіди (Cu, Zn, Pb, Co, Ni, Hg, Fe, Mn, Cd та ін.). Вираженої диференціації досліджуваної групи металів на сірко-водневому геохімічному бар'єрі у середній частині ґрунтового розрізу, закладеного на території хвостосховища не виявлено, що, очевидно, пов'язано із незначним терміном формування ґрунту, недостатнім для утворення повноцінно диференційованих ґрунтових профілів. З цієї ж причини достовірних відмінностей в концентраціях металів елювіальної (вододіл), транслювіальної (верхня частина схилу) та трансаккумулятивної (нижня частина схилу) частини ландшафту досліджуваної території також не виявлено.

З часом, в процесі розвитку ґрунтового покриву існуючі ґрунтово-геохімічні умови (тенденція до накопичення органічної речовини і проникнення її в глибші горизонти, слабка аерація, важкий механічний склад, висока водоутримуюча

здатність ґрунту) можуть бути сприятливими для процесів оглеєння і формування відновних умов ґрунтового-поглинального комплексу.

На території родовища було встановлено вміст металів (Cu, Pb, Cd, Zn, Mn, Fe, Sr; валові, рухомі форми) і сірки у ґрунтах (табл. 1, 2) і надземній частині рослин-домінантів та едифікаторів, які формують рослинний покрив у екосистемах Яворівського родовища сірки (табл. 3).

Таблиця 1

Вміст хімічних елементів у ґрунтах Яворівського родовища сірки^{1/}, 07. 2003 р.

Генетичний горизонт, см	pH (H ₂ O)	C _{орг.} , %	Cu	Pb	Cd	Zn	Mn	Fe	Sr	S мг/г
			мкг/г повітряно сухого ґрунту							
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Відвал № 1										
ембріозем гумусовоаккумулятивний карбонатний важкосуглинковий ^{2/}										
A 0.3-2(4)		2.50	26/1.1	18.7/3.2	0.94/0.12	68/5.0	938/189	32844/54	53	3.4
AB 2(4)-6	7.73	1.22	36/1.6	18.7/4.0	-/0.16	72/3.9	1173/216	35190/189	110	2.3
D ₁ 6-45	7.90	0.58	30/1.6	21.3/3.2	-/0.20	60/1.5	845/153	35190/117	69	0.3
D 245-80	7.98	0.48	20/1.3	17/2.4	0.85/0.16	54/1.5	845/198	32375/153	68	<0.1
ембріозем органоаккумулятивний дерновий карбонатний важкосуглинковий ^{3/}										
A 0.1-1(3)	7.64	1.94	44/0.8	22.1/4.0	-/0.16	76/5.6	798/189	40351/99	75	3.0
D 1(3)-6(8)	7.93	1.04	44/1.3	8.5/1.6	-/0.16	52/3.9	798/198	35190/189	98	2.1
D ₁ 6(8)-65	8.01	0.84	34/1.0	16.2/3.2	-/0.16	66/2.0	798/225	37536/180	98	2.8
ембріозем органоаккумулятивний карбонатний важкосуглинковий ^{4/}										
aD 0.5-6	7.80	1.59	36/1.1	21.3/4.0	-/0.20	64/6.4	891/180	34721/135	71	3.0
D 6-35	7.91	0.99	44/1.8	11.1/4.0	-/0.16	60/4.1	751/216	32375/189	83	3.5
I похов.35-50	7.47	0.15	6.8/0.6	10/2.4	-/0.08	15/0.7	153/23	4692/9	21	0.3
Відвал № 2										
ембріозем органоаккумулятивний карбонатний легкосуглинковий ^{2/}										
Da 0-0.2	8.05	1.92	26/1.2	12.8/4.0	-/0.30	60/8.7	1877/855	35659/144	100	3.2
D1 0.2-48	7.69	0.91	40/4.0	21.3/3.2	-/0.20	56/4.2	2346/630	39882/171	120	3.8
D2 48-55	8.33	1.10	30/0.6	16.2/3.2	-/0.04	50/4.5	563/342	41290/180	80	3.8
ембріозем органоаккумулятивний карбонатний легкоглинистий ^{3/}										
aD 0-0.2	7.96	2.43	34/1.0	19.6/2.4	-/0.04	64/8.8	1642/540	32375/108	120	13.5
D1 0.2-63	8.14	1.13	40/2.7	16.2/4.0	-/0.04	50/7.3	938/495	26744/201	160	6.7
D2 63-75	7.97	1.31	50/2.0	15.3/4.8	-/0.04	78/6.8	2815/630	34721/235	200	11.3
ембріозем органоаккумулятивний карбонатний важкосуглинковий ^{4/}										
aD 0-0.2	8.06	1.41	26/1.0	17/2.4	-/0.08	58/4.3	1079/324	33782/144	100	6.9
D1 0.2-40	8.15	0.89	36/1.7	19.6/2.4	-/0.04	58/4.1	985/333	32844/252	120	3.3
D2 40-45	8.47	0.07	4/2.0	11.1/2.4	-/0.04	6/0.7	41/36	3312/36	24	0.8
D3 45-81	7.91	0.71	32/2.0	18.7/2.4	-/0.04	52/2.7	704/243	36598/208	80	5.8
Відвал № 3										
ембріозем органоаккумулятивний карбонатний важкосуглинковий ^{2/}										
aD 0.1-1(3)	7.82	1.56	26/3.0	15.3/3.2	-/0.04	62/5.8	1408/585	38944/144	100	3.7
D1 1-29	7.95	0.86	34/2.2	6.8/4.0	-/0.12	56/2.9	1548/810	38474/201	140	2.2
D2 29-55	9.10	0.97	50/4.5	6.8/3.2	-/0.08	82/3.8	320/126	38944/144	80	3.6
ембріозем ініціальний органоаккумулятивний карбонатний важкосуглинковий ^{3/}										
aD 0.1-1	7.70	2.29	32/1.0	21.3/2.4	-/0.20	78/7.4	1877/495	38474/81	100	3.6
D1 1-59	8.00	1.13	34/3.0	11.1/2.4	-/0.20	68/5.1	2346/1080	32844/189	140	3.9
D2 59-70	8.08	0.81	38/2.0	16.2/4.0	-/0.20	74/5.9	7507/4500	31436/216	160	2.3

Закінчення таблиці 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
ембріозем орґаноаккумулятивний карбонатний важкосуглинковий ^{4/}										
aD 0.1-1(2)	7.84	1.52	36/0.9	17/1.6	-/0.16	80/5.3	1548/540	38005/144	80	3.2
D1 1-50	7.96	0.70	26/3.0	16.2/4.0	-/0.12	68/2.2	1173/252	34252/162	80	3.8
Гідровідвал										
центральна частина, ембріозем ініціальний карбонатний зв'язнопіщаний										
D 10.3-9	7.77	0.02	4.4/0.4	6/0.8	0.25/0.04	8.2/0.3	41/27	2484/45	26	0.7
D ₂ 9-65	8.12	0.01	3.8/0.7	5.5/0.8	0.13/0.04	71/0.4	59/18	1656/18	29	<0.1
периферійна частина, ембріозем орґаноаккумулятивний карбонатний зв'язнопіщаний										
Ad 0.3-5	7.52	0.36	10.2/1.0	8/2.4	0.5/0.04	16.5/1.5	135/32	4692/8	29	0.7
D 5-55	7.46	0.38	44/2.5	8/1.6	0.19/0.04	56/2.1	1380/36	31464/36	71	4.3
дамба, ембріозем орґаноаккумулятивний карбонатний важкосуглинковий										
AD 0.3-1.5	8.07	1.56	32/1.3	17/2.4	-/0.08	70/8.2	704/207	34252/118	60	7.1
D1 1.5-41	8.02	0.92	34/3.0	13.6/2.4	-/0.16	60/6.9	657/225	28621/235	100	7.3
D2 41-80	7.70	0.74	34/2.0	6.8/1.6	-/0.16	58/5.5	704/279	31436/171	100	7.8
Територія підземної виплавки сірки										
рекультивована ділянка, технозем недиференційований гумусогенний супіщаний										
A 0-31	4.57	0.33	5/1.0	13/0.8	-/0.08	19/0.5	65/18	5244/72	19	0.4
C 31-70	4.78	0.02	4/1.0	7.5/0.8	-/0.12	9.4/0.4	24/9	3036/18	20	0.5
центральна частина, ембріозем ініціальний зв'язнопіщаний										
D1 0-21	3.08	0.45	9/0.6	11/2.4	-/0.04	10.6/1.2	12/9	3036/378	23	4.9
D2 21-50	2.85	5.66	2/0.5	11/2.4	-/0.04	33/10.0	135/108	24012/8100	45	129
T 50-65	4.68	3.77	6.5/0.5	20/8.0	-/0.04	40/2.5	153/136	11040/201	32	12.0
Хвостосховище флотажі										
центральна частина, ембріозем орґаноаккумулятивний карбонатний супіщаний										
D1 0.5-13	7.54	0.15	4.5/1.0	10/4.0	-/0.04	14/3.1	259/117	3312/5	353	13.1
D2 13-20	7.60	0.30	6/1.5	8.5/5.6	-/0.08	18/4.3	240/99	2815/9	380	20.4
D3 20-25	7.65	0.18	3.8/1.2	8.5/4.8	-/0.08	12/3.3	220/117	2815/9	380	15.0
D4 25-27	7.85	0.97	3.8/1.3	10/4.0	-/0.04	10/2.7	230/117	2815/72	320	20.0
D5 27-50	7.41	1.91	3.4/0.9	8.5/4.0	-/0.08	12/4.9	400/180	2815/4	340	25.9

Примітки: ^{1/} – валовий вміст / вміст рухомих форм (ацетатно-амонійний буфер, рН 4,8); ^{2/} – елювіальний ландшафт, ^{3/} – транселювіальний ландшафт, ^{4/} – трансаккумулятивний ландшафт

Мідь, залежно від концентрації, може бути як біофільним, так і токсичним елементом. Кларк міді в земній корі становить 20 мг/кг [4]. Глинисті відклади концентрують 45-57, пісковики 1-5 мг/кг міді [13]. Вміст міді в глинах європейської території колишнього СРСР становить 25 мг/кг, в лесовидних суглинках – 18 мг/кг [1]. Кларк міді в ґрунтах – 20 мг/кг, тоді як середній вміст коливається в межах 6-60 мг/кг [2]. ГДК для валових форм міді у ґрунтах України оцінюється на рівні 100, рухомих – 3,0 мг/кг [10].

Концентрація валових форм міді в ґрунтах досліджених ділянок знаходиться у досить вузьких межах і тісно пов'язана із гранулометричним складом ґрунтів. У межах пробних площ, де ґрунти за гранулометричним складом належать переважно до важко суглинкових та легко глинистих, вміст валової міді перевищує кларкові значення, але не сягає рівня ГДК, тоді як для ембріоземів супіщаних і зв'язнопіщаних вміст елемента є нижчим за кларкове значення. Для рухомих форм міді у досліджених ґрунтових профілях не виявлено перевищення рівня ГДК, крім відміни

дернового карбонатного глейового глинистого ґрунту берегової смуги, що займає незначний відсоток від загальної площі обстеженої території.

Рівень кумуляції елемента надземними частинами судинних рослин оцінюється як достатній або нормальний [7].

Таблиця 2

Вміст хімічних елементів у ґрунтах берегової смуги Яворівського озера^{1/}, 09.2004 р.

Генетичний горизонт, см	рН (H ₂ O)	C _{орг.} , %	Cu	Pb	Cd	Zn	Mn	Fe	Sr
			мкг/г сухої речовини						
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Зональні ґрунти									
Лучний зв'язнопіщаний									
A 0-28	5,31	1,43	3.5/0.4	7.0/0.5	0.07/0.05	19.0/1.3	160/114	6318	48
AB 28-41	5,43	1,28	3.5/>0.1	8.0/0.5	0.07/0.05	19.0/0.8	105/90	5415	50
B 59-70	5,48	0,19	3.0/>0.1	7.5/0.5	0.07/0.05	14.3/1.3	60/20	5415	45
Лучно - болотний карбонатний піщаний									
A 0-5	6,82	0,68	4.0/0.5	7.0/0.5	0.30/0.04	9.5/0.6	90/20	5415	32
B 5-25	6,00	0,14	4.5/0.7	5.5/0.5	0.40/0.30	8.6/0.4	165/8	7220	30
BC1 gl 25-38	7,03	0,03	8.5/1.3	10.0/0.5	0.15/0.23	20.9/0.4	200/3	9928	44
BC2 gl 38-90	7,15	0,02	7.0/1.3	6.5/0.5	0.25/0.12	15.2/0.4	993/15	6318	48
Ембріоземи									
Ембріозем ініціальний карбонатний глинистий									
D1 0-30	7,22	0,38	28.9/1.8	15.3/2.5	0.54/0.45	54.9/2.4	614/238	35288	113
D2 30-45	6,76	0,25	47.5/1.4	13.0/2.0	0.24/0.19	66.5/1.2	270/17	54150	152
D3 45-71	6,83	0,04	6.0/0.1	12.0/0.5	0.15/0.04	28.5/0.6	124/7	10830	67
D4 71-100	6,84	0,19	28.5/1.0	10.5/0.5	0.15/0.04	47.5/0.6	181/11	32490	105
Ембріозем гумусовоаккумулятивний карбонатний суглинковий									
AD 0-1 (2)	7,71	1,94	19.6/0.5	11.1/2.0	0.51/0.19	51.7/4.1	675/187	30685	105
D1 1 (2)- 15	8,05	0,60	21.3/0.7	9.4/2.0	0.61/0.26	41.2/1.5	620/204	29151	85
D2 15-50	7,96	0,23	15.3/1.0	9.4/0.5	0.51/0.30	35.5/1.8	620/255	23014	85
D3 50-65	7,61	1,07	33.2/2.5	6.0/1.0	0.71/0.30	69.4/7.1	770/323	36822	129
Ембріозем органоаккумулятивний карбонатний суглинковий									
AD 0-1.5	7,71	1,36	23.0/0.8	13.8/4.4	0.60/0.30	53.3/5.8	767/272	33753	121
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10
D1 1.5-45	7,63	0,75	18.7/0.8	7.7/2.0	0.38/0.15	37.1/4.5	614/221	30685	97
D2 45-99	7,81	1,06	28.1/0.9	11.1/5.0	0.77/0.30	56.5/7.5	767/357	33753	145
Субстрати ґрунтоутворення									
Супісок карбонатний									
D1 0-21	7,49	0,07	7.3/0.8	9.0/2.5	0.15/0.04	19.0/0.3	76/22	12635	50
D2 21-45	6,62	0,54	20.0/0.5	10.0/2.5	0.27/0.04	47.5/3.7	360/289	28880	60
Суглинок карбонатний									
D1 0-13	6,93	0,43	20.0/1.2	14.5/2.5	0.41/0.30	43.6/2.8	614/289	29150	65
D2 13-50	7,05	0,42	22.1/1.6	14.5/2.0	1.00/0.38	50.1/2.5	767/391	32219	81
50-75	7,20	0,31	19.6/1.7	14.5/2.5	0.64/0.34	38.8/2.5	522/357	30685	97
A(E) _{похов.} 75-111	7,30	0,16	4.3/0.6	8.5/1.0	0.07/0.04	14.3/0.4	95/68	6318	43
B (I) 111-125	7,09	0,13	4.3/0.4	9.5/1.0	0.10/0.04	9.5/0.4	109/85	7220	47
Суглинок карбонатний									
D 0-35	7,60	0,67	28.1/3.5	11.9/3.8	0.97/0.60	53.3/7.8	767/510	39891	105

Примітка: ^{1/} – валовий вміст / вміст рухомих форм (ацетатно-амонійний буфер, рН 4,8).

Свинець належить до пріоритетних елементів-токсикантів. Кларк свинцю в земній корі становить 16 мг/кг [4]. Глини і сланці накопичують до 20 мг/кг Рb, пісковики і карбонатні породи – до 7-9 мг/кг [14]. Середній вміст елементу в ґрунтах світу становить 32 мг/кг, у поверхневому шарі ґрунту – до 25 мг/кг [2]. ГДК для валових форм свинцю в ґрунтах України оцінюється на рівні 30,0; для рухомих – 2,0 мг/кг [11].

Концентрація валових форм свинцю у технозомах родовища знаходиться на рівні вищому за кларковий, але значно нижчому за ГДК (відвал №№ 1, 2, 3, дамба гідровідвалу, територія підземної виплавки). Нижчим за кларк виявився вміст валового свинцю на ділянках, ґрунтовий покрив яких за механічним складом є супіщаним і зв'язнопіщаним (хвостосховище флотації, гідровідвал, нерекультурована ділянка підземної виплавки сірки, ґрунти берегової смуги озера).

Вміст рухомого свинцю у верхніх горизонтах ґрунтів гідровідвалу, дамби гідровідвалу, території підземної виплавки сірки є нижчим або на рівні ГДК, тоді як у ґрунтах відвалів №№ 1, 2, 3, хвостосховища флотації та ґрунтах берегової смуги оз. Яворівське вміст рухомого свинцю коливається від значень на рівні ГДК до концентрацій вищих у 1,5-2 рази.

Вміст свинцю у рослинах оцінюється як достатній або нормальний [7].

Таблиця 3

**Вміст хімічних елементів у рослинах в межах техногенних ландшафтів
Яворівського родовища сірки, 2004 р.**

Вид	Cu	Pb	Zn	Cd	Mn	Fe	Sr	Зольність г/г
	мкг/г сухої речовини							
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Відвал № 1								
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L) Roth	3,3	1,1	11,7	0,08	135,0	135,0	54,0	0,1341
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin.ex Steud	3,1	0,5	27,2	0,04	144,5	25,5	127,5	0,0974
<i>Achillea millefolium</i> L.	10,9	3,5	25,8	0,34	110,7	572,1	332,2	0,1686
<i>Equisetum arvense</i> L.	6,5	1,4	21,9	0,40	54,8	285,1	274,2	0,227
<i>Lathyrus</i> L.	10,3	1,4	24,9	2,16	64,8	108,1	129,7	0,0722
<i>Solidago virgaurea</i> L.	6,1	3,0	22,0	0,09	47,8	38,2	133,8	0,0679
<i>Taraxacum officinale</i> Webb. ex Wigg	13,9	3,2	25,5	0,23	95,7	357,3	523,2	0,2167
<i>Crepis</i> L.	11,1	3,0	32,5	0,16	17,4	58,0	174,1	0,0804
<i>Hieracium arvicola</i> Naeg. et Peter	9,7	4,5	25,5	0,45	198,2	1132,6	141,6	0,2633
<i>Artemisia vulgaris</i> L.	16,5	1,8	21,9	0,22	76,2	57,1	219,0	0,0909
<i>Daucus carota</i> L.	9,5	2,0	26,0	0,15	36,5	72,9	208,3	0,0875
<i>Rubus</i> L.	6,0	2,6	30,4	0,09	55,8	81,1	91,2	0,0833
<i>Viccia tenuifolia</i> Roth.	10,6	2,1	27,7	0,10	61,0	177,6	166,5	0,1037
<i>Tussilago farfara</i> L.	9,9	2,1	25,1	0,30	33,4	50,2	367,8	0,2082
Відвал № 2								
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L) Roth	1,1	1,5	9,3	0,37	38,2	57,8	69,4	0,0798
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin.ex Steud	1,8	1,3	10,1	0,14	10,1	40,5	91,1	0,0783
<i>Equisetum arvense</i> L.	4,1	3,1	20,0	0,59	37,0	203,4	184,9	0,2053
<i>Viccia cracca</i> L.	7,6	2,9	24,5	0,82	40,8	112,1	132,5	0,0753
<i>Daucus carota</i> L.	4,3	3,0	19,8	0,30	21,6	75,9	172,4	0,07
<i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench.	7,3	2,6	22,0	1,10	128,4	80,7	168,7	0,0612
<i>Solidago virgaurea</i> L.	3,4	3,0	9,3	0,64	46,7	56,1	118,9	0,0498

Продовження таблиці 3

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Pragmites Adans	1,5	1,4	39,2	1,27	19,6	39,2	39,2	0,0746
Calamagrostis Adans	2,2	1,2	18,3	0,03	34,8	26,1	43,5	0,0908
Potentilla anserina L.	5,7	1,2	27,1	0,04	100,6	192,5	87,5	0,1176
Vicia cracca L.	4,6	0,5	47,8	0,15	46,2	61,6	100,2	0,0896
Erigeron L.	20,2	1,6	75,1	0,28	67,3	106,5	89,7	0,0823
Equisetum arvense L.	1,8	1,9	32,2	0,14	27,6	50,6	92,1	0,2639
Rumex confertus Wild.	5,4	1,5	24,8	0,27	26,9	53,9	107,8	0,1093
Melandrium dioicum (L.) Cass. et Germ.	8,2	2,4	28,4	0,22	43,1	69,0	275,9	0,1418
Відвал № 3								
Calamagrostis epigeios (L) Roth	1,6	0,5	6,9	0,08	17,1	34,3	68,5	0,0828
Phragmites australis (Cav.) Trin.ex Steud	2,2	1,4	16,6	0,05	99,9	55,5	144,3	0,0656
Tussilago farfara L.	5,7	1,8	30,8	0,11	19,3	106,0	298,6	0,1932
Artemisia vulgaris L.	9,3	0,6	34,4	0,47	51,2	46,5	158,2	0,08
Carduus L.	8,6	0,9	47,2	0,12	29,7	80,9	256,1	0,1353
Tanacetum L.	6,7	1,6	33,8	0,30	57,7	33,0	189,7	0,0726
Daucus carota L.	6,5	1,5	47,6	0,11	71,4	95,2	428,6	0,1437
Taraxacum officinale Webb. ex Wigg	10,4	3,1	71,6	0,15	78,1	309,2	358,0	0,1405
Гідровідвал								
Salix fragilis L.	9,8	0,9	108,0	0,74	40,5	67,5	94,5	0,0771
Salix aurita L.	9,0	2,4	621,5	4,41	93,2	74,6	74,6	0,0588
Phragmites australis (Cav.) Trin.ex Steud	4,3	0,8	10,7	0,11	10,7	29,7	130,7	0,1071
Tussilago farfara L.	3,8	0,7	10,3	0,05	8,3	41,3	93,0	0,2526
Helichrysum arenarium (L.) Moench.	13,5	0,8	28,3	0,41	48,9	90,2	115,9	0,1593
Melilotus albus Medik.	10,9	0,7	14,1	0,10	43,4	65,2	108,6	0,1015
Artemisia absintium L.	17,2	1,4	45,5	0,10	54,1	129,9	292,3	0,1264
Дамба гідровідвалу								
Phragmites australis (Cav.) Trin.ex Steud	1,8	0,7	30,2	0,10	72,9	41,7	41,7	0,1061
Calamagrostis epigeios (L) Roth	1,9	0,7	15,4	0,10	67,2	96,0	28,8	0,1375
Daucus carota L.	6,6	1,2	43,1	0,08	66,3	364,8	149,3	0,1718
Achillea millefolium L.	10,2	3,1	22,3	0,09	106,9	578,8	89,0	0,2029
Sanchus arvensis L.	9,0	1,8	55,0	0,21	43,0	103,2	292,3	0,2144
Tussilago farfara L.	6,2	2,5	35,4	1,06	12,4	123,8	159,2	0,2211
Vicia cracca L.	6,3	1,9	17,2	0,27	36,2	99,5	72,4	0,0571
Solidago canadensis L.	10,9	1,9	48,1	0,05	54,4	72,5	172,3	0,0818
Хвостосховище флотатії								
Calamagrostis epigeios (L) Roth	2,8	0,6	27,4	0,05	61,0	40,7	61,0	0,0459
Tussilago farfara L.	7,6	0,6	79,8	0,46	18,5	46,4	204,0	0,2623
Taraxacum officinale Webb. ex Wigg	11,4	2,2	78,6	0,03	51,2	113,9	205,0	0,1298
Odontites Ludw.	13,2	1,7	60,9	0,02	40,9	63,6	136,4	0,1005
Erigeron L.	16,7	1,7	87,3	0,08	104,8	87,3	192,1	0,1119
Centaurium erythraea Rafn.	11,8	2,1	65,0	0,04	24,4	65,0	113,7	0,0585
Medicago lupulina L.	7,7	1,1	28,0	1,23	65,3	161,0	161,0	0,0468
Potentilla anserina L.	9,4	1,6	55,3	0,43	116,7	86,4	172,8	0,0958
Територія підземної виплавки сірки (рекультивована ділянка)								
Salix L.	4,3	3,0	172,3	1,72	112,0	51,7	43,1	0,0525
Pinus sylvestris L.	2,1	0,7	28,9	0,26	51,5	30,9	20,6	0,0211
Populus tremula L.	2,6	1,4	82,1	0,51	164,3	61,6	30,8	0,102
Betula pendula L.	4,9	2,1	93,7	0,44	266,3	74,0	29,6	0,052
Erigeron acris	17,4	23,7	114,9	1,46	72,8	137,9	137,9	0,104
Agrostis tenuis Sibth.	2,2	5,5	46,5	0,07	20,0	64,1	48,1	0,0586

Закінчення таблиці 3

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Fragaria L.</i>	5,0	12,8	27,3	0,39	54,7	155,0	63,8	0,1212
<i>Calamagrostis epigeios (L) Roth</i>	0,8	1,6	5,1	0,23	93,7	21,3	42,6	0,0397
<i>Nardus stricta L.</i>	4,3	3,0	24,5	0,05	122,7	467,6	58,4	0,069
<i>Calluna vulgaris (L.) Hull</i>	2,9	0,5	14,2	1,36	711,2	55,3	39,5	0,032
<i>Rubus L.</i>	8,0	1,5	23,2	0,18	801,2	80,1	80,1	0,0465
<i>Hieracium pilosella L.</i>	11,0	2,4	52,2	0,51	289,2	326,5	158,6	0,1319
<i>Carlina vulgaris L.</i>	3,3	0,8	21,5	0,38	35,8	179,0	119,3	0,0617
<i>Medicago lupulina L.</i>	8,1	0,8	21,8	3,84	25,6	115,3	230,5	0,0969
<i>Senecio jacobaea L.</i>	5,2	1,8	14,4	0,79	19,2	48,0	115,2	0,055
<i>Sonchus arvensis L.</i>	10,4	1,7	44,4	0,06	67,2	80,7	134,5	0,2072
Хвостосховище виплавки сірки								
<i>Phragmites australis (Cav.) Trin.ex Steud</i>	4,6	0,6	35,6	0,05	118,5	31,9	45,6	0,0905
<i>Calamagrostis epigeios (L) Roth</i>	2,7	0,6	19,9	0,12	163,2	68,0	45,3	0,0632
<i>Betula verrucosa Ehrh.</i>	7,0	0,7	355,5	0,89	261,9	102,9	46,8	0,0622
<i>Pinus sylvestris L.</i>	3,1	0,7	25,7	0,15	123,3	15,4	20,6	0,0286
<i>Odontites vulgaris Mornch.</i>	11,1	0,6	203,9	0,84	257,1	62,1	62,1	0,1082
<i>Erigeron L.</i>	19,1	1,5	97,7	1,01	63,7	74,3	95,5	0,1141
<i>Hieracium pilosella L.</i>	14,6	1,9	61,3	0,40	66,6	146,5	79,9	0,0932
<i>Daucus carota L.</i>	8,7	1,6	32,6	0,41	69,8	69,8	104,8	0,1953
<i>Taraxacum officinale Webb. ex Wigg</i>	10,2	3,2	62,8	0,28	83,2	110,9	92,4	0,1332
<i>Agrostis tenuis Sibth.</i>	2,0	0,7	50,9	0,18	53,9	49,0	19,6	0,0533

Кадмій – токсичний елемент з високою мобільністю в ґрунтах і доступністю для рослин. Кларк кадмію в літосфері становить 0.13 мг/кг [4]. Ґрунтоутворюючі породи, в середньому, містять кадмій в таких кількостях: глини і глинисті сланці – 0.03-0.30; карбонатні породи – 0.0n, піски і супіски – 0.03 мг/кг [14]. Середній вміст кадмію у ґрунтах на сьогодні потребує уточнення. За А.П. Виноградовим [4], ця величина становить 0.5 мг/кг. ГДК для валових форм кадмію в ґрунтах України оцінюються на рівні 3.0, а для рухомих – 0.70 мг/кг [11].

Концентрація валових форм кадмію в ґрунтах досліджуваної території дещо перевищує середні значення для відповідних ґрунтоутворюючих порід (глини і піски), але не сягає рівня ГДК. Вміст рухомих форм елемента також не перевищує ГДК.

У межах практично кожної ділянки є види судинних рослин, які нагромаджують кадмій у концентраціях значно вищих за ті, що вважаються достатніми або нормальними для життєдіяльності вищих рослин, проте у жодному випадку не зафіксовано концентрацій, що оцінюються як надлишкові або токсичні, тобто перевищують 5 мкг/г сухої маси [7].

Цинк – біофільний елемент, проте у значних концентраціях є токсичним. Вміст цинку в глинах і сланцях становить 80-95 мг/кг [4; 14]. Середній вміст цинку в ґрунтах земної кулі – 50 мг/кг, але відзначено значні коливання вмісту елемента – від 2.6 до 200 мг/кг. Середній вміст цинку у верхніх горизонтах ґрунтів світу змінюється від 17 до 125 мг/кг, у ґрунтах колишнього СРСР коливається від 25 до 100 мг/кг [2]. В Україні ГДК для валових форм цинку становить 300, рухомих – 23 мг/кг [11].

Концентрація валових і рухомих форм цинку в ґрунтах обстежених ділянок практично не перевищує кларкових значень і є значно нижчою за рівень ГДК.

Нагромадження цинку надземними частинами судинних рослин оцінюється як достатнє або нормальне [7].

Марганець – виражений біофільний елемент, його високі концентрації можуть мати токсичну дію на рослини. Середній вміст марганцю в глинах коливається у межах від 670 до 850 мг/кг, пісковиках – 400, карбонатних породах – 420 мг/кг [4, 14]. Кларк марганцю в ґрунтах становить 850 мг/кг [4]. Концентрація марганцю в ґрунтах колишнього СРСР коливається в межах 135-1465 мг/кг [2]. ГДК для валових форм марганцю в ґрунтах України становить 1500, для рухомих – 50,0 мг/кг [11].

Вміст валових форм марганцю в ґрунтах техногенних ландшафтів родовища сірки коливається в широких межах, що пов'язано із гранулометричним складом ґрунтів. Найвищі значення зафіксовано для ембріоземів важкосуглинкових (відвали № 2 і 3), де вміст елемента у 2-3 рази вищий від кларкових значень, тоді як для зв'язнопіщаних та супіщаних ґрунтів ці показники є набагато нижчими за кларки (територія підземної виплавки, гідровідвал, хвостосховище флотації). За незначними винятками (ділянки підземної виплавки сірки та гідровідвалу, лучно-болотний карбонатний ґрунт берегової смуги), вміст рухомих форм марганцю у ґрунтах родовища перевищує ГДК у 3-10 разів.

Нагромадження марганцю надземними частинами рослин практично усіх об'єктів оцінюється як достатнє або нормальне. Лише на рекультивованій ділянці підземної виплавки сірки верес звичайний і малина сиза нагромаджують цей елемент дуже інтенсивно – концентрації перевищують 300 мкг/г сухої речовини і сягають 711-801 мкг/г, що відповідає рівню надлишкових чи токсичних [7].

Стронцій. Геохімічні та біохімічні властивості стронцію близькі до властивостей такого важливого макроелемента як кальцій. Незважаючи на заявлену токсичність стронцію, у науковій літературі до цього часу не встановлено проявів негативного впливу цього елемента на рослини, не визначено ГДК рухомих форм стронцію для ґрунтів та ГДК у рослинницькій продукції. Середній вміст стронцію у літосфері – 340 [4], у карбонатних породах – 610, сланцях і глинах – 300-450, пісковиках – 20 мг/кг [14]. Середні значення валового вмісту стронцію для різних типів ґрунтів знаходяться у межах 18-3500 мг/кг, кларк становить 300 мг/кг [2]. ГДК для валових форм стронцію в ґрунтах України становить 1000 мг/кг [11].

У ґрунтах практично всіх ділянок вміст валового стронцію є значно нижчим від кларкових величин. Лише у ґрунтовому профілі ембріозему карбонатного зв'язнопіщаного хвостосховища флотації, вміст стронцію дещо перевищував значення кларку (1,2-1,3 рази).

Нагромадження стронцію надземними частинами судинних рослин у межах досліджених ділянок оцінюється як достатнє або нормальне [7].

Сірка – важливий органічний елемент, який є незамінним у багатьох фізіологічних процесах живих організмів. Середній вміст сірки у літосфері – 0,47 [4], у карбонатних породах – 1,2, сланцях і глинах – 3,0, пісковиках – 0,24, ґрунтах – 0,85 мг/г [14].

Вміст сірки у розкритих породах родовища (відвали) мало відрізняється від кларкових значень для глин. Значне перевищення кларкових значень виявлено лише на території підземної виплавки сірки та хвостосховища флотації, тобто у місцях, пов'язаних із збагаченням руди під час технологічного процесу добування сірки.

Висновки

За результатами проведених досліджень, у ґрунтах техногенних ландшафтів Яворівського ДГХП „Сірка” вміст хімічних елементів, за винятком Mn, не перевищує кларкових значень. Концентрація марганцю коливається від значень нижчих за кларкові до величин, що у 2-3 рази перевищують кларки. Вміст ВМ у рослинах домінантах та едифікаторах рослинних угруповань не перевищує середніх значень для рослинності суші.

Перевищення ГДК для Cd, Pb, Zn, Sr, Cu не виявлено. Встановлено 2-5, а в окремих випадках і 20-кратне перевищення ГДК рухомого Mn (відвали №№ 1,2,3) та рухомої Cu (відвал №3). Перевищення вмісту валових форм Mn не встановлено.

Беручи до уваги одержані результати, потрібно враховувати, що система ГДК у літературі часто критикується через те, що вона розроблялася без урахування властивостей конкретних типів ґрунту. Хоча нормування за вмістом рухомих форм дещо послаблює залежність ГДК від властивостей ґрунту, це однаково стосується як валового вмісту, так і вмісту рухомих форм металів. На сьогодні вважається, що ГДК доцільно розробляти для найвищих класифікаційних груп ґрунтів зі схожою стійкістю до забруднення [6]. Встановлені рівні концентрації металів у ґрунтах та рослинах, фізико-хімічні властивості ґрунтів території дослідження (слабколужна реакція водної витяжки, вміст органічної речовини, важкий механічний склад), а також застереження щодо використання системи показників ГДК, дають підстави вважати, що перевищення прийнятих в Україні рівнів ГДК марганцю в ґрунтах Яворівського родовища сірки може не призвести до перевищення вмісту металу у продуктах сільськогосподарського виробництва. Для остаточної відповіді на це питання а також на питання про вплив ґрунтових вод цих ландшафтів на геохімічний склад навколишніх поверхневих та підземних вод, потрібно провести додаткові дослідження.

Робота виконана в рамках Договорів №7-ІЕК-2003, №8-ІЕК-2004 та №9-ІЕК-2004 між Інститутом екології Карпат НАН України та Відділенням гірничо-хімічної сировини АГН України.

1. Алексеев В.А. Экологическая геохимия – М.: Логос, 2000. – 627 с.
2. Беус А.А., Грабовская Л.И., Тихонова Н.В. Геохимия окружающей среды. – М.: Недра, 1976. – 248 с.
3. Бок Р. Методы разложения в аналитической химии. – М.:Химия, 1984. – 207 с.
4. Виноградов А.П. Среднее содержание химических элементов в главных типах изверженных горных пород земной коры // Геохимия. – 1962. – № 7. – С. 555-572.
5. Гелетюк Н.И., Золотарева Б.Н. Метод подготовки почв к атомно-абсорбционному определению микроэлементов. // Опыт и методы экологического мониторинга. – Пушино, 1978. – С. 255-260.
6. Глазовская М.А. Методологические основы оценки эколого-геохимической устойчивости почв к техногенным воздействиям. – М.: Изд-во МГУ, 1997. – 102 с.
7. Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. – М.: Мир, 1989. – 439 с.
8. Курачев В.М., Андроханов В.А. Классификация почв техногенных ландшафтов // Сибирский экологический журнал. – 2002. – № 3. – С. 255-261.

9. Марискевич О., Шпаківська І., Дідух О. Формування ґрунтів у межах техногенного ландшафту Яворівського ДГХП „Сірка” // Наук. вісн. Чернів. ун-ту. Біологія. – 2005. – Вип. 251. – С. 175-185.
10. Методические рекомендации по проведению полевых и лабораторных исследований почв и растений при контроле загрязнения окружающей среды металлами. – М: Гидрометеоиздат, 1981. – 70 с.
11. Методика моніторингу земель, що перебувають у кризовому стані. – Харків: Українська Академія аграрних наук, 1998. – 88 с.
12. Никитин Б.А. Определение содержания гумуса в почве // Агрохимия. – 1972. – Т. 3 – С. 123-125.
13. Панас Р.Н. Агроэкологические основы рекультивации земель. – Львов: Изд-во Львов. ун-та, 1989. – 160 с.
14. Turekian K.K., Wedepohl K.H. Distribution of the elements in some major units of the earth's crust // Bull. Geol. Soc. of Amer. – 1961. – V. 72, № 2. – P. 175-190.

Робота виконана в рамках Договору №7-ІЕК-2003 між ІЕК НАНУ та Відділенням гірничо-хімічної сировини АГН України.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів
e-mail: vkozlovskyu@gmail.com

УДК 631.46

В.І. Левик

РЕСПИРАЦІЙНА АКТИВНІСТЬ ЕМБРИОЗЕМІВ ТЕХНОГЕННИХ ТЕРИТОРІЙ СІРЧАНИХ РОДОВИЩ ЛЬВІВЩИНИ

Левик В.І. Респираторная активность эмбриоземов техногенных территорий серных месторождений Львовской области // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 111-116.

Исследована дихальна активність, біомаса мікроорганізмів і показатель метаболічного коефіцієнта (qCO_2) техногенних ґрунтів на території Язовського і Немирівського родовищ сірки (Львівська обл., Україна). Установлено, що досліджувані параметри варіюють в залежності від способу видобування сірки, який впливає на актуальну кислотність ґрунтів.

Levyk V.I. Soil respiration activity of technogenic territories of sulphur mines in Lviv region (Ukraine) // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 111-116.

Respiration activity, microbial biomass and metabolic quotient for CO_2 (qCO_2) of technogenic soils on the territory of Yaziv and Nemyriv sulphur mines in Lviv region (Ukraine) are determined. Soil respiration activity and microbial biomass depend on the methods of sulphur mining which influence on soil pH.

Діяльність гірничовидобувних підприємств є визначальним фактором техногенезу, який істотно ускладнює екологічну ситуацію на локальних територіях за рахунок зміни рельєфу, гідрологічного та біогеохімічного режимів територій, що спричинене нагромадженням на денній поверхні значної кількості відходів виробництва. Одним із промислових басейнів, що зазнали інтенсивної експлуатації, є Передкарпатський сірконосний басейн. Видобуток самородної сірки Яворівським державним гірничо-хімічним підприємством (ДГХП) „Сірка” на Львівщині, що проводився протягом 1969-2005 рр. шляхом кар’єрного відпрацювання покладів Язівського родовища та методом підземної виплавки сірки (ПВС) на Немирівському родовищі, призвів до забруднення ґрунтів, підземних і поверхневих вод сполуками сірки, знищення або порушення рослинного покриву, а також значних геомеханічних і гідрологічних змін, пов’язаних із осіданням ґрунтів внаслідок розвитку карстових процесів.

Загалом, відновлення ґрунтового покриву порушених техногенних територій в межах сірчаних родовищ може здійснюватися як природним шляхом в ході первинної сукцесії рослинного покриву [1, 2, 7], так і з використанням методів біологічної рекультивациі земель [4, 6]. У цих процесах важливу роль також відіграють мікробні угруповання, яким належить провідна роль у ґрунтоутворенні. Визначення біотичної активності мікроорганізмів є важливим діагностичним показником і мірилом оцінки стану ґрунтового покриву [5, 11].

Дихання ґрунтів – інтегруючий результат протікання низки ґрунтових процесів, де вирішальна роль належить біотичним чинникам. Величина ґрунтового дихання діагностує інтенсивність природної мінералізації органічного вуглецю, перебіг яких значною мірою забезпечується функціонуванням ґрунтового мікробоценозу. Одним із важливих показників функціонування є питома дихальна активність ґрунтової мікробіоти (qCO_2), яка оцінюється через співвідношення дихання ґрунтів до біомаси

грунтових мікроорганізмів. Чим вужчим є це співвідношення, тим ефективніше функціонує ґрунтовий мікробіоценоз [11]. Техногенне забруднення безпосередньо пригнічує біотичну активність ґрунту, зменшуючи величину мікробної біомаси та респіраційної активності, що впливає на увесь комплекс біохімічних процесів, які беруть участь у ґрунтоутворенні.

Метою дослідження було визначення активності респірації, мікробної біомаси та метаболічного коефіцієнта в ґрунтах, які є найбільш поширеними в межах техногенного ландшафту Яворівського ДГХП „Сірка” – ембріоземах органоаккумулятивних та ініціальних [2, 7].

Матеріал і методика досліджень

Об'єктом досліджень було обрано техногенні ґрунти Яворівського ДГХП „Сірка”. Ґрунтові зразки були відібрані з 8 розрізів, закладених в межах різних елементів техногенного ландшафту та на контрольних ділянках, які репрезентують умовно не порушені території, вкриті зональними дубово-сосновими лісами. На території відкритих гірничих робіт з видобутку сірки (Язівське родовище) було закладено 3 ґрунтові розрізи, локалізовані в межах трансаккумулятивної частині відвалу № 3 (розріз № 1), дамби гідровідвалу (№ 2), хвостосховища флотації (№ 3) та 1 – на контрольній ділянці (№ 4). В межах ПВС Немирівського родовища для оцінки латерального розподілу показників було закладено 3 ґрунтові розрізи методом „трикутника” (розрізи №№ 5-7) та 1 – на контрольній ділянці (№ 8). Типи ґрунтів у межах техногенного ландшафту Язівського родовища представлені ембріоземами органоаккумулятивними, Немирівського родовища – ембріоземами ініціальними, на обох контрольних ділянках (дубово-сосновий ліс) – дерново-слабопідзолистими супіщаними ґрунтами [3].

Лабораторні дослідження проводили в трьох повторностях у повітряно-сухих зразках ґрунтів, просіяних через сито діаметром чарунок 2 мм, вологість яких доводилася до 60% від повної польової вологоємності. Визначення показників проводили згідно методик: pH_{H_2O} – потенціометрично; респіраційна активність ґрунту (активність виділення CO_2) – хроматографічно з використанням газового хроматографа GC-14 Shimadzu, біомаса мікроорганізмів – хроматографічно, згідно методики SIR (субстрат-індуковане дихання), метаболічний коефіцієнт (qCO_2) – розрахунково, через співвідношення респіраційної активності до біомаси ґрунтових мікроорганізмів [11].

Результати досліджень та їх обговорення

На підставі досліджень, проведених у межах Передкарпатського сірконосного басейну на територіях України та Польщі, встановлено, що біотична активність ґрунтів є значно нижчою не тільки від аналогічних показників у зональних ґрунтах, а й відмінною для різних елементів техногенного ландшафту, що пов'язано із методами видобутку сірки – відкритих гірничих робіт чи підземної виплавки сірки [3, 8, 10].

Ембріоземи органоаккумулятивні територій кар'єрного відпрацювання покладів сірки Язівського родовища є слабколужними (pH 7,0-7,9), характеризуються високим вмістом загальної сірки (1,7-14,7 г·кг⁻¹) і органічного вуглецю – до 1,29%. Ембріоземи ініціальні в межах площ ПВС Немирівського родовища вирізняються

сильно- та ультракислою реакцією (рН 1,5-3,6), високим вмістом рухомих сульфатів ($191-328 \text{ мг}\cdot\text{кг}^{-1}$) і низьким – $C_{\text{орг}}$ (0,07-059%) [3].

Порівняно з дерново-слабопідзолистими ґрунтами під лісом, для верхнього шару ґрунтів досліджених елементів техногенного ландшафту в межах Язівського родовища характерне зниження мікробної біомаси в 1,9-2,3 рази. В той же час, активність дихання ґрунту відвалу № 3 рівнозначна цьому показнику в лісовому ґрунті, що є причиною двократного зростання величини метаболічного показника ґрунтових мікробних угруповань $q\text{CO}_2$ на відвалі відносно цього ж показника в дерново-підзолистих ґрунтах. У ґрунтових профілях спостерігається зниження мікробної біомаси та показників респіраційної активності із глибиною (таблиця).

Таблиця

Характеристика біотичних властивостей ґрунтів у межах техногенного ландшафту Яворівського ДГХП “Сірка”

Номери та локалізація ґрунтових розрізів	Глибина відбору, см	pH _{H2O}	Біомаса мікроорганізмів, мг $C_{\text{біом}} \cdot \text{год}^{-1}$	Респіраційна активність, мг $\text{CO}_2\text{-C}\cdot 100\text{г}^{-1} \cdot 24 \text{ год}^{-1}$	$q\text{CO}_2 \cdot 10^3$, мг $\text{C}\cdot\text{CO}_2 \cdot \text{мг } C_{\text{біом}}^{-1} \cdot \text{год}^{-1}$
Язівське родовище, кар’єрний видобуток сірки					
№1, відвал №3	0-20	7,70	0,354	12,41	0,035
	20-40	7,80	0,252	4,91	0,019
№ 2, дамба гідровідвалу	0-10	7,90	0,336	10,55	0,031
	10-30	7,90	0,241	7,11	0,030
№ 3, хвостосховище флотації	2-10	7,50	0,289	6,12	0,021
	10-20	7,80	0,240	4,18	0,017
	25-40	7,60	0,199	6,13	0,031
№ 4, дубово-сосновий ліс	0-17	4,94	0,658	12,15	0,018
Немирівське родовище, підземна виплавка сірки					
№ 5, ПВС	0-10	3,13	0,053	1,91	0,036
	10-20	3,03	0,049	1,74	0,036
№ 6, ПВС	0-10	1,77	0,051	1,28	0,025
	10-20	1,48	0,049	1,42	0,028
№ 7, ПВС	0-10	3,23	0,039	1,64	0,042
	10-20	3,63	0,061	1,25	0,021
№ 8, дубово-сосновий ліс	0-10	4,26	0,284	4,73	0,017
	10-20	4,51	0,069	2,91	0,042

Забруднення сполуками сірки та накопичення хвостів спричинило до зниження біотичної активності техногенних ґрунтів, що формуються на хвостосховищі флотації. Ґрунтам хвостосховища характерне значне зменшення рівня мікробної біомаси в порівнянні із зональними дерново-підзолистими ґрунтами, для яких він у 2-3 рази є вищим. Така ж тенденція характерна й для величин респіраційної активності.

На території ПВС Немирівського родовища спостерігається різке зниження біотичної активності ґрунтів, зумовлене інгібуванням діяльності ґрунтової біоти сполуками сірки через значне підкислення ґрунту внаслідок порушення водовідливу із свердловин (ерупція), що призводить до потрапляння розплавленої сірчаної руди

на поверхню ґрунтового покриву (рис. 1). У трьох закладених ґрунтових розрізах мікробна біомаса коливалась в межах 0,039-0,061 мг $C_{\text{біом}}$ ·год⁻¹, що у 5-6 разів нижче за цей показник для зональних ґрунтів. Низька біомаса мікроорганізмів істотно впливає на проходження процесів дихання техногенних ґрунтів: показники респіраційної активності ембріоземів є нижчими в 2-4 рази відносно контролю. Значне пригнічення діяльності ґрунтової мікрофлори техногенними факторами також призводить до зниження рівня ферментативної активності у ґрунтах колишніх розробок сірчаних родовищ, що істотно знижує загальний індекс біотичної активності техногенних ґрунтів [3, 8].

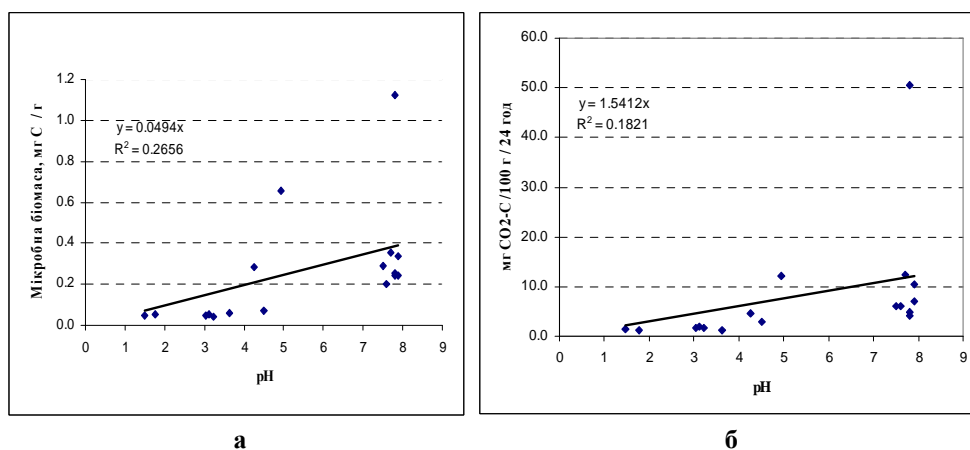


Рис. 1. Залежність величини мікробної біомаси (а) та респіраційної активності (б) від рН ґрунту в межах техногенного ландшафту Яворівського ДГХП „Сірка”.

Виявлені зміни на техногенних територіях колишніх сірчаних родовищ впливають на метаболічний коефіцієнт мікробних угруповань, який у верхніх шарах ґрунту коливається в межах 0,021-0,035 на територіях відкритих гірничих робіт та 0,025-0,042 на території ПВС, тоді як для дерново-слабопідзолистого ґрунту в дубово-сосновому лісі його величина становить 0,018. Такі показники метаболічного коефіцієнта свідчать про нижчу ефективність функціонування ґрунтового мікробіоценозу в техногенних ґрунтах.

Дослідження, проведені в межах техногенних територій з широким діапазоном актуальної кислотності, дали можливість встановити лінійну залежність зростання мікробної біомаси та активності процесів дихання від рН. Висока кислотність ґрунтів є сприятливою для розвитку ацидофільної мікрофлори, однак інгібує заселення ембріоземів іншими групами мікроорганізмів, для яких оптимальним є величина рН в межах 5-8 (рис. 1 а). Активність респіраційних процесів тісно корелює із показником біомаси мікроорганізмів (рис. 1 б). Тому в ґрунтах територій відкритого видобутку сірки, де актуальна кислотність є близькою до нейтральної, швидше формуються сприятливі умови для відновлення зональних угруповань ґрунтових мікроорганізмів, порівняно з площами, на яких видобуток сірки здійснюється методом підземної виплавки [9].

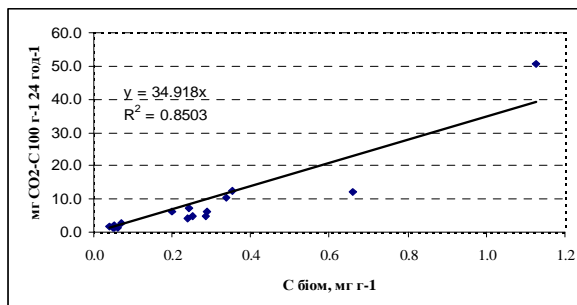


Рис. 2. Залежність респіраційної активності від біомаси ґрунтових мікроорганізмів в межах техногенного ландшафту Яворівського ДГХП „Сірка”.

На основі результатів досліджень виявлено лінійну залежність зростання активності респіраційних процесів від збільшення величини ґрунтової мікробіоти (рис. 2). Проте варто наголосити, що в природному середовищі на активність дихання ґрунтів, крім мікробних популяцій, значний вплив також мають кореневі системи рослин, мікро- та мезофауна ґрунту.

Висновки

Мікробна біомаса та активність респіраційних процесів в ембріоземах техногенних територій сірководобувних підприємств Львівщини варіюють залежно від способу видобутку сірки, глибини відбору зразків та кислотності ґрунту. На території відкритих гірничих робіт (Язівський рудник) ґрунти відвалу № 3 та дамби гідровідвалу характеризуються вищим рівнем біотичної активності порівняно з ембріоземами хвостосховища флотації, де високий вміст сполук сірки інгібує розвиток мікробних популяцій та процеси дихання. Ґрунти на території ПВС Немирівського родовища є сильноокислими, що спричиняє зниження мікробної біомаси відносно контролю в 5-6 разів, а величини респіраторної активності – в 2-4 рази. Метаболічний коефіцієнт мікробних угруповань техногенних територій коливається в межах 0,021 – 0,042, що свідчить про нижчу ефективність функціонування ґрунтового мікробіоценозу в техногенних ґрунтах порівняно із зональними, яка пов’язана із перебігом початкових стадій ґрунтоутворення.

1. Билонога В.М. Сукцесии растительности на отвалах серных месторождений Прикарпатья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Днепропетровск, 1989. – 16 с.
2. Марискевич О., Шпаківська І., Дідух О. Формування ґрунтів у межах техногенного ландшафту Яворівського ДГХП „Сірка” // Наук. вісн. Чернів. ун-ту. Біологія. – 2005. – Вип. 251. – С. 175-185.
3. Марискевич О., Левик В., Шпаківська І., Бжежинська М. Оксидоредуктазна активність ґрунтів техногенних ландшафтів сірчанних родовищ Передкарпаття // Наук. вісн. Ужгор. ун-ту. Серія Біологія. – 2008. – Вип. 24. – С. 78-82.
4. Панас Р. Рекультивация земель. – Львів: Новий світ, 2005. – 224 с.
5. Gliński J., Stepiński W., Łabuda S. Pobieranie tlenu i wydzielanie dwutlenku węgla w środowisku glebowym // Problemy agrofizyki. – 1983. – № 39. – 74 s.

6. Kowalik S. Właściwości chemiczne gleb industrioziemnych użytkowanych rolniczo i leśnie na rekultywowanym zwałowisku kopalni siarki „Machów” // Roczn. Glebozn.-LV. – 2004. – № 2. – S. 239-249.
7. Levuk V., Brzezińska M. Stan środowiska glebowego na terenie byłej kopalni siarki „Jaworów” (Ukraina) i „Machów” (Polska) w świetle aktualnych badań // Acta Agrophysica. – 2007. – № 10 (1). – S. 149-157.
8. Levuk V., Maryshevych O., Brzezińska M. and Włodarczyk T. Dehydrogenase activity of technogenic soils of former sulphur mines (Yavoriv and Nemyriv, Ukraine) // International Agrophysics. – 2007. – № 3. – P. 219-224.
9. Levuk V., Brzezińska M. The effect of pH on the soil respiration processes of technogenic territories of former sulphur mines in Nemyriv (Ukraine) and Jeziórko (Poland) // BioPhys Spring – 2008 (7th International Workshop for Young Scientists). – Prague, 2008. – P. 40-41.
10. Martyn W., Sowińska J., Staszczuk S., Jońca M. Analiza wybranych właściwości chemicznych i biologicznych gleb na polu górniczym po zakończeniu wydobywania siarki w byłej kopalni „Jeziórko”. Acta Agrofizyki. – 2002. – № 73. – S. 251-262.
11. Sparling G., Feltham C., Reynolds J., West A., Singleton P. Estimation of soil microbial C by a fumigation-extraction methods: use on soils of high organic matter content, and a reassessment of the k_{EC} -factor // Soil Biol. Biochem. – 1990. – № 22. – P. 301-307.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів
e-mail: v-italy@ukr.net

УДК 582.32:581.524.33 (477.8)

М.Є. Рагуліна, О.Б. Вовк, О.Л. Орлов

ФУНКЦІОНАЛЬНА РОЛЬ БРІОФІТІВ У РЕНАТУРАЛІЗАЦІЇ ТЕХНОГЕННО ЗМІНЕНИХ ЕКОСИСТЕМ ВОЛИНО-ПОДІЛЛЯ

Рагуліна М.Є., Вовк О.Б., Орлов О.Л. Функциональная роль бриофитов в ренатурализации техногенно измененных экосистем Вольно-Подолья // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 117-124.

Исследована функціональна роль мохообразных, принимающих участие в восстановительных сукцессиях карьерных комплексов Вольно-Подолья. Установлено, что заселение техногенных обнажений бриофитами позитивным образом отражается на процессах первичного почвообразования и стабилизации показателей микроклиматических режимов. Мохообразные выравнивают максимумы хода суточных и сезонных температур на поверхности техногрунта, благоприятствуют накоплению и сохранению влаги в его верхних слоях, принимают участие в гумусоаккумуляции, инициальной дифференциации почвенного профиля и выступают в роли ацидификаторов субстрата в пределах своих микроместообитаний.

Ragulina M.E., Vovk O.B., Orlov O.L. Functional role of the bryophytes in renaturalization of technogenic ecosystems of Volyno-Podillia // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 117-124.

The functional role of the bryophytes in quarries of Volyno-Podillia has been investigated. It is found that development of the bryocommunities on the techogenic outcrops has positive impact on primary pedogenesis processes and microclimate regimes stabilization. Moss cover contract days/seasons temperature amplitude and promote moisture conservation in substrata superficial layers. The bryophytes have an influence on humus accumulation and on soil's profile differentiation in technogrounds. Also mosses alter pH level in their microhabitats.

Процеси техногенного відчуження земель, інтенсивність яких за останні десятиріччя суттєво зросла, визначили особливу актуальність у розробці підходів щодо повернення посттехногенних площ до повноцінного функціонування. Ще донедавна це провадилось методами біологічної рекультивациі та фітомеліорациі, які передбачали активне втручання людини у хід регенераційних процесів. Самовідновлювані компоненти молодих екосистем, що знаходились на початках свого становлення, розглядали як примітивні, неповноцінні, з низьким екологічним потенціалом, їх роль у відновних процесах зазвичай недооцінювалась. Проте новітні дослідження показали, що новоутворений ґрунтово-рослинний покрив техногенних екосистем, за своїми властивостями здатний наблизитись до основних зональних варіантів та виконувати низку екологічних функцій, властивих його природним аналогам [4, 8].

За останні десятиріччя у світовій практиці розвинувся новий підхід (так звана „екологічна реставрація”), який передбачає максимальне використання регенеративних можливостей модифікованих екосистем і мінімізує вторинне антропогенне навантаження на них, а також дозволяє суттєво знизити економічні витрати на їх відновлення [5]. У зв'язку з цим з'явилась нагальна потреба у науково-обґрунтованій оцінці регенеративного потенціалу окремих компонентів новосформованих екосистем для максимально точних прогнозів ходу та інтенсивності відновних процесів у них.

Ключовим компонентом будь-якої посттехногенної екосистеми є ґрунтовий субстрат (техноґрунт), який через свої властивості сприяє формуванню та диференціації новоутворених екологічних ніш. Заселення гірських порід мікроорганізмами та піонерною рослинністю дає поштовх для розвитку первинних ґрунтоутвірних процесів, якісних і кількісних змін властивостей розкритих порід. Завдяки своїй високій резистентності до впливу екстремальних умов модифікованого середовища, мохоподібні одними з перших оселяються на техногенних відслоненнях, де з часом формують рясні, добре структуровані багатовидові обростання у епігейному ярусі новоутворених фітокомплексів.

Проте, не зважаючи на значне поширення і чисельність бріофітів на посттехногенних об'єктах, їх роль у ренатуралізаційних процесах вивчена надзвичайно слабо. Окремі дослідження цього напрямку показали, що, колонізуючи відслонені субстрати, мохоподібні запобігають їх водній та вітровій ерозії, пом'якшують дію температурного фактору та стабілізують водний мікрорежим поверхневих шарів техноґрунту, сприяють вселенню судинних рослин тощо [12-15]. Також не розкритими залишаються механізми взаємообумовленого розвитку системи „бріофіти-техноґрунт”, як важливої ланки відновних сукцесій.

З метою оцінки функціональної ролі мохового покриву у ренатуралізації кар'єрних комплексів Волино-Поділля було вивчено участь бріофітів у стабілізації мікрокліматичних умов техновідслонень та в ініціальному ґрунтоутворенні.

Матеріал і методика досліджень

Дослідження проводили протягом 2001-08 рр. на території чотирьох кар'єрних комплексів з видобутку піску, розташованих в межах Волино-Поділля.

Для з'ясування ролі мохоподібних у процесах самовідновлення техногенно порушених екосистем регіону було закладено серії різновікових пробних площ, пов'язаних умовним трансектом – від свіжого субстрату, щойно заселеного бріофітами, до зімкнутого мохового килиму. Таким чином, було отримано набір даних для побудови просторово-часового (сукцесійного) ряду [1] за чотирма стадіями формування мохового покриву. Стадії виділяли за проективним вкриттям (I – 5-15%, II – 15-25%, III – 25-50%, IV – 50-99%), переважаючими життєвими формами мохів та зміною видів-домінантів.

Водно-температурний режим мохових дернинок визначали за методикою Іпатова та Тархова [7], модифікованої щодо специфіки об'єкта досліджень. Для вивчення водного мікрорежиму техновідслонень відбирали пари зразків (оголений ґрунт та мохова дернина) з глибини 0-1 см (умовний горизонт А) та 5-10 см (умовний горизонт В). Також на відповідних глибинах для пар зразків було виміряно температуру. Додатково вимірювали температуру приземного шару повітря на висоті 50 см (умовний горизонт С).

Аналітичні роботи проводили згідно з методиками ґрунтових досліджень, адаптованими до особливостей вивчення техногенних ґрунтів. Фізичні та водно-фізичні параметри визначали ваговими та розрахунковими методами [10]. Кислотність або лужність ґрунту оцінювали за визначенням рН водної витяжки [2]. Визначення вмісту гумусу в ґрунті проводили за методом Тюріна в модифікації Нікітіна [9].

Результати досліджень

Досліджені техногенні комплекси утворились в результаті безвідвального кар'єрного видобутку будівельної сировини (піску) у вигляді відслонених зональних, хімічно незабруднених ґрунтовірних порід. Сьогодні вони знаходяться на посттехногенному етапі розвитку і для них характерно формування гетерогенних, різного ступеня складності рослинних угруповань і поступовий розвиток техноґрунтів через появу органічних горизонтів, формування ґрунтової структури та поглинаючого комплексу тощо.

Участь мохоподібних у стабілізації температурного мікрорежиму техноґрунтів.

Вимірювання максимальних денних температур (серпень) оголених та вкритих мохом модельних ділянок показало, що у спекотні дні поверхня дернин моху завжди нагрівається менше поверхні незадернованого субстрату (умовний горизонт А). Водночас, у шарі ґрунтового субстрату (умовний горизонт В) зафіксована температура була вищою під моховими дернинами, аніж на ділянках, де моховий покрив відсутній (табл.1). Різниця температур між горизонтами А і В у мохових колоніях є у два-три рази меншою за різницю температур на оголених ділянках. Отже, моховий покрив суттєво звужує температурний діапазон поверхневого, біологічно активного, шару субстрату у літній період, що позитивним чином відбивається на функціонуванні комплексів ґрунтової мікробіоти [11].

Таблиця 1

Температурні режими техноґрунтів на оголених та вкритих мохом ділянках різних стадій регенерації (у °С)

Умовний горизонт	I стадія		II – III стадії		IV стадія	
	ОС	МД	ОС	МД	ЛП	МД
Літній період (серпень)						
С	33,7		28,8			
А	42,1	34,2	36,0	28,4	31,7	28,9
В	20,8	21,9	19,2	20,1	21,3	22,7
Зимовий період (грудень)						
С	- 2,0					
А	0,0	0,8	0,4	1,3	1,1	2,2
В	1,6	2,1	1,8	2,3	2,8	4,9

Примітки: С – приземний шар повітря; А – поверхневий шар субстрату/мохової дернини (0-1 см); В – приповерхневий шар субстрату (5-10 см); ОС – оголений субстрат; МД – мохова дернина; ЛП – лісова підстилка.

Особливо добре протекторна властивість мохового покриву виявляється на ранніх етапах ренатуралізації техновідслонень. За умов прямої інсоляції, моховий покрив зберігає суттєво нижчу температуру, ніж поверхня оголеного субстрату (за температури повітря 33,7°С ця різниця становить 7,9-7,6°С). Отже, колонії бріофітів ізолюють від дії екстремальних температур насіння судинних рослин та підвищують життєвість їх проростків [12].

Після зниження температури повітря (грудень), температура мохових дернин та підстиляючого шару техногрунту (горизонти А і В) залишається вищою за температуру ґрунту оголеної ділянки (див. табл. 1). Вона запобігає надмірному охолодженню ґрунту в зимовий період, зберігаючи тепло у поверхневому шарі субстрату. Таким чином моховий покрив може сприяти виживанню озимих та ранньовесняних видів трав'яних рослин [12].

Зростання потужності мохової дернини покращує її термоізоляційні властивості. Так, найбільша позитивна амплітуда температури повітря та горизонтів А і В була зафіксована під потужними дернинами пірчастого моху *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt. на пізніх етапах регенерації техновідслонень. Проте навіть на початках становлення моховий покрив був приблизно на 3°C теплішим за температуру повітря та на 1°C теплішим за поверхню відслоненого субстрату.

На пізніших етапах зростає середовищеформуюча роль судинних рослин, де під наметом верхніх ярусів, в умовах стаціонарного затінення, мохоподібні поступово втрачають провідну роль у формуванні температурного мікрорежиму ґрунту.

Отже, моховий покрив, виконуючи роль термоізоляційного шару на поверхні ґрунту, вирівнює добові та сезонні максимуми ходу температур, що певною мірою полегшує протікання регенераційних процесів. Формування мікрооселищ з особливим терморезимом сприяє оселенню у мохових колоніях представників різних груп педобіоти, а також створює сприятливі умови для депонованого в ґрунті насінневого запасу.

Участь мохоподібних у стабілізації водного мікрорежиму техногрунтів.

Дослідження показали, що на ранніх етапах відновлення техногенних відслонень у сухий літній період (серпень) зволоженість поверхневого шару піщаного субстрату, як оголеного, так і вкритого моховим килимом (горизонт А), є мізерною і не перевищує 0,75%. Водночас, вміст вологи в ґрунті під моховими дернинами (горизонт В) був у 7 разів більшим за її вміст, зафіксований на відповідній глибині у субстраті незадернованих ділянок (табл. 2).

Таблиця 2

Польова вологість (%) оголених та вкритих мохом ділянок на різних етапах регенерації техногенних відслонень

Умовний горизонт	I стадія		II-III стадії		IV стадія	
	ОС	МД	ОС	МД	ЛП	МД
А	0,32	0,75	0,35	0,61	10,5	25,5
В	0,45	3,21	2,04	4,22	13,2	26,8

Пояснення скорочень див. таблицю 1.

Причиною цього є висока поглинаюча здатність ризоїдної повсті мохів, яка ефективно утримує вологу у приповерхневому шарі ґрунтового субстрату. На девастованих поверхнях ця властивість дернин бріофітів покращує проростання насіння та забезпечує виживання проростків в межах мохового покриву [12].

В процесі розвитку мохового покриву його акумулятивна роль зростає. На четвертій стадії регенерації відслонень моховий покрив забезпечує до 26% польової вологості на всю глибину біологічно активного шару техногрунту (рисунок).

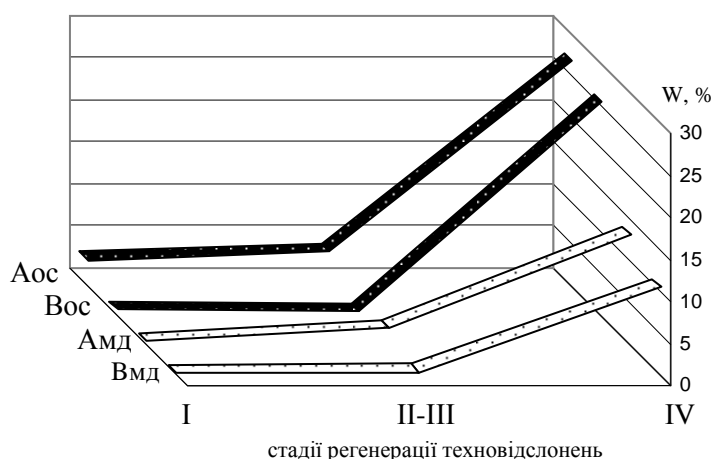


Рисунок. Зміни польової вологості (W, %) техногрунтів на різних етапах регенерації: Аос – поверхня оголеного субстрату; Voc – приповерхневий шар оголеного субстрату; Амд – поверхня мохової дернини; Вмд – підстеляючий мохову дернину шар субстрату.

На досліджуваних техновідслоненнях з тривалим періодом регенерації добре розвинені дернини пірчастого моху *Pleurozium schreberi* з потужністю підземної частини 5-7 см, утримували в 30 разів більше води, ніж дернини піонерних бріофітів на ранніх етапах відновлення. Такий ефект, окрім безпосереднього зростання з віком товщини шару ризоїдної повсті дернини, забезпечується і комплексним розвитком складових регенераційних фітокомплексів, де поступове ущільнення намету судинних рослин суттєво зменшує інтенсивність випаровування з епігейного ярусу.

Зазначимо, що співвідношення повної вологоємності субстрату для пар проб „оголений субстрат-мохова дернина” становить лише 1,10-1,17, що вказує на однакову кількість води, яку здатні утримувати в собі досліджені субстрати завдяки своїм фізичним властивостям. В той же час фактичний вміст води досліджених пар зразків різнився у 2-5 разів. Завдяки високій гігроскопічності тканин, бріофіти набагато ефективніше, ніж незадернований субстрат, зберігають поглинуту воду, а отже, у сухий період виявляються помітно вогкішими. Це стає особливо помітним у дернинах значної потужності, які здатні консервувати у собі значні об'єми води.

Таким чином, розвиток мохового покриву на поверхні відслонених субстратів підвищує їх водоутримуючу здатність і сприяє ранньому прояву середовищних функцій техногрунтів. Формування запасу активної води є важливою передумовою для повноцінного функціонування ґрунтової мікробиоти та зообіоти, а депонування бріофітами води на глибину корененасиченого шару підвищує доступність поживних речовин для рослин та підтримує фізіологічний рівень оводненості їх тканин.

Участь мохоподібних у процесах первинного ґрунтоутворення. В процесі досліджень було помічено, що піонерні види бріофітів, оселяючись на рухомому субстраті піщаних відслонень, механічно фіксують його, рясно пронизуючи ризоїдами. Вони перешкоджають розвіюванню легких часток субстрату або розрихлюють надто щільні породи. Потужність ризоїдної повсті у широко розповсюджених видів на I-II сукцесійних стадіях сягала у низькодернинних мохів (*Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. та *Bryum caespiticium* Hedw.) 3-5 см, у високодернинних (*Polytrichum juniperinum* Hedw.) – до 6-9 см. Проникаючи у товщу субстрату, ризоїди мохів формують своєрідну „сітку”, що підвищує пористість техноґрунту і позитивним чином відбивається на його збагаченні повітрям та доступною вологою. Щільність будови техноґрунту зменшується, натомість, ґрунтовий матеріал оструктурується і розрихлюється [4], створюючи сприятливі передумови для протікання первинних ґрунтовірних процесів.

Водночас, у підстеляючому мохові дернини шарі субстрату вже через 4-5 років формується помітний прошарок темнішого кольору – зародковий органо-аккумулятивний (гумусовий) горизонт. Вміст гумусу в ньому становив 0,49-0,58 %, тоді як у незадернованому субстраті того ж віку – лише 0,06-0,14 % (табл. 3).

Таблиця 3

Вміст гумусу та значення рН ґрунтового субстрату підризоїдального шару на різних стадіях регенерації техновідслонень

Стадія регенерації	Вміст гумусу, %	Значення рН (водне) *
незаселений субстрат	0,06-0,14	6,81 / 7,75
I	0,49-0,58	6,25 / 7,57
II	0,85-1,45	6,85 / 7,10
III	2,61-3,98	4,6 / 6,6

Примітка: *– рН піщаного субстрату / рН піщано-карбонатного субстрату.

В процесі розвитку угруповань бріофітів збагачення субстрату гумусом продовжувало зростати. Вже на II стадії ренатуралізації техновідслонень вміст гумусу становив 0,85-1,45%, а на початках III – досягнув 2,61-3,98%. На поверхні недиференційованої ґрунтової товщі утворився зародковий гумусовий горизонт, складений слабо- та середньорозкладеними органічними рештками (головним чином, продуктами відмирання мохової дернини та привнесеним опадом судинних рослин) і рясно переплетений ризоїдами. Помічено, що потужність гумусового горизонту під моховими дернинами 10-15 річного віку збільшується до 7-8 см, а сам субстрат набуває нестійкої крупногрудкуватої структури. Вміст гумусу під дернинами мохоподібних на техновідслоненнях з тривалістю регенерації 15-20 років зростає більш ніж у 30 разів порівняно з його вмістом у свіжорозкритій породі і наближається до значень гумусованості, притаманних зональним ґрунтам [3].

На пізніших стадіях заростання техноґрунтів участь мохоподібних у гумусонагромадженні дослідити не вдалось через відсутність у рослинному покриві просторово відокремлених від судинного компоненту дернин мохів. Очевидно, що на

відслоненнях з тривалим періодом відновлення роль трахеофітів у накопиченні органіки видається більш значущою. Останні набагато інтенсивніше, ніж мохи, нагромаджують значні об'єми біомаси.

Відчутний вплив мохоподібні здійснюють і на хімічну реакцію ґрунтового субстрату своїх мікрооселищ. Через специфічні властивості продуктів метаболізму [7] мохові дернини здатні змінювати хімічну реакцію субстрату в бік підкислення. Так, реакція ґрунтового розчину (водне рН) ризоїдального шару мохів *Bryum caespitium* (на піщано-карбонатному субстраті з номінальним значенням рН 7,75) та *Ceratodon purpureus* (на піщаному субстраті з номінальним значенням рН 6,81) у піонерному угрупованні (I стадія) відрізнялось від хімічної реакції незаселеного субстрату та становила 7,57 та 6,25 відповідно (див. табл. 3).

Надалі значення рН продовжувало спадати і під добре розвиненими дернинами (III стадія) на піщаних відслоненнях досягло значення – 4,6 (під *Pleurozium schreberii*), на піщано-карбонатних – 6,6 (під *Thuidium erectum* Dubi). Тобто в першому випадку реакція середовища змінилась від нейтральної до середньокислої, а в другому – від середньолужної до нейтральної.

Підкислення ґрунтового середовища бріофітами спричинює вивільнення у ґрунтові розчини мінеральних сполук через послаблення їх сорбційних зв'язків. Це, в свою чергу, підвищує доступність поживних речовин для рослин, які оселяються на техновідслоненнях.

Індукована мохоподібними нейтралізація хімічної реакції субстратів піщано-карбонатних відслонень має важливе значення і для активації механізмів гуміфікації органічної речовини в них. Відомо, що лужне середовище (значення рН вище 8) є лімітуючим фактором для функціонування більшості ґрунтової мікробіоти, задіяної у гумусоутворенні та перешкоджає утворенню гумусових кислот [6]. За таких умов первинна органіка нагромаджується на поверхні ґрунту і її залучення до процесів ґрунтоутворення значною мірою утруднюється. Широкі межі толерантності мохоподібних до хімізму субстрату дозволяють їм формувати на карбонатомісних породах рясні обростання, і, тим самим, полегшувати протікання ґрунтовірних процесів. Дійсно, зростання вмісту гумусу в досліджуваних піщано-карбонатних субстратах тісно корелює зі спаданням значення рН, що описується поліноміальною залежністю $y = 0,1896x^2 - 0,8331x + 7,8097$ з рівнем апроксимації $R^2 = 0,9704$, де y – значення рН, а x – вміст гумусу.

Таким чином, заселяючи техновідслонення, мохоподібні активно впливають на процеси ініціального ґрунтоутворення. Участь бріофітів в актах первинного ґрунтоутворення є як прямою, так і опосередкованою. Розвиток мохового покриву сприяє первинному гумусонагромадженню через безпосереднє постачання органіки та шляхом змін хімічної реакції ґрунтового середовища активує акумуляцію органіки у мінеральних комплексах техноґрунтів.

Висновки

Розвиток мохового покриву на техногенних відслоненнях позитивним чином впливає на перебіг відновних сукцесій загалом. Регуляторні та протекторні властивості мохового покриву є добре вираженими та виявляються вже з початків його становлення.

Колонізація техногенних відслонень регіону бріофітами стабілізує показники водного та температурного мікрорежимів у поверхневих шарах ґрунтових субстратів. Формування мозаїки мікрооселищ з м'яким мікрокліматом створює сприятливі передумови для розвитку рослинного покриву та ґрунтової біоти.

Заселяючи техногенні відслонення, мохоподібні чинять комплексну дію на процеси первинного педогенезу: ініціюють процеси оструктурування у профілі техноґрунту, нагромаджують органічну речовину та виступають у ролі ацидифікаторів поверхневого шару субстрату в межах своїх місцевиростань.

Аналіз функціональної ролі бріофітів у відновленні техногенних відслонень показав, що їх значущість у регенеративних процесах полягає, насамперед, у підвищенні загального екологічного потенціалу пострегенераційних екосистем через системну трансформацію умов середовища на рівні мікро- та мезомісцевиростань.

1. Александрова В.Д. Динамика растительного покрова // Полевая геоботаника, т. III / Под ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. – М.-Л.: Наука, 1964. – С. 300-447.
2. Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. – М.: Изд-во МГУ, 1970. – 487с.
3. Вовк О.Б. Функціональна спроможність антропогенних ґрунтів // Агрохімія і ґрунтознавство. – Харків, 2002. – С. 26-29.
4. Вовк О.Б. Динамічні тенденції розвитку техногенних ґрунтів // Наук. вісник НЛТУУ: Зб. наук.-техн. праць. – Львів: НЛТУУ. – 2007. – 17.7. – С. 36-46.
5. Голуєсов П.В. Ренатурация техногенно нарушенных земель // Экология, 2002. – 9, № 2. – С. 121-124.
6. Гришина Л.А. Гумусообразование и гумусное состояние почв. – М.: Изд-во МГУ, 1986. – 242 с.
7. Ипатов В.С., Тархов Т.Н. Микроклимат моховых и лишайниковых синузий в сосняке зеленомошно-лишайниковом // Экология, 1982. – № 4. – С. 27-32.
8. Лисецкий Ф.Н., Голуєсов, П.В., Кухарук Н.С., Чепелев О.А. Экологические аспекты воспроизводства почвенно-растительного покрова в нарушенных горнодобывающей промышленностью ландшафтах. [Электронный научный журнал «Исследовано в России»]: <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2005/217.pdf>
9. Практикум по агрохимии / Под ред. В.Г. Минеева. – М.: Изд-во МГУ, 1989. – 304с.
10. Практикум по почвоведению / Под ред. И.П. Гречина. – М.: Колос, 1964. – 423с.
11. Beringer J., Lynch H.A., Chapin F.S., Mack M., Bonan G.B. The representation of arctic soil in the land surface model: the importance of mosses // Jour. of Climate. – 2001. –14, № 15. – P. 3324-3335.
12. Delach A., Kimmerer R.W. The Effect of *Polytrichum piliferum* on Seed Germination and Establishment on Iron Mine Tailing in New York // The Bryologist. – 2002. – 105, № 2. – P. 249-255.
13. Rastorfer J.R. Establishvent of Bryophytes on a reclaimed surface mine sites at Goose Lake Prairie State Park, Illinois / The Land Reclamation Program. – Argonne National Laboratory, Argonne, Illinois, 1979. – P. 199-214.
14. Ringen D. The role of moss in facilitating natural revegetation of metal-contaminating sites during primary succession. [Електронний ресурс]: http://www.bioed.org/ibscore/journal/Articles_all/1999/IBS.pdf
15. Ross B.A., Webster G.R., Vitt D.H. The role of mosses in reclamation of brine spills in forested areas // The Jour. of Canadian Petroleum Technology. – 1984. – 23, № 6. – P. 32-36.

УДК 582.32:54.06

О.І. Щербаченко, О.Т. Демків

НАГРОМАДЖЕННЯ ВАЖКИХ МЕТАЛІВ ТА ЇХ ВПЛИВ НА СТАН АНТИОКСИДАНТНОЇ СИСТЕМИ МОХІВ

Щербаченко О.И., Демкив О.Т. Накопление тяжелых металлов и их влияние на состояние антиоксидантной системы мхов // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 125-130.

Изучали поглотительную способность мха *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. в зависимости от концентрации тяжелых металлов в субстрате. Значительная аккумуляция Cd^{2+} и Pb^{2+} приводит к изменениям функциональной активности компонентов антиоксидантной системы защиты мхов в условиях стресса, способствующим повышению их металлоустойчивости.

Schcherbachenko O.I., Demkiv O.T. Accumulation of heavy metals and their influence on the state of antioxidative system of mosses // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 125-130.

The dependence of heavy metals ions accumulation in moss *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. from their concentrations in substrate have been studied. Considerable accumulation of Cd^{2+} and Pb^{2+} ions led to the changes of functional activity of the components of antioxidative system, which made the moss more stable to heavy metals stress.

Забруднення природного середовища хімічними сполуками, у тому числі важкими металами (ВМ), істотно впливає на функціонування рослинних організмів.

Захист рослин від токсичної дії ВМ здійснюється регуляцією поглинання та акумуляції як на рівні цілого організму, органів, тканин, так і детоксикацією металу на внутрішньоклітинному рівні [1]. Здатність рослин нагромаджувати ВМ зумовлена морфологічними та екологічними особливостями досліджуваного виду, його віком, сезонною динамікою температури і освітлення середовища [12]. Кількість металу, яку організм може акумулювати, залежить від співвідношення метал/біомаса, тривалості інкубації, складу і концентрації металу в середовищі, може змінюватися залежно від виду рослин і для кожного з них є величиною сталою [15, 17]. Здатність мохоподібних нагромаджувати токсичні речовини у підвищених концентраціях успішно використовують для біоіндикації забруднення природного середовища ВМ [13-15].

Одним із наслідків дії ВМ на живі організми є нагромадження активних форм кисню і зростання інтенсивності процесів пероксидного окислення ліпідів. В оптимальних умовах для росту й розвитку рослин утворюється незначна кількість пероксиду водню, який виконує важливу роль у лігніфікації клітинної стінки, активації захисних систем, експресії генів і процесів, спрямованих на підвищення стійкості до несприятливих факторів [8]. У стресових умовах зростає вміст H_2O_2 , який негативно впливає на білки та ліпіди мембран і призводить до пошкоджень ДНК [11].

Збалансоване функціонування компонентів антиоксидантної системи є основним механізмом усунення надлишку вільних радикалів. Важливу роль у захисті рослин від деструктивного впливу H_2O_2 виконують антиоксидантні ферменти каталаза та

глутатіонпероксидаза [4, 6]. Встановлено захисну роль каталази від надмірного розвитку вільнорадикального окиснення: рослини тютюну, дефіцитні за каталазою, були чутливіші до дії озону, сольового стресу і навіть світла [18]. Під впливом стрес-факторів (гіпертермія, засолення) відбувалась індукція генів супероксиддисмутази і глутатіонпероксидази [19].

Взаємозв'язок між специфікою нагромадження ВМ та адаптивною реакцією мохоподібних залишається найменш дослідженим. Метою роботи було дослідити особливості нагромадження іонів свинцю і кадмію та їх вплив на стан антиоксидантної системи захисту моху *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. від окислювальної деструкції.

Матеріал і методика досліджень

Для аналізу поглинальної здатності використовували непошкоджені, без відмерлих частин верхівки пагонів моху *D. aduncus* довжиною ≈ 2 см, які інкубували у розчинах з 0,1-100,0 мкМ $Pb(NO_3)_2$ або $CdCl_2$ упродовж 24 год, після чого промивали дистильованою водою. Для контролю використовували верхівки пагонів, які витримували у водному розчині без солей ВМ.

Вміст ВМ у рослинах і розчинах визначали атомно-абсорбційним методом [5]. Здатність моху нагромаджувати ВМ оцінювали за показником статичної обмінної ємності (СОЄ):

$$COE = (C_{\text{вих.}} - C_{\text{кін.}}) \times V/m,$$

де $C_{\text{вих.}}$ і $C_{\text{кін.}}$ – вихідна і кінцева концентрації іонів ВМ у розчині, мг/мл; V – об'єм розчину, мл; m – маса наважки моху, мг/г сухої речовини.

Концентрації солей ВМ підбрано експериментально у результаті аналізу їх впливу на ріст і розвиток моху *D. aduncus*. Контрольні досліди на кислотні залишки солей ВМ не проводили, оскільки доведено, що фітотоксичність металів зумовлюють катіони, а вплив аніонів є не істотним [16, 2].

Активність антиоксидантних ферментів, вміст пероксиду водню та білка визначали за методами [3, 6, 10, 11]. Досліди виконували у 3-кратній повторності. Отримані дані опрацьовували статистично за допомогою програми „Excel”.

Результати досліджень та їх обговорення

Ступінь акумуляції іонів свинцю та кадмію рослинами *D. aduncus*, який оцінювали за величиною іонообмінного коефіцієнта СОЕ, залежав від їх концентрації у середовищі. Значення СОЕ у пагонах моху підвищувалися пропорційно до вмісту ВМ у розчинах (таблиця).

Виявлено, що 1 г моху *D. aduncus* поглинав з 1,0 мкМ розчину $Pb(NO_3)_2$ 57,9% Pb^{2+} , з 10,0 мкМ – 82,6% Pb^{2+} , натомість з 100,0 мкМ – лише 42,8% Pb^{2+} . Подібні результати отримали і у дослідах з кадмієм: 81,8%, 95,5 % і 68,6% Cd^{2+} відповідно.

Нагромадження свинцю і кадмію рослинами *D. aduncus* з розчинів різних концентрацій відбувалося поступово, але до певної межі насичення. Іони металів, акумульовані за нижчих від межі насичення концентрацій, зв'язувалися у клітинах

моху і не вимивалися у розчин, порівняно з металами, що поглиналися вище від межі насичення.

Отже, найвищий рівень нагромадження ВМ мохом *D. aduncus* виявлено у варіантах досліду з 1,0-10,0 мкМ концентраціями металів. Вміст кадмію у пагонах моху був вищим, ніж свинцю, що, очевидно, пов'язано з різними фізико-хімічними властивостями металів (електронегативністю, схильністю до комплексоутворення й стійкістю хелатів, спорідненістю до певних хімічних груп і біологічною доступністю) та різними клітинними механізмами їх нагромадження [9].

Таблиця

Нагромадження ВМ у пагонах моху *Drepanocladus aduncus*

Концентрації солей металів, мкМ/л	C _{вих} розчину, мг/мл	C _{кн.} розчину, мг/мл	СОЄ, мг/г сухої речовини
0 (Контроль)	0	0,005	0,005
Pb(NO₃)₂			
1,0	0,207	0,06±0,004	0,14±0,03
10,0	2,070	0,35±0,02	1,71±0,21
100,0	20,70	11,82±0,54	8,87±0,39
CdCl₂			
1,0	0,11	0,02±0,001	0,09±0,005
10,0	1,12	0,05±0,001	1,07±0,02
100,0	11,2	5,71±0,44	5,49±0,61

Вважають, що Cd²⁺ і Pb²⁺ проникають у клітину переважно в результаті іонообмінних процесів [15]. Активне поглинання іонів кадмію, ймовірно, спричинене вищою рухливістю металу і для його транспорту задіяні Р-помпи плазмалеми, тобто Са²⁺-АТФази і/або інші системи активного транспорту. Крім того, ВМ, особливо Cd²⁺, індукують синтез фітохелатинів, які сприяють металостійкості рослин [7].

ВМ можуть негативно впливати на загальний функціональний стан рослинного організму, спричиняючи значні патологічні зміни. Характер адаптивних реакцій рослин залежить від різновиду, дози, тривалості дії стресора, чутливості організму і його фізіологічного стану. Відзначено взаємозв'язок між рівнем активності компонентів антиоксидантної системи і стійкістю рослин до несприятливих факторів [4].

Встановлено, що вміст H₂O₂ у пагонах моху *D. aduncus* залежав від концентрації ВМ у середовищі. У пагонах моху, які інкубували у розчинах із 0,1 і 1,0 мкМ Pb(NO₃)₂, вміст пероксиду водню не істотно відрізнявся від контролю, тоді як за дії 10,0 і 100,0 мкМ Pb(NO₃)₂ його вміст перевищував контрольні показники в 1,3 і 1,5 рази (рис. 1). Отже, високі концентрації нітрату свинцю спричиняють значне нагромадження пероксиду водню у клітинах моху.

У варіантах із CdCl₂ концентрація пероксиду зростала із підвищенням вмісту ВМ у середовищі. Під впливом 0,1 і 1,0 мкМ CdCl₂ вміст пероксиду водню зростав у 1,1 і 1,2 рази, порівняно з контролем. У варіантах із 10,0 і 100,0 мкМ CdCl₂ рівень H₂O₂ перевищував контрольні показники в 1,7 та 1,6 рази.

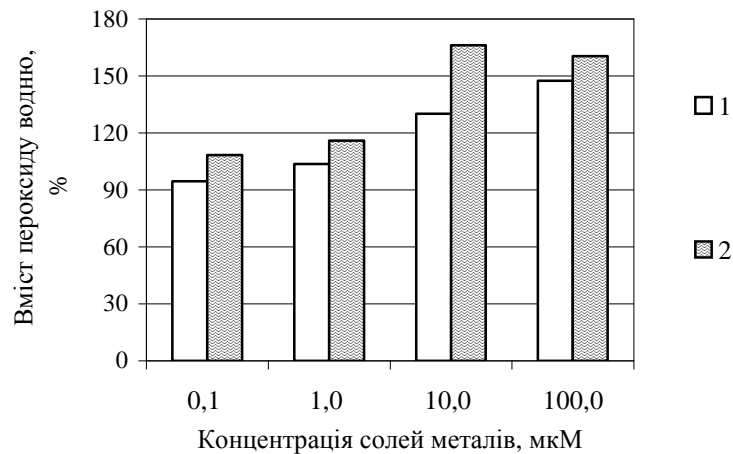


Рис. 1. Вплив Pb(NO₃)₂ (1) та CdCl₂ (2) на вміст пероксиду водню у клітинах моху *Drepanocladus aduncus* (контроль прийнято за 100 %).

Значна кількість пероксиду водню утворюється в умовах стресу і є сигналом для запуску різних біохімічних і фізіологічних захисних реакцій у клітинах. Каталаза розщеплює H₂O₂ до кисню та води і не потребує відновного субстрату для свого функціонування. Активність каталази у пагонах *D. aduncus* не істотно змінювалася під впливом нижчих концентрацій нітрату свинцю (0,1-1,0 мкМ) і хлориду кадмію (0,1 мкМ), порівняно з контролем (рис. 2), що могло бути спричинене інгібуючою дією вільних радикалів на метали активного центру ферменту.

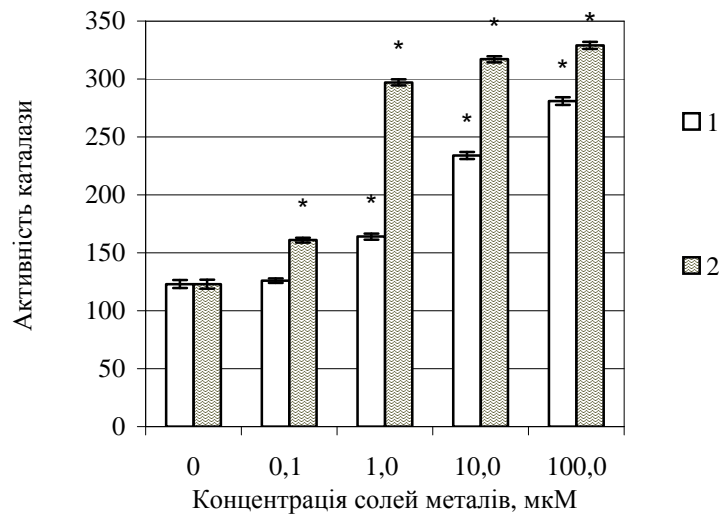


Рис. 2. Вплив ВМ на активність каталази (мМ H₂O₂/мг білка за хв) у клітинах моху *Drepanocladus aduncus*: 1 – Pb(NO₃)₂, 2 – CdCl₂.

Примітка: * – різниця порівняно до контролю статистично достовірна, $p \leq 0,05$.

Рівень активності каталази істотно зростає під впливом 10,0-100,0 мкМ $Pb(NO_3)_2$ і 1,0-100,0 мкМ $CdCl_2$. Отже, у захисті клітин *D. aduncus* від окислювальної деструкції, зумовленої надлишком H_2O_2 , каталаза виконує важливу роль.

Показники активності глутатіонпероксидази (ГП) у пагонах моху *D. aduncus* зростають з підвищенням вмісту H_2O_2 (рис. 3). Активність ГП у клітинах моху була вищою, ніж каталази, що, очевидно, зумовлено достатньою кількістю субстрату та ефективнішою діяльністю ферменту з детоксикації H_2O_2 за дії ВМ.

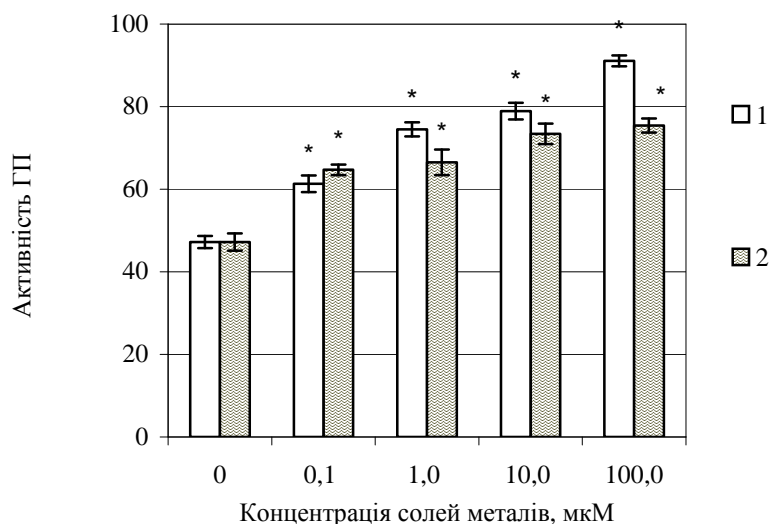


Рис. 3. Зміни активності глутатіонпероксидази (мкМ НАД·Н₂/мг білка за хв) у клітинах моху *Drepanocladus aduncus* за дії ВМ: 1 – $Pb(NO_3)_2$, 2 – $CdCl_2$.

Примітка: * – різниця порівняно до контролю статистично достовірна, $p \leq 0,05$.

Висновки

На підставі проведених досліджень встановлено, що *D. aduncus* властивий високий рівень акумуляції ВМ. Іони свинцю та кадмію впливали на розвиток окисного стресу в клітинах моху, індукуючи зростання вмісту H_2O_2 . Імовірно, що власне H_2O_2 є одним із чинників, що стимулює активність антиоксидантної системи *D. aduncus*. Підвищення активності антиоксидантних ферментів – каталази та ГП під впливом ВМ можна розглядати як захисний механізм, який запобігає стресовому вільнорадикальному окисленню та сприяє підвищенню металостійкості моху.

Подяка

Автори висловлюють щире подяку науковому співробітнику Інституту екології Карпат НАН України, к.б.н. В.І. Козловському за визначення вмісту важких металів у рослинному матеріалі та розчинах.

1. Гуральчук Ж.З. Акумуляція кадмію та вміст елементів мінерального живлення в рослинах // Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть. Т. 1. – К., 2001. – С. 183-186.
2. Довгалюк А.І. Порівняння цитогенетичної та антимікротрубочкової активності фітотоксичних металів // Автореферат дис. канд. біол. наук. – К., 2004. – 24 с.
3. Королюк М.А., Иванова Л.И., Майорова И.Г., Токарев В.Е. Метод определения активности каталазы // Лабораторное дело. – 1986. – **1**. – С. 16-20.
4. Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях // Под ред. Е.Л. Кордум. – К.: Наук. думка, 2003. – 277 с.
5. Методические рекомендации по проведению полевых и лабораторных исследований почв и растений при контроле загрязнения окружающей среды металлами. – М., Гидрометеоиздат, 1981. – 168 с.
6. Моин В.М. Простой и специфический метод для определения активности глутатионпероксидазы в эритроцитах // Лабораторное дело. – 1985. – **12**. – С. 724-726.
7. Серегин И.В. Фитохелатины и их роль в детоксикации кадмия у высших растений // Успехи биологической химии. – 2001. – 41. – С. 283-300.
8. Тарчевский И.А. Сигнальные системы клеток растений. – М.: Наука, 2002. – 294 с.
9. Юрин В.М., Соколик А.И., Кудряшов А.П. Регуляция ионного транспорта через мембраны растительных клеток. – Минск: Наука и техника, 1991. – 272 с.
10. Bredford W. A simple method for protein test // Annal. Biochem. – 1976. – **72**. – P. 248-252.
11. Di Toppi L.S., Lambardi M., Pazzagli L. et al. Response to cadmium in carrot *in vitro* plants and cell suspension cultures // Plant Science. – 1999. – **137**. – P. 119-129.
12. Mouvet C. Accumulation et relargage de plomb, zinc, cadmium, chrome et cuivre par des mousses aquatiques en milieu naturel et au laboratoire // Intern. Report. Laboratoire d' Ecologie, Universite de Metz. – 1987. – P. 1-122.
13. Onianwa P.C. Monitoring atmospheric metal pollution: a review of the use of mosses as indicators // Environ. Monit. Asses. – 2001. – **71**, № 1. – P. 13-50.
14. Reimann C., Niskavaara H., Kashulina G. et al. Critical remarks on the use of terrestrial moss (*Hylocomnium splendens* and *Pleurozium schreberi*) for monitoring of airborne pollution // Environ. Pollut. – 2001. – **113**, № 1. – P. 41-57.
15. Salt D.E., Blaylock M., Kumar N.P. et al. Phytoremediation: A novel strategy for the removal of toxic metals from the environment. Using plants // Biotechnology. – 1995. – **13**. – P. 468-474.
16. Sunil D. Sharma and R.N. Chopra. Effect of Lead Acetate and Lead Nitrate on Growth of the Moss *Semibarbula orientalis* (Web.) Wijk. et Marg. Grown *in vitro* // J. Plant. Physiol. – 1987. – **129**. – P. 243-249.
17. Tyler G. Bryophytes and heavy metals: a literature review // Bot. J. Linn. Soc. – 1990. – **104**. – P. 231-253.
18. Willekens H., Moeder W., Langebartels Ch., Sandermann H., Van Montagu M., Inze D. and Van Camp W. Defense activation and enhanced pathogen tolerance induced by H₂O₂ in transgenic tobacco // Proc. Natl. Acad. Sci. – 1998. – **95**. – P. 5818-5823.
19. Zeng H., Lin P. Xiamen daxue xuebao. Ziran Kexue ban // J. Xiamen Univ. Natr. Sci. – 1998. – **37**, № 2. – P. 278.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів
e-mail: morphogenesis@mail.lviv.ua

УДК 582.32:54.06

О.В. Лобачевська, І.В. Мельник, У.А. Оксенюк

ОСОБЛИВОСТІ ВЗАЄМОВПЛИВУ ХІМІЧНИХ ЕЛЕМЕНТІВ НА РІСТ ТА РОЗВИТОК МОХУ *FUNARIA HYGROMETRICA* HEDW.

*Лобачевская О.В., Мельник И.В., Оксенюк У.А. Особенности взаимодействия химических элементов на рост и развитие мха *Funaria hygrometrica* Hedw. // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. – 131-136.*

Представлены результаты исследования влияния кальция, селена, свинца и кадмия на рост и развитие мха *Funaria hygrometrica*. Установлено, что протонема на агаризированной среде с $\text{Ca}^{2+} + \text{Pb}^{2+}$ и $\text{Ca}^{2+} + \text{Cd}^{2+}$ была длиннее и содержала больше клеток, чем обработанная только Pb^{2+} или Cd^{2+} . Сделан вывод о том, что наличие кальция частично нейтрализует токсическое воздействие тяжелых металлов на клетки протонемы. Показано, что незначительные концентрации селена противодействуют токсичности тяжелых металлов.

*Lobachevska O.V., Melnyk I.V., Oksenjuk U.A. Peculiarities interaction of chemical elements on growth and development of moss *Funaria hygrometrica* Hedw. // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. – 131-136.*

Results of researches on influence of calcium, selenium, lead and cadmium on growth and development of *F. hygrometrica* protonemata are presented. It has been determined that protonemata on the agar medium with $\text{Ca}^{2+} + \text{Pb}^{2+}$ and $\text{Ca}^{2+} + \text{Cd}^{2+}$ were longer and contained more cells than that treated with Pb^{2+} or Cd^{2+} only. The presence of calcium partially neutralized toxic effect of heavy metals in protonemata cells are concluded. It has been shown that selenium counteracted the toxicity of heavy metals on growth and development of *F. hygrometrica* in trace amounts.

Індустріалізація й розвиток нових галузей промисловості призводять до зміни екологічних умов, загрозливого підвищення концентрації важких металів у природному середовищі та їх нагромадження у ґрунті, воді, рослинах. Встановлено [2, 14], що токсичний вплив важких металів може посилювати регенерацію та вегетативне розмноження, а також пригнічувати темп клітинних поділів, швидкість росту, диференціацію, розвиток та репродуктивне розмноження рослин. Зменшення швидкості росту і розвитку, порушення важливих фізіологічних процесів, поряд з хлорозом і некрозом, вважають найтиповішими проявами токсичної дії важких металів [1, 14] для рослин, зокрема мохів.

Збалансованість хімічного складу – основна умова нормального росту та розвитку рослин. Поглинання хімічних елементів мохами залежить від рН, складу й концентрації іонів у живильному середовищі й освітленості, а також від видових особливостей [4, 14]. Співвідношення елементів мінерального живлення (макроелементів та мікроелементів, у тому числі іонів важких металів) впливає на поглинання, розподіл та їх участь в метаболізмі клітин моху. Взаємодія хімічних елементів може бути антагоністичною, синергічною або адитивною, а її незбалансованість – причиною хімічних стресів у рослин. Основним елементом-антагоністом мікроелементів вважають кальцій, серед мікроелементів – селен. Якщо кальцій є універсальним сигнальним іоном, що модифікує метаболічні процеси клітин внаслідок зміни активності кальцій-зв'язуючих білків або впливу на інші молекулярні мішені [4-6], наявність селену в рослинах [3, 10, 12] є лише непрямим

доказом поглинання елемента із середовища і здатності нагромаджувати його, як й інші важкі метали. Деякі автори [11, 15] вважають селен антиоксидантом і важливим фактором у фотосинтезі рослин. Незважаючи на це, участь кальцію та селену у функціонуванні рослин та їх адаптації до важких металів залишається нез'ясованою.

Метою нашої роботи було дослідження особливостей взаємовпливу кальцію, селену та важких металів на ріст і розвиток моху *Funaria hygrometrica* Hedw.

Матеріал і методика досліджень

Об'єктом дослідження служив широко розповсюджений мох *Funaria hygrometrica* Hedw.

У роботі використовували молоду протонему, отриману зі спор. Протонему вирощували стерильно на агаризованому середовищі Кноп П з мікроелементами [13]. Динаміку проростання спор і швидкість росту протонемі досліджували в стерильних умовах: визначали відсоток пророслих спор і величину приросту довжини протонемі протягом перших двох тижнів її розвитку.

Важкі метали застосовували у вигляді солей CdCl_2 і $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$. Робочі концентрації Cd^{2+} (0,06 мкМ) та Pb^{2+} (400 мкМ) отримували в результаті розведення вихідної концентрації розчином Кноп П. У дослідях використовували середовища з 0,01-100,0 мкМ концентраціями селену у вигляді водного розчину селеніту натрію Na_2SeO_3 та 0,1-100,0 мкМ розчинів CaCl_2 .

Морфометричні аналізи гаметофорів проводили на матеріалі, отриманому в умовах лабораторної культури. Вимірювали приріст гаметофорів, довжину і ширину листків, їх кількість.

Концентрацію хлорофілу в листках визначали за інтенсивністю червоної люмінесценції хлоропластів на цитофлуориметрі ЛЮАМ-РЗ (Росія). Виміри спектру люмінесценції хлорофілу проводили за $\lambda = 660$ нм.

Усі досліді проводили не менше 3-5 раз, отримані дані опрацьовували методами статистичного аналізу [9].

Результати досліджень

У результаті вирощування культури моху *F. hygrometrica* встановлено, що токсичний вплив іонів важких металів пригнічував не тільки проростання спор моху, а й їх розвиток. Під впливом 0,06 мкМ розчину іонів кадмію знижувався відсоток проростання спор (до 75 %) і швидкість росту протонемі, порівняно з контролем. Оскільки довжина клітин протонемі змінювалася неістотно, сповільнення швидкості росту стolonів спричинювалося переважно зниженням темпу клітинних поділів. Під впливом іонів кадмію встановлено видовження клітин, особливо ризоїдальних, без збільшення їх кількості. Аналогічні прояви токсичності спостерігали за дії свинцю. Під впливом 400 мкМ розчину свинцю проростання спор гальмувалося більше, ніж на 2 доби, порівняно з дослідями з кадмієм та контролем (середовище без іонів важких металів).

Під впливом кадмію і свинцю сповільнювалася диференціація утворених протонемних ниток на ризоїди і хлоронему, а потім і на каулонему. Якщо в контролі диференціація починалася вже на 2 добу після проростання спор, то під впливом іонів кадмію вона пригнічувалася і починалася лише на 4 день. Виявлено цікаву

особливість розвитку протонеми: під впливом іонів кадмію у 86% хлоронемних дернин на 5-6 день до 70% апікальних клітин витоншувалися у ризоїдальні. У дослідах зі свинцем диференціація порушувалася у більшості спор, ріст пророслих спор припинявся і лише з поодиноких пророслих спор на 6-7 день утворювались хлоронеми і ризоїди.

Можливо, слабший, порівняно зі свинцем, вплив кадмію на розвиток мохової дернини зумовлений наявністю активно функціонуючої системи його інактивації [8], що забезпечувала повільне проникнення металу в клітини, і як результат – меншу токсичність.

Установлено, що й іони кальцію в широких межах концентрацій (0,1-100 мкМ) виявилися важливим медіатором в реалізації стресової реакції, що підвищував стійкість клітин протонеми *F. hygrometrica* до впливу важких металів. У випадку додавання кальцію до середовища зі свинцем (рисунок) відзначено зміну характеру видовження та поділу апікальних клітин. Показано, що за сумісної дії оптимальної концентрації (20 мкМ) іонів кальцію та кадмію посилюється розвиток хлоронеми внаслідок видовження клітин та збільшення їх кількості. Наявність у середовищі кальцію разом з іонами важких металів призводила до пришвидшення росту протонеми, не лише внаслідок видовження клітин, а й у результаті збільшення їх кількості (в 1,4-1,5 рази), тобто частоти поділів апікальних клітин. Токсичний вплив важких металів нейтралізувався насамперед в апексі клітини, яка є центром ростової активності та локальним місцем входу іонів Ca^{2+} . Крім того, відзначено зменшення кількості клітин з деформаціями типовими для токсичності свинцю, зокрема з роздутими апексами та потовщеними клітинними стінками.

Отже, зміни внутрішньоклітинної концентрації кальцію виявлялися в найрізноманітніших реакціях протонеми мохів: в регуляції росту, поділу та диференціації клітин, а також індукції адаптації до стресової дії важких металів.

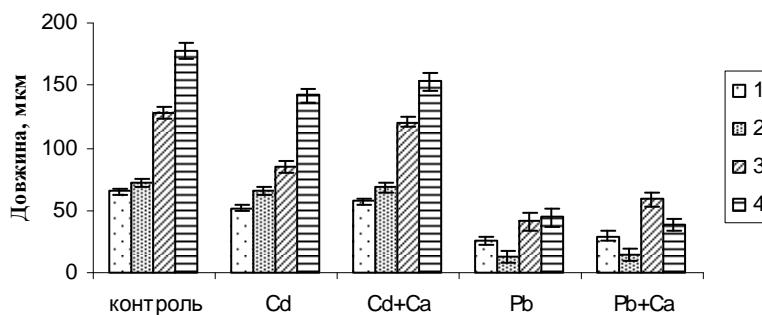


Рис. Вплив кальцію та важких металів на ріст протонеми *F. hygrometrica*:

1, 2 – довжина хлоронемної та ризоїдної клітин, 3, 4 – довжина хлоронемних і ризоїдних ниток.

На підставі аналізу культури моху *F. hygrometrica* на середовищах з різними концентраціями селену (0,01-100 мкМ) встановлено, що лише високі його

концентрації (50-100 мкМ) пригнічували розвиток мохової дернини: гальмували проростання спор, ріст і диференціацію протонеми моху. Мохові дернинки формувалися витягнутими протонемними столонами, які слабо галузилися і зрідка утворювали бруньки гаметофорів. Нижчі концентрації селену (0,1-50,0 мкМ) не впливали на швидкість росту протонеми моху, але сповільнювали диференціацію клітин. Лише найнижча концентрація 0,01 мкМ селену, порівняно з контролем, стимулювала ріст, галуження хлоронемних ниток і пришвидшувала утворення каулонем та брунькоутворення.

На підставі проведених досліджень сумісної дії кадмію і свинцю на ріст протонеми *F. hygrometrica* встановлено, що між іонами цих важких металів існує антагонізм. Отримані результати свідчать, що унаслідок взаємодії Cd^{2+} і Pb^{2+} знижується токсичний вплив обох металів на розвиток мохів. На середовищі з обома металами (0,06 мкМ Cd^{2+} і 400 мкМ Pb^{2+}) спори *F. hygrometrica*, як і в контролі, проростали вже на 2 добу після посіву та швидше утворювали протонемні дернини з гаметофорами. Отже, суміш обох металів взаємовпливає як на ріст клітин, так і на диференціацію протонеми моху.

Результати дослідження взаємовпливу іонів важких металів свідчать, що селен посилював токсичність як кадмію, так і свинцю, тобто виявляв синергічну дію з кожним металом зокрема. Як свідчать отримані дані, синергізм у сумісній дії свинцю і селену виявлявся сильніше, ніж кадмію і селену. За сумісної дії селену і свинцю знижувався відсоток проростання спор (до 30-40%), сповільнювався ріст протонеми внаслідок плазмолізу апікальних клітин та відмирання більшості утворених ниток. З літературних джерел відомо [12, 15], що природні селенові токсикози посилюються під впливом деяких інших хімічних елементів супутніх селену: ванадієм, молібденом, хромом, нікелем, цинком і кобальтом.

У результаті додавання різних концентрацій селену до суміші обох важких металів було виявлено, що антагонізм взаємодії кадмію і свинцю найвищий за низьких концентрацій селену.

Аналогічно виявлявся взаємовплив хімічних елементів на ріст та розвиток гаметофорів *F. hygrometrica* (таблиця). Вплив іонів свинцю був токсичнішим на розвиток гаметофорів: утворювалися значно дрібніші листки на вкорочених пагонах, ніж за дії іонів кадмію. Виявлено, що під впливом як свинцю, так і кадмію, майже вдвічі зменшувалася ширина листових пластинок у нетипових, переважно без жилки, листків. За сумісної дії іонів важких металів та (0,01 мкМ) селену відзначено зростання ширини листової пластинки, довжини гаметофорів та кількості листків на них (див. таблицю).

Встановлено, що важкі метали, спричинюючи деградацію хлорофілу (див. таблицю), індукували хлороз листків і пришвидшували побуріння клітин листків і стебел. Як відомо, високі концентрації свинцю зумовлюють хлороз в рослинах здебільшого у результаті взаємодії із залізом у клітинах листків [1, 2]. Показано, що за сумісної дії Cd^{2+} і Pb^{2+} найбільше знижувалася люмінесценція хлорофілу в листках, що, очевидно, зумовлено значною інактивцією ферментів синтезу хлорофілу [8]. Встановлене раніше [7] зниження активності карбоангідрази в листках мохів *F. hygrometrica* і *Tortula muralis* Hedw. може свідчити, що важкі метали впливають не лише на вміст хлорофілу, а й на активність фотосинтезу. Зменшення кількості хлорофілу внаслідок нагромадження іонів важких металів у клітинах

листіків може бути спричинене підвищенням вільнорадикального окислення ліпідів мембран хлоропластів. Токсична дія важких металів виявляється також у порушенні міцності зв'язку хлорофілу з мембранами пластид [1].

Таблиця

Вплив поліютантів на розвиток гаметофорів моху *F. hygrometrica*

Концентрація поліютанта, мкМ	Розміри листків, мм		Довжина гаметофорів, мм	Інтенсивність люмінесценції хлорофілу, умов. од.
	Довжина	Ширина		
0 (контроль)	1.10 ± 0.01	0.40 ± 0.01	12.0 ± 0.1	344.7 ± 16.1
Cd ²⁺ (0.06)	1.35 ± 0.02*	0.20 ± 0.01*	13.6 ± 0.2*	302.7 ± 10.8
Cd ²⁺ + 0.01 Se ³⁺	1.20 ± 0.01*	0.37 ± 0.01*	13.6 ± 0.1*	338.8 ± 12.3
Cd ²⁺ + 0.1 Se ³⁺	1.50 ± 0.01*	0.41 ± 0.01	13.5 ± 0.2*	293.1 ± 13.6
Pb ²⁺ (400)	0.78 ± 0.02*	0.20 ± 0.01*	9.8 ± 0.1*	226.2 ± 9.6*
Pb ²⁺ + 0.01 Se ³⁺	0.87 ± 0.01*	0.33 ± 0.01*	10.0 ± 0.1*	233.7 ± 8.7*
Pb ²⁺ + 0.1 Se ³⁺	0.80 ± 0.01*	0.30 ± 0.01*	8.8 ± 0.1*	242.4 ± 10.5*
Cd ²⁺ + Pb ²⁺	0.77 ± 0.03*	0.26 ± 0.01*	22.0 ± 0.2*	204.5 ± 7.0*
Cd ²⁺ + Pb ²⁺ + 0.01 Se ²⁺	1.10 ± 0.03	0.37 ± 0.02	23.4 ± 0.1*	268.6 ± 12.6*
Cd ²⁺ + Pb ²⁺ + 0.1 Se ²⁺	0.80 ± 0.01*	0.28 ± 0.01*	23.5 ± 0.1*	221.5 ± 10.3*
0.01 Se ²⁺	0.92 ± 0.01*	0.31 ± 0.01*	20.6 ± 0.2*	394.6 ± 10.0
0.1 Se ²⁺	0.94 ± 0.02*	0.36 ± 0.01*	20.2 ± 0.1*	395.0 ± 10.4

Примітка: * – різниця порівняно до контролю статистично достовірна за $p < 0,05$.

Виявлено, що під впливом селену зростала люмінесценція хлорофілу в листках (див. таблицю) та знижувався хлороз листків, що, можливо, пов'язане з активацією ферментативних систем і збільшенням кількості АТФ, необхідної для акцептора CO₂ [2, 4]. Можна припустити, що селен бере участь у процесах фотосинтезу, підтвердженням цього може бути той факт, що виділені селенофередоксини з хлоропластів петрушки і шпинату містили замість сірки селен [12].

Отже, встановлено синергію селену окремо з кадмієм або свинцем та посилення антагонізму їх сумісної взаємодії на найнижчих концентраціях селену. Отримані результати дають підставу стверджувати, що селен по-різному взаємодіє з важкими металами і тому антропогенний вплив на стан довкілля внаслідок забруднення важкими металами може посилюватися внаслідок нагромадження у середовищі сполук селену. Синергічний або антагоністичний характер впливу хімічних елементів змінюються залежно від концентрації взаємодіючих елементів у середовищі. Таким чином, невинне зростання кількості і розмаїття поліютантів у довкіллі може призвести до дисбалансу взаємовпливу елементів і зміни екологічних умов.

Висновки

На підставі проведених досліджень підтверджено участь кальцію як ключового компонента, що перепрограмує метаболізм в умовах стресу та підвищує стійкість протоніями моху до впливу важких металів.

Наведені результати можуть свідчити, що біологічна потреба селену надзвичайно низька для моху *F. hygrometrica*. Установлено, що з підвищенням концентрації селену в середовищі токсичність важких металів зростала. Ефективними виявилися лише низькі концентрації селену у захисті біотичних систем моху від інтоксикації токсичними дозами важких металів.

1. Безсонова В.П. Вплив важких металів на пігментну систему листка // Укр. ботан. журн. – 1992. – 49, № 2. – С. 63-66.
2. Гуральчук Ж.З. Механизмы устойчивости растений к тяжелым металлам // Физиология и биохимия культ. растений. – 1994. – 26, № 2. – С. 107-117.
3. Ермаков В.В., Ковальский В.В. Биологическое значение селена. – М.: Наука, 1974. – 298 с.
4. Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях // Под ред. Е.Л. Кордюм. – К.: Наук. думка, 2003. – 277 с.
5. Колупаев Ю.Е. Стресові реакції рослин (молекулярно-клітинний рівень). – Харків: Харків. держ. аграр. ун-т, 2001. – 173 с.
6. Колупаев Ю.Е. Кальций и стрессовые реакции растений // Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту. – Серія біологія. – 2007. – Вип. 1(10). – С. 24-41.
7. Лобачевська О.В., Демків Л.О., Кардаш О.Р. Вплив свинцю на ріст і розвиток мохів // Укр. ботан. журн. – 1992. – 49, № 2. – С. 50-56.
8. Мельничук Ю.П. Влияние ионов кадмия на клеточное деление и рост растений. – К., 1990. – 148 с.
9. Плохинский Н.А. Биометрия. – М.: Изд-во МГУ, 1970. – 367 с.
10. Селен в биологии // Материалы третьей науч. конф. (Баку, 17-19 ноября 1977 г.). – Баку, 1981. – С. 3-183.
11. Стрельченко Є.Д., Руденко С.С., Рибіцька М.М. Цитогенетичний ефект хлориду кадмію і хлориду алюмінію та модифікуюча дія селеніту натрію у корневих меристемах *Pisum sativum* L. // Онтогенез рослин в природному та трансформованому середовищі (Львів, 1-4 липня 1998 р.): матеріали міжнар. конф. – Львів: Сполом, 1998. – С. 234-235.
12. Торшин С.П., Удельнова Т.М., Конова Н.И., Забродина И.Ю., Машкова Т.Е., Ягодин Б.А. Селен в депонирующих средах нечерноземной зоны европейской части России и агрохимический метод коррекции дефицита селена // Экология. – 1996. – № 4. – С. 253-258.
13. Kofler L. Contribution a l'étude biologique des mousses cultivées in vitro: germination des spores, croissance et développement du protonema chez *Funaria hygrometrica* // Rev. bryol. et lichénol. – 1959. – 28, № 1/2. – 202 p.
14. Shaw A.J. Population ecology, population genetics, and microevolution // Bryophyte Biology / Eds. A.J. Shaw, B. Coffinet. – Cambridge: Cambridge University Press, 2000. – P. 369-402.
15. Zeive R., Peterson P.J. Selenium content of plants: Soil and atmosphere interactions // J. Sci. Food Agric. – 1985. – 36, № 7. – P. 534-535.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів
e-mail: morphogenesis@mail.lviv.ua

УДК 581.526:581.524

В.Г. Кияк

ОНТОГЕНЕЗ І СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦІЙ *RHODODENDRON MYRTIFOLIUM* SCHOTT ET KOTSCHYI В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ

Кияк В.Г. Онтогенез і структура популяцій *Rhododendron myrtifolium* Schott et Kotschyi в Українських Карпатах // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 45-52.

Исследованы особенности онтогенеза и структуры популяций *Rhododendron myrtifolium* в Украинских Карпатах в природных условиях и под воздействием выпаса и вытаптывания. Самая высокая плотность популяций выявлена в условиях заповедности. Установлена высокая буферность популяций, однако самовозобновление после нарушений длительно и может составлять десятки лет.

Кууак, V.G. Ontogenesis and population structure of *Rhododendron myrtifolium* Schott et Kotschyi in Ukrainian Carpathians // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 45-52.

The peculiarities of ontogenesis and population structure of *Rhododendron myrtifolium* in Ukrainian Carpathians in natural conditions and under grazing and trampling were investigated. The highest population density was found out under the protection. High buffer capacity was discovered, but the recovery after disturbances is long and can last for dozens of years.

Rhododendron myrtifolium Schott et Kotschyi – це карпатсько-балканський високогірний вид, котрий в Українських Карпатах розташований на північно-східній межі свого ареалу. Дуже рідко трапляється у Горганах, Чивчинах і Свидовці, частіше у Мармароських горах і лише у Чорногорі поширений на великих площах у альпійському і субальпійському поясах у межах висот 1500-2000 м над р. м. Крайне північне оселище *R. myrtifolium*, котре на початку минулого століття відзначалося на Боржаві, знищене, очевидно внаслідок пасторального впливу [5, 13]. Вид занесений до Червоної книги України [3].

R. myrtifolium – це сланкий чагарничок, ентомофіл, анемохор, мезоксерофіт. Росте переважно на кам'янистих схилах з малопотужним ґрунтовим шаром на свіжих безкарбонатних, зрідка на вапнякових субстратах. Виступає едифікатором або асектатором у фітоценозах за участі *Vaccinium myrtillus* L., *Juniperus sibirica* Burgsd., *Pinus mugo* Turta, *Calamagrostis villosa* (Chaix.) J. F. Gmel. тощо. Вид і його популяції вразливі до випасу і витоптування [5, 7].

З огляду на зростаючу інтенсивність рекреації у високогір'ї Українських Карпат, виникає загроза інсуляризації, зменшення площі та деградації популяцій *Rhododendron myrtifolium*. Тому дослідження екології популяцій, оцінка їх стану та перспектив має актуальне значення. Наукові праці щодо *R. myrtifolium* стосуються переважно аспектів хорології, фітоценології та культивування цього виду [5, 6, 9, 12, 14]. Метою даної статті є висвітлення особливостей онтогенезу і структури популяцій *R. myrtifolium* в Українських Карпатах.

Матеріал і методика досліджень

Стаціонарними методами досліджено популяцію *R. myrtifolium* у Чорногорі на проміжку г. Брескул – Шпиці на схилах різної експозиції і стрімкості у межах висот 1500-1900 м над р. м. Маршрутні дослідження проведено на інших ділянках Чорногори (від г. Шпиці до г. Піп-Іван та на г. Петрос), у Свидовці на відрогах Близниці (полонини Свидова, 1700-1780 м, сх., Кручинеска і Штеришора, 1440-1470 м, сх.), Мармароських горах (г. Піп-Іван і Ненеска, 1700-1900 м, пн.-сх. і пн.-зах.), Горганах (г. Синяк, 1650-1660 м пд.-зах. і пн.-сх.) і Чивчинах (г. Команова, 1680-1720 м, пн.-сх.).

Для встановлення особливостей онтогенезу особин спостереження й експерименти були спрямовані на охоплення якомога ширшого діапазону умов їх росту. Тому досліджено популяції, розташовані на схилах різної експозиції і стрімкості, у лучних і скельних угрупованнях.

Основний фактичний матеріал отримано під час спостережень на постійних пробних ділянках з використанням картування і мічення особин біля їхньої основи кольоровими мітками, що давало можливість ідентифікації досліджуваних особин протягом багатьох років. Використано традиційні термінологію і методи популяційно-онтогенетичних досліджень [4, 8, 10, 11].

З метою виявлення діапазону варіабельності онтогенезу і структури популяцій застосовано низку пасивних і активних експериментів, котрі імітували зміни середовища природного характеру і антропогенного впливу. Досліджено зміни умов для вегетативної рухливості між мезо- і ксеротрофними, між лучними і кам'янистими ділянками; вплив відчуження генеративних пагонів; наслідки випасу і витоптування.

Результати досліджень

В Українських Карпатах вид представлений усіма типами популяцій. У Чорногорі – метапопуляцією, котра охоплює головний масив верхньої частини субальпійського та альпійський пояс. Окрім цього, у Чорногорі і Мармароських горах наявні великі континуальні та локальні популяції. Решта популяцій у Горганах, Свидовці і Чивчинах – локальні ізольовані та порівняно невеликі – від декількох тисяч особин на г. Команова до декількох сотень на полонині Свидовій. Ці популяції займають площу від 0,1 до 4 га.

Нами виділено наступні екобіоморфи *R. myrtifolium*: 1) найбільш розповсюджена типова сланка форма, котра приурочена до стрімких схилів або площ з мілким сніговим покривом взимку і 2) подушковидна, яка займає вирівняні площі незначної стрімкості з достатньо глибоким сніговим покривом [1]. Щодо відмінностей онтогенезу особин в межах цих життєвих форм можна виділити популяції, які розташовані в заповідних умовах, під випасом і витоптуванням.

Найбільш повно вікові групи представлені у популяціях *R. myrtifolium* подушковидної екобіоморфи в заповідних умовах. Тут проходить повний цикл розвитку особин від насінини до снільної фази. В таких умовах нами вивчалась ценопопуляція на північному схилі г. Пожижевська на висоті 1700-1750 м над рівнем моря. Розглянемо онтогенез особин цієї ценопопуляції.

Після проростання з насінини первинний пагін несе дві сім'ядолі і спочатку 2, а потім 4 справжні листки. Протягом року у ювенільної особини з'являється до 9

листіків, корінь розгалужується до 3 порядків. Листки дрібні – до 2 мм. Надземна висота однорічних особин – 0,5-1,3 см. На наступний рік або два відбувається подальше наростання первинного пагону без його галуження. Порядок галуження кореня досягає чотирьох. Висота особин становить 1,5-2 см. Поступово збільшується оліснення пагона. Листки на одній особині завжди різної величини – нижні найменші від 2 мм до найбільших на верхівці пагона, довжиною до 7 мм. Листки ювенільних особин відрізняються від листків дорослих рослин тим, що вони в декілька разів менші, більш округлі. Краї листків не загнуті до середини або загнуті лише незначно. У віці 2-3 років відбувається перше моноподіальне галуження первинного пагону. Тривалість ювенільної фази – до 4 років.

Іматурна фаза триває від 4-5 року життя протягом наступних 2-4 років. В цей час у особин, які мають у висоту по 3-6 см, порядок галуження кореня досягає семи, листки набувають форми і розмірів, близьких дорослим особинам. У особин віком 8-10 років формуються вже дорослі структури, чим і означається початок віргінільної фази. Починається інтенсивне щорічне збільшення величини річних приростів пагонів (до 3 см на рік). Через 2-3 роки особина може переходити у генеративну фазу. На даному етапі онтогенезу особини десятирічного віку представляють собою кущик висотою 10-15 см з трьома порядками галуження надземного пагона і сімома порядками – підземного. Бокові надземні пагони лише незначно поступаються у швидкості росту термінальному пагону, тому висота особин не набагато перевищує її ширину і вертикальна проекція має округлу форму. Наступних декілька років, в залежності від умов екотопу, особина може наростати або лише ортотропно (чагарничкова ортотропна форма), або протягом цього періоду полягати і набувати життєвої форми сланичка. Розглянемо хід онтогенезу цих двох форм.

На пологих схилах у рододендрона ортотропне наростання пагонів продовжується до набуття особиною висоти до 50 см над рівнем ґрунту. При цьому довжина надземної невикоріненої частини пагонів досягає біля 80 см з порядком галуження 10-12. Периферійні пагони такої особини полягають, прикриваються опадом і вкорінюються. При цьому система головного кореня не втрачає своєї ролі і розвивається надалі. Додаткове вкорінення пагонів, що полягли, відіграє лише другорядне значення. З кожним роком генеративна особина утворює щораз більшу кількість квіток, продукує більше насіння. В заповідних умовах цвітіння відбувається щорічно і лише за випадкових негативних екзогенних впливів спостерігаються перерви у цвітінні генеративних особин. При надземній висоті особин біля 20-25 см форма їх вертикальної проекції близька до округлої. В подальшому онтогенезі спостерігається набуття ними овальної форми, бо відбувається вторинне вкорінення приземних пагонів та їх інтенсивніше приростання порівняно з невикоріненими ортотропними пагонами і особини швидше збільшуються в ширину, ніж у висоту. У віці біля 100 років середньовікова генеративна особина має наступні параметри: висота надземної частини – 50 см, ширина – 1,5-2,5 м. Порядок галуження надземних пагонів – 10-12. Діаметр головного кореня – до 2 см. Після 100-120 років починають прогресувати процеси старіння. Особини переходять у старий генеративний стан. Характерною ознакою даної фази є порушення компактності будови особини. Це відбувається з причини згасання швидкості наростання пагонів центральної частини особини і початку їх відмирання. Одночасно, периферійні пагони полягаючи, поширюються відцентрово. Поступово губиться подушковидна форма. Наступним етапом є відмирання значної частини надземних пагонів у центральній частині особини і

відмирання системи головного кореня. Периферійні вкорінені пагони втрачають зв'язок з материнським центром і перетворюються у самостійні особини повзучої форми. Значна частина таких партикул відмирає. У інших онтогенез у виді сланничка за сприятливих умов може бути невизначено тривалим.

Розглянемо подальший хід онтогенезу таких особин сланничкової форми. Найбільш сприятливими умовами для розвитку особин цієї форми є стрімкі схили. Нами досліджувалася популяція на г. Пожижевській на східному схилі стрімкістю 25°. Доросла особина представляє собою парціальний кущик висотою 20-25 см. Пагони приростають за рік на 1-2 см в залежності від життєвості особини. З такою ж середньою швидкістю пагони полягають вниз по схилу, прикриваються опадом, поступово занурюються у підстилку і вкорінюються. Підземна, вкорінена додатковими коренями частина пагонів в той же час поступово відмирає від кінця. Таким чином, водночас полягаючи і наростаючи, особина переміщується по схилу майже не змінюючи своїх розмірних параметрів. Загальна довжина зрілої генеративної особини біля 1м (60 см живої підземної частини і 40 см наземної). Вік надземної частини 20-30 років, а разом з підземною – 50-80 років.

В заповідних умовах спостерігаються різноманітні коливання життєвості і вікового стану особин переважно внаслідок несприятливих температурних умов перезимовування. Це у сукупності з чинниками едафотопу, взаємовпливу між рослинами і впливу зоологічних компонентів екосистеми в окремі роки призводить до падіння життєвості особин і популяції, що проявляється у перервах у цвітінні генеративних особин, переході частини особин у сенільний та квазісенільний вікові стани та відмирання. Процеси омолодження відбуваються внаслідок розвитку нових пагонів із сплячих бруньок в тій частині скелетних осей, яка розташована на межі вкоріненої і невикоріненої полеглої частини пагона, що перебуває в шарі підстилки. Ці пагони формування, які за рівнем омолодження аналогічні іматурним особинам, характерні у перші роки інтенсивними темпами приростання (2-3 см). Через 1-2 роки пагони полягаючи вкорінюються, галузяться і набувають габітусу віргінільних рослин, а через декілька років починають генерувати. Через 10-20 років підземний зв'язок з матірною особиною переривається і утворюється нова партикула. Тривалість життя сланких партикул, які беруть початок від однієї материнської особини насіннєвого походження, може бути невизначено довгою.

Під впливом антропогенних чинників, зокрема випасу і витогування, перебіг онтогенезу у рододендрону дещо змінюється. Найпомітнішими є різниці у тривалості та почерговості фаз онтогенезу. Витогування та випас помірних навантажень спричиняють відмирання частини особин внаслідок механічних пошкоджень. В перші роки антропогенного впливу чи в перші роки його інтенсифікації, поведінка популяції характерна масовими "квазівіковими" переходами особин. Різко збільшується чисельність субсенільної вікової групи за рахунок квазісубсенільних особин, які поповнюються з віргінільної та генеративної вікових груп. Характерне також падіння чисельності квітучих особин. Внаслідок довготривалого антропогенного впливу помірних навантажень чисельність популяції, знизившись, стабілізується. Врівноважується і віковий спектр популяції, набувши правостороннього вигляду. У ньому характерна тепер більша частка частково з прискоренням онтогенезу у віргінільній фазі, а частково зі зменшенням інтенсивності процесів вегетативного розростання і розмноження і, відповідно, зі зниженням

темтів поновлення і омолодження. В генеративній фазі, у свою чергу, скорочується тривалість молодого і середньовікового станів. Загальна тривалість повного онтогенезу особин і короткого онтогенезу партикул під впливом антропогенних чинників зменшується. Для *R. myrtifolium* не притаманні тривалі затримки і різкі прискорення онтогенезу, спалахи цвітіння і вторинний спокій а індивідуальний розвиток особин достатньо послідовний.

У заповідних умовах найвагоміші відмінності у популяціях пов'язані зі стрімкістю схилів та кам'янистістю поверхні ґрунту. На стрімких задернованих схилах і невисокій кам'янистості чисельність віргінільних особин найвища і досягає 80% у вікових спектрах популяцій. Серед генеративних переважають молоді або середньовікові особини. На пологих і кам'янистих ділянках домінують середньовікові і старі генеративні особини. На стрімких схилах за сприятливих умов для полягання і вкорінення вегетативна рухливість особин найвища, на пологих схилах – менша, а на кам'янистих ділянках найбільше обмежена. Перед виходами материнської породи, що є перепонами для полягання і вкорінення, відбувається нагромадження парціальних кущів. Тому їхня щільність і щільність пагонів у парціальних кущах різко зростає. У віковій структурі популяції на г. Пожижевській на кам'янистих ділянках домінують генеративні парціалі: 75%g (15 g1, 30 g2, 30 g3), 10v, 15ss, а на лучних ділянках – віргінільні: 80%v, 17g (9 g1, 5 g2, 3 g3), 3ss.

Вагому роль у формуванні парцел різної вікової структури відіграє ефект взаємної компенсації вегетативного і генеративного розмноження, який полягає у активації одного способу розмноження у разі пригнічення іншого. Якщо виникають умови, несприятливі для вегетативного розростання і розмноження, то активується цвітіння й утворення насіння. У випадку несприятливих умов для генеративного розмноження – стимулюється вегетативна активність. Окрім того, під час вищої вегетативної рухливості відносний вік особин (парціальей) менший. Парцели на ділянках інтенсивного вегетативного розмноження мають молодшу вікову структуру також завдяки глибокому омолодженню під час партикуляції.

Внутрішньопопуляційна просторова, вікова, віталітетна структура *R. myrtifolium* характеризується високою різноманітністю, що притаманне не лише для великих континуальних популяцій або метапопуляцій, але й для малих локальних популяцій. У межах популяції *R. myrtifolium* на горі Синяк в Горганах (1650 м н. р. м., пд.-зх., пн.-сх.) можна виділити декілька зон, які різняться між собою еколого-ценотичними умовами і, відтак, характеризуються відмінною структурно-функціональною організацією окремих локусів рододендрону – їх чисельністю, віковою та просторовою структурою, життєвістю тощо [2]. Наприклад, у північно-східній частині популяції характерним є розташування рододендрону у сусідстві з *Pinus mugo*, а також у значній мірі під її пологом. У цих умовах життєвість особин найвища. Висота дорослих особин становить 20-30 см. Річні прирости пагонів до 6 см. Віковий спектр цієї частини популяції лівосторонній з вираженим максимумом на віргінільній (60% особин) і молодій генеративній (25% особин) вікових групах. Просторова структура характеризується розташуванням груп особин стрічкоподібними локусами вздовж контурів гірської сосни смугами довжиною від декількох до десятків метрів і шириною до 0,5-1 (1,5) м.

У центральній і південно-західній частинах популяції віковий спектр правосторонній – домінують середньовікові й старі генеративні особини, котрі разом становлять біля 70% чисельності. У порівнянні з північно-східною частиною

популяції особини тут значно нижчої життєвості. Висота особин – 8-17 (20) см, а річні прирости пагонів в середньому 1,5 см. Розташовані особини переважно невеликими куртинами розміром 0,25-1 м², зрідка – 2-3 м². Зазначена ділянка слабо задернована, з кам'янистим плитким ґрунтом і проективним покриттям 50-70%. Популяцію перетинає туристична стежка, по обидва боки котрої на ширину 0,5-3 м рододендрон представлений локусами з домінуванням старих генеративних і частково субсенільних особин, що є результатом витоптування.

Найвища щільність популяцій *R. myrtifolium* притаманна за умов заповідання (табл. 1). Під час визначення щільності і чисельності популяцій необхідно враховувати, що дорослі морфологічно цілісні особини складаються з багатьох фітоценотичних облікових одиниць – парціалей (парціальних кущів або парціальних пагонів). Вікові спектри, визначені на основі парціалей, порівняно з обліком морфологічних особин, більш наочно відображають відмінності у структурі популяцій за різних режимів використання площ (табл. 2).

Таблиця 1

**Щільність і чисельність популяцій *Rhododendron myrtifolium*
за різних режимів використання**

Оселище популяції, висота н.р.м, експозиція	Режим використання	Щільність популяції, особин/ м ²	Чисельність ізольованих популяцій, особин
Пожижевська, 1700, пн.-зх.	Заповідання	3,3±0,4	Континуальна
Команова, 1700, пн.-сх.	Пограничний режим	2,6±0,3	4000
Штеришора, 1450, пн.	Випасання	1,7±0,1	2500
Синяк, 1650, пн., пд.	Витоптування	0,06±0,01	1200

Нормальні повночленні популяції з максимумом на віргінільних особинах властиві для *R. myrtifolium* у заповідних умовах. Слабкі природні або антропогенні порушення призводять до збільшення частки генеративних особин у вікових спектрах. Правосторонні спектри, у яких переважають зрілі генеративні та постгенеративні особини, виявлені у популяції, які розташовані в умовах високих антропогенних навантажень. Як приклад можна навести популяції на Близниці і Штеришорі за умов інтенсивного пасторального впливу (табл. 2).

У той час, як випасання спричиняє структурні зміни у популяціях більш-менш рівномірно по площі оселищ, витоптування і рекреація зумовлюють локальні (точкові, стрічкові) зміни. Витоптування і формування мережі стежок призводить до інсуляризації популяцій. Стежки є бар'єрами для вегетативної рухливості особин, домінуючий вектор якої спрямований вниз по схилу, і спричиняють тривалі негативні наслідки, сповільнюючи процеси самовідновлення. Особливо негативна роль тих стежок, що пролягають поперек стрімких схилів. У цьому випадку відбувається вагома зміна просторово-вікової структури, щільності і чисельності навколишніх популяційних фрагментів: вище стежок формується нагромадження особин, а нижче – їх розрідження.

Таблиця 2

Вікова структура популяцій *Rhododendron myrtifolium* за різних режимів використання (над ризкою – щільність парціалей/ м², під ризкою – %)

Назва популяції	Режим використання	Вікові групи					
		v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s
Пожижевська	Заповідання	<u>98.7</u> 74	<u>7.3</u> 5	<u>2.4</u> 2	<u>8.9</u> 6	<u>14.2</u> 11	<u>2.2</u> 2
Штеришорська	Слабкий випас	<u>65</u> 35	<u>56</u> 30	<u>37</u> 20	<u>17</u> 9	<u>7</u> 4	<u>4</u> 2
Штеришорська	Інтенсивний випас	<u>11.6</u> 15	<u>9.3</u> 12	<u>6.2</u> 8	<u>34.9</u> 45	<u>12.4</u> 16	<u>3.1</u> 4

На пологих схилах популяції *R. myrtifolium* менш вразливі до витоптування. В умовах дослідного фітоценозу на г. Туркул (1820 м, пд.-зх.) у популяції *R. myrtifolium* притаманна вища буферність до витоптування порівняно з більшістю інших видів – *Vaccinium uliginosum* L., *V. myrtillus*, *Hieracium alpinum* L., *Homogyne alpina* (L.) Cass., *Carex sempervirens* Vill. і *Pulsatilla alba* Reichenb. У *R. myrtifolium* нижча стійкість ніж у *Festuca supina* Schur і *Juncus trifidus* L., але буферність порівняльна. Внаслідок випасу і витоптування популяції *R. myrtifolium* зазнають різкого зниження життєвості, проте у них порівняно вища інтенсивність вегетативної реколонізації. Особливо ефективний вектор реколонізації від мікропідвищень, де краще зберігаються особини *R. myrtifolium* внаслідок меншої інтенсивності витоптування, до мікропонижень. Від периферії оголених ділянок до їх середини *R. myrtifolium* поширюється зі швидкістю до 4 см на рік щільним фронтом вегетативних пагонів і за рахунок творення сприятливого мікрофітоклімату формує умови для реколонізації іншими видами. На цих ділянках характерна висока галузистість *R. myrtifolium* зі щільністю до 40 пагонів/дм².

На даній дослідній площі серед ситничника рододендронно-лохинового було мікрогрупування лохинника рододендронно-ситникового. Але внаслідок витоптування вівцями мікрогрупування деградувало. Станом на 2008 рік, тобто внаслідок 20-річної демутації після припинення випасання, ще 30% площі угруповання мозаїчно оголено. Від країв оголені локуси заростають вегетативними діаспорами *R. myrtifolium* і у меншій мірі *Rhodococcum vitis-idaea* (L.) Avror., від середини – *Festuca supina*, *Campanula alpina* Jacq. і частково *Hieracium alpinum*. Наявне також насіннєве поновлення *Rhododendron myrtifolium*. Загалом процес заростання дуже повільний, що характерне для біотопів альпійського поясу. У цьому угрупованні найбільша роль у реколонізації належить *R. myrtifolium*.

Рівень буферності, визначений за пороговими значеннями антропогенних навантажень або природних порушень, за яких популяції ще здатні до самовідновлення, не пов'язаний прямою залежністю зі швидкістю відновних

процесів. У популяції *R. myrtifolium* встановлено високу здатність до відновлення навіть після інтенсивного випасання і витоптування їй, водночас, низьку буферність за тривалістю відновлення, котра становить більше 10 років.

Висновки

На даний час головну загрозу існуванню популяції *R. myrtifolium* становить вплив гірського туризму, інтенсивність якого невинно зростає. Витоптування і розширення мережі стежок призводить до інсуляризації популяцій, зменшення їх площі та чисельності, порушення просторової і вікової структури.

У популяції *R. myrtifolium* встановлено високу здатність до самовідновлення після антропогенних порушень. Однак швидкість відновних процесів повільна і може становити у випадку інтенсивних навантажень десятки років. Найвища щільність популяції *R. myrtifolium* притаманна за умов заповідання.

1. Кияк В.Г. Зміни життєвих форм видів альпійських фітоценозів // Структура високогірних фітоценозів Карпат. – К.: Наук. думка, 1993. – С. 89-96.
2. Кияк В.Г., Білонога В.М. Структура популяції *Rhododendron myrtifolium* Schott et Kotschy на г. Синяк (Горгани) // Актуальні питання досліджень рослинного покриву Українських Карпат: Матер. міжнарод. Регіональ. Наук. конф., присвяченої 100-річчю проф. С.С.Фодора. – Ужгород, 2007. – С. 58-59.
3. Комендар В.І. *Rhododendron kotschyi* Simonk. // Червона книга України. Рослинний світ. – Київ: Українська енциклопедія, 1996. – С. 57.
4. Мазуренко В.В. Жизненные формы вересковых кустарничков // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1982. – Т.87, Вып. 3. – С. 46-57.
5. Малиновський К.А. Рослинність високогір'я Українських Карпат. – К.: Наук. думка, 1980. – 280 с.
6. Малиновський К.А., Крічфалушій В.В. Рослинні угруповання високогір'я Українських Карпат. – Ужгород, 2002. – 244 с.
7. Малиновський К.А., Царик Й.В., Жилиєв Г.Г., Дмитрах Р.І., Кияк В.Г., Кобів Ю.Й., Манчур М.М. Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат. – К.: Наук. думка, 1998. – 176 с.
8. Серебряков Н.Г. Экологическая морфология растений. – М.: Высшая шк., 1962. – 378 с.
9. Тимчишин Г.В. Біологія та особливості культури рододендронів (*Rhododendron L.*) на Західному Поділлі.- Автореф. дис. ...кандид .біол . наук., К. – 2003. – 24 с.
10. Царик Й., Жилиєв Г., Кияк В., Кобів Ю., Данилик І., Дмитрах Р., Сичак Н., Білонога В., Нестерук Ю. Внутрішньопопуляційна різноманітність рідкісних, ендемічних і реліктових видів рослин Українських Карпат. – Львів: Поллі, 2004. – 198 с.
11. Ценопопуляції рослин (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976.– 216 с.
12. Черевко М.В., Сапоженкова Т.В., Динаміка схожості та особливості проростання *Rhododendron kotschyi*. Укр. ботан. журн, 1975– 32, № 3. – С. 361-362.
13. Чопик В.І. Високогірна флора Українських Карпат. — К.: Наук. думка, 1976. – 270 с.
14. Boratyński A., Piwczynski M., Didukh Y.P., Tasenkevich L., Romo A., Ratyńska H. Distribution and phytocoenotic Characteristics of relict Populations of *Rhododendron myrtifolium* (Ericaceae) in the Ukrainian Carpathians // Polish Botanical Studies, 2006. – № 22. – P. 53-62.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів
e-mail: vlodkokyjak@rambler.ru

УДК 581.18:582.34

Я.Д. Хоркавців, О.Т. Демків

ВЗАЄМОВПЛИВ СВІТЛА І ГРАВІТАЦІЇ НА ТРОПІЗМИ ПРОТОНЕМИ ТА МОРФОГЕНЕЗ ГАМЕТОФІТУ МОХІВ

Хоркавців Я.Д., Демків О.Т. Взаимовлияние света и гравитации в тропизмах протонемы и морфогенезе гаметофита мхов // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 143-148.

Свет и гравитация взаимодействуют на низких интенсивностях освещения и влияют на выраженность гравичувствительности, ориентацию роста столонов и реверсию гравитропизма. Гравитация способствует ускоренному развитию почек гаметофоров на апикальных клетках протонемы. Морфогенез протонематической дерновинки регулируется, в первую очередь, эндогенными факторами, действие которых подавляет свет или гравитация.

Khorkavtsiv Ya. D., Demkiv O.T. The influence of light and gravity on the tropisms of protonemata and morphogenesis of moss gametophyte // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 143-148.

On the low light intensity the interaction among gravity and light influences on the alignment to gravity, orients gravitropic growth and reverses gravitropism. The gravity accelerates the development of protonemata and stimulates the transformation of the apical cells into gametophore buds. First of all endogenous factors being masked by gravity or light are necessary for the spiral growth of protonemata mats.

Флористичний аналіз бріюфлори Карпат є частиною ботанічних досліджень на високогірному стаціонарі „Пожижевська”, а підставою для лабораторних робіт незмінно залишається морфологія мохів. Об’єктом вивчення морфології є протонема – ювенільна стадія розвитку мохів, яку успішно використовують у різних галузях біології, у тому числі, космобіології. У спільних проектах на російських біосупутниках „Бион-11” і „Фотон” та американському кораблі „Columbia” ставили завдання – з’ясувати участь світла і гравітації у ростових рухах протонем. З-поміж різних типів клітин протонема мохів відома своєю чутливістю і ростовою відповіддю на дію світла та гравітації. Сприйняття і реалізація стимулів відбуваються в одній апікальній клітині, що сприяло широкому використанню мохів для досліджень фото- і гравічутливості. Протонема мохів на світлі росте плагіотропно, орієнтуючись перпендикулярно до напрямку світла і гравітації. У темряві утворюється пучок направлених вверх столонів. Ростові рухи мають виражений адаптивний характер. На світлі така форма росту забезпечує максимальне використання освітлення, а у темряві є найкоротшим шляхом до світла. У вищих рослин світло і гравітація взаємодіють з гравітропізмом, що виявляється у габітусі або формі крони дерев, а їх різноманітність розглядають як прояв адаптації [5]. Метою роботи було вивчити вплив світла різної інтенсивності і направленості на ріст та морфогенез гравітропної протонемі мохів.

Матеріал і методика досліджень

У роботі використані розповсюджені і добре вивчені експериментально види мохів: *Ceratodon purpureus* Brid., *Physcomitrella patens* B.S.G., *Pottia intermedia* (Turn.) Fürnr. і *Barbula unguiculata* Hedw.

Стерильні культури мохів отримали в лабораторних умовах. Відбирали дозрілі коробочки, стерилізували їх 1 хв. 1% сулемою, відмивали у дистильованій воді і висівали спори на агаризоване поживне середовище Кнопа у чашки Петрі. Чашки ставили у люмінестат і протонему вирощували у контрольованих умовах освітлення 2,0-2,5 тис. лк, температури 18-22°C і вологості 85-90%. Семиденні дернинки мохів знімали з агару препарувальною голкою і у вигляді клубка розміром 0,2 мм переносили на свіже середовище з 0,15 М глюкозою. Чашки поміщали у чорні картонні коробки і для гравістимуляції протонеми ставили вертикально. У такому положенні протонема росла у темряві негативно гравітропно протягом 5-7 діб. Для дослідження впливу світла на гравічутливість та орієнтацію гравітропного росту (позитивний чи негативний гравітропізм) використали синє і червоне світло різної направленості. Вертикально орієнтовані чашки з протонемою *Ceratodon purpureus* освітлювали 24 год. направленим синім ($\lambda = 405$ нм) і червоним ($\lambda = 660$ нм) світлом інтенсивністю $6 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сек}^{-1}$. Вимірювали кути між напрямом росту до і після опромінення, за якими визначали величину фото- і гравітропного згину. Контролем була протонема, чашки з якою оберталися на кліностації із швидкістю 2 об/хв, що імітувало умови невагомості. Чашки аналогічно освітлювали синім і червоним світлом. Для визначення участі гравітації у морфогенезі чашки із гравітропною протонемою *Pottia intermedia* виставляли на три доби на біле освітлення (50–100 лк) і спостерігали за утворенням бруньок. Дернинки спіральної форми отримували з вегетативних клонів *Barbula unguiculata* і *Ceratodon purpureus*, які вирощували 5-7 днів у темряві, а тоді переносили на світло або кліностаг. Через два тижні цифровою фотокамерою "Nikon" реєстрували морфологічні зміни у формуванні бруньок і формі дернинок.

Результати досліджень

Протонема мохів у темряві росте негативно гравітропно пучком столонів направлених від вектора гравітації, проявляючи, таким чином, чутливість до гравітації. Для індукції гравічутливості кореневої системи рослин необхідне червоне світло і корені деяких рослин у повній темряві ростуть горизонтально. Отже, гравітаційна реакція вимагає фототропного стимулу. У протонемі мохів взаємодія між світлом і гравітацією відбувається на рівні тропізмів, а світло як потужніший фактор пригнічує гравітропний ріст. Тому досліджували низькі інтенсивності освітлення, а те, що для мохів ефективне як червоне, так і синє світло використали для аналізу обох ділянок спектра. Для визначення взаємодії між світлом і гравітацією проведені експерименти з різними інтенсивностями червоного світла і різною направленістю світла. Встановлено, що варіабельність кутів згину після освітлення червоним світлом не залежить від вектора дії світла і гравітації [1, 10, 13]. На високих інтенсивностях бокового світла ріст протонеми орієнтований фототропно без будь-якого прояву гравітропізму. На низьких інтенсивностях – від 0,2 до

1,0 мкмоль·м⁻²·сек⁻¹ варіабельність росту була високою, але гравітропізм статистично переважав фототропізм. Отже, вища від 0,2 мкмоль·м⁻²·сек⁻¹ інтенсивність освітлення інгібувала вплив гравітації на фототропізм. В експериментах, проведених на космічному кораблі “Columbia”, встановлено, що на низькій 50 нм·м⁻²·сек⁻¹ інтенсивності червоного світла, 70% верхівок апікальних клітин орієнтувалися до світла, тоді як у земних умовах (1g) така інтенсивність була пороговою. Тобто, гравітація знижує поріг чутливості фототропізму. Показано, що афототропний мутант, який виявляв гравітропну реакцію на червоному світлі, втрачав її, якщо фітохромну функцію мутанта відновили екзогенним білівірдином [12]. Це підтверджує наявність від’ємної кореляції між граві- і фототропізмом. За результатами порівняльних досліджень впливу червоного і синього світла на гравітропізм встановлено, що червоне світло краще інгібувало гравітропний ріст, ніж синє. 4-год. експозиція протонемі *Ceratodon purpureus* на червоному світлі затримувала гравіреакцію, порівняно з темрявою, на 24 год., а на синьому – на 12 год. [7]. Тобто, післядія червоного світла була тривалішою від синього, а гравітропізм відновлювався швидше після освітлення синім світлом.

Синє освітлення, крім того, що інгібувало гравітропізм *C. purpureus*, якісно змінювало напрям росту (рис 1а, б). Якщо зорієнтували синє світло інтенсивністю 6 мкмоль·м⁻²·сек⁻¹ перпендикулярно до площини росту, тобто роз’єднали фото- і гравітропний ріст, то протонема, на відміну від негативного гравітропізму, росла позитивно гравітропно, тобто вниз, як, наприклад, ризоїди *Chara*. Це свідчить, що клітини протонемі зберегли чутливість до поляризаційної дії гравітації, але змінили напрям росту. Показано, що низькі інтенсивності світла порушували регенерацію протопластів *Ceratodon purpureus* і клітини втрачали здатність до полярного утворення позитивно чи негативно фототропних ростків [14]. Отже, до системи гравічутливості апікальних клітин протонемі належить два процеси: відчуття вектора гравістимулу і орієнтацію росту.

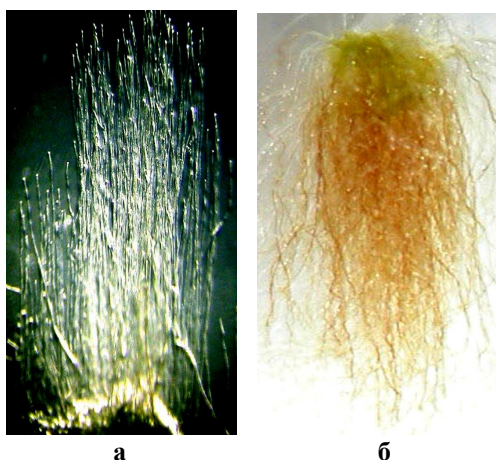


Рис. 1. Негативно (а) і позитивно (б) гравітропний фенотип протонемної дернинки *Ceratodon purpureus*. Зб.: 3×

Порівнюючи реакцію протонеми на червоне і синє світло, припускаємо, що модуляція гравітропізму здійснюється, принаймні, через дві фоторецепторні системи, які діють різними шляхами. Червоне світло через фітохромну систему інгібує гравітропізм, а синє, діючи через криптохром або інший рецептор синього світла, не тільки послаблює гравітропізм, а й змінює його напрям.

Нестійку зміну гравітропізму *Ceratodon purpureus* спостерігали під час поділу клітин [14]. Подібний ефект відомий також для стolonів *Physcomitrella patens* [9], які після клінонстатування змінили гравітропну реакцію. Для обох видів використали мутантні лінії і показали, що гравітропізм – генетично закріплена форма росту. Синє світло змінювало напрям росту лише дикої форми *C. purpureus*, але не впливало на мутантну [7, 12]. Можливо, що генний продукт відповідальний за гравітропізм дикої форми, є світлозалежний білковий репресор. Генетичний аналіз групи мутантів *C. purpureus* з різною орієнтацією до вектора гравітації дав можливість авторам [9] дійти висновку, що контроль гравіфенотипів здійснює один ген, продукт активності якого відповідальний за упорядкування і орієнтацію росту.

Дослідження розвитку гравітропної протонеми *Pottia intermedia* на світлі свідчать, що гравітація сприяє пришвидшеному закладанню бруньок і формуванню листкостеблових пагонів. Після перенесення протонеми із темряви на світло на третю добу на апікальних клітинах головних стolonів під впливом низьких інтенсивностей освітлення поступово утворювалися бруньки гаметофорів (рис. 2 а, б).

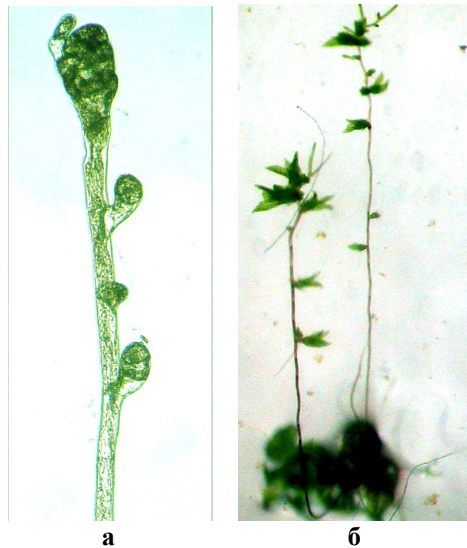


Рис. 2. Гравітропні стolonи *Pottia intermedia* із бруньками, які утворилися після перенесення протонеми із темряви на світло: **а** – початкові стадії закладання бруньок на апікальній та інтеркалярних клітинах; **б** – формування із бруньок листкостеблових пагонів. Зб.: **а** – 25×; **б** – 2×

По дві-чотири або й більше бруньок закладалося на одній субапікальній клітині і бокових відгалуженнях, а надалі вони розвивалися й на інших клітинах вздовж

столону. Обов'язковою передумовою брунькоутворення є диференціація клітин каулонемати з косими перетинками і утворення ризоїдів, що регулюється фітогормонами. Проте гравітація пришвидшила розвиток гаметофіту, оминаючи послідовність цих стадій. Попередньо встановлено, що цитокиніни та ІОК контролюють диференціацію апікальних клітин *P. intermedia* у бруньки гаметофорів [3]. Можна припустити, що розподіл фітогормонів визначає потік метаболітів і активність атрагуючого центру в апікальній клітині. Після кліноостатування бруньки гаметофорів закладалися по всій довжині столону. Отже, якщо змінили направлену дію гравітації внаслідок кліноостатування, то це дало можливість, по-перше, розділити ріст у темряві від гравітропізму, а по друге – ініціювати формування бруньок на усіх інтеркалярних клітинах. Очевидно, векторна направленість сили гравітації посилила акропетальний транспорт речовин, що є передумовою компетенції верхівкових клітин гравітропної протонемати до брунькоутворення.

Іншим проявом гравіморфогенезу є фенотип протонематичної дернинки. На світлі протонемна дернинка проаналізованих мохів мала симетричну форму і бокові столони, як і головні, росли радіально. У *Physcomitrella patens* і *Barbula unguiculata*, залежно від умов освітлення, окремі столони росли дугоподібно або й ціла дернинка мала спіральну форму (рис. 3 а, б).

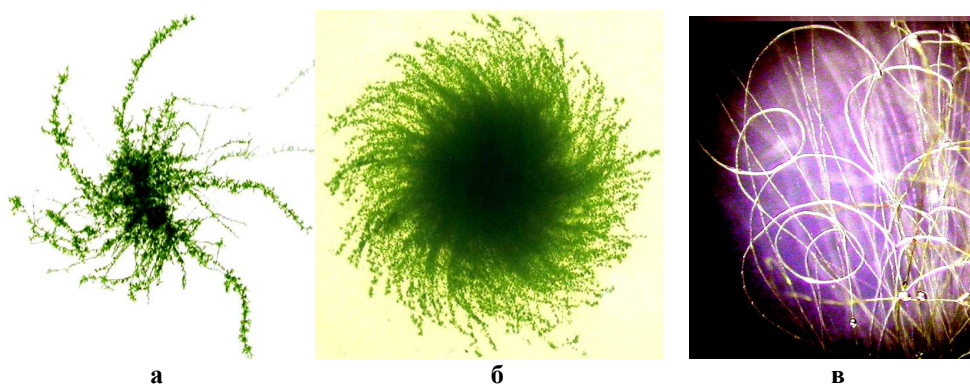


Рис. 3. Дугоподібні столони *Physcomitrella patens* (а), спіральна дернинка *Barbula unguiculata* (б) та гвинтоподібно закручені столони *Ceratodon purpureus* (в). Зб.: а, б – 4×; в – 10×

Протонема *B. unguiculata* добре розвивається на світлі, а після диференціації каулонемати столони синхронно закручуються у вигляді спіралі і завдяки зміні напрямку росту дернинка набуває спіральної форми (3 б). Дернинки *Ceratodon purpureus* у темряві в умовах мікрогравітації або кліноостатування росли спірально, інколи столони утворювали гвинтоподібні спіралі (рис. 3 в) і дернинка мала віялоподібний вигляд. На світлі форма дернинки *C. purpureus* постійно була радіальна. Вперше морфологічну форму спіральної дернинки описали Л. Кофлер і М. Бопп [8, 11], а згодом А.С. Лазаренко і співробітники [3, 4]. М. Бопп і Л. Кофлер вважали, що причиною спіралізації протонемати є гравітація і світло, а ендогенні процеси не беруть у цьому участі. Е. Синнот [6] припускав, що спіральність ініціюється нахилом клітинної перетинки під час мітозу апікальної клітини.

Проведені нами лабораторні експерименти, коли спіральні структури *B. unguiculata* формувалися на світлі в умовах 1g, а у *C. purpureus* – у темряві під час кліностатування, та унікальні досліди у Космосі, коли спіральна форма *C. purpureus* розвивалася за відсутності світла і гравітації, свідчать, що морфогенез регулюється, насамперед, ендогенно, але світло і гравітація контролюють цей процес. Це підтверджує спадкову природу спірального морфогенезу дернінок, домінування якого у життєвій формі росту мохів приховане впливом світла або гравітації.

Висновки

Встановлено, що світло і гравітація взаємодіють у тропізмах протонеми і змінюють гравічутливість та просторову орієнтацію стolonів аж до реверсії гравітропізму. Спіральна форма дернінок є спадковою морфогенетичною ознакою та наслідком взаємовпливу світла і гравітації.

1. Демків О.Т., Хоркавців Я.Д., Кардаш О.Р. // Спільний американсько-український експеримент SPM на космічному кораблі "Columbia" // Праці наукового товариства імені Шевченка. – Львів, 1999. – III – С. 13-18.
2. Демків О.Т., Хоркавців Я.Д., Кияк Н.Я., Кіт Н.А. Вплив гравітації на фотоморфогенез протонеми *Pottia intermedia* (Turn.) Fürng., Pottiales // Укр. ботан. журн. – 2005. – № 3. – С. 329–337.
3. Демків О.Т., Кордюм Е.Л., Хоркавців Я.Д., Таїрбеков М.Г. // Космічна наука і технологія. – 2006. – 12, № 5/6. – С. 30-35.
4. Лазаренко А.С., Коваленко А.П., Пашук Х.Т. Деякі спіральні структури протонеми листяних мохів // Укр. ботан. журн. – 1961. – 18, № 6. – С. 89-98.
5. Минина Е.Г., Ларионова Н.А., Третьякова И.Н. Гравитационные адаптации у лесных древесных растений // Журн. общ. биол. – 1984. – 45, № 5. – С. 687-694.
6. Синнот Э. Морфогенез растений. – М.: ИЛ, 1963. – 603 с.
7. Хоркавців О.Я., Демків О.Т. Гравітропна реакція протонеми моху *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. та її модифікація світлом // Космічна наука і технологія. – 1999. – 5, № 5/6. – С. 110-117.
8. Vopp M. Versuche zur Analyse von Wachstum und Differenzierung des Laubmoosprotonemas // Planta, 1959. – 53. – S. 178-197.
9. Cove D.J., Qutrano R.S. Agravitropic mutants of the moss *Ceratodon purpureus* do not complement mutants having a reversed gravitropic response // Plant, Cell and Environment. – 2006. – 29. – P. 1379-1387.
10. Kern V.D., Sack F.D. Irradiance-dependent regulation of gravitropism by red light in protonemata of the moss *Ceratodon purpureus* // Planta. – 1999. – 209. – P. 299-307.
11. Kofler L. Croissance spiralee du protonema de *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth. // C.R. Acad.Sci. – Paris. – 1957. – 245. – P. 1823-1825.
12. Lamparter T., Esch H., Cove D., Hartmann E. Phytochrome control of phototropism and chlorophyll accumulation in the apical cells of protonemal filaments of wildtype and an aphototropic mutant of the moss *Ceratodon purpureus* // Plant Cell Physiol. – 1997. – 38, № 1. – P. 51-58.
13. Ripetskyj R.T., Kit N.A., Chaban Ch.I. Influence of gravity on the photomorphism of secondary moss protomenata // Adv. Space Res. – 1999. – 23, № 12. – P. 2005-2010.
14. Wagner T.A., Sack F.D. Gravitropism and gravimorphism during regeneration from protoplasts of moss *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. // Planta. – 1998. – 205. – P. 352-358.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів
e-mail: morphogenesis@mail.lviv.ua

УДК 582.32.575.17

О.Л. Баїк

МІНЛИВІСТЬ МОХУ *AMBLYSTEGIUM SERPENS* (HEDW.) SCHIMP. З РІЗНИХ ЕКОТОПІВ

Баїк О.Л. Изменчивость мха *Amblystegium serpens* (Hedw.) Schimp. из различных экотопов // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 149-154.

Электрофоретически показано более существенные изменения спектра кислых растворимых белков и множественных молекулярных форм эстеразы под влиянием свинца у популяций *A. serpens* из с. Дубина.

Экспериментально доказано, что изменения экспрессии генов под влиянием тяжелых металлов непосредственно зависят от уровня пloidности. Кроме того, установленная взаимосвязь между активностью ядерно-зависимого синтеза и стойкостью к токсическому влиянию тяжелых металлов может свидетельствовать о протекторной роли термического шока.

Baik O.L. Variability of the moss *Amblystegium serpens* (Hedw.) Schimp. from different ecotopes // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 149-154.

We showed considerable changes of electrophoretical spectra of acid soluble proteins and multiple molecular forms of esterase under the influence of lead in populations of *A. serpens* from v. Dubyna.

It has been experimentally established, that changes of gene expression under the influence of heavy metals directly depend on ploidy level. Moreover, correlation between activity of nuclear-dependent synthesis and stability to toxic action of heavy metals can indicate the protective role of thermal shock.

У ході еволюції мохи виробили певний адаптивний потенціал щодо впливу екстремальних факторів довкілля і реалізують його за допомогою морфо-фізіологічних, біохімічних і генетичних механізмів залежно від ступеня і часу дії фактора. Еволюція адаптивних змін у вищих рослин пов'язана з необхідністю забезпечення максимального пристосування і збереження здатності змінюватися відповідно до умов середовища. Підвищену стійкість рослин до важких металів пов'язують з утворенням нових форм і різновидностей рослин індиферентніших до підвищених концентрацій важких металів в природному середовищі, ніж рослини фонових популяцій. Механізми металостійкості рослин можуть реалізуватися внаслідок затримки поглинання важких металів рослинами, формування бар'єрів, що запобігають активному їх транспорту до органів рослин, іммобілізації важких металів і переведення їх у неактивні форми, а також посилення захисних метаболічних процесів до дії поллютантів [2, 6]. Як зазначає Д. Шов [9], підвищена стійкість до цинку і міді популяцій *Funaria hygrometrica*, що зростають на ґрунтах з високим вмістом цих металів, порівняно з фоновими популяціями, може бути зумовлена природним відбором генотипів, що мають підвищену здатність до синтезу фітохелатинів. Адаптація рослин до впливу поллютантів можлива, очевидно, лише у вузькому діапазоні концентрацій та за певних умов довкілля. Всі адаптивні перебудови метаболізму рослин пов'язані з реакцією на зміну факторів зовнішнього середовища.

Для оцінки мінливості популяцій *Amblystegium serpens* (Hedw.) Schimp., індукованої техногенним забрудненням, досліджувався вплив хлориду ртуті та нітрату свинцю у різних концентраціях (10^{-5} – 10^{-3} М) на спектр кислих розчинних білків та множинних молекулярних форм естерази мохів, зібраних з різних екоотопів та можливу роль температурного стресу у його нормалізації.

Матеріал і методика досліджень

Коробочки *A. serpens*, зібрані у с. Дубина Сколівського району Львівської області (НПП «Сколівські Бескиди» (дубовий ліс) – 20- та 40-хромосомні раси, м. Львові: Стрийському парку (поблизу автотраси) та Шевченківському гаю (мішаний ліс), стерилізували протягом 2 хв. розчином 0,1%-ної сулеми і старанно промивали стерильною дистильованою водою. Асептично виготовлену однорідну суспензію спор висівали на агаризоване середовище Кноп П. Рослини вирощували на 16-годинному світловому дні (3000–3500 лк) за температури 18-22°C. У двомісячних гаметофорів окремих дернинок аналізували електрофоретичний спектр множинних молекулярних форм естерази. Для аналізу гаметофори розділяли на три групи: контроль; гаметофори, які перед аналізом обробляли 10^{-3} М розчином HgCl_2 1 хв. або 10^{-3} М розчином $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ 18 год. і короткочасно промивали дистильованою водою. У результаті такої обробки приблизно половина піддослідних гаметофорів втрачала здатність до регенерації. Третю групу становили гаметофори, що оброблялись металами впродовж 36 год. Окремо аналізували гаметофори, які витримували протягом 2 год. за температури 41°C перед обробкою розчинами солей металів. Рослини розтирали в охолоджену до 4°C трис-гліциновому буфері (рН 8,3), додаючи захисні агенти (100 мг трилону Б, 400 мг аскорбінової кислоти на 8 мл буфера та 0,06 мл меркаптоетанолу; співвідношення рослинного матеріалу до буфера 1:1). Одержану масу центрифугували при 3 тис. об/хв. До супернатанту додавали 70% розчин сахарози з розрахунку 0,2 мл розчину сахарози на 1 мл екстракту [10]. На поверхню гелю в електрофоретичних стовпчиках наносили витяжки об'ємом до 0,25 мл, які містили 50-250 мкг білка. Вміст білка визначали за методом О.А. Лоурі [7]. Для виявлення естерази застосовували інкубаційне середовище з 5-броміндоксилацетатом [8].

Результати досліджень та їх обговорення

Важкі метали залежно від концентрації та часу дії можуть пошкоджувати клітини та тканини рослин, не здійснювати помітного впливу або ж навіть стимулювати їх захисні механізми [3, 4]. Із зростанням концентрації $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ спостерігалась тенденція послаблення інтенсивності високомолекулярних фракцій кислих розчинних білків (ММ 272 – 132 кД) усіх досліджуваних популяцій *A. serpens*, а у зразках із с. Дубина та Шевченківського гаю посилились фракції білків із ММ 95 і 66 кД. Натомість зростала інтенсивність низькомолекулярних фракцій білка. Крім того, сублетальні концентрації свинцю індукували появу фракції кислих розчинних білків з ММ 29 кД у рослин з різних місцевиростань, а у сколівських зразках посилилась ще інтенсивність фракції з ММ 35 кД. Під впливом 10^{-5} – 10^{-4} М розчину нітрату свинцю послабилась інтенсивність фракцій множинних молекулярних форм естерази з ММ

272, 66 та 45 кД в усіх досліджуваних зразках *A. serpens*. Ще відчутнішим виявився вплив сублетальної (10^{-3} М) концентрації $Pb(NO_3)_2$ на спектр множинних молекулярних форм естерази всіх досліджуваних популяцій. Так, у рослин із Стрийського парку та с. Дубина зникли фракції множинних молекулярних форм естерази з ММ 45 і 29 кД. Крім того, у мохів з с. Дубина відсутня фракція естерази з ММ 35 кД, наявна у контролі (рис. 1). Отже, істотніший вплив свинцю на електрофоретичний спектр кислих розчинних білків та множинних молекулярних форм естерази виявився у моху, зібраного в с. Дубина.

Відомо, що передобробка проростків ячменю низькими концентраціями свинцю зумовлювала підвищення стійкості до подальшої дії високих концентрацій металу. Пояснюється це активацією у рослин адаптивних процесів [5]. Очевидно, що такі процеси мають місце у випадку зразків *A. serpens* з різних екотонів. Можливо, різна токсикотолерантність моху *A. serpens* з різних місцевиростань до важких металів може зумовлюватися генетичною мінливістю.

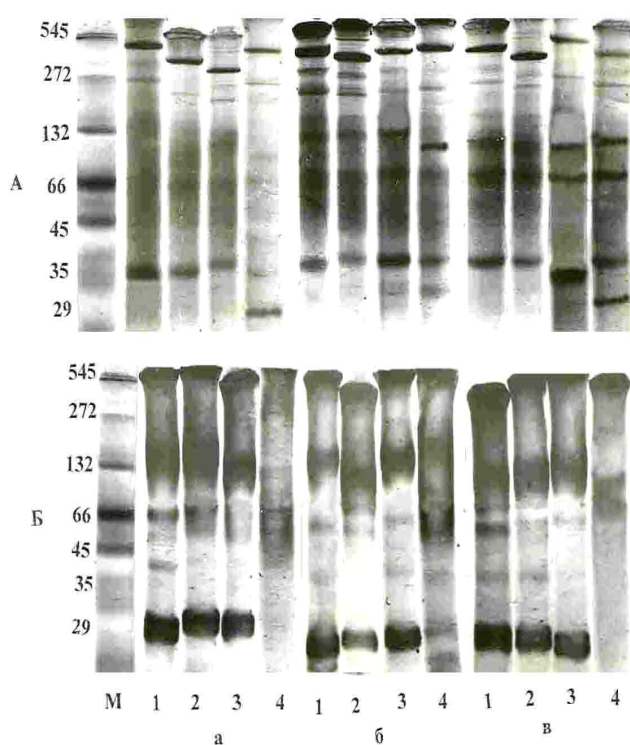


Рис. 1. Електрофоретичний спектр кислих розчинних білків (А) і множинних молекулярних форм естерази (Б) популяцій моху *Amblystegium serpens* з різних місцевиростань (а, б, в – відповідно із Стрийського парку, Шевченківського гаю та с. Дубина) під впливом різних концентрацій нітрату свинцю: 1 – контроль, 2 – 10^{-5} М, 3 – 10^{-4} М, 4 – 10^{-3} М.

Для дослідження мінливості *A. serpens* аналізували вплив нітрату свинцю на електрофоретичний спектр множинних молекулярних форм естерази 20- та 40-хромосомних рас. Як показали проведені експерименти з *A. serpens*, як і у випадку з *Pottia intermedia* (Turn.) Fürn. [1], важливу роль у нормалізації зміненого під дією солей ртуті та свинцю спектра множинних молекулярних форм естерази відіграють білки теплового шоку. За спектром множинних молекулярних форм естерази хромосомні раси амблістегіума повзучого відрізнялися у контролі лише інтенсивністю окремих фракцій. Короткочасна (1хв.) дія хлориду ртуті у концентрації 10^{-3} М спричинила у 20- та 40-хромосомних рас послаблення фракції естерази з ММ 45 кД. Крім цього, у 40-хромосомної раси зникла фракція естерази з ММ 35 кД і послабилась інтенсивність фракції естерази з ММ 29 кД. (рис. 2). Нормалізації спектра множинних молекулярних форм естерази 20- та 40-хромосомних рас сприяло попередня витримування рослин у термостаті протягом 2 год. за температури 41°C . Так, у 20-хромосомної раси відновилась фракція естерази з ММ 45 кД, а у 40-хромосомної раси – фракції з ММ 35 та 29 кД.

18-годинна обробка гаметофорів різних хромосомних рас *A. serpens* 10^{-3} М розчином нітрату свинцю спричинила появу фракції естерази з М 66 кД у 40-хромосомної раси і послаблення фракцій естерази з ММ 45, 35 та 29 кД обох рас. 36-годинна дія $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ зумовила ще й послаблення всіх високомолекулярних фракцій

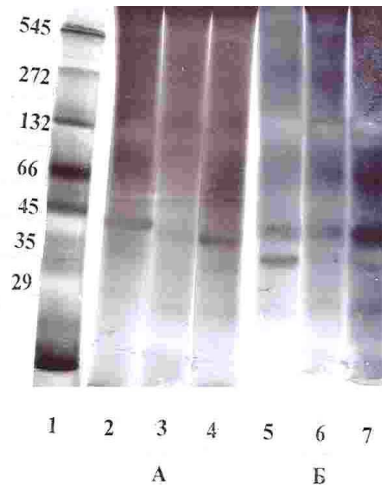


Рис. 2. Зміна електрофоретичного спектра естерази під впливом іонів Hg^{2+} 20- та 40-хромосомних рас *Amblystegium serpens* B.S.G. (відповідно А, Б): 1 – маркер, 2 і 5 – контроль, 3 і 6 – однохвилинна дія Hg^{2+} , 4 і 7 – однохвилинна дія Hg^{2+} з передобробкою температурою 41°C .

естерази обох рас (рис. 3). Як і у випадку з ртуттю, тепловий шок призводив до часткової нормалізації спектра множинних молекулярних форм естерази обох рас *A. serpens*, що може свідчити про протекторну дію температури щодо впливу важких металів. Отже, гаметофори *A. serpens*, які піддавалися тепловому шоку, виявляли

підвищену стійкість до високих концентрацій свинцю і ртуті. Під впливом теплового шоку відбувалась нормалізація спектрів множинних молекулярних форм естерази, модифікованих дією свинцю та ртуті на гаметофори мохів.

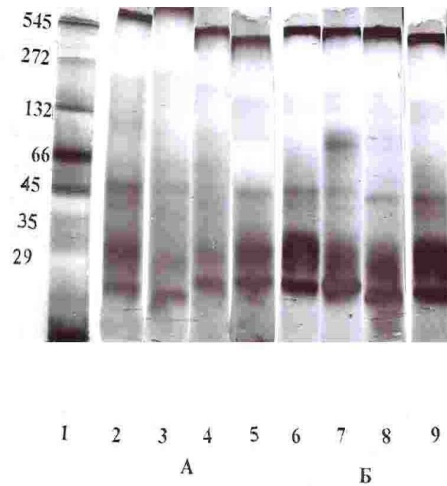


Рис. 3. Зміна електрофоретичного спектра естерази під впливом іонів Pb^{2+} 20- та 40-хромосомних рас *Amblystegium serpens* (відповідно А, Б): 1 – маркер, 2 і 6 – контроль, 3 і 7 – 18-годинна дія Pb^{2+} , 4 і 8 – 36-годинна дія Pb^{2+} , 5 і 9 – 36-годинна дія Pb^{2+} з передобробкою температурою $41^{\circ}C$.

Висновки

На підставі проведених досліджень показано, що відчутніший вплив свинцю на електрофоретичний спектр кислих розчинних білків та множинних молекулярних форм естерази виявився у популяції моху із с. Дубина. Очевидно, мохи із міських екоотопів є стійкішими до дії полютантів. Можливо, це може бути обумовлено генетичною пластичністю.

Рослини, що піддавались тепловому шоку, виявляли підвищену стійкість до летальних концентрацій важких металів. Можна припускати, що важливу роль у нормалізації зміненого під дією свинцю та ртуті ізозимного електрофоретичного спектра естерази відіграли білки теплового шоку.

1. Баїк О.Л., Ріпецький Р.Т. Вплив короточасної дії ртуті (Hg^{2+}) та свинцю (Pb^{2+}) на спектр множинних молекулярних форм естерази гаметофіту моху // Укр. ботан. журн. – 2003. – **60**, № 2. – С. 197-202.
2. Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях / Под ред. Кордюм Е.Л. – К.: Наук. думка, 2003. – 277 с.
3. Коршиков И.И. Адаптация растений к условиям техногенно загрязненной среды. – К.: Наук. думка, 1996. – 237 с.

4. Коршиков І.І. Стійкість і адаптація деревних рослин до дії поллютантів // Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліття. – К.: НАН України, 2001. – С. 48-52.
5. Таланова В.В., Титов А.Ф., Ботева Н.П. Влияние свинца и кадмия на проростки ячменя // Физиология и биохимия культурных растений. – 2001. – **33**, № 1. – С. 33-37.
6. Феник С.И., Трофимьяк Т.Б., Блюм Я.Б. Механизмы формирования устойчивости растений к тяжелым металлам // Усп. соврем. биол. – 1995. – **115**, № 3. – С. 261-275.
7. Lowry O.A., Rosenbrough N.J., Farr A.L., Randall R.I. Protein measurement with the Folin phenol reagent // J. Biol. Chem. – 1951. – **193**, № 1. – P. 265-275.
8. Rothe G. Unterschiede im Enzymmuster von Protonema, Moospflänsche, Sporogon und Kallus der Laubmooskrouzung *Funaria hygrometrica* x *Physcomitrium piriforme* // Beitr. Biol. Pflanz. – 1972. – **48**, № 3. – S. 433-444.
9. Shaw A.J. Genetic variation for tolerance to copper and zinc within and among populations of the moss *Funaria hygrometrica* // New Phytologist. – 1988. – **109**. – P. 211-222.
10. Taylor I.E.P., Schofield W.B., Elliot A.M. Analysis of moss dehydrogenases by polyacrylamide disc electrophoresis // Can. J. Bot. – 1970. – **48**. – P. 367-369.

Інститут екології Карпат НАН України, Львів
e-mail: morphogenesis@mail.lviv.ua

УДК 574.21: 577.112.388.2+504.064.36

В.І. Парпан, М.М. Миленька

ВМІСТ ВІЛЬНОГО ПРОЛІНУ У ЛИСТКАХ ДЕРЕВНИХ РОСЛИН ЯК ІНДИКАЦІЙНА ОЗНАКА ЕКОЛОГІЧНОГО СТАНУ УРБАНІЗОВАНИХ ТЕРИТОРІЙ

Парпан В.І., Миленька М.М. Содержание свободного пролина в листьях древесных растений как биоиндикационный признак экологического состояния урбанизированных территорий // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. – 155-160.

Исследовано влияние факторов урбанизированной среды на процессы накопления пролина в ассимиляционных органах *Salix caprea* L. и *Tilia cordata* Mill. в условиях Бурштынской урбоэкосистемы. Установлено наличие тесных корреляционно-регрессивных связей между концентрацией стресс-протекторной аминокислоты в листьях *Tilia cordata* и аккумуляцией тяжелых металлов опадом. У *Salix caprea* такая связь не обнаружена. Содержание свободного пролина в листьях древесных растений рекомендуется использовать в качестве биоиндикационного признака для оценки экологического состояния урбанизированных территорий.

Parpan V.I., Mylen'ka M.M. Contents of free proline of arboreal plants as indication sign of ecological state urbanized territories // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. – 155-160.

An influence of heavy metals on the processes of accumulation of free proline in the assimilatory organs of *Salix caprea* L. and *Tilia cordata* Mill. in the conditions of Burshtyn urboecosystem has been investigated. The presence of close correlative regressive dependences is set between the change of concentrations of stress-protected amino acid in the leaves of *Tilia cordata* and heavy metals accumulation in shedded leaves was determined. In *Salix caprea* marked association was not discovered. Proline contents in the leaves of arboreal plants is recommended to use as a bioindication criteria for the estimation of the territories ecological state.

Важливе значення при адаптації рослин до дії стресових чинників має зміна кількості вільних амінокислот унаслідок їх прямого зв'язку з метаболізмом білків [1, 3, 5-7, 20-22]. Однією з універсальних стрес-протекторних сполук вищих рослин є амінокислота пролін, яка за несприятливих екологічних умов спричинює поліфункціональний біологічний ефект, що виявляється не лише в осморегуляторній, але й в антиоксидантній, енергетичній та інших функціях, які забезпечують підтримку клітинного гомеостазу та його перехід у новий адаптивний стан [2, 9, 21-27].

В умовах зростаючого антропогенного пресингу, актуальності набуває вивчення ролі проліну у формуванні резистентності рослин до дії урботехногенних поллютантів, зокрема важких металів (ВМ). Такого роду дослідження є фрагментарними [5, 6, 9], а більша увага дослідників зосереджена на вивченні протекторної функції проліну відносно водного та сольового стресів [9, 21-27].

Метою роботи було з'ясувати особливості акумуляції вільного проліну асиміляційними органами деревних рослин за дії техногенних стресорів, відмінних за характером та інтенсивністю, та визначити перспективність використання цього показника для біоіндикаційних цілей в умовах Бурштинської урбоекосистеми.

Матеріал і методика досліджень

Дослідження проводили в межах Бурштинської урбоєкосистеми, яка знаходиться в Галицькому районі Івано-Франківської області, на віддалі 6 км у південно-східному напрямку від одного із найбільших підприємств паливно-енергетичного комплексу України – Бурштинської теплоелектростанції (БуТЕС). Її територія, за даними попередніх досліджень [18, 19] та проведених моделюючих розрахунків [13], зазнає систематичного екотрансформуючого впливу від діяльності підприємства.

Об'єктом дослідження слугували листки та листовий опад деревних рослин *Salix caprea* L. та *Tilia cordata* Mill. із різнофункціональних зон Бурштина: зони комплексного озеленення, селітебної зони індивідуальної та капітальної забудови, аграрної зони, придорожніх ділянок, підфакельної зони БуТЕС у межах її промислової площадки (ПП). Місцевим фоном слугувала територія поблизу м. Рогатина [18]. В якості біоіндикаторів використані види, які відзначаються високою репрезентативністю в місті та, відповідно до літературних даних [1, 16] і результатів досліджень [14], належать до різних категорій стійкості щодо урботехногенних поллютантів.

Проби рослинного матеріалу відбирали відповідно до діючих методик [11, 12]. В опаді визначали вміст ВМ, що присутні у викидах БуТЕС та належать до категорії урбогенних поллютантів: Pb, Cd, Fe, Ni, Cu, Zn. Визначення концентрацій ВМ здійснювали атомно-абсорбційним методом у сертифікованій лабораторії. За результатами мікроелементного аналізу обчислювали показники аномальності металів (K_a) для кожного виду, як відношення концентрації мікроелемента у рослинному матеріалі із досліджуваної зони до відповідного фонового показника [17].

Вміст вільного проліну визначали фотоколориметрично ($\lambda=520$ нм) у свіжозібраних листках при екстракції толуолом з попереднім осадженням сульфосаліциловою кислотою. Реакційну суміш готували відповідно до апробованих методик [15]. Концентрацію вільного проліну у листках деревних рослин-індикаторів розраховували за допомогою калібрувальної кривої, побудованої на основі значень оптичної густини стандартних розчинів.

Отримані результати опрацьовували загальноприйнятими варіаційно-статистичними методами з подальшим кореляційним та регресійним аналізом одержаних даних [10, 26]. Підрахунки та статистичну обробку даних здійснювали з використанням програм Excel 2003 та Statistica 7.0 for Windows.

Результати досліджень

Встановлено зростання вмісту вільного проліну у листках деревних рослин-індикаторів у межах урбоєкосистеми Бурштина порівняно із фоновими значеннями. Відмічено видоспецифічні особливості динаміки цього показника в залежності від характеру функціонального призначення територій (рисунок).

Для *T. cordata*, що характеризується високою чутливістю до дії урбопромислових поллютантів, фонове значення концентрації вільного проліну у листку становить $0,222 \pm 0,002$ мг/г сирової маси. Збільшення концентрації амінокислоти відбувається у міру зростання рівня урботехногенного пресингу. Мінімальна концентрація вільного проліну у листових тканинах відмічена у рослин, які зростають на територіях, зайнятих зеленими насадженнями ($0,491$ мг/г). Це свідчить про мінімальну напругу адаптивного процесу і може бути зумовлено високою сануючою роллю багаторічних

зелених насаджень. Подальше поступове зростання вмісту вільного проліну у листових тканинах деревних рослин-індикаторів відбувається у послідовному ряді: селітебна зона індивідуальної забудови > селітебна зона капітальної забудови > аграрна зона > придорожні ділянки, і досягає максимальних значень на території ПП БуТЕС на рівні $0,868 \pm 0,010$ мг/г. Акумуляція вільного проліну може бути пов'язана з активацією неспецифічних адаптивних механізмів у листових тканинах деревних рослин у відповідь на дію урботехногенних стрес-факторів.

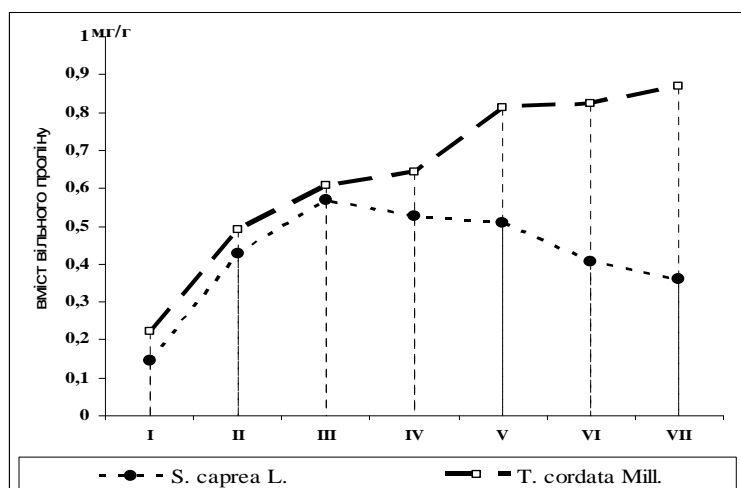


Рис. Динаміка концентрації вільного проліну у листках деревних рослин-індикаторів в залежності від характеру функціонального призначення територій: I – фонові території; II – зелені міські насадження; III – селітебна зона індивідуальної забудови; IV – селітебна зона капітальної забудови; V – аграрна зона; VI – придорожні ділянки; VII – ПП БуТЕС.

У *S. caprea* вміст вільного проліну хоча перевищує фонове значення ($0,156 \pm 0,002$ мг/г) у всіх різнофункціональних зонах, але непропорційний рівню урботехногенного навантаження. Мінімальні концентрації амінокислоти у листових тканинах встановлено для дерев, які зростають на територіях, що піддаються максимальному антропогенному впливу: придорожніх ділянках та ПП БуТЕС (відповідно $0,407 \pm 0,006$ і $0,362 \pm 0,005$ мг/г). В літературі вказується, що зниження вмісту вільних амінокислот за дії несприятливих екологічних факторів може бути обумовлено пригніченням процесів синтезу [9, 23]. Проте, враховуючи значну резистентність *S. caprea* до впливу урботехногенних поллютантів [14], можна зробити припущення, що зниження концентрації проліну має специфічний адаптивний характер. Зокрема, пролін може бути використаний як джерело енергії та відновлювальних еквівалентів, за рахунок чого відбувається зниження його концентрації у рослинному матеріалі [5, 24, 25].

Таким чином, досліджені деревні рослини виявляють видову диференціацію стосовно акумуляції вільного проліну у листових тканинах за дії урботехногенних стресорів різної інтенсивності. Можна припустити, що у рослин, стійких до дії урбопромислових поллютантів, максимальна внутрішньоклітинна концентрація

проліну досягається на першому етапі адаптивного процесу за низьких та середніх концентрацій поллютантів у довкіллі; у чутливих – акумуляція проліну відбувається прямо пропорційно градієнту урботехногенного впливу.

Паралельно проведені лабораторно-аналітичні дослідження мікроелементного складу листового опаду засвідчують значне підвищення концентрацій ВМ у листках деревних рослин різнофункціональних зон урбоєкосистеми порівняно із відповідними фоновими значеннями. Як видно із значень коефіцієнтів аномальності (K_a), концентрація ВМ у рослинному матеріалі значно варіює в залежності від характеру господарського використання окремих міських територій (табл. 1). Близькі значення (K_a) ВМ у аналізованих видів при їх експозиції в аналогічних зонах урбоєкосистеми є свідченням переважання фоліарного типу забруднення рослинності в умовах досліджуваної території.

Таблиця 1

Коефіцієнти аномальності (K_a) ВМ листовому опаді деревних рослин-індикаторів у різнофункціональних зонах Бурштинської урбоєкосистеми

Функціональне призначення досліджуваної території	<i>Salix caprea</i> L.						<i>Tilia cordata</i> Mill					
	Pb	Cu	Cd	Zn	Fe	Ni	Pb	Cu	Cd	Zn	Fe	Ni
Зелені міські насадження	4,41	2,72	3,31	3,52	4,31	3,84	4,71	4,01	3,16	2,05	4,50	5,01
Зона індивідуальної забудови	4,70	3,22	3,87	3,84	4,59	3,97	5,23	4,46	3,36	2,27	4,70	5,06
Зона капітальної забудови	5,16	3,31	4,26	3,70	4,70	3,96	5,41	4,79	3,60	2,20	4,90	5,32
Аграрна зона	5,62	2,80	5,08	3,39	4,11	3,61	5,73	4,33	4,00	1,89	4,40	4,79
Придорожні ділянки	6,98	4,88	5,97	4,53	5,38	4,42	7,25	6,93	5,16	2,64	5,87	5,52
ПП БУТЕС	6,50	5,31	5,56	5,10	6,22	5,50	6,88	7,27	4,76	3,11	6,50	6,20

Для встановлення статистичних залежностей між акумуляцією ВМ опадом та нагромадженням в листках вільного проліну проводили кореляційно-регресійний аналіз. За одержаними результатами можна стверджувати про наявність достовірного позитивний зв'язку між аналізованими параметрами для екологічно лабільного виду *T. cordata* (табл. 2). У *S. caprea* зазначений зв'язок є недостовірним.

Встановлені залежності близькі до лінійних, що обумовлює доцільність застосування показника динаміки вільного проліну у листових тканинах *T. cordata* в якості біоіндикаційної ознаки екологічного стану урбанізованих територій.

Таблиця 2

Рівняння лінійної кореляційно-регресійної залежності ($P < 0,05$) між концентрацією вільного проліну у листі *T. cordata* Mill. та нагромадженням ВМ в умовах Бурштинської урбоєкосистеми

Незалежна змінна (X) – поліютант	Кореляційна залежність	Коефіцієнт детермінації R^2
Вміст вільного проліну (Y)		
Pb	$Y = 0,0229 X + 0,0890$	0,90
Cu	$Y = 0,0192 X + 0,1711$	0,83
Cd	$Y = 0,6507 X + 0,0568$	0,92
Zn	$Y = 0,0139 X + 0,0044$	0,71
Fe	$Y = 0,0012 X + 0,1048$	0,81
Ni	$Y = 0,0217 X + 0,0934$	0,74

Перспективою продовження проведених досліджень є здійснення біоіндикаційної оцінки урбанізованих та техногенно змінених екосистем Прикарпаття із використанням фізіолого-біохімічних показників деревних рослин.

Висновки

За дії антропогенних факторів Бурштинської урбоєкосистеми відбувається акумуляція вільного проліну у тканинах листків *T. cordata* та *S. caprea*.

Динаміка цього показника має виражений видоспецифічний характер та визначається інтенсивністю урботехногенного навантаження. У *S. caprea* максимальна внутрішньоклітинна концентрація проліну досягається при середніх концентраціях у довкіллі поліютантів, зокрема ВМ. У *T. cordata* акумуляція вільного проліну відбувається прямо пропорційно градієнту урботехногенного впливу та знаходиться у тісній кореляційно-регресійній залежності із нагромадженням ВМ в листовому опаді.

Вміст вільного проліну у листках *T. cordata* може слугувати інформативною біоіндикаційною ознакою екологічного стану урбанізованих територій.

1. Бессонова В.П. Морфо-функциональные исследования растений в условиях загрязнения среды тяжелыми металлами: автореф. дисс. на соискание учен. степени д-ра биол. наук: спец. 03.00.16 „Экология”. – Днепропетровск, 1991. – 18 с.
2. Биоиндикация загрязнения наземных экосистем / Под ред. Р. Шуберта. – М.: Мир, 1988. – 350 с.
3. Гнатів П.С. Стрессова адаптивна реакція дерев у техногенному довкіллі // Наук. вісник: до 125-річчя УкрДЛТУ / Зб. наук.-тех. праць. – Львів: УкрДЛТУ. – 2000. – Вип. 10.1. – С. 69-72.
4. Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях: Пер. с англ. – М.: Мир, 1989. – 430 с.
5. Кобилецька М., Терек О. Вплив іонів кадмію на вміст фенольних сполук та вільного проліну в рослинах кукурудзи // Вісн. Львів. ун-ту. Серія біол. – 2002. – Вип. 28. – С. 311-316.
6. Коршиков И.И. Адаптация растений к условиям техногенно загрязненной среды. – Киев: Наук. думка, 1996. – 237 с.
7. Коршиков И.И., Гнатів П.С. Урботехногенне середовище як інтегральний чинник пристосування рослин // Промышленная ботаника. – 2003. – Вип. 3. – С. 78-82.

8. Коршиков І.І., Гнатів П.С. Накопичення важких металів в ґрунті та зольність листків деревних рослин насаджень міста Львова // *Промышленная ботаника*. – 2006. – Вып. 6. – С. 28-34.
9. Кузнецов В.В., Шевякова Н.И. Пролін при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция // *Физиология растений*. – 1999. – Т. 46. – С. 321-336.
10. Лакин Г.Ф. Биометрия: Уч. пособие для биол. спец. ВУЗов. – М.: Высш. шк., 1990. – 350 с.
11. Маргайлик Г.И. К методике отбора листьев древесных растений для сравнительных морфолого-анатомических и физиологических исследований // *Ботан. журн.* – 1961. – Т. 50, № 1. – С. 89-90.
12. Методические рекомендации по проведению полевых и лабораторных исследований почв и растений при контроле загрязнения окружающей среды металлами. – М.: Гидрометеоиздат, 1981. – 110 с.
13. Миленка М.М. Аеротехногенне забруднення довкілля викидами Бурштинської теплоелектростанції // *Сучасні екологічні проблеми та молодь – IV: Матеріали міжвуз. наук. конф. (Запоріжжя, 25-26 листопада 2008 р.)*. – Запоріжжя, 2008. – ч. V. – С. 5-6.
14. Миленка М.М. Використання деревних видів для діагностики екологічного стану довкілля урбанізованих територій // *Лісівництво і агролісомеліорація*. – Харків: УкрНДЛГА, 2008. – Вип. 114. – С. 111-114.
15. Мусієнко М.М., Паршикова Т.В., Славний П.С. Спектрофотометричні методи у практиці фізіології, біохімії та екології рослин. – К.: Фітосоціоцентр, 2001. – 200 с.
16. Николаевский В.С. Биологические основы газоустойчивости растений. – Новосибирск: Наука, 1979. – 280 с.
17. Парибок Т.А., Сазыкина Н.А., Тэмп Г.А. и др. Содержание металлов в листьях деревьев в городе // *Ботан. журн.* – 1982. – Т. 67, № 11. – С. 1533-1539.
18. Парпан В.І., Ганжа Д.Д., Шпарик Ю.С., Парпан Т.В. Забруднення техногенними поллютантами лісових екосистем в Івано-Франківській області // *Наук. праці ЛАН України*. – 2004. – Вип. 3. – С. 91-95.
19. Пендерещький О.В. Екологічна оцінка впливу на довкілля крупних енергетичних об'єктів (на прикладі Бурштинської ТЕС) // *Вісн. ХІСП. Екологія, техногенна безпека і соціальний прогрес*. – Харків, 2004. – Вип. 1(6). – С. 62-71.
20. Пересипкіна Т.М., Дубова О.В., Фендюр Л.М. Фізіолого-біохімічні особливості рослин в умовах промислового середовища // *Укр. бот. журн.* – 1997. – Т. 54, № 5. – С. 469-473.
21. Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. – М.: Мир, 1977.
22. Шевякова Н.И. Метаболизм и физиологическая роль пролина при водном и солевом стрессе // *Физиология растений*. – 1983. – Т. 30. – С. 768-783.
23. Dalaune A.J., Verma D.P. Proline biosynthesis and osmoregulation in plants // *Plant Journ.* – 1993. – Vol. 4. – P. 215-223.
24. Kohl D.H., Shubert K.R., Karter M.B. et al. Proline metabolism in N₂-fixing root nodules: energy transfer and regulation of purine synthesis // *Proc. Nat. Sci. USA.* – 1988. – Vol. 85. – P. 2036-2040.
25. Kusnetsov V.V., Rakitin V.Yu., Borisova N.N. Why does heat shock increase salt resistance in cotton? // *Plant. Physiol. Biochem.* – 1993. – Vol. 31. – P. 181-188/
26. Kusnetsov V.V., Shevyakova N.I. Stress responses of tobacco cells to high temperature and salinity. Proline accumulation and phosphorylation of polypeptides // *Physiol. Plant.* – 1997. – Vol. 100. – P. 320-326.
27. Paleg L., Stevart G.R., Bradbeer J.W. Proline and glycine betaine in fluences protein salvation // *Plant Physiol.* – 1994. – Vol. 75. – P. 974-978.
28. Pearson K.M. On the generalized probable error in multiple normal correlation // *Biometrika.* – 1968. – № 6. – P. 59-68.

УДК 599.3

Н.М. Черемних

ОСОБЛИВОСТІ ВІКОВОЇ СТРУКТУРИ МІСЬКИХ ПОПУЛЯЦІЙ МИШОПОДІБНИХ ГРИЗУНІВ

Черемних Н.М. Особенности возрастной структуры городских популяций мышевидных грызунов // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 161-170.

Проведено сравнение возрастной структуры и сезонных аспектов ее динамики в популяциях трех видов мышевидных грызунов на территориях, которые находятся в урбанистическом градиенте (на основании трехлетних исследований в г. Львове и Яворовском НПП). Приводятся особенности возрастного состава городских и природных популяций грызунов. Проанализированы факторы, обуславливающие изменения экологической структуры их популяций в условиях урбанизированного ландшафта.

Cheremnyh N.M. Features of age structure of urban populations of muroid rodents // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 161-170.

Comparison of populations' age structure and dynamics of seasonal aspects of age structure of three species muroid rodents in areas laying in a gradient of urbanization was carried out (on the basis of three-year observations in Lviv City and National Park „Yavorivsky”). Features of age structure of city populations and natural populations are submitted. Factors that influenced the changes of ecological structure of rodents' population in urban landscape are analyzed.

При зростанні тиску урбанізації на екосистему у популяціях дрібних гризунів відбуваються зміни певних структурно-функціональних параметрів, зокрема, вікової структури. Вона відображає як біологічні властивості виду, так і ступінь сприятливості середовища існування для популяції. Вивчення вікового складу дозволяє дослідити багато явищ, які лежать в основі пристосування виду до конкретних умов середовища. Адже вікова структура популяції – дуже важливий показник її стану, оскільки в будь-який момент часу вона є результатом співвідношення двох основних процесів, що визначають хід зміни чисельності – народжуваності і смертності. В свою чергу, як компонент внутрішньопопуляційних механізмів регуляції чисельності, вона визначає майбутню народжуваність і смертність, а отже і стан популяції [8].

З метою вивчення стану і особливостей функціонування популяцій дрібних гризунів у міському середовищі, ми провели порівняльний аналіз вікової структури та її динаміки у популяціях, які існують на різних, щодо дії урбафакторів, територіях.

Матеріал і методика досліджень

Дослідження проведені на території м. Львова – у центральному Стрийському парку (СП) і периферійному лісопарку „Білогорща” (ЛПБ) та в Яворівському національному природному парку (ЯНП), в яких для вивчення популяційної структури мишоподібних гризунів було закладено 3 пробних ділянки (контрольна в лісовому масиві ЯНП). Ці ділянки знаходяться в урбаністичному градієнті і зазнають різного за силою і складом впливу урбафакторів [5].

Обліки проводили впродовж 2001-03 рр., тричі на рік: навесні (квітень-травень), влітку (липень-серпень) та восени (вересень-жовтень). Для можливості порівняння матеріалів з різних біотопів і різних частин міста їх збір проводили у стислі строки.

Обліки дрібних ссавців проводили CMR-методом (Catch-Mark-Release – вилов, індивідуальне мічення виловлених особин, випускання) [6]. Користувались сотнею пасток, закладених у вигляді сітки на відстані 10 м одна від одної на площі 0,81 га. Тривалість одного обліку становила 5 діб. В сумі обсяг робіт склав 13839 пастко-діб.

Для популяційних досліджень взято 3 найчисленніші в більшості обстежених біотопів види мишоподібних гризунів: мишак жовтогорлий – *Sylvaemus tauricus* (Melchior, 1834), миша польова – *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771), та нориця руда – *Myodes glareolus* (Schreber, 1780).

Згідно з визначенням локальної популяції І. Ханскі і Д. Сімберлофа (Hanski et Simberloff, 1997, цит. за: [10]), популяції дрібних гризунів, які проживають у СП вважаємо локальними, оскільки вони ізольовані від решти популяцій, проте не втрачають з ними контакту завдяки незначним міграціям. У випадку гризунів, що заселяють ЛПБ та ЯНП, які можуть вільно або достатньо вільно переміщуватися на інші території і зберігають можливість вільного контакту з представниками свого виду, немає підстав визнання їх популяцій локальними. Тому надалі під поняттям популяції ЛПБ і ЯНП матимемо на увазі „групи особин” певного виду, які заселяють певну досліджувану ділянку.

Щоб проілюструвати вікову структуру популяцій, для кожного виду гризунів виділяли три умовні вікові групи особин. Для виділення вікових груп користувались таким показником, як вага тіла.

Apodemus agrarius. І вікова група – особини вагою менше 17 г (молоді цьогорічки, переважно нестатевозрілі). II вікова група – особини вагою 17-25 г (переважно молоді цьогорічки). III вікова група – особини вагою 26-40 г (минулорічні особини і цьогорічки).

Sylvaemus tauricus. І вікова група – особини вагою менше 16 г (молоді цьогорічки, переважно нестатевозрілі). II вікова група – особини вагою 16-24 г (переважно молоді цьогорічки низької ваги). III вікова група – особини вагою 25-45 г (минулорічні особини і цьогорічки).

Myodes glareolus. І вікова група – особини вагою менше 15 г (молоді цьогорічки, переважно нестатевозрілі). II вікова група – особини вагою 15-20 г (переважно молоді цьогорічки). III вікова група – особини вагою більше 20 г (минулорічні особини і цьогорічки).

Точність такого визначення хоч і не висока, але достатня для отримання загального уявлення про популяційну структуру. Окрім цього, на підставі року появи у вилові, тварин розділяли на цьогорічок і особин, які перезимували.

Порівнювали між собою популяції кожного досліджуваного виду в окремі сезони обліку: а) за часткою молоді першої вікової групи і б) за часткою особин, що перезимували.

Серед великого різноманіття міських біотопів особливе місце належить парковим біотопам. Вони ближчі до природних і, в залежності від розташування, підлягають різному ступеню впливу факторів урбанізації.

Парк центральної частини м. Львова є вологою грабово-дубовою бучиною. Основу деревно-чагарникової рослинності складають явір, сосна звичайна, граб

звичайний, липа дрібнолиста, модрина європейська, гіркокаштан кінський, бузина чорна, сніжноягідник, жасмин та ін. Серед трав'яних рослин переважають гравілат міський, кропива дводомна, субдомінує дудник лісовий. У місцях інтенсивного витоптування характерні рудеральні угруповання подорожничково-споришевого комплексу [4]. Тип ґрунту на цій території, як правило, антропогенний. СП – 100%-й ізолят від інших „зелених зон” міста, оточений житловими масивами (центральна та віллова забудова), зазнає потужного рекреаційного навантаження (ступінь витоптаності 10-15%). За рівнем окультуреності належить до третього класу гемеробії – мезогемеробного [2]. Для парку характерна велика різноманітність рослин, яка зумовлена його функціональним призначенням – міський парк відпочинку. Для формування його насаджень використано багато видів та форм дерев, чагарників, ліан.

Лісопарк, розміщений на периферії міста, є свіжою грабово-соснова судібновою. Тут переважають сосна звичайна, дуб звичайний, береза повисла, граб звичайний, бук лісовий, крушина ламка, бузина чорна, горобина звичайна. Серед трав'яних рослин домінує осока волосиста, субдомінує розрив-трава дрібноквіткова. Ґрунти природно-антропогенні. Зазнає дигресії значно меншою мірою, ніж центральний. В ньому проходить сукцесія лісового біотопу з заміною його рудеральним, але в деяких частинах ЛПБ зберігає ознаки, характерні лісовим ценозам. За рівнем окультуреності парковий ценоз належить до третього класу гемеробії – мезогемеробного. Ступінь ізоляції ЛПБ від інших „зелених зон” – 70%, оточений вілловою та багатоповерховою забудовою. Рівень рекреаційного навантаження нижчий (ступінь витоптаності 10-15%).

Контрольна ділянка в ЯНП характеризується мінімальним антропогенним впливом. Це агемеробний ценоз з найнижчим рівнем рекреаційного навантаження (ступінь витоптаності 0-5%). Дослідженнями охоплені дві лісові ділянки різних типів лісу (свіжа дубово-грабова субучина і вологий грабово-дубовий сугрудок) і невелика лучна ділянка поблизу водойми. Для цієї території характерний природний тип ґрунту. Основу лісової деревно-чагарникової рослинності складають дуб звичайний, бук лісовий, граб звичайний, сосна звичайна, береза, явір, черемха звичайна, ліщина звичайна, крушина ламка, горобина звичайна.

Результати досліджень та їх обговорення

Apodemus agrarius. Це типовий вид мікромамалій „зелених зон” м. Львова. Частка *A. agrarius* в угрупованні дрібних ссавців збільшується зі зростанням впливу урбанізації на біотоп. Досліджувані популяції різняться за щільністю особин. У СП популяція впродовж усього періоду досліджень характеризувалася високою щільністю ($87,1 \pm 16,9$ ос./га) (рис. 1). Популяції ЛПБ та ЯНП були загалом нечисленні ($13,2 \pm 2,7$ та $11,2 \pm 1,9$ ос./га відповідно).

Поряд з цим, між досліджуваними популяціями (міською, субміською і контрольною) є низка відмінностей у віковій структурі. Вони найчіткіше виявляються у весняний та осінній періоди. Зокрема, в період весняного обліку відмінності полягають у присутності лише у міській популяції молодих особин I вікової групи (рис. 2).

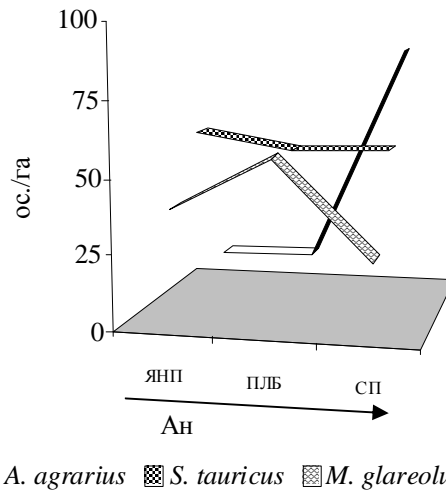


Рис. 1. Щільність популяцій *Apodemus agrarius*, *Sylvaeemus tauricus* та *Myodes glareolus* за умов зростання антропогенного навантаження (Ан).

У контрольній і субміській популяціях наприкінці квітня – початку травня 2001-03 рр. жодної молоді особи І вікової групи виловлено не було. Різниця між популяціями за цим показником достовірна ($t=20.98$; $P<0.01$). Вона є свідченням відмінностей у термінах початку репродуктивного періоду у порівнюваних популяціях: у міській популяції розмноження починається раніше, а, ймовірно, трапляється і взимку.

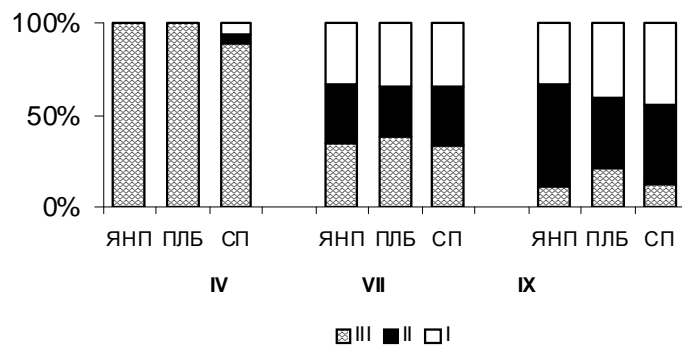


Рис. 2. Співвідношення умовних вікових груп (%) у популяціях *Apodemus agrarius*.

Влітку вікова структура популяцій *A. agrarius* з СП, ПЛБ і ЯНП відрізняється незначно та характеризується високою часткою особин І групи з переважанням цьогорічок, що вказує на інтенсивне розмноження. Проте з весни до літа в популяціях зниження відсотку особин, які перезимували, проходить з різною

інтенсивністю. У ряді ЯНП-ЛПБ-СП спостерігається плавне зростання частки минулорічних особин (рис. 3). Проте різниця між популяціями за цим показником не достовірна ($t=0.39$; $P>0.05$).

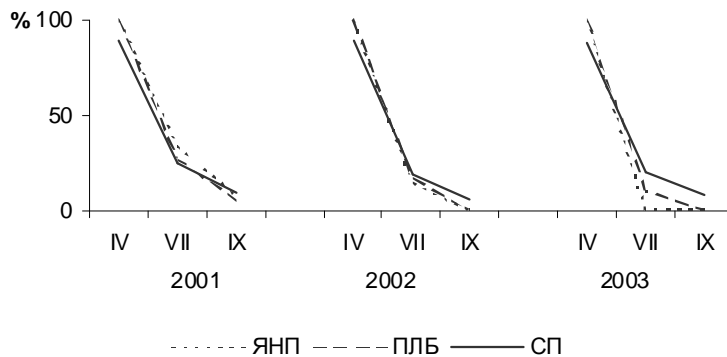


Рис. 3 Частка особин, які перезимували у популяціях *Apodemus agrarius* на різних фазах річної динаміки.

В осінній період між популяціями спостерігаються відмінності за часткою молоді I вікової групи (див. рис. 2). Вона плавно зростає в урбаградієнті і є найвищою у популяції СП ($t=1.45$; $P>0.05$ СП-ЯНП). Це може бути свідченням більшої інтенсивності репродуктивних процесів у міській популяції в порівнянні з субміською та контрольною.

Зниження відсотку особин, які перезимували, до осені відбувається з найнижчою інтенсивністю у СП, а найсуттєвішим є у контрольній популяції (див. рис. 3), ($t=2.29$; $P>0.05$ СП – ЛПБ; $t=1.72$; $P>0.05$ СП-ЯНП).

***Sylvaeus tauricus*.** У зелених зонах Львова *S. tauricus* численний або звичайний вид. Його частка в угрупованні дрібних ссавців плавно знижується в урбаградієнті. Протягом періоду досліджень усі популяції характеризувалися високою щільністю особин (СП – $55,5 \pm 7,9$ ос./га, ЛПБ – $55,0 \pm 10,2$ і ЯНП – $59,8 \pm 9,7$ ос./га). Як бачимо, середня щільність популяцій у градієнті „ліс” – „приміський лісопарк” – „міський парк” практично однакова (див. рис. 1). Поряд з цим, між ними є низка структурних відмінностей. Як і у попереднього виду, відмінності у віковій структурі найчіткіші у весняний та осінній періоди.

Навесні серед усіх досліджуваних популяцій лише у міській виявлені особини I вікової групи ($t=4,35$; $P>0.05$) (рис. 4). Тобто у цей період популяція СП є наймолодшою за віковим складом, що може свідчити про швидший початок у ній репродуктивного періоду в порівнянні з популяціями ЛПБ і ЯНП.

В період літнього обліку вікова структура популяцій *S. tauricus* в СП, ЛПБ і ЯНП практично не відрізняється і характеризується переважанням і чітким виділенням у відсотку II і III груп.

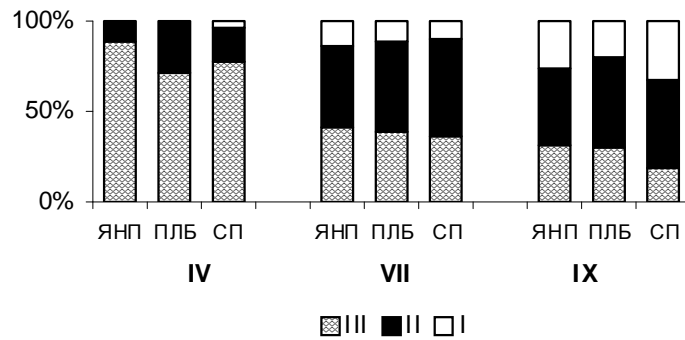


Рис. 4. Співвідношення умовних вікових груп (%) у популяціях *Sylvaemus tauricus*.

У міській популяції *S. tauricus*, в порівнянні з субміською та контрольною, спостерігається найсуттєвіше скорочення частки минулорічних особин впродовж репродуктивного періоду (рис. 5), хоча різниця між популяціями за цим показником не достовірна (липень: $t=7,69$; $P>0.05$ СП-ЯНП; вересень: $t=4,23$; $P>0.05$ СП – ЛПБ; $t=6,28$; $P>0.05$ СП-ЯНП).

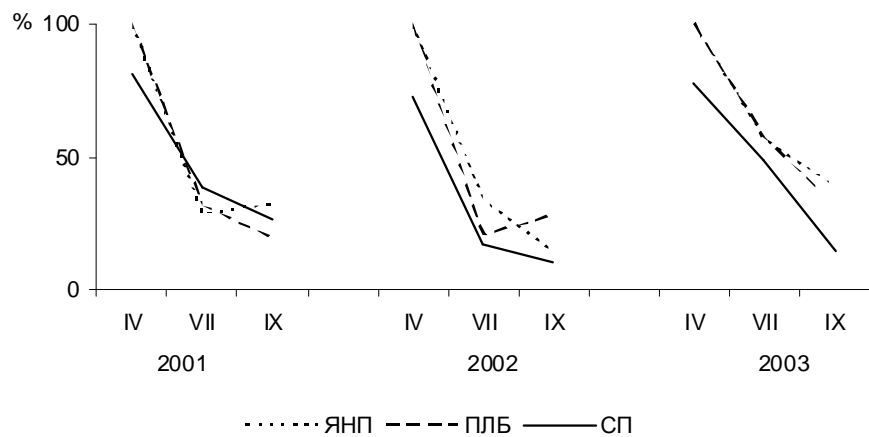


Рис. 5 Частка особин, які перезимували у популяціях *Sylvaemus tauricus* на різних фазах річної динаміки.

Восени частка молоді I вікової групи в урбаградієнті змінюється не односпрямовано і є найвищою у популяції СП (див. рис. 4) ($t=3,51$; $P>0.05$ СП – ЯНП). Імовірно, як і у *A. agrarius*, в осінній період у міській популяції *S. tauricus* репродуктивні процеси йшли з дещо вищою інтенсивністю, ніж у популяціях ЛПБ і ЯНП.

Myodes glareolus. Цей вид є численним на периферії міста та рідкісним або звичайним в центральній його частині. Відсоток *M. glareolus* в угрупованні мікромамалій різко спадає зі зростанням впливу урбаністичних факторів. Досліджувані популяції різняться за щільністю. У СП вона становить $23,8 \pm 4,6$ ос./га, у ЛПБ – значно вища ($56,1 \pm 13,8$ ос./га). На контрольній ділянці ЯНП щільність популяції становила $39,2 \pm 8,5$ ос./га.

Як і у двох видів мишей, у міській популяції *M. glareolus* теж спостерігаються певні особливості вікової структури. Вони характерні в літній та осінній періоди досліджень. Навесні в усіх популяціях спостерігається ідентична картина вікової структури (рис. 6).

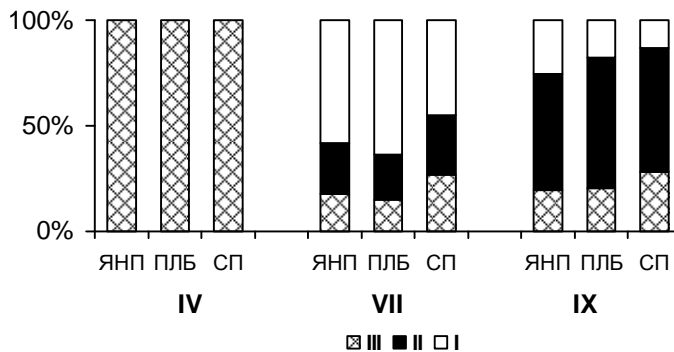


Рис. 6. Співвідношення умовних вікових груп (%) у популяціях *Myodes glareolus*.

Як в липні, так і у вересні частка молоді I вікової групи у міській популяції є найнижчою ($t=1,53$; $P>0,05$ СП-ЯНП). Це може бути свідченням того, що у ній репродуктивні процеси йшли з нижчою інтенсивністю, ніж у популяціях ЛПБ і ЯНП.

Окрім цього, виявлена різниця між популяціями СП, ЛПБ і ЯНП у частці особин, які перезимували. У популяції СП вона достовірно вища, за таку у ЛПБ і ЯНП (рис. 7) ($t=5,6$; $P<0,05$; $t=3,8$; $P<0,05$ відповідно), що свідчить про те, що в умовах міста рівень виживання дорослих особин вищий.

Виявлені особливості вікової структури міських локальних популяцій 3-х видів дрібних гризунів в окремі періоди сезонної динаміки свідчать про видову специфіку реагування на дію факторів урбанізації, хоча, залежно від обраного параметра аналізу, у них існують і спільні риси. Зокрема, схожі особливості локальних урбапопуляцій мають обидва види мишей. Це присутність молоді у період весняного обліку (кінець квітня – початок травня) та найвищий її відсоток, у порівнянні з субміською та природною популяціями, в період осіннього обліку. Проте за показником виживання минулорічних особин впродовж репродуктивного періоду міські популяції цих двох видів діаметрально відрізняються.

Щодо *M. glareolus*, то її урбапопуляція характеризується найвищим, у порівнянні з субміською і контрольною, виживанням протягом репродуктивного періоду особин, що перезимували (що є спільною рисою з *A. agrarius*), але має найнижчу представленість молоді I вікової групи восени.

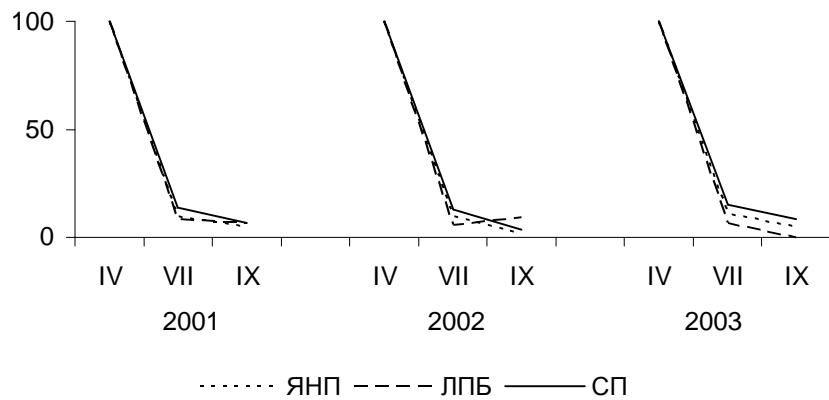


Рис. 7. Частка особин, які перезимували у популяціях *Myodes glareolus* на різних фазах річної динаміки.

Вікова структура популяції формується під впливом низки чинників: тривалості періоду розмноження, рівнів народжуваності та смертності в різних вікових групах, міграції особин різних вікових категорій. Кожен з них, у свою чергу, залежить від низки факторів, які часто взаємопов'язані. Зокрема, тривалість періоду розмноження скорельована зі сприятливістю середовища існування (забезпеченість кормом, кліматичні характеристики взимку і впродовж репродуктивного періоду) та з чисельністю популяції. Рівень народжуваності, окрім видових особливостей, залежить від кількості самок, що приймають участь у розмноженні, від кількості потомків, від чисельності популяції та її стратегії розмноження. Рівень смертності в різних вікових групах обумовлюється фізіологічними особливостями виду, чисельністю популяції, внутрішньовидовою конкуренцією, сприятливістю середовища, зокрема, метеорологічними показниками, багатством кормової бази, рівнем хижацтва та ін. Рівень міграції у різних вікових групах також визначається сукупністю чинників, а саме – чисельністю і стратегією популяції, умовами середовища існування (сприятливість, ізолюваність та ін.). Таким чином, основними факторами, які визначають вікову структуру популяції є: фізіологічні особливості виду, умови середовища існування, чисельність популяції та внутрішньовидова конкуренція, стратегія популяції.

У кожного з досліджуваних видів гризунів міського, субміського та контрольна популяції різняться за характеристиками вище вказаних факторів [5]. Цим пояснюються відмінності у їхній віковій структурі. Існує і видова специфіка реагування на дію цих факторів, що обумовлює різноспрямованість змін популяційної структури досліджуваних видів.

Однією з виявлених особливостей вікової структури міських популяцій *A. agrarius* і *S. tauricus* є присутність у них в період весняного обліку (кінець квітня – початок травня) молодих особин. Останнє свідчить про швидший початок репродуктивного періоду в міських популяціях цих видів, у порівнянні з субміськими і контрольними.

Наступною особливістю вікової структури урбапопуляцій *A. agrarius* і *S. tauricus* є найвищий, у порівнянні з субміськими та природними популяціями, відсоток молодих особин в період осіннього обліку. В цей час у контрольних популяціях репродуктивні процеси підлягають плавному згасанню, а в міських популяціях розмноження продовжується з високою інтенсивністю і ймовірно триває довше.

На початок сезону розмноження, його тривалість та інтенсивність у дрібних мишоподібних гризунів мають вплив ступінь забезпеченості кормом та кліматичні фактори середовища [3, 10].

Забезпеченість кормом визначається, насамперед, кількістю наявних кормів, їх складом та калорійністю. У „зелених зонах” міст, у порівнянні з природними позаміськими територіями, поряд з кормами природного походження, гризуни використовують і корми антропогенного походження (залишки продуктів харчування людей). Багатство харчових відходів визначається кількістю відвідувачів паркових зон, тобто рівнем рекреаційного навантаження, а також типом оточуючих біотопів (наприклад, безпосереднє прилягання до паркових зон міста житлової забудови з наявними у ній сміттєвими контейнерами).

Склад тваринних кормів, як вагомого компонента живлення багатьох видів, зазнає змін через великий відсоток членистоногих-синантропів. Склад рослинних кормів також змінюється поряд з трансформацією рослинного покриву.

За даними низки авторів [1, 7, 9], в урбаністичному середовищі види гризунів з широким спектром кормового раціону (*A. agrarius* і *S. tauricus*) отримують калорійніші корми за рахунок зростання у їх раціоні частки кормів тваринного і антропогенного походження. Останнє не стосується *M. glareolus* через порівняно вузький спектр її кормового раціону. Вирішальним для можливості проживання *M. glareolus* у міських зелених зонах є склад їх трав'яного покриву, який часто суттєво деградований. Незважаючи на численні джерела інформації про склад раціону *M. glareolus*, надто мало відомо про можливість заміщення одних його складників іншими у випадку займання середовищ з незначним флористичним складом.

Важливим чинником формування особливої вікової структури урбапопуляцій є, ймовірно, порівняно м'якший клімат у міському середовищі існування.

Високий рівень виживання впродовж репродуктивного періоду особин, що перезимували в урбапопуляціях *A. agrarius* і *M. glareolus* можна пояснити низьким рівнем природного хижацтва та високою забезпеченістю кормами, що знижує внутрішньовидову конкуренцію. У *S. tauricus*, як виду, що характеризується високою рухливістю та еврибіонтністю, смертність серед цієї групи особин в урбапопуляції порівняно висока.

Висновки

У міському середовищі внаслідок дії специфічних факторів урбанізації відбуваються зміни структури популяцій мишоподібних гризунів, а зокрема, їх вікового складу. Вони полягають передусім у порівняно ранній появі в міських популяціях молодих особин, що свідчить про швидший початок розмноження у них. Виявлені відмінності у відсотку молоді та особин, які перезимували, в осінній період. Серед великої сукупності урбафакторів визначальними для таких змін вважаємо

відносно м'якший мікроклімат міста, багатство харчових відходів і членистоногих-синантропів, що обумовлює високу забезпеченість певних видів кормами, деградованість рослинного покриву, послаблення тиску природних хижаків тощо.

1. Карасева Е.В., Ермолаева Е.З., Телицына А.Ю., Степанова Н.В. Особенности распространения и образа жизни полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pall.) в незастроенных участках Москвы // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биологии. – 1999. – Т. 104, вып. 5. – С. 73-80.
2. Кучерявий В.П. Урбоекологія. – Львів: Світ, 1999 – 360 с.
3. Наумов Н.П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1948 – 203 с.
4. Різун Е.М. Оптимізація умов існування наземних хребетних у приміських і міських насадженнях: Дис. ... канд. біол. наук: – Львів, 2003. – 246 с.
5. Черемних Н. Структурно-функціональні зміни угруповань дрібних ссавців у градієнті урбанізації // Наук. вісн. Ужгор. ун-ту. Сер. Біол. – 2005. – Вип. 17. – С. 34-38.
6. Andrzejewski R. Analiza wyników połowów drobnych ssaków metodą "Kalendarza złowień" // Zesz. nauk. Inst. ekologii PAN. – Warszawa, 1969. – № 2. – 104 p.
7. Babińska-Werka J. Food of the Striped Field Mouse in different types of urban green areas // Acta theriol. – 1981. – 26. – P. 285-299.
8. Ecology of the bank vole / red. K. Petruszewicz // Acta theriol. – 1983. – 28. – Suppl. 1. – P. 111-117.
9. Gebczyńska Z., Sołtys H., Sienkiewicz M. Food composition in Striped Field Mice living at localities of various degrees of urban development // Acta theriol. – 1987. – 32. – P. 325-330.
10. Piłacińska B. Wybrane aspekty ekologii gryzoni z wysp leśnych w krajobrazie rolniczym // WNU im. Adama Mickiewicza. Seria Zool. – Poznań, 2005. – № 28. – 272 s.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
e-mail: cherem_nm@mail.ru

УДК 595.789

Ю.В. Канарський

ПОШИРЕННЯ АЛЬПІЙСЬКОГО КОМПЛЕКСУ ДЕННИХ ЛУСКОКРИЛИХ (LEPIDOPTERA, DIURNA) В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ

Канарский Ю.В. Распространение альпийского комплекса булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Diurna) в Украинских Карпатах // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 171-176.

Изложены сведения о распространении и экологических особенностях булавоусых чешуекрылых с альпийскими ареалами, которые указывались или вероятно обитают в Украинских Карпатах. Обоснована возможность находок ряда новых для региона видов, рассмотрены вероятные причины, по которым они до сих пор достоверно не обнаружены.

Kanarsky Yu.V. Distribution of alpine butterfly complex (Lepidoptera, Diurna) in Ukrainian Carpathians // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 171-176.

The data on distribution and ecological features of butterflies with alpine ranges are given for the species, which are pointed or probably occur in Ukrainian Carpathians. A possibility of finds of the several new for the region species is grounded. The probable causes following lack of reliable discovering of these species are considered.

У фауні денних лускокрилих Європи є близько 70 видів, поширення котрих обмежене, головним чином, високими гірськими масивами Піренеїв, Апенін, Альп, Карпат, Балкан і Скандинавських гір. Цей альпійський (в широкому сенсі) комплекс становлять як види з широкими голарктичними або палеарктичними аркто-альпійськими та монтанними ареалами, так й ендеміки Європи або окремих гірських систем і масивів. Це дуже своєрідна група видів, еволюція й біогеографія яких пов'язана з плейстоценовими зледеніннями, а сучасні ареали більшості з них мають рефугіумний характер.

Карпати є однією з найбільших гірських систем континенту, окремі масиви якої перевищують 2000–2500 м н.р.м. і мають виражені альпійський і субальпійський пояси рослинності. До сьогодні для Карпат наводили 24 види денних лускокрилих альпійського комплексу [5, 8, 9, 12, 13, 15]. Проте в Українських Карпатах достовірно виявлено лише 4 таких види, хоч ще 12 були вказані в різний час у літературних джерелах, присвячених лепідоптерофауні регіону. Ці вказівки, як і досить вірогідні, так і сумнівні, поки що не підтверджені фактичним матеріалом. Виходячи з цього, спробуємо дати відповідь на питання: наскільки ймовірним є поширення в Українських Карпатах низки високогірських видів денних метеликів, і які причини того, що численні вказівки про їх знахідки до сьогодні залишаються без підтвердження.

Матеріал і методика досліджень

Підставою для цієї роботи став аналіз літературних джерел і колекційних матеріалів щодо поширення, біогеографічних, екологічних та морфологічних особливостей високогірських видів денних метеликів, які відомі з території Українських Карпат і гірських масивів сусідніх країн – Словаччини, Польщі та

Румунії. Ці матеріали проаналізовані й зіставлені з результатами власних досліджень денних лускокрилих регіону та обстеження локалітетів і біотопів деяких видів.

Результати досліджень і їх обговорення

Далі наводимо анотований список альпійських видів, які трапляються, ймовірно або були вказані для території Українських Карпат. Загальні дані щодо ареалу (А.) і характерних біотопів (Б.) цих видів наводимо, головним чином, за Т. Толманом [15], з уточненнями, згідно з І. Плющем із співавторами [5].

Pieris bryoniae (Huebner, 1806). А.: Півн. Феноскандія, Альпи, Карпати, Кавказ, Урал. Б.: в Центр. Європі – альпійські й субальпійські луки, галявини лісового поясу, від 800 (місцями – 400) до 2700 м. Таксономічний статус виду часто ставлять під сумнів, вважаючи підвидом (або групою підвидів) транспалеарктичного виду *P. napi* (Linnaeus, 1758) [4, 5, 8, та ін.]. В Укр. Карпатах відомий з Бескид, Вулканічних Карпат, Свидовця, Чорногори й Чивчин (матеріали ДПМ НАН України; [10, 12, 14]). На відміну від суцільно поширеного *P. napi*, *P. bryoniae* трапляється локально. Наші спостереження за популяціями цих двох видів у Бескидах (Воловецький перевал, 800-1120 м) вказують на їх просторове перекриття, що може бути опосередкованим доказом видової самостійності *P. bryoniae*.

Colias phicomone (Esper, 1780). А.: Кантабрійські гори, Піренеї, Альпи. Б.: альпійські луки, 1800-2500 м. Вказувався для Зах. Карпат („гори Чехословаччини” [13]), Сх. Карпат у Румунії [15] та Горган в Україні (за даними О. Лясоти, [4]). Ці вказівки виглядають сумнівно, особливо зважаючи на висоти знахідок (від 900 м у Румунії та близько 500-700 м в Україні).

Boloria pales (Denis et Schiffermueller, 1775). А.: Кантабрійські гори, Піренеї, Альпи, Карпати, Балкани. Б.: альпійські та субальпійські луки, 1500-2800 м. В Карпатах відомий з Татр, а також Сх. і Півд. Карпат Румунії. Для Укр. Карпат не наведений, але його знахідки є цілком ймовірними. Варто зазначити, що близький бореальний вид *B. aquilonaris* (Stichel, 1908) до 1930 р. був відомий лише з околиць с. Микуличин і с. Татарів в Івано-Франківській обл. (матеріали ДПМ НАН України; [13]), і тільки після 1990 р. були знайдені ще 2 популяції в Закарпатській обл.: с. Негровець Міжгірського р-ну [6] та ок. с. Чорна Тиса Рахівського р-ну (за даними В. Шушмана).

Euphydryas cynthia (Denis et Schiffermueller, 1775). А.: Альпи, Балкани. Б.: альпійські й субальпійські луки та галявини, 900-3000 м. Наводили для Закарпаття („Підкарпатська Русь” [1]) і Поділля („Більче над Серетом” [13]). Ці вказівки очевидно помилкові.

Erebia euryale (Esper, 1805). А.: Кантабрійські гори, Піренеї, Альпи, Апеніни, Карпати, Балкани, Урал. Б.: альпійські й субальпійські луки, галявини лісового поясу, 750-2500 м. Найчисленніший представник альпійського комплексу в Укр. Карпатах. Серед видів роду *Erebia* (Dalman, 1816) він тут абсолютно домінує вище 700-800 м, з чим, можливо, й пов'язана суб'єктивна криптичність решти видів цього роду.

Erebia manto (Schiffermueller, 1775). А.: Кантабрійські гори, Піренеї, Центральний Масив, Вогези, Альпи, Карпати, Балкани. Б.: альпійські й субальпійські луки, галявини біля верхньої межі лісового поясу, від 900 (як правило, 1200) до

2500 м. Відомий з усіх високогірських масивів Карпат. В Україні локально поширений в масивах Черногора, Мармарош і Чивчини, на висотах 1200-2050 м.

Erebia epiphron (Knoch, 1783). А.: Кантабрійські гори, Піренеї, Центральний Масив, Вогези, Альпи, Апеніни, Судети, Карпати, Балкани, гори Британії. Б.: у Центральній Європі – альпійські й субальпійські луки, галявини біля верхньої межі лісового поясу, 1200-2700 м. Біогеографічний та екологічний „супутник” *E. manto*, хоча й з дещо ширшим ареалом. У Карпатах відомий з Татр, Словацьких Бескид, Сх. і Півд. Карпат у Румунії. Єдиним конкретно вказаним локалітетом в Україні є полонина Гарманеска (підніжжя г. Петрос, Рахівський р-н, Закарпатська обл., близько 1500 м [14]). Виходячи з особливостей географічного поширення й екології, цей вид мав би бути розповсюджений принаймні так само, як й *E. manto*.

Erebia pharte (Huebner, 1804). А.: Вогези, Альпи, Карпати. Б.: альпійські й субальпійські луки, галявини біля верхньої межі лісового поясу, від 1000 (як правило, 1400) до 2500 м. У Карпатах відомий з Татр, масивів Родна, Бучедж і Ретезат у Румунії. Може бути знайдений в Укр. Карпатах.

Erebia melampus (Fuessly, 1775). А.: Альпи. Б.: альпійські й субальпійські луки, галявини лісового поясу, 800-2400 м. Вказаний для Словацьких Татр [9] і з двох локалітетів в Укр. Карпатах: „витоки р. Чорна Тиса” [17] та „полонина Гарманеска” [14] (див. *E. epiphron*). Вірогідно, ці вказівки зумовлені помилками у визначенні.

Erebia sudetica (Staudinger, 1861). А.: локально в Центральному Масиві, Альпах, Судетах, Шумаві, Карпатах. Б.: субальпійські луки й галявини серед гірського криволісся, 1200-2000 м. Відомий із Словацьких Татр, масивів Родна, Бучедж і Ретезат у Румунії. Може бути знайдений в Укр. Карпатах.

Erebia triaria (de Prunier, 1798). А.: локально в горах Піренейського півострова, Піренеях, Альпах і Балканах. Б.: луки й галявини зі скельними виходами в альпійському, субальпійському та лісовому поясах, 400-2500 м (переважно 1500-2000 м). Наведений (очевидно помилково) для Закарпаття („Підкарпатська Русь” [1]).

Erebia gorge (Huebner, 1804). А.: Кантабрійські гори, Піренеї, Альпи, Апеніни, Карпати, Балкани. Б.: скельні виходи й розсипища субальпійського та альпійського поясів, 1400-3000 м. Відомий з Татр, Сх. і Півд. Карпат у Румунії. Можливо, цього виду стосується вказівка М. Новицького (*E. goante* Esp.) для г. Пікуй (Вододільно-Верховинський хр.) [13]; в колекції ДПМ НАН України є 1 екземпляр без етикетки із зборів І. Верхратського (який проводив дослідження в Горганах). Виходячи з особливостей географічного поширення й екології, знахідки в Укр. Карпатах імовірні.

Erebia cassioides (Hohenwarth, 1793). А.: локально в Кантабрійських горах, Піренеях, Центральному Масиві, Альпах, Апенінах, Півд. Карпатах, Балканах. Б.: альпійські й субальпійські луки та кам'яні розсипища в цих поясах, 1600-2600 м. Наведений (вірогідно, помилково) для Словацьких Татр [9] та для “Буковини” [11] як *E. tyndarus* (Esper, 1781)¹.

Erebia pronoe (Esper, 1780). А.: Піренеї, Альпи, Карпати, Балкани. Б.: вологі альпійські й субальпійські луки, галявини лісового поясу, 900-2800 м. Відомий з Татр, Сх. і Півд. Карпат у Румунії. Вказаний для Вододільно-Верховинського хр. (г.

¹ *E. cassioides* та *E. tyndarus* входять до групи дуже подібних видів, які в старих літературних джерелах часто не розрізняли. *E. tyndarus* є ендеміком Альп.

Пікуй) [13] та Горган [3]. Ці вказівки не підтверджені фактичним матеріалом, але виходячи з особливостей поширення й екології, знахідки в Укр. Карпатах цілком можливі.

Erebia melas (Herbst, 1796). А.: Карпати, Балкани. Б.: скельні (переважно вапнякові) виходи в лісовому, субальпійському та альпійському поясах, від 200-900 (як правило, 1500) до 2800 м. Відомий з Півд. і Сх. Карпат та гір Біхор у Румунії. Вказаний як можливий для Укр. Карпат [4]. Цілком ймовірні знахідки в Мармаросько-Чивчинських горах і Буковинських Карпатах.

Erebia stirijs (Godart, 1824). А.: Альпи, Балкани. Б.: вапнякові виходи лісового та субальпійського поясів, 700-1800 м. Наведений (вірогідно, помилково) для району Мармарошу [7].

Erebia montana (de Prunner, 1798). А.: Альпи, Апеніни. Б.: альпійські й субальпійські луки, галявини біля верхньої межі лісового поясу, 1100-2500 м. Наведений для Словацьких Татр [9] та Східних Бескидів (г. Пікуй, *E. goante* Esp.) [13 (за М. Новицьким)]. Обидві вказівки сумнівні.

Erebia oeme (Huebner, 1804). А.: Піренеї, Центральний Масив, Альпи, Карпати, Балкани. Б.: болота, вологі луки й галявини лісового, субальпійського та альпійського поясів, 900-2600 м (переважно 1500-2000 м). Відомий із Словацьких Бескидів [5, 15]. Можливі знахідки в суміжних районах Східних Бескидів в Україні.

Erebia meolans (de Prunner, 1798). А.: Кантабрійські та Іберійські гори, Піренеї, Центральний Масив, Вогези, Альпи, Апеніни. Б.: галявини лісового й субальпійського поясів, 600-2300 м. Вказаний для району Мармарошу [7] і для с. Велика Уголька Тячівського р-ну (збори співробітників Карпатського заповідника, 1983 р.), проте фактичний матеріал відсутній.

Erebia pandrose (Borkhausen, 1788). А.: Арктика, Скандинавія, гори Півд. Сибіру, Піренеї, Альпи, Апеніни, Карпати, Балкани. Б.: у Центр. і Півд. Європі – вологі альпійські й субальпійські луки, 1600-3000 м. Відомий з Польських і Словацьких Татр, Сх. і Півд. Карпат у Румунії. Наведений для Буковинських Карпат („верхів'я р. Сучава й Сірет” [16]; „Буковина” [11]).

Pyrigus andromedae (Wallengren, 1853). А.: Арктика, Скандинавські гори, Піренеї, Альпи, Балкани. Б.: в Альпах – альпійські й субальпійські луки, 1200-3000 м. В Карпатах дотепер знайдений тільки в Україні, в околицях м. Яремча, на висоті 1250 м (за зборами П. Богданова, [2]).

Отже, список альпійських видів денних метеликів, наявних, імовірних або вказаних для території Українських Карпат налічує 21 позицію. Їх можна розділити на 4 категорії: 1) достовірно наявні види – 4 (*Pieris bryoniae*, *Erebia euryale*, *E. manto*, *Pyrigus andromedae*); 2) види, наявність яких не викликає особливих сумнівів, але потребує підтвердження фактичним матеріалом – 3 (*Erebia ephron*, *E. pronoe*, *E. pandrose*); 3) види, знахідки яких ймовірні з огляду на їх географічне поширення – 6 (*Boloria pales*, *Erebia pharte*, *E. sudetica*, *E. gorge*, *E. melas*, *E. oeme*); 4) види, вказівки щодо яких сумнівні або явно помилкові – 8 (*Colias phicomone*, *Euphydryas Cynthia*, *Erebia melampus*, *E. triaria*, *E. cassioides* (= *tyndarus* auct.), *E. stirijs*, *E. montana*, *E. meolans*). Таким чином, у нас залишаються не виявленими ще принаймні 5–7 видів денних метеликів альпійського комплексу. Майже всі вони належать до специфічного бореально-монтанно-альпійського роду *Erebia*.

Загалом, у Карпатах достовірно відомо 14 видів цього роду з ареалами альпійського типу (сюди не зараховуємо *E. aethiops*, *E. ligea*, *E. medusa*) [5, 15]. Зважаючи на обмежені площі високогір'я і відносно невеликі висоти гірських масивів, альпійська фауна Українських Карпат повинна бути біднішою, ніж у сусідніх країнах. Проте більшість карпатських видів роду населяють і біотопи верхнього гірсько-лісового поясу, а діапазони їхнього висотного поширення перекриваються з діапазоном висот Українських Карпат. Кормовими рослинами цих видів є широко розповсюджені види злаків і осок (*Poaceae*, *Cyperaceae*). Тому твердження про фактичну відсутність в Українських Карпатах „невиявлених” видів роду *Erebia* виглядає непереконливим.

Вірогідніше, причиною браку знахідок окремих видів роду *Erebia* є вузько-локальний характер розподілу популяцій більшості з них і короткий та залежний від погодних умов конкретного року період активності імаго в суворому кліматі високогір'я. Це добре простежується на прикладі *E. manto*, популяцію якого у 2004 р. ми виявили на полонині Пожижевській (хр. Черногора), в тому самому локалітеті, який наводили для цього виду ще 70 років тому [10]. Загальна площа оселища не перевищує 7 га, у найближчих (в радіусі 5 км) подібних біотопах вид не траплявся, а наступного разу, незважаючи на щорічне відвідування під час теоретичного періоду активності, його особини тут були виявлені лише в 2007 р. Крім того, види роду *Erebia* практично не розрізняються дистанційно, тому за умови домінування масового у високогір'ї *E. euryale* рідкісні види можуть просто залишитися непоміченими.

Зважаючи на все це, стає очевидним, що навіть цілеспрямовані пошуки певного виду у відомому за літературними вказівками районі чи урочищі можуть довго залишатися безрезультатними. До того ж фауна лускокрилих Українських Карпат залишається дослідженою територіально дуже нерівномірно. Зрештою, не виключено, що окремі локально поширені й реліктові види, які особливо вразливі до змін середовища існування – як антропогенних, так і природних, могли просто зникнути протягом останніх 50-100 років.

Висновки

Наведені дані дають підставу стверджувати, що реальний видовий склад денних метеликів альпійського комплексу вірогідно налічує від 7 до 13 видів, хоч на сьогодні достовірно встановлена наявність лише 4 із них. Відсутність сучасних знахідок „невиявлених” альпійських видів спричинена, найімовірніше, вузько-локальним характером їх поширення, погано передбачуваними термінами періоду активності, проблемною дистанційною ідентифікацією у поєднанні з слабкою дослідженістю багатьох гірських районів.

Загалом, найімовірнішими районами поширення рідкісних видів роду *Erebia* в Українських Карпатах залишаються як найвищі масиви Черногори, Мармарошу й Свидовця, так і слабо досліджені Чивчини, Горгани, Гринява і Буковинські Карпати, а біотопами – субальпійські луки, скельні виходи й розсипи (особливо в льодовикових котлах) та місця відслонень карбонатних порід.

1. Бачинский Л. Атлас мотылев. – Ужгород: Наклад педагог. тов-ва в Ужгороде, 1927. – 16 с., 20 табл.
2. Девяткин А.Л. О двух сибирских видах толстоголовок рода *Pyrigus* (Lepidoptera, Hesperioidea) // Зоол. журн. – 1990. – Т. 69, вып. 10. – С. 141-145.
3. Козакевич З.М. Нахождение чернушки *Erebia pronoe* Esp. (Lepidoptera, Satyridae) в Горганах (Украинские Карпаты) // Вестн. зоологии. – 1970. – № 2. – С. 77-78.
4. Коршунов Ю. П. Каталог булавоусых чешуекрылых фауны СССР // – Энтотомол. обозрение. – 1972. – 51 (1): С. 136-154; 51 (2): С. 352-368.
5. Плющ И.Г., Моргун Д.В., Довгайло К.Е., Рубин Н.И., Солодовников И.А. Дневные бабочки (*Hesperioidea* & *Papilionoidea*, *Lepidoptera*) Восточной Европы. CD определитель, база данных и пакет программ “Lysandra”. – Минск, Киев, Москва, 2005.
6. Попов С.Г. Види денних метеликів (*Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea*), що потребують охорони в Закарпатській області // Наук. вісник Ужгор. ун-ту. Серія Біологія. – Вип. 15. – 2004. – С. 98-101.
7. Abafi-Aigner, A.L., Pavel, J., Uhryk, F. Fauna Regni Hungariae. Ordo: Lepidoptera // Regia Societas Scientiarum Naturalium Hungarica. – Budapest, 1900. – 82 p.
8. Higgins, L.G., Riley, N.D. A Field Guide to the Butterflies of Britain and Europe. – London: Harper Collins Publishers, 1980. – 384 p.
9. Krzywicki, M. Oczennice – Satyridae // Klucze do oznaczania owadów Polski. – Warszawa: PWN, 1966. – Cz. XXVII, zes. 63. – 41 s.
10. Niesiołowski, W. Przyczynek do znajomości fauny Czarnohory // Rozprawy i sprawozdania. Instytut badawczy lasów Państwowych. Seria A. – Warszawa, 1935. – S. 72-79.
11. Pawlitschek, A. Einige Eigenthümlichkeiten der bukowiner Insectenfauna, mit besonderer Rücksichtnahme auf Schmetterlinge und Kafer // Jahresb. Gymn. Czernowitz. – Czernowitz, 1901. – S. 3-21.
12. Popov, S.G. Butterflies of West Ukraine. Long-Term Monitoring of *Papilionoidea* & *Hesperioidea* (Lepidoptera, Insecta) Populations of West Ukraine / www.alexanor.uzhgorod.ua.
13. Romaniszyn, J., Schille, F. Fauna motyli Polski // Prace monograficzne Kom. Fiziogr. PAU. – Krakow, 1929. – Т. 1. – 552 s.
14. Soffner, J. Reise in der Waldkarpaten (Lepidoptera) // Entomologische Zeitschrift. – 1932. – XLV. – S. 306-310.
15. Tolman, T., Lewington, R. Butterflies of Britain & Europe. Collins field guide. – London: Harper Collins Publishers, 1997. – 328 p.
16. Varga, Z. Die Erebien (Lepidoptera, Satyridae) der Balkanhalbinsel und der Karpaten III // Acta biologica debrecina. – Debrecen, 1971. – IX. – S. 227-235.
17. Viertl, A. Beiträge zur Lepidopteren-Fauna der Oesterreichisch-Ungarischen Monarchie // Entomologische Zeitschrift. – 1897. – XI. – S. 69-71, 77, 78.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів
e-mail: ykanarsky@gmail.com

УДК 591.9

І.В. Яворницька

**ВИДОВЕ РІЗНОМАНІТТЯ УГРУПОВАНЬ ҐРУНТОВИХ ЕНХІТРЕЇД
(ENCHYTRAEIDAE, OLIGOCHAETA) ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМ
ВЕРХНЬОГО ДНІСТРА**

Яворницька І.В. Видовое разнообразие сообществ почвенных энхитреид (Enchytraeidae, Oligochaeta) лесных экосистем Верхнего Днестра // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 177-182.

Приведены результаты исследования видового разнообразия сообществ почвенных энхитреид в коренных – дубовых, буковых, пихтовых и производных еловых и сосновых экосистемах верховья р. Днестр. Показаны особенности его трансформации под влиянием разных форм лесопользования, изменения гидрологического режима и т. д.

Yavornytska I.V. Species diversity of soil enchytraeida communities (Enchytraeidae, Oligochaeta) in forest ecosystems of Upper Dnister basin area // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 177-182.

The results of investigation on the species diversity of the soil enchytraeida communities are given for primary (oak, beech, fir) and secondary (spruce, pine) forest ecosystems within oak forest ecosystems within upper Dnister river basin. The peculiarities of its transformation under the influence of diverse forms of forestry, hydrological regime changes are shown.

Вивчення видового різноманіття – один із пріоритетних напрямів досліджень сучасної біології, що зафіксовано у міжнародній Конвенції по біорізноманіттю, прийнятій в Ріо-де-Жанейро у 1992 р. Незважаючи на те, що перша інформація щодо видового різноманіття та поширення енхитреїд на Галичині відома ще з робіт Й. Нусбаума кінця 19 ст. [13, 14], – фауна, структурна організація та функціональна суть угруповань енхитреїд в лісових екосистемах вивчені недостатньо [2, 7].

Енхитреїди – проміжна між мікро- і мезофауною розмірна група малощетинкових черв'яків широко розповсюджена у різноманітних екосистемах Земної кулі. У листяних та хвойних лісах вони у великій кількості трапляються у підстилці та верхніх шарах ґрунту, споживаючи органічний детрит і мікрофлору. Деякі є хижачками, але приуроченість цих безхребетних до накопичення рослинних решток, що розкладаються, дозволяє розглядати сапрофагію, як вихідний і основний спосіб живлення цієї групи [1, 3, 6]. Енхитреїди споживають також екскременти інших ґрунтових безхребетних, про що свідчить присутність їх у фекаліях (копролітах) личинок *Tipulidae* і гнилій деревині на останніх стадіях руйнування, коли її маса складається переважно із екскрементів безхребетних. Серед енхитреїд виділяють групи первинних і вторинних руйнівників [9]. Перші споживають листяний опад, другі живляться екскрементами первинних руйнівників і завершують розклад клітковини. Завдяки своїй високій чисельності, широкому розповсюдженню та особливостям живлення енхитреїди відіграють значну роль у деструкційних та ґрунтоутворчих процесах.

Метою досліджень було вивчення видового різноманіття та особливостей формування угруповань ґрунтових енхитреїд у корінних та похідних на їх місці лісових екосистемах басейну верхів'я р. Дністер.

Матеріал і методика досліджень

Дослідження проведені протягом вегетаційного періоду 2000-05 рр. на 10 пробних площах Українсько-Німецького проекту „Дністер” під егідою ЮНЕСКО [(UNESCO/BMBF project 509/UKR/40) у рівнинній (пл. 1-4) та гірській (пл. 5-10) частинах басейну верхів'я Дністра:

1 – 80-річна мезотрофна грабова діброва трясучковидноосокова [*Quercetum caricoso (brizoidis)*];

2 – 80-річна мезотрофна грабова діброва трясучковидноосокова [*Quercetum caricoso (brizoidis)*] з культурами смереки;

3 – 130-річна волога (до сирої) евтрофна ясеневополювокленова діброва яглицева [*Fraxineto-Acereto-Quercetum aegopodiosum (pauper)*] в режимі затоплення;

4 – 140-170-річна волога евтрофна ясенева діброва копитняково-яглицева [*Fraxineto-Quercetum asaroso-aegopodiosum*] (без затоплення);

5 – 150-річна волога мезотрофна смерекова бучина квасеницево-маренкова [*Piceeto-Fagetum oxalidoso-galiosum (odoratii)*] (умовно первинна екосистема);

6 – 80-річний буковий смеречник квасеницево-маренковий вологої мезотрофної смерекової бучини [*Piceeto-Fagetum oxalidoso-galiosum (odoratii)*] (ліс господарського використання селянами);

7 – 40-річний смеречник мертвопокровний вологої мезотрофної смерекової бучини [*Piceetum pauper*];

8 – 120-річна волога евтрофна яличина зеленчуково-квасеницева [*Abietum galeobdolosum-oxalidosum*] (умовно первинна екосистема);

9 – 130-річний буковий яличник лунарієво-шорсткоожиний вологої мезотрофної ялицевої бучини [*Fageto-Abietum lunarioso-rubosum (hirtii)*];

10 – 40-річний сосняк зеленчуково-шорсткоожиний вологої мезотрофної смереково-ялицевої бучини [*Pinetum galeobdolosum-rubosum (hirtii)*];

Як у гірській, так і долинній частинах басейну Дністра лісові екосистеми зазнають впливу господарської діяльності [15].

Проби відбирали у 7-кратній повторності металевим циліндром (біоценометром) на глибину 5 см тричі за вегетаційний період (весна, літо, осінь), розділяючи окремо підстилку і ґрунт. Екстракцію енхітреїд із ґрунтових зразків здійснювали автоматичним методом „водяних ліжок” О'Коннора [4, 8, 11, 16]. Фіксацію та облік тварин здійснювали згідно загальноприйнятих у ґрунтовій зоології методів. Визначення тварин здійснювали з живого і фіксованого матеріалу за роботами К. Kasprzak [11] і С.О. Nielsen, В. Christensen [12]. Фауністичну подібність таксоценів ґрунтових енхітреїд оцінювали за коефіцієнтом Сьоренсена [5]. Всього опрацьовано 525 зразків підстилки та ґрунту.

Результати досліджень

В результаті проведених досліджень, на теперішній час у лісових екосистемах території верхів'я Дністра ідентифіковано 21 вид ґрунтових енхітреїд, що належать до 10 родів (табл. 1). Найбільшою кількістю видів представлені роди *Fridericia* (5 видів), *Henlea* (4), *Mesenchytraeus* (3), *Cognettia* (2 види). За зоогеографічним

поширенням більшість (по 7 видів) є голарктичними та європейськими, 4 – космополітами та 1 – палеаркт.

Таблиця 1

Видовий склад та поширення ґрунтових енхітреїд у лісових екосистемах басейну верхів'я Дністра

№ п/п	Види	Дубняки				Бучини			Яличини		
		1*	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	Enchytraeidae (OLIGOCHETA)										
1	<i>Mesenchytraeus armatus</i> (Levinsen, 1884).	+	+	+	+						
2	<i>Mesenchytraeus pelicensis</i> Issel, 1905.					+	+	+			+
3	<i>Mesenchytraeus</i> sp.							+			
4	<i>Cernovitoviella carpatica</i> Nielsen et Christ., 1959.		+								
5	<i>Buchholzia appendiculata</i> (Buchholz, 1862).	+	+		+						
6	<i>Bryodrilus ehlersi</i> Ude, 1892.	+	+		+	+	+	+	+		+
7	<i>Cognettia sphagnetorum</i> (Vejdovský, 1877).	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
8	<i>Cognettia glandulosa</i> (Michaelsen, 1888).	+		+				+	+		+
9	<i>Marionina argentea</i> (Michaelsen, 1889).			+							
10	<i>Marionina riparia</i> Bretscher, 1899.			+							
11	<i>Enchytraeus buchholzi</i> Vejdovský, 1879.					+		+			
12	<i>Fridericia galba</i> (Hoffmeister, 1843).	+			+	+	+				
13	<i>Fridericia bisetosa</i> (Levinsen, 1884).	+	+		+	+	+				+
14	<i>Fridericia bulbosa</i> (Rosa, 1887).				+	+					
15	<i>Fridericia maculata</i> Issel, 1904.					+	+				+
16	<i>Fridericia gracilis</i> Bülow, 1957.					+					+
17	<i>Henlea ventriculosa</i> (d'Udekem, 1854).	+	+	+		+					+
18	<i>Henlea nasuta</i> (Eisen, 1878).		+		+	+	+				
19	<i>Henlea perpusilla</i> Friend, 1911.		+		+						
20	<i>Henlea</i> sp.	+	+	+	+	+					+
21	<i>Achaeta eiseni</i> Vejdovský, 1877.			+	+			+	+		
	Разом видів на окремих ділянках:	9	10	8	11	12	7	7	4	6	4

Примітка: * Нумерація ділянок в таблиці відповідає нумерації і назвам ділянок у тексті.

Найпоширенішим і домінуючим на всіх пробних площах є голарктичний вид *Cognettia sphagnetorum* (Vejd.). Космополіт *Henlea ventriculosa* (d'Udek.), голаркти – *Bryodrilus ehlersi* Ude., *Cognettia glandulosa* (Mich.), *Achaeta eiseni* Vejd., та європейські – *Fridericia galba* (Hoffm.), *F. bisetosa* (Lev.), трапляються на площах як рівнинної, так і гірської частин басейну. Лише у рівнинних дубових лісах характерними є голаркти – *Mesenchytraeus armatus* (Lev.), *Buchholzia appendiculata* (Buchh.), *Marionina argentea* (Mich.), європейський *M. riparia* Bret., космополіт *Henlea perpusilla* Friend, а для гірських територій – космополіт *Enchytraeus buchholzi* Vejd. та європейські – *Mesenchytraeus pelicensis* Issel., *Fridericia maculata* Issel., *F. gracilis*

Вілов. Найбагатшою видовою різноманітністю енхітреїд характеризуються дубові ліси Передкарпаття, загалом 16 видів, у букових та ялицевих лісах гірської частини їх менше – 12 та 9 відповідно.

Таксоцени енхітреїд окремих дубняків нараховують по 8-11 видів. Найпоширенішими є представники родин *Mesenchytraeus*, *Buchholzia*, *Cognettia*, *Henlea*. В обох екосистемах грабової діброви їх загалом 12 видів, крім попередньо згаданих, у грабовому дубняку трясучковидноосоковому поширеними є *Buchholzia appendiculata*, *Bryodrilus ehlersi*, *Fridericia bisetosa*. На ділянці цього дубняка із культурами смереки, за рахунок присутності *Cernovitoviella carpatica*, *Henlea nasuta*, *H. perpusilla*, видове різноманіття збільшується на 3 види. Спільнота енхітреїд заплавної дубняку ясенево-польовокленової діброви ялицевої має найменше різноманіття (8 видів). Крім згаданих найпоширеніших, характерними тут є також амфібіотичні (гігрофіли) – *Marionina argentea*, *M. riparia* та типовий ґрунтовий *Achaeta eiseni*. Покращення гідрологічного режиму шляхом будівництва дамби для попередження затоплення позитивно позначається на угрупованні безхребетних. Як наслідок, представники роду *Marionina* зникають, а різноманіття енхітреїд загалом збільшується до 11 видів за рахунок згаданих, характерних для дубняків грабової діброви видів.

Таксоцен енхітреїд досліджених бучин нараховує 12 видів. Тут характерними є такі види, як – *Mesenchytraeus pelicensis*, *Cognettia sphagnetorum*, *Bryodrilus ehlersi*, *Fridericia galba*, *F. bisetosa*, *F. bulbosa*, *F. maculata*, *F. gracilis*, *Henlea ventriculosa*, *H. nasuta*. Всі вони виявлені в угрупованнях безхребетних корінної вологої мезотрофної смерекової бучини квасеницево-маренкової. На ділянці цієї бучини, що зазнає різних впливів господарської діяльності, як то випас худоби, рекреація (квасеницево-маренковий буковий смеречник), видове різноманіття цих тварин у 1,7 разів менше – лише 7 видів. У складі угруповання ґрунтових безхребетних вторинного смеречняка таксоцен енхітреїд також представлений 7 видами. Видом-еудомінантом тут є *Cognettia sphagnetorum*, значне представлення мають також – *Mesenchytraeus pelicensis*, *Cognettia grandulosa*, *Achaeta eiseni*, *Enchytraeus buchholzi*, *Bryodrilus ehlersi*. Повністю відсутні, характерні для корінної бучини, представники родини *Fridericia* (5 видів).

Видове різноманіття таксоцену енхітреїд досліджених ялицевих лісів невисоке – 9 видів. Найменша різноманітність цих тварин виявлена у чистій яличині зеленчуково-квасеницевій та похідному сосняку зеленчуково-шорсткоожинному – по 4 види (*Cognettia glandulosa*, *Bryodrilus ehlersi*, *Mesenchytraeus pelicensis*, *Achaeta eiseni*). У буковій яличині лунарієво-шорсткоожинній видове різноманіття енхітреїд, виявлене в угрупованні ґрунтових безхребетних, вище – 6 видів (*Cognettia sphagnetorum*, *Fridericia bisetosa*, *F. gracilis*, *F. maculata*, *Henlea ventriculosa*, *Henlea sp.*).

Аналізуючи видове різноманіття таксоценів енхітреїд досліджених лісових екосистем з використанням коефіцієнту подібності Сьоренсена (табл. 2), зауважимо, що найбільш фауністично подібні угруповання енхітреїд вологих дубняків дубових лісів – від 70 до 76%. Очевидно, у зв'язку із специфічністю гідрологічного режиму ясенево-польовокленової діброви, що знаходиться в режимі затоплення, подібність угруповання цих тварин є менше 50%. Високою фауністичною подібністю між собою характеризуються таксоцени енхітреїд у бучинах – 74%, а також у хвойних екосистемах (корінна чиста яличина, похідні смеречняк та сосняк) – 73-75%.

Таблиця 2

**Фауністична подібність таксоценів ґрунтових енхітреїд лісових екосистем
Верхнього Дністра, % за Сьоренсеном**

Фауністична подібність у % за Сьоренсеном

Площі	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1		74	47	70	57	50	37	46	53	46
2	7		44	76	36	35	23	28	50	28
3	4	4		42	30	13	40	50	43	33
4	7	8	4		61	55	33	40	35	27
5	6	6	3	7		74	44	25	67	37
6	4	4	1	5	7		43	36	46	54
7	3	2	3	3	4	4		72	15	73
8	3	2	3	3	2	2	4		20	75
9	4	4	3	3	6	3	1	1		20
10	3	2	2	2	3	3	4	3	1	

Висновки

В угрупованнях ґрунтових безхребетних лісових екосистем басейну верхів'я р. Дністер на теперішній час виявлено 21 вид енхітреїд.

Таксоцени ґрунтових енхітреїд екосистем рівнинної та гірської частин басейну, а також окремих лісових екосистем, значно різняться між собою за видовою різноманітністю. Найбагатшою видовою різноманітністю енхітреїд характеризуються дубові ліси Передкарпаття, загалом 16 видів, у букових та ялицевих лісах гірської частини їх менше – 12 та 9 відповідно. У формуванні угруповань енхітреїд окремих лісових екосистем беруть участь по 4-12 видів.

Виявлені відмінності визначаються едифікатором лісового намету, умовами місцевиростання та господарською діяльністю. Заміна корінних екосистем похідними, випас худоби, рекреація (гірська частина басейну), періодичне затоплення, надмірна вологість, підсадження під намет лісу смереки (дубняки долиної частини басейну) мають значний, а часом і несприятливий вплив на угруповання цих тварин.

1. Гиляров М.С., Стриганова Б.Р. Роль почвенных беспозвоночных в разложении растительных остатков и круговороте веществ // Зоология беспозвоночных. Т. 5. Почвенная зоология. (Итоги науки и техники. ВИНТИ АН СССР). – М., 1978. – С. 119-133.
2. Козловская Л.С. Роль беспозвоночных в трансформации органического вещества болотных почв. – Л.: Наука, 1976. – 211 с.
3. Количественные методы в почвенной зоологии // Под ред. М.С. Гилярова – М.: Наука, 1987. – 288 с.
4. Одум Ю. Основы экологии. – М: Мир, 1975. – 520 с.
5. Стриганова Б.Р. Питание почвенных сапрофагов. – М.: Наука, 1980. – 244 с.
6. Яворницкая И.В. Сообщества энхитреид (*Oligochaeta*, *Enchytraeidae*) как структурный элемент лесных экосистем бассейна Верхнего Днестра // Проблемы почвенной зоологии

- (Материалы XV Всерос. совещ. по почв. зоологии. Москва, нояб., 2008 г.). – М.: Тов-во научн. изданий КМК, 2008. – С. 118-119.
7. Dunger W. Fiedler H.I. Methoden der Bodendiologie.– Stuttgart; New York: Fischer, 1989. – 432 s.
 8. Huhta V., Karppinen E., Nurminen M., Valpas A. Effect of silvicultural practicies upon arthropod, annelid, and nematode populations in coniferous forest soil // Ann. Zool. Fenn. – 1967. – 4, 2. – P. 87-143.
 9. Zachariae G. Welche Bedeutung haben Enchytraeiden im Waldboden // Soil micromorphology. – Amsterdam, 1964. – S. 57-60.
 10. Kasprzak K. Skąposzczety wodne i glebowe, PWN II, Rodzina Wazonkowce (Enchytraeidae).– Warszawa, 1986. – 366 s.
 11. Nielsen C.O., Christensen B. The enchytraeidae critical revision and taxonomy of European species VII, Naturhistorisk Museum. – Aarhus, 1959. – 160 s.
 12. Nusbaum J. Zur Anatomie und Systematik der Enchytraeiden // Biol. Zbl. – Leipzig, 1895. – 15. – S. 25-31.
 13. Nusbaum J. Materyały do historyi naturalnej skąposzczetow (Oligochaeta) galicyjskich // Spraw. Kom. Fizjogr. PAU. – Kraków, 1896. – 31. – S. 9-62.
 14. Roth M., Kozłowsky M., Rizun V., Bräsicke N. (Eds). Species and Functional Diversity of Soil-dwelling Invertebrates in Forest Ecosystems of the Upper Dnister Basin – Evaluation of Anthropogenic Effects // Mechthild Roth, Ralph Nobis, Valentin Stetsiuk, Ivan Kruhlov (Eds). Transformation processes in the Western Ukraine. Concepts for a sustainable land use. – Berlin: Weißensee Verlag, 2008. – P. 5-249.
 15. O'Connor F.B. Extraction of Enchytraeid worms from a coniferous forest soil // Nature. – London, 1955. – 175. – P. 815-816.

Львівський національний університет ім. І.Франка
e-mail: Javornytska16@mail.ru

УДК 591.9 (553) 595.

В.І. Яворницький¹, І.В. Яворницька²

УГРУПОВАННЯ ҐРУНТОВОЇ МЕЗОФАУНИ ЯК СТРУКТУРНО- ФУНКЦІОНАЛЬНИЙ ЕЛЕМЕНТ ЯЛИЦЕВИХ ЛІСІВ ВЕРХНЬОДНІСТРЯНСЬКИХ БЕСКИДІВ

Яворницький В.И., Яворницкая И.В. Сообщества почвенной мезофауны как структурно-функциональный элемент пихтовых лесов Верхнеднестровских Бескид // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 183-192.

Приведены результаты исследования видового разнообразия и структурно-функциональной организации сообществ почвенной мезофауны коренных пихтовых и производных на их месте сосновых экосистем Верхнеднестровских Бескид. Определены их биотические потенциалы по показателям численности, массы и потребления энергии отдельными размерными и трофическими группами.

Yavornytsky V.I., Yavornytska I.V. Communities of the soil mesofauna as an structure-functional element of fir forests in Upper-Dnister Beskydy area // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 183-192.

The results of investigations on species diversity and structure-functional organization of soil mesofauna communities in primary fir forest ecosystems and secondary placed here pinewoods of the Upper-Dnister Beskydy are presented. Its biotical potentials are determined on the base of quantitative parameters, mass and energy consumption by several size and trophic groups.

На сучасному етапі взаємовідносин людини і природи, проблеми збереження біорізноманіття, дослідження структурно-функціональної організації, аналіз процесів, що відбуваються в біотичних системах за різних умов їх існування – природних, антропогенних, є актуальними [4]. Завдяки своїй чисельності, широкому поширенню та особливостям живлення ґрунтові безхребетні відіграють важливу роль у процесах трансформації речовини та енергії екосистем і є важливим природним чинником збереження родючості ґрунту [2, 7, 13]. Для формування і реалізації концепції сталого розвитку, що передбачає науково-обґрунтовані норми експлуатації біотичних ресурсів усіх рівнів організації – від особин до біосфери, такі дослідження є вкрай необхідними і сприяють пошуку оптимальних шляхів використання їх екологічного потенціалу [5]. Дослідження угруповань ґрунтових безхребетних як цілісний структурно-функціональний елемент лісових екосистем Верхньодністрянських Бескидів були започатковані нами [15-17, 19], проте до цього часу вивчені ще недостатньо. Деякі фауністичні описи окремих таксономічних груп ґрунтових безхребетних цієї території відомі з літератури [6, 9, 14].

Метою досліджень було вивчення різноманіття, особливостей формування структурно-функціональної організації угруповань ґрунтових безхребетних (мезофауна, енхітреїди) корінних ялицевих та похідних на їх місці соснових екосистем Верхньодністрянських Бескидів, а також встановлення біотичних потенціалів окремих таксономічних, розмірних і функціональних груп та угруповань загалом.

Об'єкти й методи досліджень

Утворені ялицею білою ліси в Українських Карпатах займають за площею третє місце після бука і ялини. Вони не формують окремої висотної смуги, а повністю знаходяться в межах поясу букових лісів. Через вибагливість ялиці білої до ґрунтово-кліматичних умов, ці ліси формуються у місцевиростаннях за умов незначних коливань вологості та температури на глибоких і багатих ґрунтах. Значне поширення ялицеві ліси мають у Beskidaх [3]. Після Другої світової війни тут на місці природних буково-ялицевих лісів широко практикувалися насадження сосни звичайної. На теперішній час це переважно розріджені, 60-річні соснові деревостани, другий ярус яких утворений буком і ялицею природного поновлення.

Проведеними у 2000-05 рр. на території Верхньодністрянських Beskidaх дослідженнями охоплені умовно корінні: 1 – 120-річний яличник зеленчуково-квасеницевий вологої евтрофної букової яличини (ділянка розташована на схилі західної експозиції крутизною до 20°, на висоті близько 530 м н. р. м., умовно первинна екосистема, заказник „Розлуч”, с. Розлуч); 2 – 130-річний буковий яличник лунарієво-шорсткоожинний вологої мезотрофної ялицевої бучини; 3 – похідний 60-річний сосняк зеленчуково-шорсткоожинний вологої мезотрофної ялицевої бучини (с. Бусовисько). Ділянки 2 і 3 розташовані поруч, на пологому (до 10°) схилі південно-західної експозиції, на висоті 620-600 м. Ґрунт на ділянках – бурий потужний суглинистий середньоскелетний.

Облік тварин проводили посезонно, відповідно до загальноприйнятих у ґрунтовій зоології методик [8, 10, 18]. Відібрано, опрацьовано й проаналізовано 45 ґрунтових проб для вивчення мезофауни, 70 проб для вивчення енхітреїд. Таксономічний склад угруповань безхребетних визначали на рівні видів або інших систематичних таксонів (родів, родин) й характеризували загальною кількістю назв. Поділ тварин на трофічні групи проводили на підставі роботи Б.Р. Стриганової [12]. Класи домінування визначені за підходом Г. Штокера і А. Бергмана [20]. Показники потоку енергії через угруповання безхребетних отримані розрахунковим методом за допомогою формул використання енергії окремими розмірними та систематичними групами [1]. Розрахована кількість спожитої енергії окремими трофічними групами безхребетних є адекватним мірилом функціональної ролі в екосистемі, чітко виділяє значення окремих розмірних і таксономічних груп тварин у загальному функціонуванні екосистеми. Для оцінки біотичного потенціалу угруповань ґрунтової мезофауни за показниками різноманіття та чисельності на 1 м², використали коефіцієнт ємності середовища, розрахований за індексом K_{is} (функціонал Сімпсона) [11].

Результати досліджень і їх обговорення

У складі угруповань ґрунтових безхребетних досліджених екосистем виявлено близько 90 видів тварин (табл. 1). Понад 40% цього різноманіття припадає на комах, близько 20% – наземні молюски, по 15% – ґрунтові олігохети та двопарноногі багатоніжки. Частка інших таксонів (павуки, мокриці, губоногі багатоніжки) значно менша. Загалом, за трофічною спеціалізацією представники близько 65% різноманіття угруповань безхребетних досліджених екосистем є сапрофагами, 21% хижаками і 14% фітофагами. Серед сапрофагів частка молюсків становить – 34%,

малощетинкових черв'яків – близько 25% (13-20% припадає на енхітреїди і 7-15% на дощові черви), а двопарноногих багатоніжок і комах – по 20%. У формуванні угруповань конкретних екосистем беруть участь по 38-69 видів, тобто при цьому реалізується від 42% до 77% цього різноманіття, й вони відрізняються між собою кількісними показниками та специфічними особливостями (табл. 1-2).

Таблиця 1

**Різнманіття та поширення ґрунтових безхребетних у лісових екосистемах
Верхньодністрянських Бескидів**

№	Таксони	Лісові екосистеми*		
		1	2	3
1	2	3	4	5
	OLIGOCHETA			
	<i>Enchytraeidae</i>			
1	<i>Cognettia sphagnetorum</i> Vejdovský, 1884	+	+	+
2	<i>Cognettia glandulosa</i> Michaelsen, 1888	+		+
3	<i>Bryodrilus ehlersi</i> Ude, 1892	+		+
4	<i>Mesenchytraeus pelicensis</i> Issel, 1905			+
5	<i>Achaeta eiseni</i> Vejdovský, 1879	+		
6	<i>Fridericia bisetosa</i> (Levinsen, 1884)		+	
7	<i>Fridericia gracilis</i> (Bülow, 1957)		+	
8	<i>Fridericia maculata</i> Issel, 1904		+	
9	<i>Henlea ventriculosa</i> (d'Udekem, 1854)		+	
10	<i>Henlea</i> sp.		+	
	<i>Lumbricidae</i>			
11	<i>Nicodrilus roseus</i> (Savigny, 1826)	+	+	+
12	<i>Dendrobaena octaedra</i> (Savigny, 1826)	+	+	+
13	<i>Dendrobaena alpina</i> (Rossa, 1884)	+	+	+
14	<i>Dendrobaena attemsi</i> Michaelsen, 1902			+
	ARACHNIDA			
15	<i>Araneae</i>	+	+	+
	CRUSTACEA			
16	<i>Oniscoidea</i>	+	+	+
	DYPLOPODA			
17	<i>Glomeris connexa</i> C.L.Koch, 1844	+		+
18	<i>Brachydesmus superus</i> Latzel, 1884	+	+	
19	<i>Polydesmus complanatus</i> (Linnaeus, 1761)	+	+	+
20	<i>Polydesmus montanus ukrainicus</i> Lohmander, 1928	+		
21	<i>Cylindroiulus occultus</i> C.L.Koch, 1847	+	+	
22	<i>Cylindroiulus burzenlandicus</i> Verhoeff, 1907	+	+	
23	<i>Leptophyllum nanum</i> (Latzel, 1884)		+	+
24	<i>Leptoiulus proximus</i> (Nemec, 1896)			+
25	<i>Unciger foetidus</i> (C.L.Koch, 1838)	+	+	
26	<i>Chromatoiulus projectus kochi</i> (Verhoeff, 1907)		+	
27	<i>Chromatoiulus rossicus</i> (Timopheew, 1897)		+	+

Продовження таблиці 1

1	2	3	4	5
28	<i>Sarmatulus kessleri</i> Lohmander, 1927		+	
	CHYLOPODA			
29	<i>Lithobiomorpha</i>	+	+	+
30	<i>Geophilomorpha</i>	+	+	+
	INSECTA			
31	<i>Cicadidae</i>		+	
	<i>Dermaptera</i>			
32	<i>Labia minor</i> Linnaeus, 1758			+
33	<i>Labidura</i> sp.			+
34	<i>Hemiptera</i>		+	
	<i>Coleoptera</i>			
	<i>Carabidae</i>			
35	<i>Notiophilus biguttatus</i> (Fabricius, 1779)	+	+	
36	<i>Trechus pulchellus</i> Putzeys, 1846		+	
37	<i>Trechus pulpani</i> Reška, 1965	+	+	+
38	<i>Trechus pilisensis</i> Csiki, 1917			+
39	<i>Pterostichus niger</i> (Schaller, 1783)	+	+	+
40	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> (Fabricius, 1787)		+	+
41	<i>Pterostichus foveolatus</i> (Duftschmid, 1812)	+	+	+
42	<i>Abax parallelopipedus</i> (Piller et Mitterpacher, 1783)	+	+	+
43	<i>Abax carinatus</i> (Duftschmid, 1812)	+		+
44	<i>Molops piceus</i> (Panzer, 1793)			+
45	<i>Synuchus vivalis</i> (Illiger, 1798)		+	+
46	<i>Staphylinidae</i>	+	+	+
47	<i>Cantharidae</i> (lar.)	+	+	+
48	<i>Silphidae</i>		+	
49	<i>Chrysomelidae</i>		+	
	<i>Elateridae:</i>			
50	<i>Athous subfuscus</i> Müller, 1767	+	+	+
51	<i>Athous mollis</i> Reitter, 1889	+		+
52	<i>Athous lomnickii</i> Reitter, 1905		+	
53	<i>Scarabaeidae</i> (lar.)	+		+
54	<i>Melolontha melolontha</i> Linnaeus, 1758, (lar.)			+
55	<i>Geotrupes</i> sp. im.		+	
56	<i>Aphodius</i> sp. im.		+	
57	<i>Byrrhidae</i> (lar.)	+		
58	<i>Tenebrionidae</i> (lar.)		+	
59	<i>Curculionidae</i> (lar.)	+	+	
	<i>Lepidoptera:</i>			
60	<i>Noctuidae</i> (lar.)		+	
61	<i>Hymenoptera</i>			+
62	<i>Tenthredinidae</i> (lar.)	+		+
	<i>Formicidae:</i>			
63	<i>Myrmica rubra</i> (Linnaeus, 1758)		+	+
64	<i>Lasius fuliginosus</i> Latreille, 1798		+	
	<i>Diptera:</i>			
65	<i>Bibio marci</i> (Linnaeus, 1758)	+		
66	<i>Tipulidae</i> (lar.)		+	+

Закінчення таблиці 1

1	2	3	4	5
67	<i>Rhagionidae</i> (lar.)	+	+	+
68	<i>Muscidae</i> (lar.)	+	+	+
69	<i>Platypezidae</i> (lar.)		+	
70	<i>Diptera sp.</i> (lar.)		+	+
71	<i>Xylophagidae</i> (lar.)			+
	MOLLUSCA			
	Gastropoda			
72	<i>Macrogaster latestriata</i> (A. Schmidt, 1857)		+	
73	<i>Macrogaster tumida</i> (Rossmässler, 1836)		+	+
74	<i>Balea stabilis</i> (L. Pfeiffer, 1847)		+	+
75	<i>Discus perspectivus</i> (Megerle von Mühlfeld, 1816)		+	
76	<i>Arion subfuscus</i> (Draparnaud, 1805)		+	+
77	<i>Arion silvaticus</i> Lohmander, 1937		+	
78	<i>Vitrea transsylvanica</i> (Clessin, 1887)		+	
79	<i>Vitrea crystallina</i> (Müller, 1774)		+	+
80	<i>Aegopinella pura</i> (Alder, 1830)	+	+	+
81	<i>Aegopinella sp.</i>	+	+	
82	<i>Nesovitrea hammonis</i> (Ström, 1765)	+		
83	<i>Oxychilus depressus</i> (Sterki, 1880)		+	+
84	<i>Carpathica callophana</i> (Westerlund, 1881)		+	+
85	<i>Lehmannia sp.</i>		+	
86	<i>Deroceus laevis</i> (Müller, 1774)		+	
87	<i>Bradybaena fruticum</i> (Müller, 1774)		+	
88	<i>Perforatella dibothrion</i> (Kamakowicz, 1884)		+	+
89	<i>Monachoides vicina</i> (Rossmässler, 1842)		+	
90	<i>Faustina faustina</i> (Rossmässler, 1835)		+	+
91	<i>Helix pomatia</i> Linnaeus, 1758		+	+
	Разом на площах:	38	69	52

* Умовні позначення: 1 – яличник зеленчуково-квасеницевий, 2 – буковий яличник лунарієво-шорсткоожинний, 3 – сосняк зеленчуково-шорсткоожинний.

Із комах у складі угруповань трапилися 11 видів турунів – це 40% із 27 видів відомих для досліджених екосистем за результатами відлову ґрунтовими пастками [14]. Найпоширенішими були – *Notiophilus biguttatus*, *Trechus pulpani*, *Pterostichus niger*, *Pterostichus foveolatus*, *Pterostichus oblongopunctatus*, *Abax parallelopedus*, *Abax carinatus*, *Synuchus vivalis*. Значну присутність і поширення мають личинки двокрилих (*Tipulidae*, *Rhagionidae*, *Muscidae*), ковалики (*Athous subfuscus*, *A. mollis*), довгоносики та деякі інші.

Ґрунтові олігохети тут представлені 4 видами дощових черв'їв (*Nicodrilus roseus*, *Dendrobaena octaedra*, *D. attemsi*, *D. alpina*) та 10 видами енхітреїд (найпоширенішим і домінантом за чисельністю є *Cognettia sphagnetorum*). Найвище видове різноманіття енхітреїд виявлене в угрупованні ґрунтових безхребетних букового яличника лунарієво-шорсткоожинного – 6 видів (*Fridericia bisetosa*, *F. gracilis*, *F. maculata*, *Henlea ventriculosa*, *Henlea sp.*), у яличнику зеленчуково-квасеницевому та сосняку зеленчуково-шорсткоожинному по 4 види (*Cognettia glandulosa*, *Bryodrilus ehlersi*, *Mesenchytraeus pelicensis*, *Achaeta eiseni*).

Таблиця 2

Середні показники чисельності (N, особ./м²), маси (m, г/м²) та споживаної енергії (Q, Дж./м² за добу) угрупованнями ґрунтової мезофауни та енхітрейд в екосистемах Верхньодністрянських Бескидів

Таксономічні та трофічні групи	Яличник зеленчуково-квасеницевий			Буковий яличник лунарієво-шорсткоожиний			Сосняк зеленчуково-шорсткоожиний		
	N	m	Q	N	m	Q	N	m	Q
Сапрофаги									
<i>Enchytraeidae</i>	7,68*	0,67	445	13,21*	0,58	474	13,17*	1,02	718
<i>Lumbricidae</i>	41	15,25	1286	21	3,99	414	76	7,45	895
<i>Oniscoidea</i>	15	0,10	24	14	0,07	17	16	0,14	31
<i>Glomeris</i>	1	0,03	5				1	0,07	9
<i>Polidesmus</i>	7	0,04	10	6	0,04	9	1	0,03	5
<i>Julus</i>	21	1,29	163	8	0,39	58	4	0,10	15
<i>Dermaptera</i>							1	0,03	5
<i>Bibio marci</i> (lar., pup.)	361	2,52	551	4	0,10	18	4	0,07	13
<i>Tipulidae</i> (lar.)				1	0,15	17	1	0,03	5
Інші <i>Diptera</i> (lar., pup.)	16	0,30	50	11	0,12	25	18	0,35	57
<i>Xylophagidae</i> (lar.)							1	0,06	9
<i>Psocoptera</i> (im.)	1	0,01	1						
<i>Mollusca</i>	4	0,08	14	22	1,56	197	22	1,29	174
Хижаци									
<i>Aranei</i>	2	0,004	1	17	0,26	44	17	0,13	25
<i>Lithobiomorpha</i>	29	0,20	47	82	0,70	155	87	0,81	174
<i>Geophilomorpha</i>	37	0,25	58	23	0,20	44	15	0,17	35
<i>Carabidae</i> (im.)	1	0,01	1	6	0,06	12	17	0,51	68
<i>Staphylinidae</i> (im.)	8	0,04	10	11	0,06	15	16	0,08	19
<i>Cantharidae</i> (lar.)	166	0,65	180	7	0,02	6			
<i>Adephaga</i> (lar.)	12	0,12	21	11	0,04	11	8	0,16	15
<i>Formica</i>				18	0,07	20	38	0,11	34
Фітофаги									
<i>Elateridae</i> (im., lar.)	10	0,16	31	11	0,15	30	17	0,18	39
<i>Curculionidae</i> (im., lar.)	11	0,01	5	2	0,02	5			
<i>Scarabeidae</i> (im.)				1	0,02	4			
<i>Mel. melolontha</i> (lar.)							4	1,20	85
<i>Homoptera, Cicadinea</i>				1	0,01	1	1	0,02	4
<i>Hemiptera</i>				1	0,03	5			
<i>Lepidoptera</i> (lar., pp.)				3	0,06	11			
<i>Insecta sp.</i> (lar., pp.)	3	0,06	11				1	0,06	8
Разом мезофауна	746	21,12	2469	281	8,12	1118	366	13,05	1724
Ємність середовища, (K_{ис.}, у.о.)	84			96			105		
Разом: всі		21,79	2914		8,70	1592		14,07	2442
Сапрофаги (всі)		20,29	2549		7,00	1229		10,64	1936
Фітофаги		0,23	47		0,29	56		1,46	136
Хижаци		1,27	318		1,41	307		1,97	370

Примітка: * чисельність *Enchytraeidae* – тис. особ./м²

Серед інших, найпоширенішими є двопарноногі багатоніжки (*Glomeris connexa*, *Polydesmus complanatus*, *Brachydesmus superus*, *Cylindroiulus occultus*, *C. burzenlandicus*, *Leptophyllum nanum*, *Unciger foetidus*, *Chromatoiulus rossicus*) і наземні молюски (*Macrogastra tumida*, *Balea stabilis*, *Arion subfuscus*, *Vitrea crystallina*, *Aegopinella pura*, *Oxychilus depressus*, *Carpathica callophana*, *Perforatella dibothrion*, *Faustina faustina*, *Helix pomatia*).

Угрупування ґрунтових безхребетних вологого евтрофного яличника зеленчуково-квасеницевого відзначається найменшим різноманіттям – лише 38 таксонів (42% виявленого загального різноманіття). Середня за вегетаційний період чисельність мезофауни – 746 ос./м² (від 386 на початку вегетації до 1183 наприкінці) з середньою масою 21,12 г/м² (відповідно 14,94-31,69 г/м²), а енхітреїд – 7,68 тис. ос./м² (4,03-15,88) і 0,67 г/м² (0,17-1,68 г/м²) відповідно. У цій яличині 23-89% безхребетних з масою 5-30% зосереджені у підстилці, а решта в шарі ґрунту до 30 см.

У трофічній структурі домінують сапрофаги – близько 60% чисельності та 90% маси, частка фітофагів мала – по 2-3%, і досить високі частки хижаків, відповідно 34 та 6%. У структурі трофічної групи сапрофагів угрупування (20 видів) на дощові черви в середньому припадає близько 9% загальної чисельності та 75% маси. Велика частка належить личинкам комах – до 80% чисельності та 15% маси. Решта припадає на інші сапрофаги – мокриці, двопарноногі багатоніжки, молюски. У весняний та осінній періоди 2002 р. у складі угруповань ґрунтових безхребетних тут траплялися численні колонії сапротрофних личинок *Bibio marci* – 160-930 ос./м² з масою 3,21-4,36 г/м², частка котрих становила в середньому 77% чисельності та 12% маси цієї трофічної групи. Трофічна група фітофагів, в основному, сформована коваликами і довгоносиками, частки котрих становлять відповідно 42 і 47% чисельності та 68 і 7% її маси. Серед хижаків домінують личинки комах – 70% чисельності та понад 60% маси, губоногі багатоніжки 26 та 35% відповідно, участь павуків, імаго турунів та стафілінід значно менші.

Середній за вегетаційний період показник добового споживання енергії (метаболізм) угрупування досліджених безхребетних становив 2914 Дж/м², він найвищий навесні та восени і в 1,7 разів менший влітку. Сапрофаги трансформують 63-96% бюджету добового метаболізму, частка фітофагів у цьому процесі становить до 3%, решта споживається хижаками.

У буковому яличнику лунарієво-шорсткожиновому вологої мезотрофної ялицевої бучини видове різноманіття мезофауни і енхітреїд, порівняно з попереднім яличником, за рахунок наземних молосків і комах збільшується майже удвічі (до 69 таксонів). Тут середні за вегетаційний період показники чисельності та маси мезофауни у 2,6 разів менші, ніж у яличині – 280 ос./м² (263-303 ос./м²) з масою 8,12 г/м² (7,13-9,98 г/м²). Чисельність спільноти енхітреїд становить в середньому – 13,21 тис. ос./м² (від 7,21 до 17,98 тис. ос./м²) з масою 0,58 г/м² (в межах 0,44-1,12 г/м²).

У трофічній структурі угрупування безхребетних домінують сапрофаги – 40% середньої чисельності та 80% маси, велика частка хижаків – 60 та 17%, частка фітофагів 7 та 4% відповідно. Видове різноманіття сапрофагів у цьому яличнику удвічі вище, ніж у попередньому. У структурі трофічної групи за чисельністю домінують дощові черви і наземні молюски (по 24%), личинки двокрилих (19%), мокриці і двопарноногі багатоніжки (16%), а за масою – дощові черви 57% та наземні молюски 23%. Серед решти маси сапрофагів частка енхітреїд – 8%, двопарноногих

багатоніжок – 7%, личинок комах – до 5%, найменша частка мокриць – 1%. Трофічна група хижаків також різноманітніша (15 таксонів). У її структурі за чисельністю домінують багатоніжки кістянки (47%) і багатоніжки геофіліни (13%), мурашки (11%), павуки та личинки комах (по 10%), а за масою багатоніжки кістянки – 50%, павуки і геофіліни – по 14%, частки інших значно менші. Серед фітофагів еудомінантами виступають ковалики – до 60% чисельності та 50% маси, личинки лускокрилих 16 і 20% відповідно, участь інших тварин незначна.

Угруповання загалом споживає в середньому 1592 Дж./м² енергії, з якого 77% використовують сапрофаги, 19% хижаки і 4% фітофаги. Загальне споживання енергії угрупованням тварин також має сезонні особливості, його показники високі навесні та восени і найменші влітку.

У похідному сосняку зеленчуково-шорсткоожинному на місці вологого мезотрофного букового яличника видове різноманіття угруповання ґрунтових безхребетних дещо бідніше, ніж в екосистемі попередниці, але за рахунок моллюсків і комах також вище, ніж у яличнику зеленчуково-квасеницевому – 52 види. Середня за вегетаційний період чисельність мезофауни у похідному сосняку становить – 366 ос./м² (248-427 ос./м²) та 13,05 г/м² (9,51-16,86 г/м²), а енхітреїд відповідно – 13,17 тис. ос./м² (7,82-18,58 тис. ос./м²) з масою 1,02 г/м² (0,46-1,79 г/м²).

За складом та структурою домінування угруповання безхребетних похідного сосняка і вологого мезотрофного букового яличника досить подібні між собою. Домінують сапрофаги – 40% чисельності та 74% маси, частка хижаків відповідно – 54 і 15%, на фітофаги припадає 6% чисельності та 11% маси. Особливістю цього сосняка є те, що абсолютні показники маси фітофагів за рахунок підвищення чисельності личинок коваликів (*Athous subfuscus*, *A. mollis*), появи личинок травневого хруща (*Melolontha melolontha*), деяких інших у 5 разів вищі, ніж в обох яличниках.

Загалом, середні за вегетаційний період показники добового споживання енергії (метаболізм) досліджених угруповань ґрунтових безхребетних найвищий у яличнику зеленчуково-квасеницевому – 2914 Дж./м², менший у буковому яличнику лунарієво-шорсткоожинному (1592 Дж./м²) та досить високий (2442 Дж./м²) у сосняку. Із загальної кількості трансформованої угрупованнями енергії найбільше її споживається сапрофагами – 76-87%, досить високі частки хижаків – 12-19%, і найменші у фітофагів – 2-6%. Зауважимо, що у трофічній групі сапрофагів від 35 до 50% енергії споживається дощовими червами, від 20 до 40% – енхітреїдами, решта – від 10 до 30% іншими безхребетними-сапрофагами.

Висновки

Угруповання ґрунтових безхребетних у досліджених лісових екосистемах Верхньодністрянських Бескидів характеризуються достатньо високими біотичними потенціалами за показниками видового різноманіття, чисельності та маси.

При формуванні угруповань конкретних екосистем реалізується від 42 до 77% виявленого різноманіття, вони відрізняються між собою кількісними показниками й специфічними особливостями.

Величини використаної енергії окремими трофічними групами безхребетних свідчать, що найбільша частка споживаної енергії трансформується детритним ланцюгом екосистеми.

Угрупування ґрунтових безхребетних такої структурно-функціональної організації забезпечують максимально можливий розклад рослинних решток і є важливим природним чинником збереження родючості ґрунту, що, в цілому, сприятливе для формування стійких і високопродуктивних лісових екосистем.

1. Большаков В.Н., Корытин Н.С., Кряжмский Ф.В., Шишмарев В.М. Новый подход к оценке стоимости биотических компонентов экосистем // Экология. – 1998.– № 5. – С. 339-348.
2. Гиляров М.С., Стриганова Б.Р. Роль почвенных беспозвоночных в разложении растительных остатков и круговороте веществ // Зоология беспозвоночных. Т. 5. Почвенная зоология. (Итоги науки и техники. ВИНТИ АН СССР). – М., 1978. – С. 8-69.
3. Голубець М.А. Пихтовые леса // Украинские Карпаты. Природа. – К.: Наук. думка, 1988. – С. 86-91.
4. Голубець М.А., Марискевич О.Г., Крок Б.О., Козловський М.П., Башта А.-Т.В., Гнатів П.С., Гринчак М.М., Шпаківська І.М., Яворницький В.І. Екологічний потенціал наземних екосистем. – Львів: Поллі, 2003. – 180 с.
5. Голубець М.А., Гнатів П.С., Козловський М.П., Марискевич О.Г., Башта А.-Т., Шпаківська І.М., Крок Б.О., Гірна Г.Я., Канарський Ю.В., Яворницький В.І., Гринчак М.М., Пука Є.О. Концептуальні засади сталого розвитку гірського регіону. – Львів: Поллі, 2007. – 288 с.
6. Капрусь І.Я. Деякі параметри різноманіття угруповань ногохвістків у корінних і вторинних лісах Українських Карпат // Наук. зап. Держ. природозн. музею НАН України. – Львів, 1997. – Т. 13. – С. 8-23.
7. Козловская Л.С. Роль беспозвоночных в трансформации органического вещества болотных почв. – Л.: Наука, 1976. – 211 с.
8. Количественные методы в почвенной зоологии. // Под ред. М.С. Гилярова – М.: Наука, 1987. – 288 с.
9. Меламуд В.В. Панцирные клещи Украинских Карпат – Львов, 2003. – 152 с.
10. Методы почвенно-зоологических исследований // Под ред. М.С. Гилярова – М.: Наука, 1975. – 280 с.
11. Сметана О.М., Сметана Н.М. Структура наземної мезофауни залізородних кар'єрів Кривбасу // Проблеми екології і охорони природи техногенного регіону: Межвед. сб. науч. тр. – Донецьк: ДонНУ, 2003. – С. 161-164.
12. Стриганова Б.Р. Питание почвенных сапрофагов. – М.: Наука, 1980. – 244 с.
13. Рафес П.М, Динесман Л.Г., Перель Т.С. Животный мир как компонент лесного биогеоценоза (Формирование комплексов беспозвоночных животных в почвах лесных биогеоценозов) // Основы лесной биогеоценологии / Под ред. В.Н. Сукачева и Н.В. Дылиса. – М.: Наука, 1964. – С. 258-266.
14. Різун В.Б. Туруни Українських Карпат. – Львів, 2003. – 210 с.
15. Яворницький В.І. Фауна ґрунтових безхребетних екосистем агро-лісового району Передкарпаття // Фауна Східних Карпат: Сучасний стан і охорона (Матеріали міжнар. конф. Ужгород, вер., 1993 р.). – Ужгород, 1993. – С. 332-335.
16. Яворницька І.В., Яворницький В.І. Ґрунтові енхітреїди (*Enchytraeidae*, *Oligochaeta*) у лісових екосистемах верхів'я басейну р. Дністер // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. Вип.5, 2003. – Львів: Ліга-Прес, 2004. – С. 271-275.
17. Яворницький В.І., Яворницька І.В., Меламуд В.В., Капрусь І.Я. Сообщества почвенных беспозвоночных пихтовых лесов Верхнеднепровских Бескидов // Проблеми почвенної зоології (Матеріали XV Всерос. совещ. по почв. зоології. Москва, нояб., 2008 г.). – М.: Тов-во научн. изданий КМК, 2008. – С. 121-123.
18. Dunger W.& Fiedler H.J. Methoden der Bodenbiologie. – Stuttgart; New York: Gustav Fischer Verlag, 1989. – 432 s.
19. Roth M., Kozłowski M., Rizun V., Bräsicke N. (Eds). Species and *Functional Diversity* of

Soil-dwelling *Invertebrates* in *Forest Ecosystems* of the Upper Dnister Basin – Evaluation of Anthropogenic Effects // Mechthild Roth, Ralph Nobis, Valentin Stetsiuk, Ivan Kruhlov (Eds). Transformation processes in the Western Ukraine. Concepts for a sustainable land use. – Berlin: Weißensee Verlag, 2008. – P 235-249.

20. Stöcker G. & A. Bergmann. Ein Modell der Dominanzstruktur und seine Anwendung. 1. Modellbildung Modellrealisierung, Dominanzklassen // Arch. Naturschutz u. Landschaftsforschung. – 1977. – 17(1). – S. 1-26.

¹Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів;

²Львівський національний університет ім. І.Франка

e-mail: Javornytska16@mail.ru

УДК 581.3+581.143.28:582.998.2

В.І. Парпан, Н.В. Кокар

**ОНТОМОРФОГЕНЕЗ ТРАВ'ЯНОГО БАГАТОРІЧНИКА
CENTAUREA JACEA L. (ASTERACEAE)**

*Парпан В.І., Кокар Н.В. Онтоморфогенез трав'яного багаторічника *Centaurea jacea* L. (Asteraceae) // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 193-201.*

В статті приведені результати багаторічних досліджень по вивченню онтоморфогенеза вегетативно подвижного рослини *Centaurea jacea* L. на Прикарпатті. Детально описані аклональний і клональний етапи проходження ним великого життєвого циклу, включаючи вікові періоди і вікові стани. Широко освітлено питання формування і розвитку короткого кореневища, а також фази прегенеративного і, частково, постгенеративного кущення.

*Parpan V.I., Kokar N.V. Ontomorphogenesis of grass renascent *Centaurea jacea* L. (Asteraceae) // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 193-201.*

The article deals with the results of long-lived researches on the learning of the ontomorphogenesis of vegetative mobility plant – *Centaurea jacea* L. (Asteraceae) in the Carpathian region. In detail aclonal and clonal stages of passing by him large life cycle is described, including age-dependent periods and age-dependent states. The question of forming and development of short rhizome is widely lighted up, and also phase of pre-generative and, partly, post-generative branching.

Вивчення онтоморфогенезу має дуже важливе теоретичне значення для розкриття загальних біологічних питань формування, росту і розвитку рослин в залежності від абіотичних і біотичних факторів навколишнього середовища. Дослідження індивідуального розвитку відповідних життєвих форм рослин дає багатий матеріал та можливість виявити вразливі, критичні етапи в житті конкретного виду.

Нашою метою було вивчення великого життєвого циклу *Centaurea jacea* L. для виявлення особливостей формування її морфологічних структур, тривалості життєвого циклу та окремих етапів розвитку в умовах Передкарпаття.

Матеріали і методи досліджень

Об'єктом досліджень був обраний вид *Centaurea jacea*, що відноситься до родини Asteraceae, підродини Tubuliflorae, роду *Centaurea* [11]. В Україні рід представлений 63 видами, які належать до 9 підродів.

Найбільш анцестральним типом роду слід вважати підрід *Jacea* Juss., а саме, його секцію *Jacea* Науек, що має найпростіший, недиференційований придаток листочка обгортки [2].

C. jacea – трав'яний багаторічник, який належить до середземноморського за походженням та середземноморсько-причорноморського за сучасним поширенням підроду *Jacea* [2, 11]. За відношенням до едафічних, орографічних та ценофічних факторів характеризується широкою екологічною амплітудою. Зростає на луках, лісових галявинах, по узліссях та чагарниках, по берегах водойм (озер і рік), на

узбіччях доріг, кам'яних насипам, досить часто в передгір'ї та зоні гірських лісів Карпат та Криму, у східних лівобережних районах Лісостепу і Степу [2]. Дуже гарний медонос. З її листків отримують жовту фарбу. Використовують в традиційній медицині як діуретичний, жовчогінний та протизапальний засіб при ревматизмі, екземі, артриті та інших захворюваннях [12].

Онторморфогенез рослини вивчали за методикою Т.О. Работнова [5] та І.Г. Серебрякова [6] з доповненнями Й.М. Берка [1], що стосуються відображення великого життєвого циклу вегетативно рухливих рослин, які в онтоморфогенезі рано переходять до вегетативного розмноження [1, 5, 8]. Експеримент проводили як у природних місцевиростаннях виду, так і в лабораторних умовах, що дозволило простежити фенологічні етапи розвитку виду та виділити характерні ознаки всіх його вікових станів. Біоморфологічну характеристику рослин визначали на основі вимірів 25 особин.

Результати досліджень та їх обговорення

C. jacea є вегетативно малорухливим короткокореневищним видом, що значно поступається довгокореневищним за енергією вегетативного розмноження. Тому весь її великий життєвий цикл можна поділити, за Й.М. Берком [1], на два великі етапи – аклональний (особини насінневого походження) та клональний (особини-клоністи).

Аклональний етап великого життєвого циклу включає такі вікові періоди [10].

Латентний період. Насіння *C. jacea* – циліндрична сім'янка сірувато-бурого кольору, гола, гладка, блискуча, без чубка, за формою довгасто-яйцевидна. Її довжина 3-3,5 мм, товщина – 1,5-1,8 мм (рис. 1.1).

Віргінільний період. Насіння *C. jacea* проростає в безсніжні-квітні після тривалої дії низьких температур. У відкритому ґрунті в умовах природної вологозабезпеченості з'являються сходи. Проростання насіння надземне. Гіпокотиль довгий, його середня частина з'являється на поверхні ґрунту. У проростків (р1) гіпокотиль і зовнішня поверхня сім'ядолей слабо опушена. В середині квітня довжина гіпокотіля становить 16,1-17,2 мм, товщина – 0,4-0,5 мм; довжина сім'ядолей – 9-10,9 мм, ширина – 0,17-0,19 мм. Сім'ядолі черешкові, оберненояйцевидні з тупим кінцем на верхівці. Ростуть швидко, переважно в ширину. У 7-8-добових проростків починається галуження зародкового корінця (рис. 1.2).

У квітні відбувається перехід рослини у ювенільний віковий стан (j). Розгортається перша пара листкових пластинок з довжиною 4,3-4,4 мм і шириною – 1,9-2,4 мм. Вони черешкові, видовжено-ланцетні, павутинисто опушені, з рівним краєм та загостреною верхівкою. Ріст пластинок сім'ядолей в цей час сповільнюється і вони розташовуються майже паралельно до поверхні ґрунту. Сім'ядолі досягають 12,4-13,3 мм завдовжки та 2,2-2,3 мм завширшки, функціонують тривалий час (довше 1 місяця) (рис. 1.3).

Помітно змінюється структура надземних та підземних органів (рис. 1.4). З'являються окремі дорослі риси в структурі пагона, проте зберігаються й окремі елементи первинного пагона – іматурна рослина (im).

В нижній зоні гальмування та зоні відновлення формується невелика розетка з вкороченими міжвузлями і досить великими листками. Листки розетки – це листки нижньої формації. Вони черешкові, продовгувато-овальні, крупно-зубчасті, павутинисто опушені, на верхівці загострені. Прикореневі листки відмирають, а

міжвузля розташовані вище розетки витягаються формуючи молодий вегетативний напіврозетковий пагін. Спостерігається початок бічного галуження в зоні збагачення (травень). Галуження головного пагона – моноподіальне з спіральним (черговим) розташуванням бічних відгалужень. Послідовність розвитку бруньок у пагони другого порядку базипетальна. Листкорозташування на бічних пагонах, як і на головному – спіральне. Величина листків у волошки лучної зумовлена їх положенням на пагоні – вони поступово зменшуються в розмірах від основи до верхівки пагона (рис. 1.5).

У червні *C. jacea* переходить до дорослого вегетативного вікового стану (v). На цьому етапі з'являються всі риси характерні для цього виду життєвої форми. Рослина має дорослі листки середньої формації, частина з яких черешкові, інша – сидячі; за формою видовженоланцетні, на верхівці загострені, по краю з одним-двома великими зубцями. Стає помітним потовщення нижньої частини стебла та головного кореня. Коренева система на цьому етапі розвитку вже добре сформована. Ріст головного кореня сповільнюється, проте прискорюється у коренів другого і третього порядків. У верхній ділянці зони відновлення з бруньок починають розгортатися інтравагінальні пагони – клоністи, розвиток яких гальмується переходом рослини до генеративного стану (рис. 1.6).

Генеративний період. У молодих генеративних рослин (g_1) на верхівці головної осі в липні з'являється суцвіття – кошик. Квітки лілово-пурпурового кольору. Обгортка 13-20 мм завдовжки та 10-20 мм завширшки, бурувата, з довгастояйцевидних шкірястих зелених листочків. Придатки зовнішніх і середніх листочків обгортки темно-коричневі або сріблясті, цілісні, довготорочкуваті, округлі; по краях неправильнозубчасті або торочкуватозубчасті, не збігають на краї листочків.

На цьому етапі процеси новоутворення переважають над відмиранням, численними є бічні пагони, кількість яких коливається від 4 до 13, що пов'язано зі збільшенням кількості генеративних пагонів. Продовжується видовження міжвузль. Формуються листки верхньої формації, що знаходяться в верхній частині зони збагачення та верхній зоні гальмування. Вони сидячі, видовжено-ланцетні, цілісні, павутинисто опушені, на верхівці загострені. На бічних пагонах починається розвиток суцвіть. На час масового цвітіння відмічається здерев'яніння нижньої частини стебла, що охоплює перше-третє міжвузля головного пагона (рис. 1.7).

Зрілість генеративних рослин (g_2) настає у серпні – вересні. Довжина базальної частини стебла на цей час варіює у межах 2,79-6,54 см. Довжина головної осі пагона коливається від 37,9 до 98 см. Стрижнева коренева система в цілому невелика, складається з дерев'янистого, короткого, гіллястого головного кореня та численних бічних. Початок визрівання насіння припадає на кінець серпня. Плодоносять рослини одночасно із закінченням цвітіння. Масове відмирання рослин пов'язане з різким похолоданням наприкінці жовтня (рис. 1.8).

Після завершення цвітіння та плодоношення вся надземна частина пагона відмирає до поверхні ґрунту. Тканини пагона піддаються руйнуванню внаслідок некротичних процесів. *C. jacea* властиве акропетальне відмирання пагона – некротичні процеси починаються виключно зверху і розповсюджуються до базальної частини пагона, а саме до органів інновації, які блокують їх подальший розвиток (рис. 1.9). У ґрунті залишається тільки її базальна частина – нижня зона гальмування та зона відновлення з бруньками відновлення, що входять до складу короткометамерного кореневища і функціонують не більше 3-4 років (рис. 1.10).

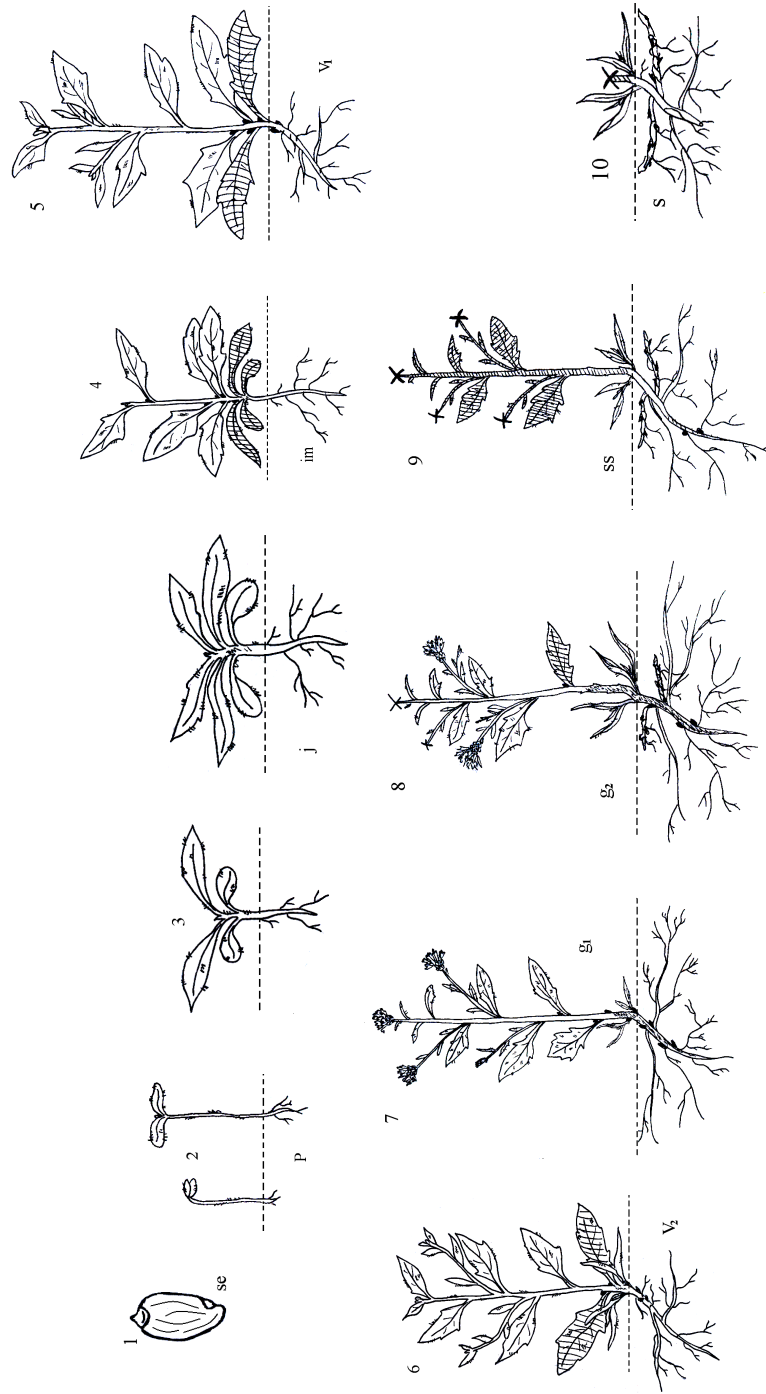


Рис. 1. Великий життєвий цикл волошки лучної – аклініста: 1 – насіння (se); 2 – проростки (р); 3 – ювенільні (j); 4 – іматурні (im); 5 – молоді вегетативні (v_1); 6 – дорослі вегетативні (v_2); 7 – молоді генеративні (g_1); 8 – зрілі генеративні (g_2); 9 – старі вегетативні (ss); 10 – сенильні (s). Відмерлі частини пагона заштриховані.

У *C. jacea* область формування пагонів кушіння – клоністів, співпадає з дугою вкорочених міжвузль, що знаходиться в зоні відновлення.

У результаті досліджень встановлено, що у *C. jacea* спостерігається прегенеративне кушіння головної осі, яке відбувається у рослини в травні-червні, коли вона ще не досягла генеративної фази (рис. 1.6), та частково виражене постгенеративне осіннє і рідше – весняне пагоноутворення у верхніх ділянках зон кушіння генеративних пагонів, що відцвіли [8].

C. jacea притаманне змішане відновлення, яке відбувається за рахунок формування з бруньок відновлення пагонів відновлення – екстравагінальних та інтравагінальних (рис. 1.10).

Екстравагінальні пагони утворюються з бічної бруньки діагеотропно – це короткокореневищні пагони. Інтравагінальні пагони утворюються з бруньки, що росте апогеотропно - паралельно материнській осі [6, 9].

У *C. jacea* кореневище формується з бруньки, що розташована в зоні відновлення [7]. Брунька відновлення має конусоподібну форму та міцні тканини для кращого просування в твердому субстраті. З неї формується екстравагінальний пагін, який росте діагеотропно, пробиваючи своєю верхівкою піхву покривного листка. Довжина міжвузль екстравагінальних пагонів є незначною, так як і інтенсивність їх наростання, в результаті чого формується коротке кореневище і рослина, відповідно, називається короткокореневищною [6].

Крім співвідношення довжин міжвузль важливо врахувати, що ці пагони мають виключно підземне походження – це гіпогеогенні кореневища. Вони розвиваються з бруньок відновлення, що розташовані під ґрунтом, як спеціалізовані підземні органи, що несуть безбарвні луски, в пазухах яких закладаються бруньки, з яких розвиваються підземні і надземні пагони. Також в їх вузлах закладаються додаткові корені – контрактильні. Ці корені виникають в результаті пристосувань до перенесення холодних зим, оскільки вони направлені на заглиблення зимуючих частин рослини глибше в ґрунт. Контрактильні корені мають навесні вигляд довгих, товстих та м'ясистих коренів молочного забарвлення, з досить розвинутою механічною тканиною. Восени вони висихають, стають темно коричневими і значно скорочуються в довжину. При цьому виникають сили, що втягають в ґрунт зимуючі бруньки відновлення, корені та кореневище.

Навесні (початок квітня) наступного року екстравагінальний пагін виходить верхівкою на поверхню ґрунту, утворюючи розетку зелених асимілюючих листків, тобто він змінює свій напрям росту з підземного-плагіотропного на надземне-ортотропне. Розвиваючись таке кореневище не проходить фотофільної фази. Розеткова частина незначна (зимує), листки в цій зоні великі, черешкові, цілокраї, видовженоланцетні, з загостреною верхівкою, опушені. З її верхівкової бруньки виростає продовження цього пагона – напіврозетковий вегетативний (навесні третього року життя – травень), а згодом (червень) з нього формується напіврозетковий генеративний пагін. До часу його цвітіння більша частина прикореневих листків встигає відмерти, а з бруньок відновлення, що розташовані в цій зоні, починають формуватися інтравагінальні пагони, утворюючи розетки з незначною кількістю міжвузль (серпень), які будуть перезимовувати. Таким чином, генеративний напіврозетковий пагін, що утворився в результаті екстравагінального галузнення виглядає як головний у самостійної особини *C. jacea*, яка продовжує

подальше кушіння і відновлення. Власне екстравагінальні пагони – дициклічні: на першому році життя вони зимують в ґрунті; на другому – формують вегетативну розетку з неповним циклом, яка також зимує; на третьому році – напіврозеткові короткочореневищні пагони з повним циклом. Саме екстравагінальні пагони дають початок окремим парціальним кущам (рис. 2).

В рік утворюється одне покоління коротких кореневищ – це головна вісь парціального куща. Формування бічних пагонів на них (інтравагінальних) починається вже на першому році його життя. Цвітіння головної осі парціального куща починається на третій рік його життя, після чого кущ може існувати ще кілька років з останніми на ньому бічними пагонами, а потім повністю відмирає залишаючи тільки сухий пеньок (див. рис. 2).

Висока життєвість кореневищ сприяє швидкому вегетативному розмноженню, але, незважаючи на те, що кореневище є багаторічним пагоном, його підземна частина щорічно відмирає [9, 13]. Кореневище наростає своїм дистальним кінцем і поступово відмирає та руйнується на проксимальному. Головний корінь у *C. jacea* не зберігається.

Влітку (першого року життя) спостерігається пауза в інтравагінальному кушінні, яка співпадає з фазою утворення генеративних органів. Продовжується кушіння в серпні після відцвітання суцвіття – кошика на головній осі, і триває аж до кінця вегетаційного періоду (кінець жовтня – початок листопада). Низькі температури не гальмують цей процес, хоча при вищих температурах він проходить інтенсивніше.

Літньо-осінні пагони кушіння за своїм походженням інтравагінальні, на початковій фазі розвитку (липень-серпень) формують розетку, яка перезимує. Весь цей час розетковий пагін використовує кореневу систему материнського пагона, яка до цього часу вже набуває значних розмірів. Вкорінення бічних пагонів, яке вважають одним з головних ознак кушіння, у неї проходить з різною швидкістю та інтенсивністю. Відсутність вкорінення значно впливає на тривалість їх життя: вони існують недовго і відмирають разом з материнським пагоном. Ті пагони, які вкоренились, стають самостійними і служать для відновлення та розмноження.

Наступного року з верхівкової бруньки розеткового пагона, що перезимував, формується його продовження – видовжений напіврозетковий вегетативний, а згодом і генеративний пагін. Таким чином, інтравагінальні пагони у *C. jacea* є дициклічними: на першому році життя формують вегетативну розетку з неповним циклом, а наступного року – генеративні напіврозеткові пагони з повним циклом (див. рис. 2).

Утворення пагонів з неповним циклом І.Г. Серебряков вважав спеціалізацією. На його думку, вони сприяють інтенсивнішому фотосинтезу рослини, що надзвичайно важливо для забезпечення нормального розвитку генеративних пагонів у майбутньому, а також для повноцінного вегетативного відновлення та розмноження [6].

Пагони в одній зоні кушіння можуть відрізнятися один від одного за кількістю вузлів, ступенем вкоріненості, за розмірами плагіотропної частини, способом росту, за часом утворення їх з бруньок відновлення. Видовжені та вкорочені, ортотропні і плагіотропні, надземні та підземні пагони в системі не є точно спеціалізованими, а представляють собою тільки фазу розвитку одного і того ж пагона [4, 8].

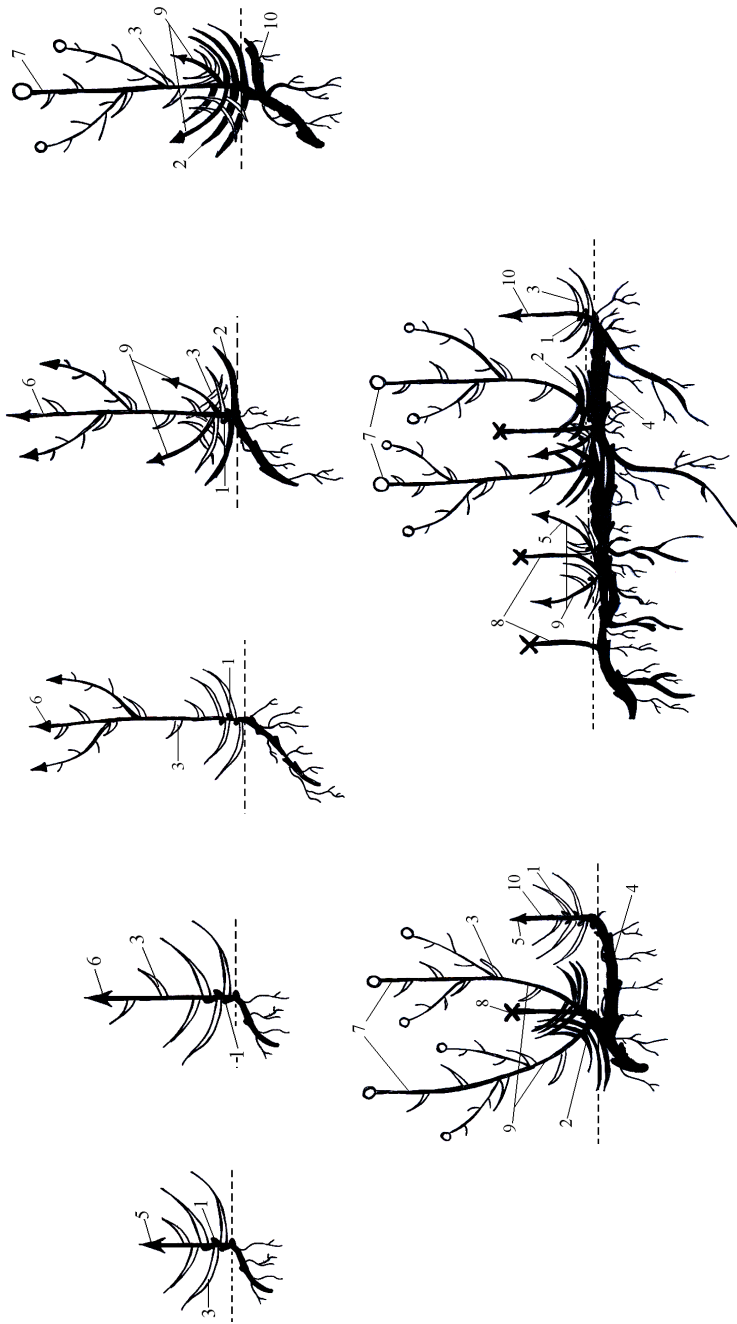


Рис. 2. Схематичне зображення фаз онтоморфогенезу (клоністів) *Centaurea jacea* L., яка переходить до вегетативної рухливості: 1 – брунька відношення; 2 – відмерлий листок; 3 – живий асиміляційний листок; 4 – коротке кореневище; 5 – вегетативний розетковий пагінь; 6 – вегетативний напіврозетковий пагінь; 7 – генеративний напіврозетковий пагінь; 8 – пенюк; 9 – інтравагінальний пагінь; 10 – екстравагінальний пагінь.

Базитонія кущіння є свідченням того, що при змішаному відновленні інтравагінальні пагони майже завжди розташовуються в верхній частині зони кущіння, а екстравагінальні (з більшою кількістю вузлів) – в нижній.

C. jacea притаманне порушення базитонії кущіння, яке пояснюється „правилом відцентрового розвитку екстравагінальних підземних діагеотропних пагонів і дорзовентральністю осей” [8]. Короткочореневищний пагін, загинаючись, утворює дугу вкорочених міжвузлів, де розташована зона кущіння. Дуга, що несе бруньки відновлення, має опуклу зовнішню (абаксіальну) і ввігнуту внутрішню (адаксіальну) сторони. Бруньки, що розташовані як на одній, так і на іншій стороні, під час утворення підземних екстравагінальних пагонів ростуть тільки на зовнішню сторону, віддаляючись від материнської осі (див. рис. 2).

Крім повороту кореневищ, в ряді випадків, був відмічений недостатній розвиток бруньок внутрішньої адаксіальної ортостихи зони відновлення, або утворення з них інтравагінальних пагонів, які б чергувались з короткочореневищними плагіотропними пагонами зовнішньої ортостихи. В цьому і заключається порушення базитонії, яке пов'язано з дорзовентральністю зони кущіння.

Біологічний ріст кореневищ тільки в зовнішню сторону сприяє швидкому розростанню особини і захопленню нею площі, а також вегетативному розмноженню. Загальна тривалість великого життєвого циклу *C. jacea* становить приблизно 15-25 років, що безпосередньо залежить від зовнішніх умов її існування.

Висновки

У результаті проведених досліджень встановлено, що у *C. jacea* спостерігається:

1. Прегенеративне кущіння головної осі, яке відбувається у рослини в травні-червні, коли вона ще не досягла генеративної фази (віргінільний період), та частково виражене постгенеративне осіннє і, рідше – весняне пагоноутворення в верхніх ділянках зон кущіння генеративних пагонів, що відцвіли.

2. Змішане відновлення, яке відбувається за рахунок формування з бруньок відновлення пагонів відновлення – екстравагінальних та інтравагінальних.

Власне екстравагінальні пагони – дициклічні: на першому році життя вони зимують в ґрунті; на другому – формують вегетативну розетку з неповним циклом, яка також зимує; на третьому році – напіврозеткові короткочореневищні пагони з повним циклом. Саме екстравагінальні пагони дають початок окремим парціальним кущам.

Інтравагінальні пагони у *C. jacea* дициклічні: на першому році життя формують вегетативну розетку з неповним циклом, а наступного року – генеративні напіврозеткові пагони з повним циклом.

3. Порушення базитонії кущіння, яке спричинено тим, що бруньки під час утворення підземних екстравагінальних пагонів ростуть тільки на зовнішню сторону, віддаляючись від материнської осі.

4. На різних етапах формування клону розгортання з бруньок відновлення екстравагінальних та інтравагінальних пагонів, за їх співвідношенням, досить значно відрізнялось [3]. На початкових етапах формування клону утворення екстравагінальних пагонів переважало над інтравагінальними, потім їх кількість зрівнялась, а в кінцевому результаті на всьому протязі м'ясистого кореневища

спостерігалось утворення тільки інтравагінальних пагонів, що відповідно свідчило про старіння та подальшу загибель клону, оскільки ці пагони вже не вкорінювались.

Наявність у рослини екстра- та інтравагінальних пагонів відіграє важливу роль в житті куща і всієї рослини. Короткокореневищні (екстравагінальні) та інтравагінальні пагони є „внутрішньокущовими”. Вони збільшують тривалість функціонування компактного парціального куща і сприяють закріпленню за ним відповідної площі серед рослин у фітоценозі [4, 8].

1. Берко Й.М. До питання вивчення і періодизації великого життєвого циклу вегетативно рухливих рослин // Укр. бот. журн. – 1976. – Т. 33, № 6. – С. 604-609.
2. Доброчаєва Д.М. Рід 928. Волошка – *Centaurea* L. // Флора УРСР. – Т. XII. – К.: Наук. думка, 1965. – С. 37-93.
3. Злобин Ю.А. К познанию строения клонов *Vaccinium myrtillus* // Ботан. журн. – 1961. – Т. 46, № 3. – С. 414-419.
4. Нухимовский Е.Л. О соотношении понятий «партикуляция» и «вегетативное размножение». // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1973. – Т. 78, № 5. – С. 107-120.
5. Работнов Т.А. Определение возраста и длительность жизни у многолетних травянистых растений // Усп. совр. биол. – 1947. – Т. 24, вып. 1 (4). – С. 133-149.
6. Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1965. – Т. 70, вып. 1. – С. 67-81.
7. Серебрякова Т.И. Почка как этап развития побега // VII съезд Всесоюз. ботан. общества: тезисы докл. – 1963. – С. 25-26.
8. Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. – М.: Наука, 1971. – 360 с.
9. Смирнова О.В. Некоторые особенности жизненных циклов вегетативно-подвижных растений / Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ // Уч. зап. Пермского пед. ин-та. – 1968. – Т. 64. – С. 153-158.
10. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А., Фаликов Л.Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1976. – С. 14-43.
11. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. – Л.: Наука, 1987. – 439 с.
12. Универсальная энциклопедия лекарственных растений / Сост. И. Пугырский, В. Прохоров. – М.: Махаон, 2000. – 656 с.
13. Шалыт М.С. Методика изучения морфологии и экологии подземной части отдельных растений и растительных сообществ // Полевая геоботаника. – М.; Л.: Наука, 1960. – Т. 2. – С. 369-447.

Прикарпатський національний університет ім. Василя Стефаника,
Інститут природничих наук, м. Івано-Франківськ
e-mail: parpan@il.if.ua

УДК 582.998.1.:574.3

Л.В. Гинда¹, Т.В. Починок²

ОЦІНКА МІНЛИВОСТІ СИСТЕМАТИЧНИХ ОЗНАК *CENTAUREA MOLLIS* WALDS. ET KIT. І *C. MARMAROSIENSIS* (JAV.) CZER.

Гинда Л.В., Починок Т.В. Оценка изменчивости систематических признаков *Centaurea mollis* Walds. et Kit. и *C. marmarosiensis* (Jav.) Czer. // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С.203-208.

Представлены результаты сравнительного изучения распространения, экологии и систематики *Centaurea marmarosiensis* и *C. mollis* в Украинских Карпатах. Рассмотрена внутри- и межпопуляционная изменчивость некоторых морфологических признаков. Обсуждается таксономическое значение диагностических морфологических признаков.

Gynda L.V., Pochynok T.V. Variability evaluation of the systematic characters of *Centaurea mollis* Walds. et Kit. and *C. marmarosiensis* (Jav.) Czer. // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 203-208.

The results of comparative study of the distribution, ecology and systematic of *Centaurea marmarosiensis* and *C. mollis* at the Ukrainian Carpathians are presented. Intra- and interpopulation variability of some morphologic characters is analyzed. The taxonomic value of the diagnostic morphological characters is reported.

Серед ендемічних таксонів в Українських Карпатах найбільшу групу становлять східнокарпатські ендеми [7, 15]. *Centaurea marmarosiensis* (Jáv.) Czer. – східнокарпатський ендемічний вид [1, 8, 11], який поширений на території Карпат в Румунії, Словаччині, Україні. В Українських Карпатах цей вид знаходиться на північно-східній межі свого ареалу. Росте на висотах 600-1700 м н. р. м. в гірських смерекових, смереково-букових лісах, зрідка, в душекєвому і гірськососновому криволіссі на вологих, гумусових ґрунтах [2, 3, 5] В Україні трапляється в Закарпатській, Чернівецькій, Івано-Франківській областях. Причина рідкості – природна.

Centaurea mollis Waldst. et Kit. – карпато-балканський субендемік, поширений на гірських луках, серед криволісся, на кам'янистих схилах у субальпійській смузі гір, іноді заходить в альпійську смугу, в Українських Карпатах трапляється в Чорногорі, Чивчинах, масиві Свидовець і північніше. У Мармароських Альпах піднімається на висоту до 1900 м. [7, 9]. Росте на вологих гумусних, теплих, часто вапнякових ґрунтах, основних чи нейтральних, кам'янистих і глинистих [3, 5,12, 13, 14].

Матеріал і методика досліджень

З метою оцінки мінливості окремих морфологічних діагностичних ознак було проведено біометричний аналіз 3-х популяційних вибірок генеративних пагонів *C. mollis* – двох високогірних з Чорногори (пд.-зх. схил хребта біля оз. Несамовите, г. Шпиці) і з Бескидів (г. Пікуй), та *C. marmarosiensis* – двох субальпійських (г. Брескулець, пн.-сх. відроги г. Говерли, біля водоспаду „Гук”) та гірського лісового поясу (ур. Заросляк) за такими параметрами: h – висота генеративного пагона, d – діаметр стебла, N – кількість листків на пагоні, l – довжина листкової пластинки,

b – ширина листкової пластинки, Df – діаметр суцвіття, lf – довжина обгортки кошика, df – діаметр обгортки кошика. Об'єм вибірки становив N=20-30 особин.

Для визначення основних статистичних показників використано статистичний пакет програм – Statgraphics plus 5.0. Ступінь мінливості ознаки розраховано за коефіцієнтом варіації. На підставі значень цього критерію виділено ознаки з низьким, середнім і високим рівнями мінливості (високий рівень – значення $C_v > 20\%$) [10]. Для встановлення достовірності різниці між дисперсіями однієї ознаки в двох вибірках використано коефіцієнт Фішера (F-тест для порівняння вибірок з нерівними дисперсіями) [4, 10]. Поширення в Українських Карпатах вивчали маршрутным методом та за гербарними матеріалами кафедри ботаніки Львівського національного університету ім. І. Франка (LW), Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW) та Державного природознавчого музею НАН України (LWS).

Результати досліджень

C. marmarosiensis росте в гірському лісовому поясі і частково заходить у субальпійський (табл.1), де для таксону характерним є ізольований тип популяцій. Ізоляція зазвичай спричинена орографічними факторами. У Чорногорі виявлено два типи популяцій *C. marmarosiensis*: 1) ізольовані популяції у субальпійському поясі серед душекєвого і гірськососнового криволісся; 2) популяції представлені системою популяційних локусів, розміщених вздовж річок та їхніх приток у лісовому поясі. Цей ендемічний вид виявлений на природоохоронних територіях Українських Карпат.

Таблиця 1

Характеристика біотопів популяцій *Centaurea mollis* і *C. marmarosiensis*.

Оселище	Висота н. р. м., м	Експозиція схилу	Площа, м ²	Тип біотопу
<i>Centaurea mollis</i>				
г. Шпиці	1800	сх.	16	Трав'яна лука під скелями
Схил основного хребта Чорногори біля оз. Несамовите	1750	пд.-сх.	18	Трав'яна лука під скелями
г. Пікуй	1380	пд.-зх.	23,9	Трав'яні луки і чагарники над верхньою межею лісу під скелями
<i>Centaurea marmarosiensis</i>				
водоспад „Гук”, г. Говерляна	1620	пн.-сх.	4,5	Високотрав'я в душекєвому криволіссі
г. Брескулець	1570	пн.-сх.	10	Високотрав'я в душекєвому криволіссі
ур. Заросляк	1100	пн.	67,5	Ялиновий ліс

C. mollis поширений у субальпійському поясі (нижня межа – 1150-1250 м у Бескидах та 1350-1450 м – в Чорногорі), заходить, іноді, в альпійську смугу (вище 1800 м). Ростає на південно-західних та південно-східних схилах Чорногори (табл. 1), проте на схилах північної експозиції відсутній. За висотним діапазоном популяції обох видів перекриваються.

Досліджені популяції відрізняються за окремими кількісними і якісними ознаками, що мають різний ступінь мінливості, який зумовлений специфічними умовами високогір'я. Тому оцінка внутрішньо- і міжпопуляційної мінливості є важливою.

Стебло. Висота стебла є досить мінливою ознакою, проте між популяціями кожного виду не встановлено достовірної різниці (табл. 2). Діаметр стебла також є ознакою з високим рівнем мінливості – у *C. mollis* коефіцієнт варіації має найвище значення у порівнянні з іншими ознаками, а різниця між популяціями недостовірна.

Таблиця 2

Значення статистичних параметрів популяційних вибірок *Centaurea marmarosiensis* і *C. mollis* за морфологічними ознаками.

Популяції	Ознаки							
	h	d	N	l	b	Df	df	lf
	M±m, см CV, %	M±m, мм CV, %	M±m, мм CV, %	M±m, см CV, %	M±m, см CV, %	M±m, мм CV, %	M±m, мм CV, %	M±m, мм CV, %
<i>Centaurea marmarosiensis</i>								
„Заросляк”	80,9±1,88 10,4	5,7±0,17 13,1	21,9±0,48 9,7	14,3±0,36 11,3	3,7±0,09 11,5	7,0±0,15 9,96	11,4±0,17 6,57	19,9±0,28 6,29
„Брескулець”	77,3±2,61 15,8	6,9±0,21 14,4	23,5±0,95 19,0	12,7±0,39 14,4	3,55±0,12 15,8	6,02±0,16 12,26	12,8±0,35 12,88	19,0±0,28 6,89
„Гук”	66,7±2,25 15,4	4,3±0,11 11,7	25,5±0,74 13,3	11,6±0,26 10,1	2,4±0,05 10,2	7,4±0,14 7,92	13,1±0,15 5,13	20,6±0,18 3,94
<i>Centaurea mollis</i>								
„Несамовите”	71,8±2,1 14,7	4,4±0,17 19,4	22,4±0,66 14,8	9,96±0,28 14,1	2,7±0,12 23,0	7,5±0,18 11,87	12,0±0,20 8,33	19,4±0,30 7,73
„Шпиці”	65,0±1,87 13,5	4,4±0,16 17,0	23,0±0,78 16,0	10,2±0,22 10,0	2,6±0,06 11,9	7,7±0,28 16,73	12,2±0,20 7,85	20,8±0,26 5,86
„Пікуй”	57,4±1,51 14,4	4,1±0,15 20,1	23,7±0,5 11,6	9,4±0,24 13,7	2,9±0,08 15,9	7,0±0,12 9,42	11,3±0,25 12,34	19,6±0,21 5,77

За цією ознакою різниця достовірна лише між субальпійськими популяціями *C. marmarosiensis* – „Гук” та Брескулець”.

Листок. Довжина листкової пластинки характеризується середнім ступенем мінливості, різниця між популяціями недостовірна (див. табл. 2). Ширина листкової пластинки – ознака з високою мінливістю у *C. mollis* і з середньою мінливістю у *C. marmarosiensis*. Між популяціями *C. mollis* „Несамовите” і „Шпиці” та між субальпійськими популяціями *C. marmarosiensis* виявлена достовірна різниця за цією ознакою (див. табл. 2). Кількість листків на стеблі є досить мінливою ознакою і між

популяціями різниця недостовірна (табл. 3). Популяція „Шпиці”, яка знаходиться в альпійському поясі, характеризується довгими і вузькими листками, а популяція „Пікуй”, яка знаходиться нижче та в інших екологічних умовах, – коротшими та ширшими (див. табл. 1, 2). У субальпійських популяціях *C. marmarosiensis* розміри листкової пластинки зменшуються, а кількість листків збільшується.

Таблиця 3

Достовірність різниці дисперсій популяційних вибірок *Centaurea mollis* і *C. marmarosiensis* (за 99% рівня значущості)

Популяції	„Несамовите”	„Шпиці”	„Пікуй”
„Заросляк”	-----	Dfl	df
„Брескулець”	df	l, b, Dfl, df	N
„Гук”	b, Dfl, lf	Dfl	df, b

Опушення *C. mollis* густо павутинисто-повстисте (особливо у верхній частині стебла), знизу листки білуваті від суцільного густого повстистого опушення у представників усіх популяцій. На морфологічно верхній стороні листкової пластинки волоски опушення утворюють характерні скупчення, які добре помітні, навіть неозброєним оком. Верхівка стебла, а також молоді листочки, сіруваті від густого опушення. Опушення листків субальпійських популяцій *C. marmarosiensis* павутинисто-шерстисте, а лісових – шерстисте зі слідами павутинистого на нижній (абаксиальній) стороні. Спостерігається повне зникнення павутинистого опушення у лісовому поясі, наприклад, вздовж р. Прут, нижче 1000 м н. р. м. Тобто, зміна опушення у *C. marmarosiensis* спостерігається від павутинисто-шерстистого до шерстистого зі слідами павутинистого і до повного зникнення павутинистого опушення.

Суцвіття. Діаметр кошика виявляє середній ступінь мінливості. Популяції „Пікуй” та „Шпиці” *C. mollis* істотно відрізняються за цією ознакою, де середнє значення є найменшим і найбільшим відповідно. Діаметр обгортки кошика є ознакою з невисокою внутрішньопопуляційною мінливістю, а довжина обгортки є найменш мінливою ознакою і достовірна різниця між популяціями обох видів не встановлена.

Чорногірським популяціям *C. mollis* властива неістотна міжпопуляційна мінливість за досліджуваними ознаками. Відмінність між ними зафіксована лише за шириною листкової пластинки. Між популяціями „Несамовите” та „Пікуй” не виявлено достовірної різниці, популяції „Шпиці” та „Пікуй” характеризуються відповідно максимальними та мінімальними середніми значеннями за діаметром стебла, розмірами листків, діаметром кошика (див. табл. 2).

Різниця виявлена між субальпійськими популяціями *C. marmarosiensis* за наступними ознаками: діаметр стебла, ширина листкової пластинки та діаметр обгортки суцвіття. У популяції „Брескулець” встановлено найвищий рівень мінливості за дослідженими ознаками. Відмінність між лісовою та субальпійськими популяціями найкраще характеризує опушення. Лісова популяція характеризується також максимальними середніми значеннями висоти стебла та розмірами листка (див. табл. 2). Міжпопуляційна мінливість *C. marmarosiensis* є добре вираженою у порівнянні з *C. mollis*. За характером мінливості досліджених ознак у популяції „Гук” виявились найменші значення коефіцієнтів варіації у 6 із 8 параметрів. Ця популяція

фактично є одним клоном, очевидно, що всі пагони належать одній материнській особині.

Мінливість досліджених ознак обох видів характеризується середнім або низьким ступенем коефіцієнта варіації. Ці види відрізняються між собою за наступними ознаками: діаметром кошика, діаметром і довжиною обгортки кошика, довжиною і шириною листкової пластинки. Перелічені ознаки можна вважати діагностичними, адже для них характерна невисока мінливість. Популяції двох видів відрізняються як за дисперсіями, так і за середніми значеннями досліджених ознак (див. табл. 2, 3).

Найбільша відмінність (за 4-ма ознаками) спостерігається між популяціями „Брецкулець” і „Шпиці”, а також між популяціями „Гук” і „Несамовите” (за 3-ма ознаками). Популяція „Гук” відрізняється як мінімум за однією ознакою від досліджуваних популяцій *C. mollis*. Аналогічно популяція „Шпиці” відмінна від досліджуваних популяцій *C. marmarosiensis*.

Міжпопуляційна мінливість *C. mollis* слабо виражена, адже з 8 ознак Чорногірські популяції відрізняються лише за шириною листкової пластинки, а популяції „Шпиці” та „Пікуй” – за діаметром кошика. Міжпопуляційна мінливість *C. marmarosiensis* добре виражена: субальпійські популяції відрізняються за діаметром стебла, шириною листкової пластинки, діаметром обгортки; а субальпійська популяція та лісового поясу відрізняються за кількістю листків на стеблі та діаметром обгортки.

Висновки

C. mollis є видом з добре вираженими ксероморфними ознаками, що пов'язано з особливостями оселищ, які він займає. Ростає на відкритих сухих схилах, кам'янистих осипах і підніжжі скель. Недоступність таких місць створює умови для збереження ендемічних видів, а в рослин виробляються анатомічні, морфологічні, фізіологічні зміни як адаптації до суворих кліматичних умов високогір'я. В Українських Карпатах цей вид росте на південно-західних і південно-східних схилах вище 1100 м н. р. м., на північних схилах не трапляється.

C. marmarosiensis виявляє значну мінливість морфологічних параметрів. Не росте на відкритих місцях, на відміну від *C. mollis*, завжди трапляється серед заростей *Dushekia viridis*, *Pinus mugo* або в смерекових лісах поблизу потоків чи річок. Цей вид є типовим мезофітом, але, підіймаючись вище 1400 м н. р. м., набуває ксероморфних адаптивних ознак. У популяції субальпійського поясу спостерігається тенденція до зменшення розмірів листкової пластинки, але збільшується їхня кількість на стеблі. Опущення листків субальпійських популяцій – павутинисто-шерстисте, а лісових – шерстисте зі слідами павутинистого, яке зникає із зниженням висоти, нижче 1000 м н. р. м.

Хоча у *C. marmarosiensis* більший діаметр обгортки, ширші листкові пластинки, менші суцвіття у діаметрі та більшість популяцій обох видів достовірно відрізняються за діаметром кошика, діаметром обгортки, шириною і опущенням листкової пластинки, точно відрізнити такі морфологічно близькі види можна лише за комплексом ознак.

- 1 Визначник рослин Українських Карпат. – К.: Наук. думка, 1977. – 434 с.
- 2 Григора І.М., Соломаха В.А. Рослинність України (еколого-ценотичний, флористичний та географічний нарис). – К.: Фітосоціоцентр, 2005. – 452 с.
- 3 Доброчаєва Д.М. Волошка – *Centaurea L.* / Флора УРСР. – Т. XII. – К.: Наук. думка, 1965. – С. 54-62.
- 4 Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1984. – 424 с.
- 5 Малиновський К.А., Кричфалушій В.В. Рослинні угруповання високогір'я Українських Карпат. – Ужгород, 2002. – 244 с.
- 6 Малиновський К., Царик Й., Княк В., Нестерук Ю. Рідкісні, ендемічні, реліктові та погранично-ареальні види рослин Українських Карпат. – Л.: Ліга-Прес, 2002. – 76 с.
- 7 Тасенкевич Л.О. Розмаїття флори судинних рослин в Українських Карпатах // Праці НТШ. Екологічний збірник – 3. Екол. пробл. Карп. регіону. – Львів, 2003. – Т. XII. – С. 147-157.
- 8 Черепанов С.К. Род. 110. Василек – *Centaurea L.* / Флора Европейской части СССР, Т. VII. – СПб.: Наука, 1994. – С. 260-289.
- 9 Чопик В.І. Високогірна флора Українських Карпат – К.: Наук. думка, 1976. – С. 123-124.
- 10 Шмидт В.М. Математические методы в ботанике: Учебн. пособ. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1984. – 288 с.
- 11 Dostál J. *Centaurea L.* // Flora Europaea. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1976. – Vol. 4: Plantaginaceae to Compositae (and Rubiaceae). – P. 254-301.
- 12 Lobarzewska A. Chaber miękkowłosy *Centaurea mollis* w Tatrzańskim Parku Narodowym // Chrońmy Przyrodę Ojczystą. – 1988. – 44, zes. 3. – S. 50-54.
- 13 Mađalski J., Ciaciura M. *Centaurea L.* // Flora Polska. – Kraków: Państwowe wydawnictwo naukowe, 1972. – S. 35-91.
- 14 Piekos-Mirkowa H., Mirek Z., Miechowka A. Endemic vascular plants in the Polish Tatra mts. – distribution and ecology // Polish Bot. Stud., 1996. – 12. – 107 p.
- 15 Stojko S.M., Tasekewich L. Some aspects of endemism in the Ukrainian Carpathians // Fragm. Flor. Geobot. – 1993. – suppl. 2(1). – P. 343-353.

¹ Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів

² Львівський національний університет ім. Івана Франка
e-mail: gyndalucy@ukr.net

УДК 582.542.1

І.О. Беднарська

**ПРОБЛЕМИ ІДЕНТИФІКАЦІЇ *FESTUCA PSEUDODALMATICA*
KRAJINA EX DOMIN (POACEAE)**

Беднарская И.А. Проблемы идентификации Festuca pseudodalmatica Krajina ex Domin (Poaceae) // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 209-218.

Статья посвящена обсуждению таксономических критериев и диагностических признаков *Festuca pseudodalmatica* Krajina ex Domin. Выявлены различия в понимании объема вида в разных частях Европы. Изучение *F. valesiaca* agg. во флоре западных регионов Украины показало, что популяции, которые традиционно определяли как *F. pseudodalmatica* s. l., являются гетерогенной смесью, которая, вероятно, состоит из несоответствующих видовым признакам *F. valesiaca* Schleich. ex Gaud. или *F. rupicola* Heuff. образцов, а не из растений объединенных общими характерными чертами. Сама же *F. pseudodalmatica* s. l., согласно представлениям отечественных авторов, должна рассматриваться как сборный таксон.

Bednarska I.A. Problems of the identification Festuca pseudodalmatica Krajina ex Domin (Poaceae) // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 209-218.

The article includes the discussion of the *Festuca pseudodalmatica* Krajina ex Domin taxonomy characters and diagnostic criteria. The difference in the understanding of the species range in the different part of the Europe was found. During the *F. valesiaca* agg. studying in the flora of the Western Ukraine was found that populations witch traditionally defined as *F. pseudodalmatica* s. l. are heterogenous mixture. The characters of this mixture are not corresponding to the species criteria of the *F. valesiaca* Schleich. ex Gaud. or *F. rupicola* Heuff. In conformity with idea of the native authors about *F. pseudodalmatica* s. l., it must be considered as the aggregated taxon.

Серед вузьколистих представників роду *Festuca* L. одними з найскладніших у систематичному відношенні є види з так званім “сулькатним” типом будови листової пластинки. У флорі західних регіонів України до таких належать 6 видів ряду *Sulcatae* V.Krecz. et Bobr. emend. Bednarska (= *F. valesiaca* agg.): *F. valesiaca*, *F. rupicola*, *F. pseudovina* Hack. ex Wiesb., *F. pseudodalmatica* Krajina ex Domin, *F. saxatilis* Schur., *F. macutrensis* Zapal. та один вид ряду *Duriusculae* Bednarska (*F. brevipila* Tracey). Проблематичність їх ідентифікації зумовлена водночас декількома причинами. По-перше - це „мікроскопічний” рівень діагностичних ознак, більшість з яких зосереджена в анатомічній будові листових пластинок; по-друге – це перекриття діагностичних ознак близьких таксонів і, по-третє - слабкий загальний рівень вивченості *F. valesiaca* agg. у Європі загалом. До 70-х років ХХ ст. переважна більшість ботаніків в СРСР взагалі не розрізняла окремі таксони цього агрегату, а трактувала весь комплекс як один широкоареальний поліморфний вид *F. sulcata* Hack. [2-7, 9]. На сьогодні, у світовій практиці більшість дослідників дотримується вузького розуміння обсягів видів, однак піднесення таксонів до видового рангу далеко не завжди означає достатній рівень їх вивченості та виокремленості. Як показали наші дослідження, *F. pseudodalmatica* s. l. належить саме до тих критичних таксонів, трактування яких є неоднозначним і в різних дослідників може суттєво відрізнятися.

Згідно зі східноєвропейською школою [1, 10], під *F. pseudodalmatica* s. l. традиційно розуміють сизу кострицю, яка відрізняється від *F. valesiaca* вищими стеблами, довгими листками, а також дещо більшими розмірами колоска та його

складових. Разом з тим, особливості анатомічної будови листків обох видів та їх діаметр істотно перекриваються, при цьому у *F. pseudodalmatica* s. l. допускається злиття тяжів склеренхіми. Ареал виду досить великий: уся Степова зона Європи до Уралу, Західний Сибір, Кавказ, Мала Азія, Середземномор'я. Достатньо побіжно подивитися у світовій мережі на цитування виду в роботах вчених у Східній Європі, щоб побачити, що *F. pseudodalmatica* s. l. наводять досить таки часто, тоді як спеціально присвячених їй робіт нема й усі літературні цитати обмежуються посиланнями на вищезгадані праці Є.Б. Алексеева та М.М. Цвельова, які стосувалися загального опрацювання роду в межах СРСР.

У той же час, згідно з протологом і традиціями західноєвропейської школи [11, 12, 15, 16], *F. pseudodalmatica* Krajina ex Domin., окрім загального габітусу, вирізняється також довгим суцвіттям, що в російських визначниках не враховується, а злиття тяжів склеренхіми ніде не описане. При цьому, згідно з цитованими авторами, ареал виду обмежений невеликою територією уздовж внутрішньої дуги Карпат. Тобто розуміння виду в різних частинах Європи істотно відрізняється (таблиця).

Попри велику кількість робіт, присвячених видам роду, праць, де зіставлені між собою близькі таксони – дуже мало. Наявні лише поодинокі приклади, коли порівнюють увесь комплекс таксонів збірної групи у флорі певного регіону [8, 11, 13, 14, 17, 18]. Як буде далі показано, останнє виявилось дуже принциповим, оскільки досить часто визначення є можливим лише в разі порівняння популяцій, які репрезентують усю різноманітність агрегату в регіоні.

Матеріали і методика досліджень

Під час монографічного опрацювання роду *Festuca* нами було зібрано чималий фактичний матеріал, аналіз якого показав наскільки складним, а часом і неоднозначним може бути зарахування локальної популяції до того чи іншого виду. Для роботи збирали популяційні вибірки (близько 25 особин) в однорідних екологічних умовах. Для кожного зразка зарисовували 3 анатомічних перетини листкової пластинки. Усього враховували 10 анатомічних та 10 морфологічних ознак/показників. Статистичне опрацювання матеріалів виконували за допомогою програми Statistica 6.0. Популяційні вибірки цитовані в роботі за польовими номерами. Увесь матеріал зберігається в гербарних фондах Інституту екології Карпат НАН України (LWKS).

Результати досліджень

Перед обговоренням результатів нагадаємо, що види ряду *Sulcatae* умовно можна розділити на групи з „великими” та „малими” морфометричними показниками та з сизими й зеленими листками (рис. 1). Знову ж таки, лише умовно *F. pseudodalmatica* s. l., можна назвати „сизою великою”, тоді як *F. valesiaca* - „сизою малою” кострицею. За літературними даними, їхні морфометричні показники перекриваються з ухилом у більший бік у *F. pseudodalmatica* s. l. Обидва види мають сизі, звощені, порівняно тонкі листки, в яких наявні 5 тяжів склеренхіми, з яких три основні добре розвинені, плюс два додаткові бічні. Основна різниця полягає у більших у *F. pseudodalmatica* колосках і волотях, а також довших листках (вище від половини стебла), в яких можуть бути 5-7 жилочок, тоді як у *F. valesiaca* листки короткі й у них завжди 5 жилочок.

Таблиця

Порівняння ознак *Festuca pseudodalmatica* Krajina ex Domin за літературними джерелами

Автор	Діаметр листка, мм; колір, звощення	Стебло, см; опушення	Волоть, см	Колосок, мм; кількість квіток	Н. кв. лус., мм; опушення	Ость, мм	В./н. кол. лус., мм	Ангамія
Domin, 1930	0,4-0,7; шор., сизі, звощ., 25-45 см завд.	(25-) 30-65	8-15	VII кв. 9,6-10 IV кв. 7-8; 4-7 кв.	5-5,5	(0,7-) 1,4- 2,8	3,4-5/ 2,3-3,6	Ж. 5, тяжів 3-5
Soó, 1973	0,4-0,7		8-15	7-10	(4-) 4,5-5,5	1-1,35		5 тяжів скл.
Алексеев, 1975	(0,35-) 0,4-0,65 (-0,75)			(5,2-) 6-7,5 (-9)	(4,3-) 4,5-5 (-5,2)			Додл. тяжі скл. завичай є, часом зливаються у кільце
Цвелев, 1976	(0,4-) 0,5-0,7 (-0,8); сизо-зел.			(5,2-) 6-7,5 (-9)	(4,3-) 4,5-5 (-5,2)			Тяжів 5-7, часом зливаються
Тверетинова, 1977	(0,4-) 0,5-0,7 (-0,8); сизо-зел., звощ., довгі, шор.	30-40 (-60)	7-15	6-7 (-10)	(4,3-) 4,5-5,2.	1,-3		Як у <i>F. valesiaca</i> , тільки лист. ширші і довші трихоми.
Beldie, 1972	0,4-0,7 (-0,8); + звощ., шор.	10-40 (-50); зверху шор.		7-8	від голої до опуш	(0,7-) 1,4- 2,8		5 окремих тяжів
Markgraf- Dannenber, 1980	0,4-0,7 (-0,8); шор., сизі або зел., завичай звощ., вище ½ стебла	(25-) 30-50 (-5); шор. зверху	(6-) 8-15	6,5-8; 4-7 кв., сизі або зел іноді звощ.	5-5,6; гола, шор. або війчаста зв.	1/3-1/2 від луски	3,4-5	5 ж., скл. тяжів 3, завичай великі, часто з 2 малими
Pawlus, 1983	0,4-0,7 (-0,8); шор. завичай звощ. вище ½ стебла	20-50 (-60); голе або сл. шорстке	(5-) 6-11	6,5-8; 4-7 кв., часто звощ.	5-5,6; переважно гола або шор. зв.	1/3-1/2 від луски	3-4,5 (-5)	5 ж., 5 тяжів склад. з 4-6 (-10) шарів кл., часом заливаються
Dostal, 1989	0,4-0,7; сизо-зел., звощ., вище ½ стебла	30-60; зверху шорстке	8-15	6,5-8; 4-7 кв., звощ.	5-5,5; гола, зв. шор.	1,5-3 мм 1/3-1/2 від луски	3,5-5/ 2-3,5	5 ж., 3 ребра + 2 неглибокі борозни, 3 грубі тяжі + 2 тонкі

Ser. Sulcatae	
Умовно «дрібні» показники: колосок 4,5-6 мм листки 0,3-0,6 мм діаметром	Умовно «великі» показники: колосок (5,5-) 6-9 мм листки 0,5-0,9 мм діаметром
Листки сизі, склеренхіма груба	Листки зелені, склеренхіма тонка
<i>F. valesiaca</i>	<i>F. pseudovina</i>
	Листки ззовні голі
	Листки ззовні шорсткі
	<i>F. saxatilis</i>
	<i>F. pseudodalmatica</i>
	Листки сизі
	Листки зелені
	Тяжкі склеренхіми іноді зливаються між собою
	Тяжкі склеренхіми ізольовані
	<i>F. macutrensis</i>
	<i>F. rupicola</i>

Рис. 1. Схематичне порівняння низки видів ser. *Sulcatae* V.Krecz. et Bobr. emend. Bednarska.

Під час ідентифікації популяцій з „сизими” особинами з території західних регіонів України (8 областей) ми зіткнулися з неабиякими труднощами. Традиційно, вітчизняні дослідники сизі великі рослини (більші за типову *F. valesiaca*) автоматично визначають як *F. pseudodalmatica* s. l., незважаючи на анатомію листка. Якщо при визначенні сизих зразків із Закарпаття (наприклад, Виноградівський р-н, Чорна Гора) проблем не було - вони відповідали критеріям *F. pseudodalmatica* Krajina ex Domin. за протоологом, то визначення сизих рослин із Західного Поділля, особливо з кам'янистих осипищ і стінок каньйонів річок (Дністер, Смотрич), виявилось дуже проблематичним. Це пов'язано з тим, що вони мали найрізноманітніші комбінації ознак, невластиві жодному з видів ряду, наприклад: великий колосок/короткі листки й навпаки; малі морфометричні показники, але 7 жилок у листках плюс кільце склеренхіми; великі показники плюс 3 дуже тонких тяжі склеренхіми та ін.

З усієї сукупності вибірок з сизими листками нами вибрано такі, що мають найбільші морфометричні показники і потенційно можуть належати *F. pseudodalmatica* s. l. (колосок понад 6,5 мм, нижня квіткова луска більше 4,5 мм, а також вибірки з найдовшими волотями та колосковими лусками, найгрубшими листками). Розглянемо деякі їхні особливості.

Вибірка ІВ-143 (Хмельницька обл., м. Кам'янець-Подільський, каньйон р. Смотрич), 7187 (Тернопільська обл., Борщівський р-н, с. Синьків, Дністрянська стінка): довжина листків становить половину від довжини стебла, волоть близько 6 см завдовжки, з великими колосками та його складовими, що набагато перевищують такі у *F. valesiaca*. Сизі, отже це не *F. rupicola*, яка росте в цьому регіоні, хоч мають тонку склеренхіму, переважно без додаткових тяжів, або з вкрапленнями. 7187 має також опушену нижню квіткову луску.

Вибірка 7000 (Тернопільська обл., Гусятинський р-н, с. Вікно, ур. Гостра Скеля) і 8816 (Хмельницька обл., Кам'янець-Подільський р-н, с. Демшин, заказник „Чаплі”, Дністрянська стінка) – колір невідомий, колосок та його складові дуже великі в обидвох вибірках, але габітус у 7000 „валезійний” (короткі листки, пагін і волоть). В обидвох – груба склеренхіма плюс добре розвинені додаткові тяжі, які іноді утворюють кільце з розривами. Нижня квіткова луска гола або шоретка.

Вибірка 12934 (Тернопільська обл., Борщівський р-н, окол. с. Більці, світлий дубовий ліс, пологі схили до Дністра) – переважно зелені, іноді помірно сизі, показники морфометрії середні (як у великої *F. valesiaca* s.str.), склеренхіма тонка, додаткових тяжів переважно нема.

Вибірка 8780 (Хмельницька обл., Кам'янець-Подільський р-н, с. Суржинці, ур. Князя Дача, у високому травостої) – забарвлення невідоме, показники морфометрії середні (як у великої *F. valesiaca* s.str.), склеренхіма середня, додаткові тяжі переважно є, з них 14% добре розвинені (довгі). Як на *F. valesiaca*, задовгі листки та пагони, а також нетипові для виду мезофітні лучні угруповання.

Вибірка 8064 (Хмельницька обл., Кам'янець-Подільський р-н, с. Стара Ушиця, Дністрянська стінка) – сиза, показники морфометрії проміжного типу між великою *F. valesiaca* та *F. pseudodalmatica* s. l., колосок великий, але параметри нижньої квіткової луски в межах мінливості *F. valesiaca*; склеренхіма середня/груба, добре розвинені додаткові тяжі (14% довгих), 10% зрізів мають 6 (-7) жилок, чого б не мало бути у *F. valesiaca*.

Ще більше ускладнюється картина, коли зразки проміжного типу в мішаних популяціях *F. valesiaca* і *F. rupicola*, які нами попередньо визначено як гібриди,

наприклад, в урочищі Чотири Кавалери (Хмельницька обл., окол. м. Кам'янець-Подільський), цілком відповідають критеріям *F. pseudodalmatica* s.l., адже цей вид початково має чимало проміжних ознак між згаданими видами. Якщо в цьому прикладі ми знаємо походження зразків і відкидаємо їх належність до *F. pseudodalmatica* s.l., то в багатьох інших випадках встановити походження популяції неможливо. Наприклад, достеменно відомо, що в каньйоні р. Смотрич (ІВ-143) у межах м. Кам'янець-Подільський росте тільки один вид, відповідно, гібридизація неможлива. Звідси стає особливо цікавим той факт, що вищезгадані гібриди (ІВ-139) і *F. pseudodalmatica* s.l. зі Смотрича морфологічно дуже подібні (рис. 2). Ураховуючи, що це один регіон, можна було б навіть висунути гіпотезу гібридогенного походження популяції ІВ-143, однак, це залишається лише припущенням.

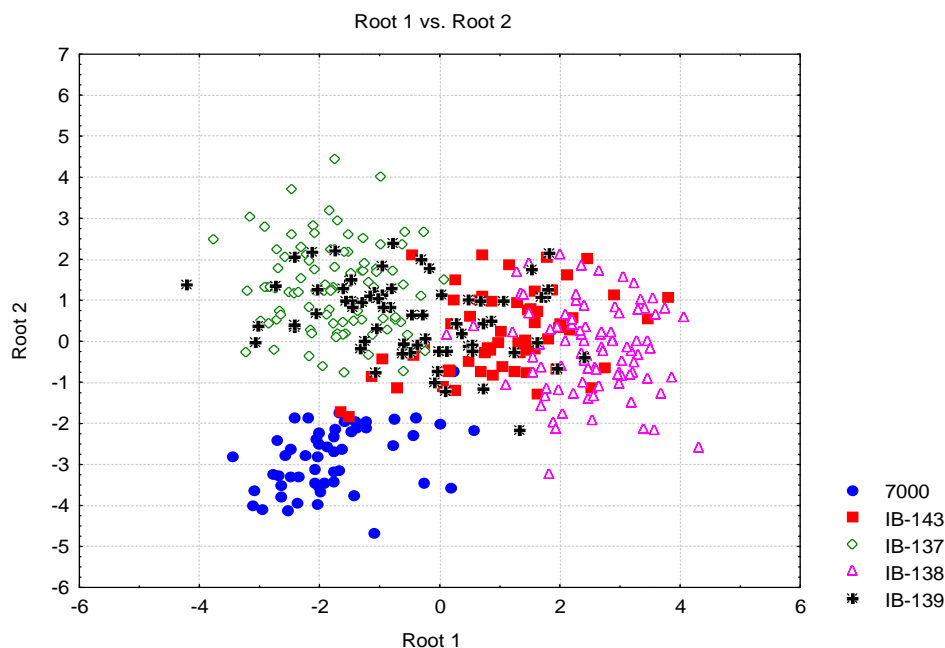


Рис. 2. Порівняння вибірок *F. pseudodalmatica* s.l. (7000, ІВ-143) з вибірками ур. Чотири Кавалери (ІВ-137, ІВ-138, ІВ-139): 7000 – *F. pseudodalmatica* s.l.: Тернопільська обл., Гусятинський р-н, с. Вікно. заповідник „Медобори”, ур. Гостра Скеля; ІВ-143 – *F. pseudodalmatica* s.l.: Хмельницька обл., м. Кам'янець-Подільський, каньйон р. Смотрич; ІВ-137 – *F. rupicola* Neuff.: Хмельницька обл., окол. м. Кам'янець-Подільський, ур. Чотири Кавалери; ІВ-138 – *F. valesiaca* Schleich. ex Gaud.: там же; ІВ-139 – ? *F. valesiaca* x *F. rupicola*: там же.

У той же час *F. pseudodalmatica* s.l. у заказнику „Чаплі” (8816) (Хмельницька обл., Кам'янець-Подільський р-н, с. Демшин) є цілком відмежована не тільки від *F. valesiaca* і *F. rupicola*, але й від їхніх гібридів (рис. 3).

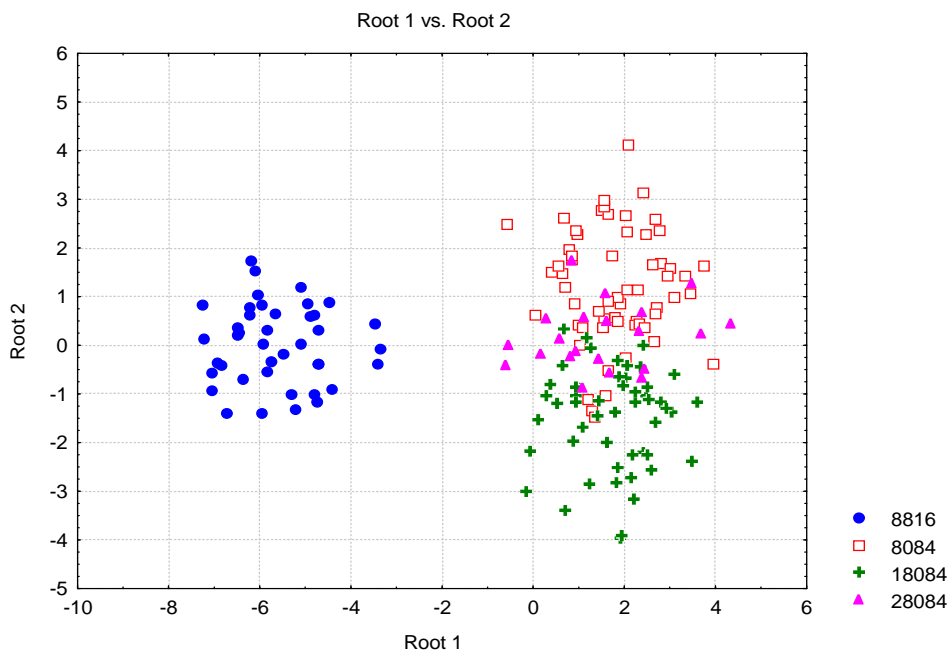


Рис. 3. Порівняння вибірок заказника „Чаплі” (Хмельницька обл., Кам’янець-Подільський р-н, с. Демшин): 8084 – *F. valesiaca* Schleich. ex Gaud., рослини сизі; 18084 – *F. rupicola* Neuff., рослини зелені; 28084 – ? *F. valesiaca* x *F. rupicola*, рослини сизо-зелені; 8816 – ?*F. pseudodalmatica* s. l., рослини сизі.

Не менш складна ситуація з сулькатними популяціями на Опіллі - на рисунках 4 і 5 добре видно як злилися в одну сукупність *F. macutrensis*, *F. rupicola* і *F. pseudodalmatica* s. l. з цього регіону. Тим не менше, у межах кожного з локалітетів, де були мішані популяції або види росли в безпосередній близькості, певна „відстань” між ними зберігалася. Взаємовідносини між популяціями в одному локалітеті виявилися надзвичайно складними. В одних випадках дистанція між вибірками була дуже малою (наприклад, між ІВ-178 і ІВ-180), в інших – дуже виразною (між ІВ-187 і ІВ-188) (рис. 4). В одних випадках поруч ростуть *F. macutrensis* і *F. pseudodalmatica* s. l. (с. Поділля, Івано-Франківська обл., Галицький р-н) або *F. macutrensis* і *F. rupicola* (г. Лиса Гора, Львівська обл., Золочівський р-н), в інших – *F. rupicola* і *F. pseudodalmatica* s. l. (с. Межигірці, Івано-Франківська обл., Галицький р-н). В одних спостерігали 95% зелених зразків і лише поодинокі серед них сизі особини, які не враховували (г. Касова, Івано-Франківська обл., Галицький р-н), в інших – приблизно однакове співвідношення сизих і зелених особин незначно розділених екологічно (с. Поділля: сизі переважають на кам’янистих відслоненнях, зелені – попід скелями, а їх суміш - в екотоні на кам’янистих пологіх схилах), ще в інших випадках сизі й зелені рослини посідали цілком різні екотопи (с. Межигірці).

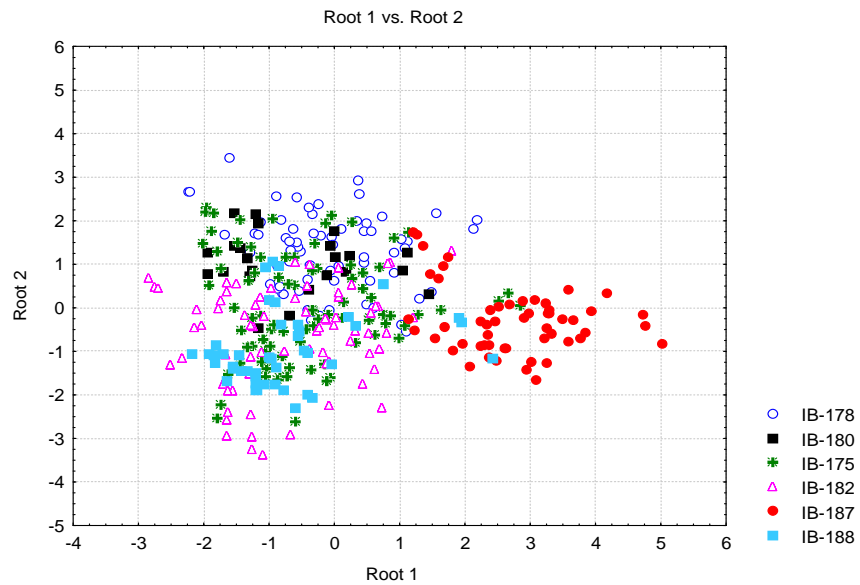


Рис. 4. Порівняння вибірок з Опілля (Івано-Франківська обл., Галицький р-н): IB-178 – *F. pseudodalmatica* s.l.: с. Поділля, рослини сизі; IB-180 – *F. macutrensis* Zapał.: там же, рослини зелені; IB-175 – *F. rupicola* Neuff.: г. Касова, остепнена лука, рослини зелені; IB-182 – *F. rupicola*: с. Водники, деградована остепнена лука, рослини зелені; IB-187 – *F. pseudodalmatica* s.l.: с. Межигірці, урочище Камінь, на гіпсових відслоненнях, рослини переважно сизі; IB-188 – *F. rupicola*: там же, лука на плакорі над скелями, у травостой, рослини зелені.

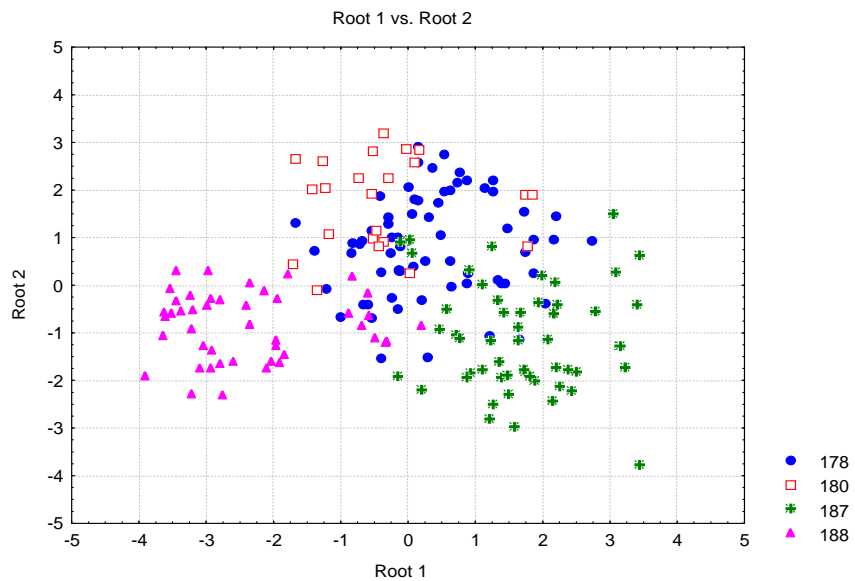


Рис. 5. Порівняння вибірок з околиць с. Поділля та с. Межигірці (Івано-Франківська обл., Галицький р-н): позначення ІВ як на рис. 4.

Швидше за все, ми маємо підстави говорити про співіснування різноманітних еколого-географічних рас, що утворюють дуже складний, динамічний континуум. При цьому кожна з рас посідає свою екологічну нішу і має певні морфологічні відмінності від свого „сусіда”, що особливо добре видно на прикладі с. Межигірці (ІВ-187, ІВ-188). У кожному випадку ці диференційні характеристики є різні.

Висновки

Отже, серед популяцій потенційної *F. pseudodalmatica* s. l. на Західному Поділлі є вибірки як з грубою (7000, 8816), так і тонкою склеренхімою (ІВ-143, 7187, 12934), як з великими (ІВ-143, 7187, 7000, 8816), так і з дрібними колосками (8064, 8780, 12934), короткими (7000) та довгими (12934, 8780) листками, великими та опушеними (7187) квітковими лусками й найрізноманітнішими комбінаціями всіх цих ознак. Тобто сизі великі рослини, які традиційно визначали як *F. pseudodalmatica* s. l., насправді є дуже гетерогенною сумішшю, яку складають швидше невідповідні для *F. valesiaca* або *F. rupicola* зразки, аніж рослини, об'єднані спільними характерними рисами. Цілком можливо, що після молекулярно-генетичних досліджень серед подібних вибірок будуть виявлені нові еколого-географічні раси *F. valesiaca* agg., які заслуговуватимуть самостійного таксономічного рангу. Наразі ж, обмежені можливості порівняльно-морфологічного методу змушують зараховувати всі вищезгадані вибірки з певними застереженнями до *F. pseudodalmatica* s. l.

Таким чином, на нашу думку, у Східній Європі *F. pseudodalmatica* s. l. є збірним таксоном. Швидше за все, *F. pseudodalmatica* s. l. плутають з подібними, можливо до сьогодні не описаними „дрібними” видами, які можуть бути й гібридогенного походження, або ж наявні дані про вид у Західній Європі неповні і його особливості у східній частині ареалу не враховані, що з нашої точки зору є менш ймовірним.

1. Алексеев Е.Б. Узколистные овсяницы (*Festuca* L.) европейской части СССР // Новости систематики высш. растений. – 1975. – 12. – С. 11-43.
2. Білик Г.І. Різностравно-типчаково-ковилові степи // Рослинність УРСР. Степи, кам'янисті відслонення, піски. – К.: Наук. думка, 1973. – С. 94-159.
3. Кречетович В.І. Рід *Festuca* L. 80 // Флора УРСР. – Т. 2. – К.: Вид. АН УРСР, 1940. – С. 273-288.
4. Попов М.Г. Очерк растительности и флоры Карпат // Моск. об-во испыт. природы. Отд. ботан. – М.: 1949. – 300 с.
5. Прокудин Ю.М. Рід *Festuca* L. // Визначник рослин України / Під ред. Д.К. Зерова. – К.: Урожай, 1965. – С. 94-97.
6. Смирнов П.А. К систематике и географии среднерусских представителей гр. *Festuca ovina* s. ampliss // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1945. – 50, № 1-2. – С. 89-95.
7. Солонько Г.Н. К особенностям анатомической структуры листьев ксероморфных овсяниц в различных условиях произрастания // Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья. – Чита, 1971. – С. 25-30.
8. Тверетинова В.В. Род *Festuca* L. // Злаки Украины. – К.: Наук. думка, 1977. – С. 265-320.
9. Ткаченко В.С. Типчаково-ковилові степи // Рослинність УРСР. Степи, кам'янисті відслонення, піски. – К.: Наук. думка, 1973. – С. 170-228.
10. Цвелев Н.Н. Род *Festuca* L. // Злаки СССР. – Л.: Наука, 1976. – С. 382-417.
11. Beldie A. *Festuca* L. // Flora Rep. Soc. Rom. – București. – 1972. – 12. – P. 459-559.
12. Beldie A. *Festuca* L. // Flora României. – Vol. 1. – București, 1977. – P. 351-360.

13. Bidault M. Étude biosystematique de quelques formes critiques de *Festuca ovina* L. subsp. *sulcata* Hack. // Bull. Soc. Bot. France. – 1967. – 114, № 1-2. – P. 47-58.
14. Bidault M. Essai de taxonomie expérimentale et numérique sur *Festuca ovina* L. s. l. dans le sud-est de la France // Rev. Cytol. et Biol. Vég. – 1968. – 31. – P. 217-356.
15. Dostál J. *Festuca* L. // Nova kvetena ČSSR. – T. 2. – Praha, 1989. – S. 1322-1334.
16. Krajina V. in Domin K. Schedae ad floram ceschoslovenicam exsiccata, centuria II (Genus *Festuca* V. Krajina exposuit) // Acta. Bot. Bohem. – 1930. – 9. – P. 184-220.
17. Pawlus M. Systematyka i rozmieszczenie gatunków grupy *Festuca ovina* L. w Polsce // Fragm. flor. et geobot. – 1983 (1985). – 29, № 2. – S. 219-295.
18. Pils G. Systematik, Kariologie und Verbreitung der *Festuca valesiaca*-Gruppe (*Poaceae*) in Österreich und Südtirol // Phytol. – 1984. – 24, № 1. – P. 35-77.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів
e-mail: lbednarska@mail.ru

УДК 581.84:582.675.1

А.В. Новіков

**ПОРІВНЯЛЬНА АНАТОМІЯ ТА МОРФОЛОГІЯ НАДЗЕМНОГО
ВЕГЕТАТИВНОГО ПАГОНА *ACONITUM BUCOVINENSE* Zapal. TA
A. X GAYERI Starmühl. (RANUNCULACEAE)**

*Новиков А.В. Сравнительная анатомия и морфология надземного вегетативного побега *Aconitum bucovinense* Zapal. и *A. x gayeri* Starmühl. (Ranunculaceae) // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 219-230.*

Представлены результаты изучения анатомо-морфологической организации надземного вегетативного побега двух видов рода *Aconitum* L. из секций *Aconitum* и *Cammarum* DC. с территории Восточных Карпат. Среди структурных признаков – тип опушения, структура проводящей системы черешка, а также характер размещения механических тканей, рассматриваются как важные диагностические черты.

*Novikoff A.V. Comparative anatomy and morphology of the overground vegetative spear of *Aconitum bucovinense* Zapal. and *A. x gayeri* Starmühl. (Ranunculaceae) // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 219-230.*

The results of comparative investigation of anatomical and morphological structure of the overground vegetative spears of two *Aconitum* species of sections *Aconitum* and *Cammarum* DC. from the Eastern Carpathians are presented. The type of hairiness, petioles' vascular system structure and nature of the mechanical tissues organization are defined as important diagnostic features.

Рід *Aconitum* L. належить до родини Ranunculaceae Juss. і є однією зі складних таксономічних груп, оскільки характеризується наявністю значного числа міжвидових гібридів [11]. Представники цього роду поширені переважно у флорах бореальної та субарктичної частин Євразії та Північної Америки, а сам рід *Aconitum* нараховує близько 400 видів. У Європі два основні центри ендемізму роду знаходяться в Альпах та Карпатах. Хоча дослідженням структури тіла представників роду було присвячено чимало наукових праць як вітчизняних, так і закордонних дослідників, проте вони переважно стосувались представників з території Азії і оминали увагою види європейського континенту [2, 6, 7].

Таксономічні дослідження представників роду з території Карпат, що здійснювались останнім часом і базувалися на морфометричних даних, дозволили значною мірою уточнити структуру цього роду [11]. Проте анатомічні дослідження, які у багатьох випадках служать незамінним джерелом таксономічної та філогенетичної інформації, для роду *Aconitum* надалі залишалися без належної уваги, що й спонукало нас до виконання цих досліджень. Метою роботи було встановити анатомічну та морфологічну будову вегетативної частини надземного пагона двох представників цього роду – *Aconitum bucovinense* Zapal. та *Aconitum x gayeri* Starmühl.

Обидва досліджені види належать до одного підроду *Aconitum*, проте розміщуються у різних його секціях. Так, *A. bucovinense* належить до однойменної підсекції секції *Aconitum*, в той час як *A. x gayeri* – до однойменної підсекції секції *Cammarum* [11]. *A. x gayeri* в цій системі розглядається як гібрид між *A. degenii* Gayer та *A. lasiocarpum* (Rchb.) Gayer. Ці дві секції розрізняють на основі низки ознак, серед яких присутні переважно ознаки макроморфологічного характеру, в той час як ознаки мікроморфології використовуються здебільшого при розмежуванні таксонів нижчого порядку.

Матеріал і методика досліджень

Дослідження проводили протягом 2008 р. на базі ДПМ НАН України. Для цього використовували гербарний та фіксований матеріал власних польових зборів 2008 р. з території Українських Карпат та гербарний матеріал ботанічного саду Ягеллонського університету (Краків, Польща). Для фіксації живого матеріалу використовували 70% розчин етанолу. Гербарний матеріал розмочували у 1-2% розчині NaOH протягом 2 діб при температурі 22-26°C, після чого промивали дистильованою водою та фіксували у 70% розчині етанолу. З фіксованого матеріалу виготовляли тимчасові гліцеринові препарати за стандартною методикою [5]. Поперечні та повздовжні зрізи забарвлювали 1% спиртовим розчином сафраніну. Препарати вивчали за допомогою мікроскопа і біокуляра. Для виготовлення анатомічних рисунків використовували рисувальний апарат РА-1.

Результати досліджень

Обидва види, *A. bucovinense*. та *A. x gayeri*, мають подібну організацію тіла. Проте розбіжності, які простежуються у морфологічній та анатомічній будові їхнього тіла, є суттєвими для розуміння структури роду та проведення порівняльно-інтерпретаційного аналізу. Все це зумовлює високу однотипність анатомо-морфологічних описів досліджених видів, тому для *A. bucovinense* наводимо повний опис, а для *A. x gayeri* зазначимо лише моменти розбіжності.

Стебло *A. bucovinense* (рис. 1) округле, пряmostояче, до 50 см заввишки, на рівні суцвіття галузиться, а саме суцвіття щільне. Стебло *A. x gayeri* (рис. 2) також округле, проте є значно довшим (до 90 см), за рахунок чого хилиться, а суцвіття нещільне та галузисте. При основі стебло обох видів є здерев'янілим і сягає у діаметрі до 1 см, на вищих рівнях діаметр стебла та ступінь його здерев'яніння поступово зменшуються. Формально в межах пагона в цілому та стебла зокрема, можна виокремити дві ділянки, що різняться за своєю анатомо-морфологічною структурою – до рівня формування суцвіття (вегетативна ділянка), та власне ділянку суцвіття.

Стебло на рівні вегетативної ділянки є виражено здерев'янілим та голим. На поперечному зрізі стебла на цьому рівні видно, що воно вкрите одношаровою епідермою зі зморшкуватою кутикулою. Епідермальні клітини стебла (рис. 1 В; 2 В) видовжені вздовж його осі та мають характерну веретеноподібну форму. До складу епідерми стебла також входять типові анемоцитні продири, що оточені 4-6 клітинами, які не різняться від решти епідермальних. Під шаром епідерми (рис. 1 А; 2 А) розташовується один шар гіподерми, який представлений невеликими клітинами округлих обрисів з виражено колєнхіматизованими оболонками. Глибше розміщуються 4-6 нещільних шарів тонкостінних клітин асиміляційної паренхіми, які далі поступово заміщуються здерев'янілими клітинами основної паренхіми стебла. В товщу основної паренхіми занурені провідні пучки, що розташовуються одним колом. Число провідних пучків сягає близько 30 одиниць. Вони містять добре виражені ксилему та флоему і є відкритого типу, проте міжпучковий камбій відсутній. Зі сторони флоєми до провідних пучків щільно прилягають великі „шапки”, що сформовані групою склеренхімних клітин. Натомість, зі сторони ксилеми провідні пучки оточені тонкою колєнхімною обкладкою з 1-2 рядів дрібних

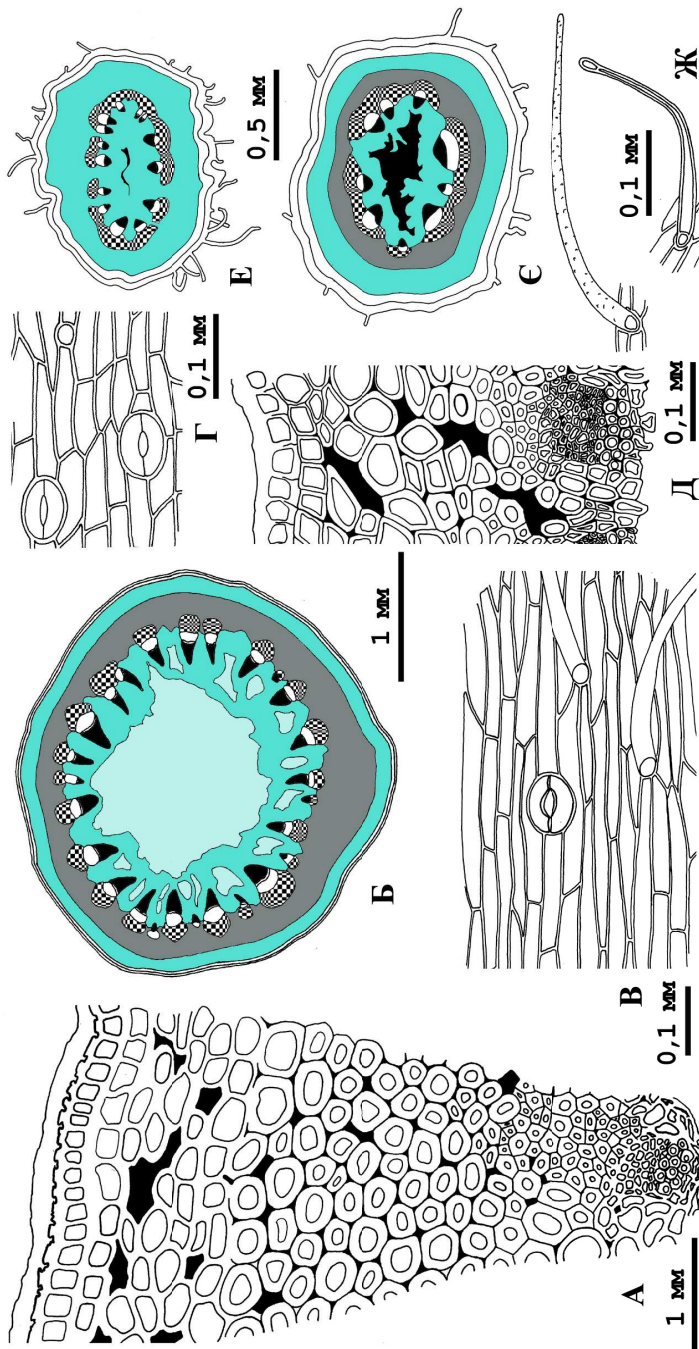


Рис. 1. Анатомічна будова стебла (А-В) та квітконіжки (Г-Ж) *A. viscovinense*: А – фрагмент поперечного зрізу стебла, Б – схема поперечного перетину стебла, В – рисунок епідерми стебла, Г – рисунок епідерми квітконіжки, Д – фрагмент поперечного зрізу квітконіжки, Е – схема поперечного перетину квітконіжки вище від рівня прикріплення приквіточок, Є – схема поперечного перетину квітконіжки нижче від рівня прикріплення приквіточок, Ж – незалозистий та залозистий волоски.

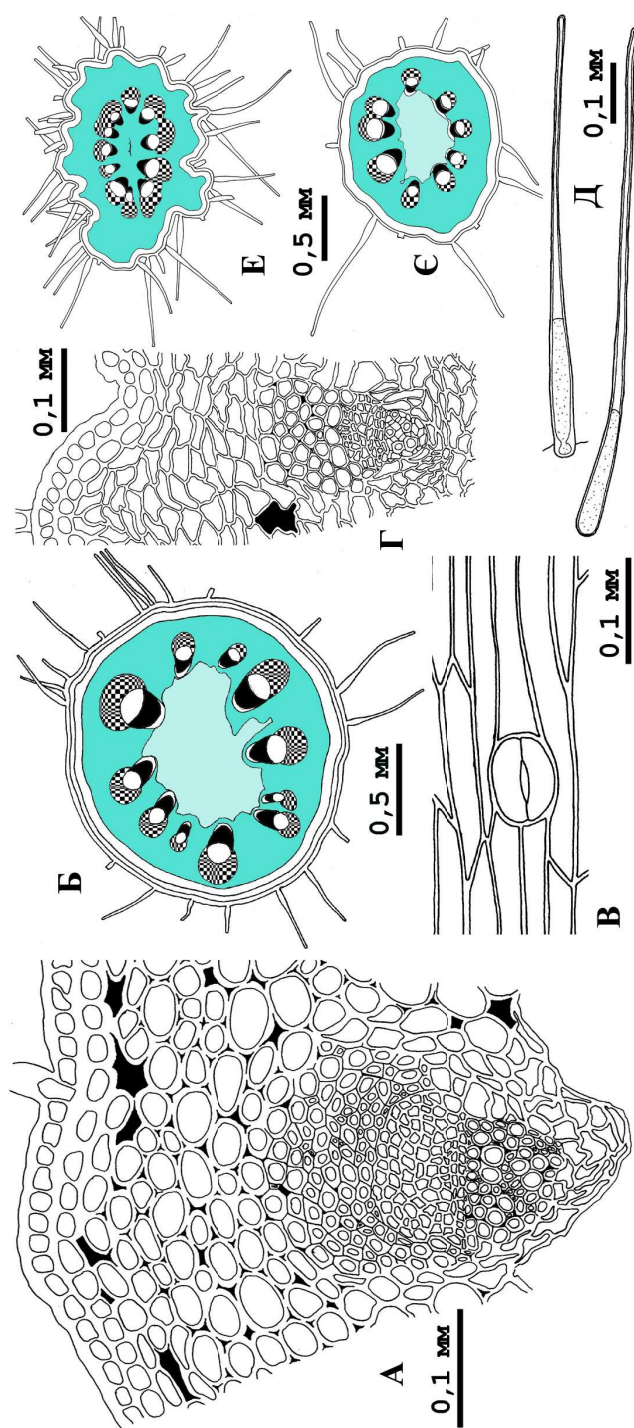


Рис. 2. Анатомічна будова стебла (А-В) та квітконіжки (Г-Є) *A. x gazteri*: А – фрагмент поперечного зрізу стебла, Б – схема поперечного перетину стебла, В – рисунок епідерми стебла, Г – фрагмент поперечного зрізу квітконіжки, Е – схема поперечного перетину квітконіжки вище від рівня прикріплення приквітточок, Є – схема поперечного перетину квітконіжки нижче від рівня прикріплення приквітточок, Ж – залозисті волоски.

клітин довгастої форми. Глибше, за радіусом провідних пучків розташовується кілька шарів крупних тонкостінних паренхімних клітин, що безпосередньо контактують з центральною порожниною стебла.

На рівні суцвіття стебла обох видів є значно тоншими і в діаметрі сягають лише 3-4 (5-6) мм, що зумовлює присутність значно меншого числа провідних пучків (близько 10) та меншої кількості паренхімних шарів (рис. 1 Б; 2 Б). Проте основна відмінність полягає у типі опушення. Для *A. bucovinense* тут характерні прості одноклітинні незалозисті гачкуваті волоски, що прилягають до поверхні стебла. А для *A. x gayeri* – прості одноклітинні залозисті, відстовбурчені під прямим кутом волоски, що щільно вкривають всю поверхню стебла (рис. 1 Ж; 2 Д).

Квітконіжки (рис. 1 Г-Є; 2 Г-Є) значною мірою подібні за своєю морфологією до стебла. Вони також мають округлі обриси на поперечному перетині, їх діаметр дещо збільшується до основи суцвіття. Квітконіжки густо опушені і несуть по парі приквіточок. Довжина квітконіжок *A. bucovinense* при основі суцвіття може сягати 5 см, а поблизу верхівки – зменшується до 8 мм. Для *A. x gayeri* довжина квітконіжок при основі суцвіття сягає 9 см, а поблизу його верхівки становить лише 1-1,5 см. Опушення квітконіжки у *A. bucovinense* представлено простими одноклітинними незалозистими прилеглими волосками гачкуватого типу та коротшими залозистими (рис. 1 Ж). Опушення квітконіжки у *A. x gayeri* представлено виключно простими одноклітинними залозистими волосками, що відстоять під прямим кутом (рис. 2 Д). Формально в межах квітконіжки для обох видів можна виділити дві ділянки – нижче і вище рівня прикріплення приквіточок.

Анатомічна структура квітконіжок також подібна до структури стебла, проте спостерігаються і деякі відмінності. Під одношаровою епідермою, що несе анемоцитні продиhi (рис. 1 Д; 2 Г), розташований шар гіподерми. Під гіподермою, у нижній частині квітконіжки, розташовано 4-6 шарів тонкостінної пухкої асиміляційної паренхіми. Асиміляційна паренхіма межує з кільцем здерев'янілої основної паренхіми, клітини якої щільно скупчені. У тканину основної паренхіми занурені відкриті провідні пучки, число яких при основі квітконіжки становить 8-9 одиниць, а вище сягає (11) 13-15. Міжпучковий камбій відсутній. Механічна обкладка провідних пучків зі сторони ксилеми представлена колєнхімою, а зі сторони флоєми – склеренхімними „шапками”, що зливаються в майже суцільне кільце у *A. bucovinense*. За радіусом провідних пучків розташовується тонкостінна паренхіма серцевини, що межує з центральною порожниною. Вище від рівня прикріплення приквіточок анатомічна структура квітконіжок змінюється (рис. 1 Е; 2 Е). Зокрема, у обох видів зникає кільце здерев'янілої основної паренхіми, натомість значно виразнішою стає склеренхіма. Центральна порожнина майже повністю зникає.

Приквіточки ланцетоподібні, густо опушені (рис. 5 И; 6 И), розмірами від 7 мм на квітконіжках при основі суцвіття і до 3 мм – поблизу його верхівки. У *A. bucovinense* поблизу верхівки суцвіття приквіточки розташовуються супротивно, але донизу суцвіття відстань між ними поступово зростає, і при його основі вони розташовуються виразно почергово. У *A. x gayeri* такої закономірності не спостерігається, а приквіточки можуть розміщуватися як супротивно, так і почергово у довільному порядку. Приквіточки обох видів вкриті одношаровою епідермою зі зморшкуватою тонкою кутикулою та мають анемоцитні продиhi на абаксильній

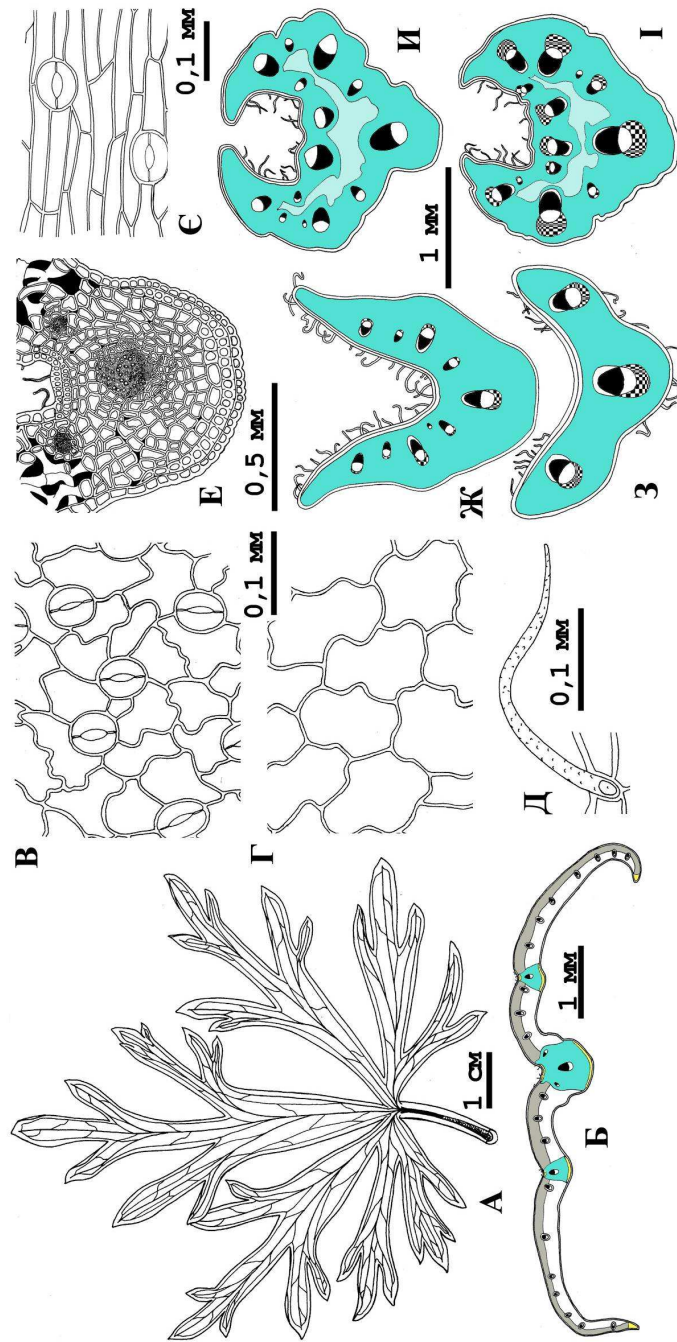


Рис. 3. Анатомо-морфологічна будова листка *A. viscovinense*: А – загальний вигляд, Б – схема поперечного перетину листкової пластинки, В – рисунок епідермальних клітин абаксильної поверхні листкової пластинки, Г – рисунок епідермальних клітин адаксіальної поверхні листкової пластинки, Д – незалоцистий волосок, Е – фрагмент поперечного зрізу листкової пластинки на рівні центральної жилки, Є – рисунок епідерми черешка, Ж – фрагмент поперечного перетину черешка листка суцвіття посередині та при його основі відповідно, И-Г – схеми поперечного перетину черешка типового вегетативного листка посередині та при його основі відповідно.

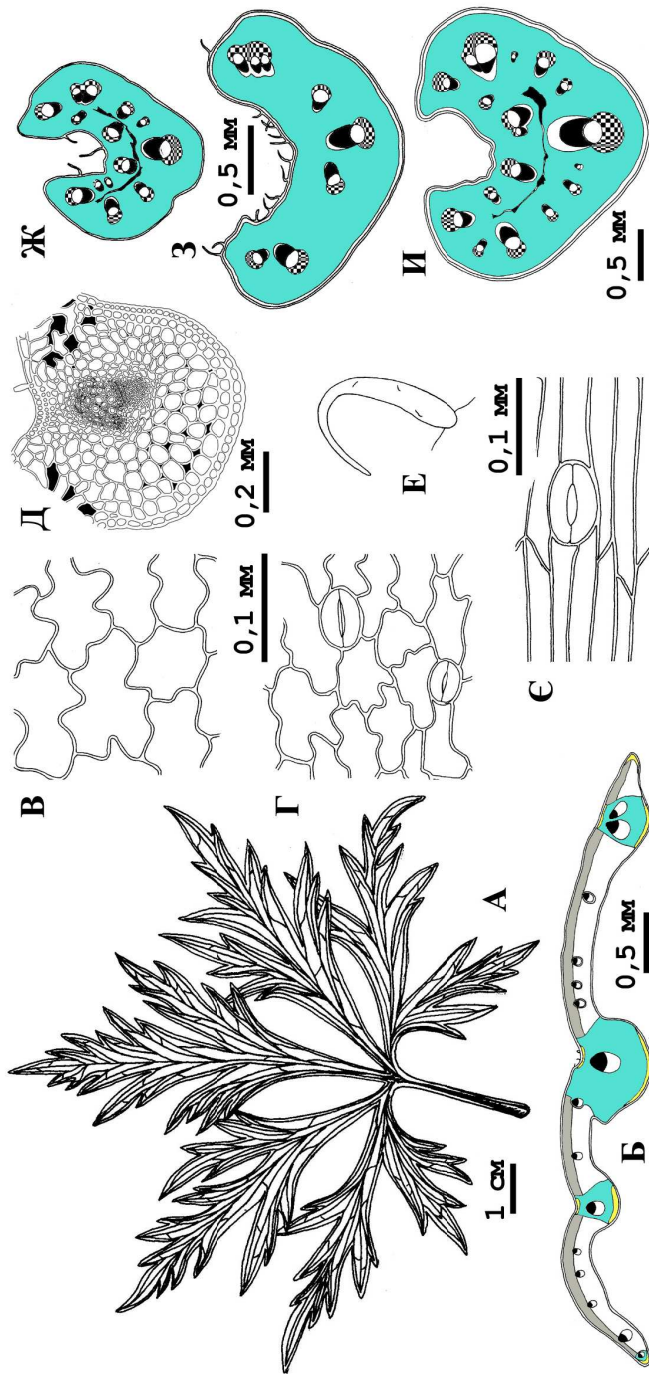


Рис. 4. Анатомо-морфологічна будова листка *A. x gaeuri*: А – загальний вигляд, Б – схема поперечного перетину листкової пластинки, В – рисунок епідермальних клітин адаксиальної поверхні листкової пластинки, Г – рисунок епідермальних клітин абаксиальної поверхні листкової пластинки, Д – фрагмент поперечного зрізу листкової пластинки на рівні центральної жилки, Е – незалозистий гачкуватий волосок, Є – рисунок епідерми черешка, Ж-З – схеми поперечного перетину черешка листка суцвіття посередині та при його основі відповідно, И – схема поперечного перетину черешка типового вегетативного листка посередині.

поверхні. Вздовж центральної жилки епідермальні клітини мають видовжену веретеноподібну форму (рис. 6 С). На приквіточках *A. bucovinense* присутні одноклітинні прості і залозисті волоски (рис. 5 З). Прості волоски мають видовжену ниткоподібну форму та шорстку поверхню. Залозисті волоски, кількість яких значно менша (2-4 на 1 мм²), коротші, мають добре виражену здуту основу та кулясту головку з зернистим включенням. Особливо інтенсивно опушена пластинка приквіточки до рівня 2/3 її довжини, а вище цього рівня густина опушення поступово зменшується. Приквіточки *A. x gayeri* також густо опушені на обох поверхнях, проте тут присутні виключно залозисті волоски, аналогічні тим, що є на стеблі (рис. 6 З). Кожна приквіточка інервується одним провідним пучком, який поблизу її верхівки галузиться, утворюючи 2-3 петлі.

Листкова серія у обох видів представлена трьома формаціями листків: нижньою – з 2-3 лускоподібних та кількох прикореневих листків, середньою – з типових вегетативних листків та верхівковою – з вегетативних листків суцвіття, що представляють собою приквітки. Листки нижньої формації, присутність яких відзначається рядом авторів [2, 3], на момент цвітіння опадають, що робить неможливим їх вивчення, оскільки до моменту зацвітання коректне визначення виду у аконітів є проблематичним. Типові вегетативні листки (рис. 3 А; 4 А) мають довгий черешок та 5-пальчатороздільну листову пластинку, в той час як вегетативні листки суцвіття поступово зменшуються, втрачаючи у розмірах черешка та кількості сегментів листової пластинки. Найвищі з вегетативних листків суцвіття є сидячими однопластинковими приквітками ланцетовидної форми завдовжки 4-5 мм та подібні до приквіточок (рис. 5 И; 6 И). Ці однопластинкові листки у *A. bucovinense* щільно вкриті з адаксіальної сторони простими одноклітинними прилеглими гачкуватими, а у *A. x gayeri* – одноклітинними простими залозистими, відстовбурченими під прямим кутом волосками, аналогічно до опушення стебла. На абаксіальній поверхні містяться анемоцитні продиhi, а поодинокі аналогічні волоски присутні лише вздовж жилок. Їх епідермальні клітини мають амебоїдні обриси, а провідна система представлена трьома пучками, що галузяться та анастомозують, і поблизу верхівки замикаються.

Вегетативні листки суцвіття, що розташовуються нижче, у обох видів за своєю структурою подібні до типових вегетативних, проте їх черешки є вкороченими, а число сегментів пластинки становить лише три або два. На абаксіальній поверхні, на кінчиках їх сегментів також присутні гідатоиди, що мають вигляд лійкоподібної западини. За анатомічною структурою пластинка таких листків не відрізняється від такої у типових вегетативних листків, проте відмінності присутні у анатомії їх черешків. Пластинка вегетативних листків (рис. 3 Б, Е; 4 Б, Д) вкрита одношаровою епідермою зі зморшкуватою кутикулою. Основні епідермальні клітини переважно мають неправильні обриси (рис. 3 Г; 4 В), проте вздовж великих жилок є витягнутими та мають веретеноподібну форму. У *A. bucovinense* та *A. x gayeri* одноклітинні прості незалозисті гачкуваті волоски (рис. 3 Д; 4 Е) присутні у незначній кількості лише вздовж великих жилок на адаксіальній поверхні листової пластинки, а також поодинокі з них трапляються по її краях. На абаксіальній поверхні листової пластинки обох видів присутні типові анемоцитні продиhi. Число продиh зростає у напрямку до центру та верхівки листової пластинки.

Під епідермою адаксіальної поверхні (рис. 3 Е; 4 Д) розташований шар клітин стовпчастого мезофілу, що межує з 3-4 шарами губчастого. В тканину мезофілу

занурені закриті провідні пучки, число яких на зрізах різних рівнів пластинки є неоднаковим. Дрібні провідні пучки оточені шаром дрібних паренхімних клітин пучкової обкладки та розташовуються на межі стовпчастого та губчастого мезофілу. Великі провідні пучки супроводжуються значно складнішою організацією прилеглих тканин. Зокрема, на рівні великих жилок, безпосередньо під епідермою обох поверхонь, присутні 1-2 шари коленхіми. Коленхімні клітини з адаксіальної сторони є значно дрібнішими. Сама ж паренхімна обкладка великих жилок є добре вираженою і займає весь проміжок, не лишаючи місця мезофілу. Групи коленхімних клітин також присутні по краях листкової пластинки.

Дещо складніше організовані черешки листків. У типових вегетативних листків черешки сягають довжини до 5 см – для *A. bucovinense*, та близько 6-7 см – для *A. x gayeri*, в той час як на рівні суцвіття вони коротшають аж до повної їх редукції. Черешки типових вегетативних листків (рис. 3 И, I; 4 И) мають трикутно-округлі обриси з повздовжньою борозенкою на адаксіальній поверхні. Натомість, черешки вегетативних листків суцвіття (приквіток) (рис. 3 Ж, З; 4 Ж, З) є радше V-подібної форми. На поперечних зрізах через черешок типового вегетативного листка видно, що він вкритий одношаровою епідермою. Епідермальні клітини черешка веретеноподібно видовжені вздовж його осі (рис. 3 Є; 4 Є). На адаксіальній поверхні черешка обох видів, у борозенці, присутні одноклітинні гачкуваті прості незалозисті волоски, а на абаксіальній – анемоцитні продихи. У *A. bucovinense* гіподерма присутня лише з адаксіальної сторони, а у *A. x gayeri* – по всьому периметру черешка. Глибше у черешку розташовується тонкостінна недиференційована паренхіма. В центрі черешків на всій довжині є порожнина. У товщу паренхіми занурені закриті провідні пучки у кількості 12-15 для *A. bucovinense* та 16-18 для *A. x gayeri*, що зорієнтовані по колу, ксилемою до центру. Серед провідних пучків черешка можна виокремити дещо більшу центральну жилку, що розташовується у абаксіальному ребрі. У *A. bucovinense* провідні пучки при основі черешка мають склеренхімні „шапки” та тонку коленхімну обкладку зі сторони ксилеми, що швидко зникають. Натомість, у *A. x gayeri* як коленхімні обкладки, так і склеренхімні „шапки” зберігаються на всій довжині черешка.

Черешки приквіток *A. bucovinense* не мають центральної порожнини взагалі, а їх провідні пучки розташовані в один ряд. У *A. x gayeri* центральна порожнина відсутня лише при основі і з'являється в середній частині черешків. Склеренхімні „шапки” та коленхімні обкладки провідних пучків присутні протягом всієї довжини такого черешка у обох видів. Самі провідні пучки закриті і зорієнтовані ксилемою до адаксіальної поверхні черешка. Серед них також вирізняється центральна жилка. Число провідних пучків при основі черешка становить лише 3 для *A. bucovinense* і 6-7 – для *A. x gayeri*. Проте посередині черешка їх кількість вже становить 10-12 для *A. bucovinense* та 14-16 для *A. x gayeri*.

Обговорення результатів

В результаті проведених досліджень встановлено загальну анатомічну та мікроморфологічну організацію надземного вегетативного пагона двох представників роду *Aconitum*. Його анатомічна структура в значній мірі подібна до анатомії інших представників роду [2]. У всіх випадках анатомічна структура пагона відповідала виражено мезофітному типу організації, який характерний для трав'яни

рослин. У *A. bucovinense* надземний пагін є виражено ортотропним, з потовщеною здерев'янілою нижньою частиною стебла. Присутність кільця здерев'янілої основної паренхіми та розвинутої механічної обкладки провідних пучків у стеблі *A. bucovinense*, при його відносно невеликій висоті, дозволяють зберігати вертикальне положення рослин. Окрім того, враховуючи, що ці рослини зростають серед густого травостою, цілком логічним виглядає той факт, що нижня частина стебла не несе листків. Нижні листки поступово відмирають, втрачаючи здатність до фотосинтезу. Натомість, верхні листки розміщені значно щільніше, а міжвузля – коротші. Саме ці листки, в основному, виконують асиміляційну функцію. Загалом, листки мають чим вище, тим значно „молодшу” структуру – слабше виражену центральну порожнину і слабше розвинуті механічні тканини в черешках, меншу товщину листкової пластинки та менше число її сегментів. Окрім того, верхня частина стебла має слабше виражену здерев'янілу та дещо краще розвинуту асиміляційну паренхіму, і, поруч з вегетативними листками, бере участь у фотосинтезі.

Хоч рослини *A. x gayeri* також є мезофітної організації, проте дещо різняться від рослин *A. bucovinense*. Зокрема, їх стебло при основі є також виражено здерев'янілим, а нижні листки поступово відмирають. Натомість, верхні листки *A. x gayeri* розміщуються не так щільно за рахунок того, що стебло є видовженим і похилим, а загальна довжина стебла та довжина міжвузля є значно більшими. Цей вид приурочений більше до напівзатінених місцевиростань на кшталт лісових окраїн, де росте серед доволі щільного покриву високих трав'яних рослин. Такі умови виростання зумовлюють витягування стебла представників *A. x gayeri* з метою винесення над рівнем трав'яного покриву. Таким чином, стає зрозумілим, що морфологія пагона цих видів значною мірою зумовлена їх екологією.

Щодо інших особливостей анатомічної організації надземного вегетативного пагона досліджених видів, нами було підтверджено наявність механічної обкладки для провідних пучків у більшості частин надземного пагона. Особливої уваги заслуговує факт щільного прилягання склеренхімних „шапок” до флоєми провідних пучків стебла, квітконіжок та черешків цих видів [6]. Саму структуру провідної системи черешків за характером розміщення механічних тканин можна охарактеризувати як таку, що належить до типу А – механічна тканина розташовується лише з однієї сторони провідного пучка [6]. Кількість провідних пучків у черешках типових вегетативних листків, на значенні-яких акцентувала увагу С.О. Туманян [7], становить 12-14 для *A. bucovinense* та 16-18 – для *A. x gayeri*. Проте нами було виявлено відмінність в анатомічній організації черешка типових вегетативних листків та листків суцвіття. У обох видів спостерігається спрощення анатомії черешка у акропетальному напрямку. Так, якщо черешки нижніх листків у обох видів мають центральну порожнину та радіальну організацію провідної системи, то на вищих рівнях спостерігається редукція центральної порожнини, загальне зменшення числа провідних пучків та їх реорганізація за дорзовентральним типом. Такі зміни анатомічної організації в черешку пов'язані з загальним спрощенням організації листка в акропетальному напрямку, що підтверджує думку В.І. Тріфонові [6] про примітивність дорзовентрального типу організації провідної системи черешка для родини жовтецевих загалом. В той же час, викликає сумніви ствердження С.О. Туманян [7] про те, що число провідних пучків в середній частині

черешка має видове значення, оскільки при дослідженні серії поперечних зрізів видно, що провідні пучки продовжують ділитися до самої основи листкової пластинки. Окрім того, як вже зазначалося, число провідних пучків також різняться і для листків різного рівня прикріплення і також, імовірно, може безпосередньо залежати від умов виростання конкретного досліджуваного екземпляра.

Серед спільних рис анатомічної організації слід виділити наявність кільця здерев'янілої паренхіми, що включає в себе провідні пучки та присутнє як у стеблі, так і на нижніх рівнях квітконіжок, а також наявність гіподермального шару під епідермою стебла, квітконіжки та черешка. Також в результаті досліджень було виявлено низку відмінностей, що мають видовий характер (таблиця). Саме ці відмінності, окремо чи в комплексі з іншими ознаками морфології та анатомії, в подальшому можуть мати таксономічну вагу.

Таблиця

Риси відмінності анатомо-морфологічної організації надземного пагона *Aconitum bucovinense* Zapal. і *Aconitum x gayeri* Starmühl.

№	<i>Aconitum bucovinense</i> Zapal.	<i>Aconitum x gayeri</i> Starmühl.
1	Опушення стебла гачкувате, незалозисте	Опушення стебла відстовбурчене під прямим кутом, залозисте
2	Гіподерма присутня лише на адаксіальній стороні черешка	Гіподерма присутня по всьому периметру черешка
3	Механічна обкладка провідних пучків присутня лише при основі черешка	Механічна обкладка провідних пучків на всій довжині черешка
4	Опушення квітконіжок мішане	Опушення квітконіжок лише залозисте
5	Злиття склеренхімних „шапок” у суцільне кільце ще при основі квітконіжки	Злиття склеренхімних „шапок” у суцільне кільце лише вище від рівня прикріплення приквіточок
6	Опушення приквіточок мішане	Опушення приквіточок залозисте
7	Акропетальне зацвітання квіток	Базипетальне зацвітання квіток
8	Розміщення бічних осей суцвіття з комбінованим кроком 1/3 та 1/2	Розміщення бічних осей суцвіття з кроком 1/2

Висновки

Встановлено загальну анатомо-морфологічну організацію надземного вегетативного пагона для *A. bucovinense* та *A. x gayeri*.

Виявлено риси анатомічної та морфологічної відмінності в організації тіла досліджених видів, що дозволяє проводити подальший порівняльно-інтерпретаційний аналіз та застосовувати їх як діагностичні ознаки.

Морфологічні особливості організації надземного пагона значною мірою залежать від приуроченості до певних умов виростання.

Анатомічна організація черешків залежить від рівня прикріплення листка і може мати таксономічну вагу.

1. Анели Н.А., Анели Дж.Н., Бешитаишвили Л.В. Анатомическое исследование аконита восточного // Изв. АН ГССР. Серия биол. – 1988. – Т. 14, № 5. – С. 340-343.
2. Барыкина Р.П., Гуланян Т.А., Чубатова Н.В. Морфолого-анатомическое исследование некоторых представителей рода *Aconitum* L. секций *Aconitum* и *Anthora* DC. в онтогенезе // Бюл. Моск. о-ва испытат. природы. Отд. биол. – 1977. – 62 (1). – С. 132-148.
3. Ворошилов В.Н. Заметки по систематике видов аконита флоры СССР // Ботан. журн. – 1945. – Т.30, № 3. – С. 125-143.
4. Куклина Л.А. Сравнительная анатомия вегетативных органов растений семейства лютиковых // Бюл. Глав. бот. сада. – 1961. – 42. – С. 66-75.
5. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений / 4-е изд. перераб. и доп. – М.: Агропромиздат, 1988. – 271 с.
6. Трифонова В.И. Сравнительно-анатомическое исследование некоторых представителей родов *Consolida* (DC.) S. F. Gray, *Aconitella* Spach, *Delphinium* L. и *Aconitum* L. (Ranunculaceae) // Ботан. журн. – 1977. – Т. 62, № 6. – С. 866-876.
7. Туманян С.А. Особенности анатомического строения стебля и листа у видов *Aconitum* L. // Бюл. Глав. бот. сада. – 1965. – 59. – С. 59-66.
8. Хажмуратов М.Х., Ибраева Г.Б. Сравнительно-анатомическое исследование надземных органов некоторых видов борца // Изв. АН КазССР. Серия биол. – 1979. – 4. – С. 18-22.
9. Цись П.М. Геоморфологія УРСР. – Львів: Вид-во Львів. ун-ту, 1962. – 224 с.
10. Kondracki J. Karpaty. – Warszawa: Wyd-wo szkolne i pedagogiczne, 1978. – 250 s.
11. Mitka J. The genus *Aconitum* L. (Ranunculaceae) in Poland and adjacent countries: A phenetic-geographic study. – Krakow: Inst. of botany of the Jagell. un-ty, 2003. – 204 p.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
e-mail: novikoffav@yandex.ru

УДК 581.9

М.В. Томич

СИСТЕМАТИЧНА СТРУКТУРА ФЛОРИ СУДИННИХ РОСЛИН БАСЕЙНУ РІКИ ПІСТИНЬКА (ПОКУТСЬКІ КАРПАТИ)

Томич М.В. Систематическая структура флоры сосудистых растений бассейна реки Пистынька (Покутские Карпаты) // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 231-236.

Флора бассейна реки Пистынька представлена 802 видами высших сосудистых растений, которые относятся к 112 семействам и 402 родам. Приводятся показатели флористического богатства и систематической структуры флоры.

Tomych M.V. The systematic structure of the vascular plants of the flora of drainage-basin of River Pistynka (Pocutski Carpathians) // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 231-236.

The flora of the vascular plants of the drainage-basin of River Pistynka is represented by 802 species belonging to 112 families and 402 genera. The parameters of floral richness and systematic diversity have been determined.

Ріка Пістинька – це права притока Прута (підобласті Покутсько-Буковинських Карпат та Прикарпаття). Вона бере початок з-під гори Грегїт (1462 м над р. м.), має протяжність 56 км і площу водозбору 661 км². Верхню течію Пістиньки складають, крім власне ріки, такі притоки, як Ставник та Брустурка, які протікають територією сіл Космач, Прокурава, Шепїт, Брустури Косівського р-ну Івано-Франківської обл. Ріка омиває найбільш високогірну та середньогірну частини НПП „Гуцульщина”, який був створений на цій території в 2002 році.

Флора басейну ріки Пістинька раніше не була об'єктом спеціальних ботанічних досліджень, тому, на нашу думку, систематична структура флори потребує детального вивчення й всебічного аналізу.

Матеріал і методика досліджень

Вивчення флори басейну р. Пістиньки проводили в період 2005-08 рр. При цьому використовували літературні джерела [1-11] та гербарії Інституту екології Карпат НАН України, Чернівецького національного університету ім. Ю. Федьковича, Державного природознавчого музею НАН України (м. Львів), Львівського національного університету ім. І. Франка, а також власні збори.

Визначення видів рослин проводили за останніми визначниками [1; 4], систематичний аналіз флори здійснювали за А.Л. Тахтаджяном [7], номенклатура подається за Мосякіним-Федорончуком [11], матеріал збирали маршрутним методом. Маршрути пролягали переважно вздовж русла рік та вздовж доріг, використовували також власні геоботанічні описи, зроблені за методикою Браун-Бланке на території дослідження. Басейн ріки Пістинька характеризується абсолютними висотами 300-1400 м і переважанням букових, мішаних буково-ялицевих та буково-ялинових лісів. Дубові ліси займають незначні площі.

Результати дослідження

О.І. Толмачов [8] визначає систематичну структуру флори як „властивий кожній флорі розподіл видів між категоріями вищого рангу”. Кількісні співвідношення видів, родів та родин у флорі відображають її локальні геоботанічні особливості, дають можливість визначити місце у флорі Карпат та регіональних флор. За результатами власних польових досліджень, літературних матеріалів та опрацювання гербарних зборів встановлено, що флора басейну р. Пістиньки представлена 802 видами судинних рослин, що входять до 402 родів 112 родин і 5 відділів (табл. 1).

Таблиця 1

Кількісна характеристика головних таксономічних одиниць у флорі басейну р. Пістинька

№ п/п	Назва таксону	Кількість родин	%	Кількість родів	%	Кількість видів	%
1	<i>Lycopodiophyta</i>	2	1,8	2	0,5	3	0,4
2	<i>Equisetophyta</i>	1	0,9	1	0,3	9	1,2
3	<i>Polypodiophyta</i>	9	8,0	15	3,7	23	2,9
4	<i>Pinophyta</i>	3	2,7	5	1,2	10	1,2
5	<i>Magnoliophyta</i>	97	86,6	379	94,3	756	94,3
	з них: <i>Magnoliopsida</i>	77	68,7	291	72,4	574	71,6
	<i>Liliopsida</i>	20	17,9	88	21,9	182	22,7
	Всього:	112	100,0	402	100,0	802	100,0

Домінують: *Magnoliophyta* – 94,3% від загальної кількості видів, з яких до *Magnoliopsida* належать 71,6% видів, до *Liliopsida* – 22,7% видів. Співвідношення між ними складає 1:3,2, що є характерним для флор Середньої Європи, і ближче до показників у флорі Карпат, ніж у флорах, пов'язаних з давнім Середземномор'ям [2, 3, 8]. Спорові судинні рослини (*Lycopodiophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta*) та *Pinophyta* разом включають 46 видів, що становить 5,7% від їх загальної кількості. Цікавим є той факт, що досить великий відсоток у флорі становлять *Lycopodiophyta* (0,4%), *Equisetophyta* (1,2%) і *Polypodiophyta* (2,9%) порівняно з показниками для Українських Карпат (0,2; 0,2; 0,8 відповідно)[5].

Пропорції флори 1:3,6:7,1 (кількість родів у родині і видів у родині). Середня кількість видів у роді – 2,0, родів у родині – 3,6. Пропорції флори є близькими до Середньоевропейських флористичних пропорцій, проте істотно відрізняються від показників для Карпат. Найбільш показовими для характеристики флори будь-яких територій є флористичні спектри, зокрема, перші десять родин (за кількістю видів) – порядок їх розміщення. Для флор Голарктики характерно те, що переважна кількість видів зосереджена у десяти провідних родин (табл. 2) [8]. Згідно наших даних, десять провідних родин у флорі басейну Пістиньки включають 205 родів (51,0%) та 430 видів (53,5%), решта 46,5% видів зосереджена у 102 родин. Цікаво, що наступні у спектрі за кількістю видів 11-21 родин включають лише 59 родів (14,7%) та 152 види (19,0%). Перші три родини складають 27,4% всіх видів, найбагатшими за кількістю видів є *Asteraceae* – 12,75%, *Poaceae* – 7,87% видів та *Rosaceae* – 6,75% видів.

Таблиця 2

Родинний спектр флори басейну р. Пістинька (головна частина
з кількістю видів більше 9)

№ п/п	Родина	Кількість родів	Частка родів, %	Кількість видів, %	Частка видів, %
1	<i>Asteraceae</i>	53	13,2	102	12,7
2	<i>Poaceae</i>	35	8,7	63	7,9
3	<i>Rosaceae</i>	19	4,7	54	6,7
4	<i>Cyperaceae</i>	9	2,2	42	5,2
5-6	<i>Lamiaceae</i>	18	4,5	33	4,1
5-6	<i>Fabaceae</i>	13	3,2	33	4,1
7	<i>Scrophulariaceae</i>	11	2,7	30	3,8
8	<i>Caryophyllaceae</i>	16	4	25	3,1
9	<i>Brassicaceae</i>	17	4,2	24	3
10	<i>Orchidaceae</i>	14	3,5	24	3
	Разом:	205	51,0	430	53,6
11	<i>Apiaceae</i>	19	4,7	23	2,9
12	<i>Ranunculaceae</i>	12	3,0	22	2,7
13	<i>Polygonaceae</i>	6	1,5	17	2,1
14	<i>Juncaceae</i>	2	0,5	16	2,0
15	<i>Boraginaceae</i>	6	1,5	14	1,7
16	<i>Salicaceae</i>	2	0,5	12	1,5
17-19	<i>Campanulaceae</i>	2	0,5	10	1,3
17-19	<i>Rubiaceae</i>	2	0,5	10	1,3
17-19	<i>Equisetaceae</i>	1	0,3	10	1,3
20-21	<i>Aspidiaceae</i>	3	0,7	9	1,1
20-21	<i>Onagraceae</i>	4	1,0	9	1,1
	Разом:	59	14,7	152	19,0
	Всього:	264	65,7	582	72,6

Звичайно родини *Asteraceae* та *Poaceae* займають провідні місця в спектрах, а родина *Rosaceae* знаходиться на третій позиції завдяки родам *Rosa* та *Rubus*, які містять гібридні форми. Багатство цих родів більш характерне для центральноєвропейських флор, ніж для східноєвропейських. Загалом, вищезгадані перші три родини є характерними для спектрів флор Середньої Європи [8]. Четверте місце родини *Cyperaceae* свідчить про зв'язок флори з бореальною областю. П'яте місце посідає родина *Lamiaceae*, яка за походженням є субтропічною, проте містить багато неморальних видів. На шостому місці знаходиться родина *Fabaceae*, а характерна для теплих і помірних областей земної кулі родина *Scrophulariaceae* займає сьому позицію. Родина *Caryophyllaceae*, яка є також субтропічною за походженням, проте поширена у помірній зоні, восьма. Дев'яте положення родини *Brassicaceae* свідчить про порівняно низький ступінь синантропізації флори та невелику представленість порушених ксеротермних угруповань рослин. Дуже цікаво, що до перших десяти родин потрапили *Orchidaceae*, це свідчить не тільки про високу

представленість термофільних лісових та монтанних елементів флори, а й про созологічну цінність території дослідження [6]. Типові для аридних територій родини *Ariaceae* та *Boraginaceae*, які посідають 11 і 15 позиції за кількістю видів, не потрапили до провідної частини родинного спектру, як і бореальна родина *Ranunculaceae* (на 12 місці). Інформацію про особливості флори дають також співвідношення кількості видів у окремих родин. Відношення кількості видів *Asteraceae* до *Fabaceae* становить 3.1 і є типовим для флор бореальних областей, а *Asteraceae* до *Cyperaceae* – 2.4, що також характерно для співвідношень у бореальних флорах [9].

За нашими матеріалами, у досліджуваній флорі дві родини представлені 8 видами, 3 – 7 видами, 6 родин мають по 6 видів у своєму складі, тільки 1 родина представлена 5 видами, по 4 види наявні в 4 родин. Далі простежується чітка обернено пропорційна залежність збільшення кількості родин із зменшенням їхнього видового багатства – 15 родин (13,4%) мають по 3 види, 25 родин (22,3%) – по два види, 61 родина (54,5%), тобто більше половини родин флори представлені одним видом. Родинний спектр свідчить про те, що флора є типовою середньоевропейською, проте через невелику площу території представлена малою кількістю видів. При порівнянні систематичної структури флори басейну р. Пістиньки зі структурою флори НПП „Гуцульщина” бачимо, що із зростанням площі збільшується, в основному, кількість видів у родин. Деякі види і роди додаються за рахунок значного збільшення кількості водойм, що призводить до зростання різноманітності гідро- та гігрофітів. Також збільшується синантропна фракція флори через наявність великих площ перелогів, але при цьому пропорції у систематичній структурі флори змінюються мало.

Отже, проаналізувавши десять провідних родин у флорі басейну р. Пістиньки бачимо, що вона більше пов'язана з флорами бореального типу і менше з середземноморськими флорами, що визначається особливостями регіону дослідження. Характерним є її подібність до лісових і монтанно-лісових флор, оскільки значна частина території є лісною, та наявність великого раритетного компоненту у складі флори.

Уявлення про флору території дає також родовий спектр, складений за тим же принципом, що і родинний, проте він точніше відображає особливості флори (табл. 3). В межах дослідженої території наявні 38 родин (33,9%), що мають по одному роду. У родовому спектрі не спостерігається, як в родинному, чіткого домінування перших родів за кількістю видів. Так, перші 12 родів охоплюють 138 видів, що складає тільки 17,2% від загальної їх кількості, на решту 390 родів відповідно припадає 82,8% видів. Найбільш поліморфним є бореальний рід *Carex* – 30 видів (3,7%), кількість видів тут вдвічі більша, ніж у наступного за кількістю роду *Rosa* – 14 видів (1,7%). Роди *Trifolium*, *Veronica*, *Juncus* та *Equisetum* містять 10-13 видів, роди – *Rumex* та *Salix* мають по 9 видів, а роди *Ranunculus*, *Rubus*, *Galium*, *Campanula* представлені 8 видами.

Цікавим є розподіл: перше місце зі значним переважанням посідає бореальний за походженням рід *Carex*, другим йде середземноморський рід *Rosa*, третю позицію займає середземноморський рід *Trifolium*, четвертий – індиферентний рід *Veronica*, п'яте і шосте місця – бореальні роди *Juncus* і *Equisetum*. Далі розташовуються різні за походженням роди, серед яких 2 бореальні, 2 середземноморські, один індиферентний і один неморальний. Відсутність у початковій частині спектрів роду

Hieracium зумовлена наявністю великої кількості гібридогенних форм, які складно класифікувати, тому види наводяться в широкому розумінні.

Таблиця 3

Головна частина родового спектру флори басейну р. Пістиньки

№ п/п	Роди	Кількість видів	% від загальної кількості видів
1	<i>Carex</i>	30	3,8
2	<i>Rosa</i>	14	1,8
3	<i>Trifolium</i>	13	1,6
4	<i>Veronica</i>	11	1,4
5-6	<i>Juncus</i>	10	1,2
5-6	<i>Equisetum</i>	10	1,2
7-8	<i>Rumex</i>	9	1,1
7-8	<i>Salix</i>	9	1,1
9-12	<i>Ranunculus</i>	8	1,0
9-12	<i>Rubus</i>	8	1,0
9-12	<i>Galium</i>	8	1,0
9-12	<i>Campanula</i>	8	1,0
Разом:		138	17,2

Отже, розподіл родів вказує на спорідненість дослідженої флори як з бореальними, так і з середземноморськими флорами, що зумовлено її орографічними та кліматичними особливостями, зокрема значним перепадом висот (300-1400 м). За рівнем поліморфності роди досліджуваної флори поступаються великим регіональним флорам. У дослідженій флорі бореальні і середземноморські роди характеризуються досить високим різноманіттям, а відносно рівномірне їх чергування вказує на маргінальний характер флори та певний ступінь антропогенної трансформації території.

При порівнянні показників систематичної структури дослідженої флори з флорами Бореальної та Середньоевропейської областей [10] бачимо, що більшість із цих показників відповідає показникам у флорах Середньоевропейської області.

Висновки

1. Флора басейну р. Пістиньки представлена 802 видами судинних рослин, що входять до 402 родів 112 родин і 5 відділів.

2. Аналіз десяти провідних родин у флорі басейну р. Пістиньки вказує на її проміжне положення між середземноморськими та бореальними флорами з переважанням останніх.

3. Родовий спектр флори вказує на проміжне становище між бореальними і середньоевропейськими флорами, а також на маргінальний характер флори і певний ступінь антропогенної трансформації досліджуваної території.

1. Визначник рослин Українських Карпат. – К.: Наук. думка, 1977. – 434 с.
2. Малиновский А.К. Монтанный элемент во флоре Украинских Карпат. – К.: Наук. думка, 1991. – 240 с.

3. Камелин Р.В. Флорогенетический анализ естественных флор горной Средней Азии. – Л.: Наука, 1973. – 356 с.
4. Определитель высших растений / Доброчаева Д.Н., Котов М.И., Прокудин Ю.Н. – К.: Фитосоцицентр, 1999. – 545 с.
5. Стойко С. М. Фитогенофонд // Украинские Карпаты. Природа. – К.: Наук. думка, 1988. – С. 167-173.
6. Тасенкевич Л.А. Флора и растительность Угольсько-Широколужанского заповедного комплекса: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Киев, 1979. – 21 с.
7. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. – Л.: Наука, 1987. – 439 с.
8. Толмачов А.И. Введение в географию растений. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. – 244 с.
9. Шмидт В.М. Количественные показатели в сравнительной флористике // Ботан. журн. – 1974. – 59, № 7. – С. 929-940.
10. Шмидт В.М. Зависимость количественных показателей конкретных флор Европейской части СССР от географической широты // Ботан. журн. – 1979. – 64, № 2. – С. 172-183.
11. Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatur checklist. – Kiev: 1999. – 760 s.

Національний природний парк „Гуцульщина”, м. Косів, Івано-Франківська обл.
e-mail: tomychca@rambler.ru

УДК 502.7 + 581.55 (477)

Д.П. Воронцов

РАРИТЕТНИЙ ФІТОЦЕНОФОНД НПП „СКОЛІВСЬКІ БЕСКИДИ”

Воронцов Д.П. Раритетний фітоценофонд національного природного парку „Сколевские Бескиды” // Науч. зап. Гос. природоведч. Музея. – Львов, 2009. – 25. – С. 237-244.

Представлены результаты синфитосозологических исследований на территории НПП „Сколевские Бескиды”. Раритетный фитоценофонд парка представлен 55 ассоциациями, принадлежащими к 15 растительным формациям. Из них 7 занесены в „Зеленую книгу Украинской ССР” [1987], 21 – в региональную „Зеленую книгу” [1998] и 13 – в „Зеленую книгу Украины. Леса” [2002]. Дано описание новой для Украины ассоциации *Calluno (vulgaris)-Bruckenthalio (spiculifoliae)-Nardetum (strictae)*.

Vorontsov D.P. The rare phytocoenofund of „Skolivski Beskydy” National Nature Park // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 237-244.

The results of synphytosozological investigations of the territory of „Skolivski Beskydy” national nature park are given. The rare phytocoenofund of the park is presented by 55 associations which belong to 15 vegetation formations. From these associations 7 are included to „Green Data Book of Ukrainian SSR” (1987), 21 – to regional „Green Data Book” (1998), and 13 – to „G. D. B. of Ukraine. Forests” (2002). The description of a new for Ukraine association *Calluno (vulgaris)-Bruckenthalio (spiculifoliae)-Nardetum (strictae)* is given.

Однією з передумов створення національної екомережі є інвентаризація раритетного фітоценофонду природно-заповідних територій, зокрема національних природних парків як потенційних ядрових зон. Метою цієї роботи була інвентаризація рідкісних рослинних угруповань на території НПП „Сколівські Бескиди” (загальна площа 35684 га), який розташований у межах Карпатського (Рахівсько-Турківсько-Берегометського) округу букових лісів [8]. Панівним типом рослинності у парку є ліси, переважно неморального фітоценотичного комплексу. Лісова рослинність займає 88,4% загальної площі. Основним завданням є виявлення на території заповідного об’єкта рідкісних угруповань, що мають загальнодержавне та регіональне синфитосозологічне значення. До цієї категорії належать синтаксони, включені до „Зеленої книги Української РСР” [9], „Зеленої книги України. Ліси” [10] та регіональної „Зеленої книги” [18]. У роботі також наведено ряд синтаксонів, що є рідкісними для Сколівських Бескидів загалом і, відповідно, потребують охорони на території НПП. Рідкісні лісові та болотні угруповання парку були розглянуті у попередніх публікаціях [3, 5, 6, 7].

Матеріал і методика досліджень

Матеріалом для виконання роботи послужили результати геоботанічних досліджень, здійснених на території НПП „Сколівські Бескиди” протягом 1995-2005 рр. Дослідження проводили детально-маршрутним методом, фітоценологічні описи виконано за стандартними методиками [1, 14]. Проективне покриття окремих видів наведено у відсотках. Для класифікації рідкісних рослинних угруповань використано домінуючу систему, латинські назви синтаксонів прийнято за „Продромусом растительности Украины” [16]. Видові назви судинних рослин наведено за „Определителем высших растений Украины” [15].

Результати досліджень

Формація *Abieta albae*

1. *Piceeto (abietis) – Abietum (albae) dryopteridosum (austriacae)*. Регіональна „Зелена книга”. Первинно рідкісні для Українських Карпат [18, 5] острівні фітоценози формації *Abieta albae*. Поширення: Сколівське л-во (кв. 3).

2. *Piceeto (abietis) – Abietum (albae) vaccinioso (myrtilli)-dicranosum*. Регіональна „Зелена книга”. Первинно рідкісні для Українських Карпат [5] острівні смереково-ялицеві ліси на гірсько-лісовому підзолистому дуже скелетному ґрунті. Поширення: Сколівське (кв. 3) і Майданське (кв. 70) л-ва.

3. *Abietum (albae) vaccinioso (myrtilli)-leucobryosum*. Первинно рідкісні для Українських Карпат [5] угруповання. Поширення: Сколівське л-во (кв. 3), на північ від оліготрофного торфовища в ур. „Журавлине”.

4-5. *Abietum (albae) scopiosum (carniolicae); Fageto (sylvaticae)-Abietum (albae) scopiosum (carniolicae)*. Первинно рідкісні [5] угруповання з унікальним співдомінуванням видів деревного й трав'яного ярусів та пануванням у покриві *Scopolia carniolica* – третинного релікту [11], включеного до „Червоної книги України” [19]. Поширення: Сколівське л-во (кв. 12, а також на межі між кв. 13 та 14).

Формація *Acereta Pseudoplatani*

6. *Aceretum (pseudoplatani) phyllitidosum (scolopendrii)*. „Зелена книга УРСР” [9], регіональна „Зелена книга”. Первинно рідкісні [5] для Українських Карпат ліси з домінуванням у покриві *Phyllitis scolopendrium* – третинного релікту з літологічним типом ізоляції [11]. Приурочені до гірського лісового поясу, де ростуть на стрімких схилах з кам'янистими бурими гірсько-лісовими ґрунтами [5]. Поширення: Сколівське л-во (кв. 2).

7. *Aceretum (pseudoplatani) scopiosum (carniolicae)*. „Зелена книга УРСР”, регіональна „Зелена книга”, „Зелена книга України. Ліси”. Первинно рідкісні [5] острівні корінні ценози з пануванням у покриві *Scopolia carniolica* – третинного релікту [11], включеного до „Червоної книги України”. Поширення: Сколівське л-во (кв. 12).

8. *Alneto (incanae)-Aceretum (pseudoplatani) lunariosum (redivivae)*. „Зелена книга УРСР”, регіональна „Зелена книга”, „Зелена книга України. Ліси”. Первинно рідкісні для Українських Карпат [5] ліси з домінуванням у покриві *Lunaria rediviva* – третинного релікту [11], включеного до „Червоної книги України”. Поширення: Майданське л-во (кв. 42).

Формація *Alneta glutinosae*

9-10. *Alnetum (glutinosae) calthosum (palustris); Abieto (albae)-Piceeto (abietis)-Alnetum (glutinosae) calthosum (palustris)*. Регіональна „Зелена книга”. Первинно рідкісні для складчастої зони північно-східного макросхилу Українських Карпат острівні угруповання [5]. Поширення: Сколівське л-во (кв. 5, 8).

11-12. *Alnetum (glutinosae) urticosum (dioicae); Alnetum (glutinosae) caricosum (brizoidis)*. Регіональна „Зелена книга”. Рідкісні для північно-східного макросхилу Українських Карпат фітоценози [5]. Поширення: Майданське л-во (кв. 52).

13. *Abieto (albae)-Piceeto (abietis)-Alnetum (glutinosae) caricosum (remotae)*. Первинно рідкісні для північно-східного макросхилу Українських Карпат острівні угруповання [5]. Поширення: Сколівське л-во (кв. 8).

14. *Alnetum (glutinosae) salviosum (glutinosae)*. Первинно рідкісні для північно-східного макросхилу Українських Карпат острівні угруповання [5]. Поширення: Сколівське л-во (кв. 7).

Формація *Alneta incanae*

15. *Alnetum (incanae) matteucciidosum (struthiopteris)*. „Зелена книга УРСР”. Первинно рідкісні для України [5] угруповання з пануванням у покриві третинного релікту [11] *Matteuccia struthiopteris*. Поширення: Сколівське (кв. 3) та Майданське (спорадично, на терасах уздовж р. Рибник) л-ва.

16-17. *Alnetum (incanae) alliosum (ursini)*; *Acereto (pseudoplatani)-Alnetum (incanae) alliosum (ursini)*. Регіональна „Зелена книга”, „Зелена книга України. Ліси”. Первинно рідкісні [5] острівні угруповання, у покриві яких панує *Allium ursinum* – вид, включений до „Червоної книги України”. Поширення: Майданське (кв. 54), Підгородцівське (кв. 38) л-ва.

18. *Alnetum (incanae) scopiosum (carniolicae)*. Регіональна „Зелена книга”, „Зелена книга України. Ліси”. Первинно рідкісні для Українських Карпат угруповання [5], у покриві яких домінує *Scopolia carniolica*. Поширення: Сколівське л-во (кв. 12).

19-20. *Alnetum (incanae) lunariosum (redivivae)*; *Ulmeto (glabrae)-Acereto (pseudoplatani)-Alnetum (incanae) lunariosum (redivivae)*. Первинно рідкісні угруповання [5] з домінуванням у покриві *Lunaria rediviva*. Поширення: Сколівське (кв. 12, 17), Майданське (кв. 43) л-ва.

Формація *Cariceta paniculatae*

21. *Caricetum (paniculatae) purum*. Регіональна „Зелена книга”. Первинно рідкісні для території НПП „Сколівські Бескиди” угруповання. Поширення: торфовище на Мертвому озері в ур. „Журавлине” (Сколівське л-во, кв. 3). Прибережний ценоз із щільнодернинною структурою та домінуванням *Carex paniculata* (95-98%). У незначній кількості присутні *Carex rostrata* (до 5%), *Galium palustre* (до 3%), *Lycopus europaeus* (+), *Peucedanum palustre* (до 3%), *Thelypteris palustris* (до 5%). Поодинокі трапляються *Epilobium palustre* та *Persicaria maculata*.

Формація *Carpineta betuli*

22. *Abieto (albae)-Acereto (pseudoplatani)-Fageto (sylvaticae)-Carpinetum (betuli) grossularioso (reclinatae)-phyllitidosum (scolopendrii)*. Регіональна „Зелена книга”. Рідкісні для північно-східного макросхилу Українських Карпат вторинні угруповання [4, 5]. Поширення: Сколівське л-во (кв. 2).

23-26. *Carpinetum (betuli) grossularioso (reclinatae)-ruboso (hirti)-symphytosum (cordatae)*; *Carpinetum (betuli) grossularioso (reclinatae)-rubosum (hirti)*; *Carpinetum (betuli) grossularioso (reclinatae)-dryopteridosum (filix-maris)*; *Carpinetum (betuli) mercurialidosum (perennis)*. Рідкісні для північно-східного макросхилу Українських Карпат [4, 5] похідні монодомінантні угруповання на брилово-скелетних, поверхнево дуже кам’янистих ґрунтах (ранкерах). Поширення: Сколівське л-во (кв. 2).

27-30. *Fageto (sylvaticae)-Carpinetum (betuli) dryopteridosum (carthusiana)*; *Fageto (sylvaticae)-Abieto (albae)-Carpinetum (betuli) grossularioso (reclinatae)-mercurialidosum (perennis)*; *Piceeto (abietis)-Fageto (sylvaticae)-Carpinetum (betuli) dryopteridosum (filix-maris)*; *Fageto (sylvaticae)-Abieto (albae)-Carpinetum (betuli) nudum*. Рідкісні для північно-східного макросхилу Українських Карпат вторинні угруповання [4, 5]. Поширення: Сколівське (кв. 2, 17), Підгородцівське (кв. 40) л-ва.

31. *Piceeto (abietis) - Fageto (sylvaticae) - Carpinetum (betuli) lunariosum (redivivae)*. Рідкісні для Українських Карпат [4, 5] вторинні грабові угруповання з домінуванням у покриві *Lunaria rediviva*. Поширення: Сколівське л-во (кв. 17).

Формація *Fageta sylvaticae*

32. Асоціація *Fagetum (sylvaticae) alliosum (ursini)*. „Зелена книга УРСР” [9], регіональна „Зелена книга”, „Зелена книга України. Ліси”. Рідкісні для України [5]

угруповання з домінуванням у покриві *Allium ursinum* – виду, включеного до „Червоної книги України”. Поширення: північно-східний схил хр. Парашки, г. Високий Верх, Майданське, Сколівське (кв. 12), Крушельницьке (кв. 29, 30) та Завадківське (кв. 12) лісництва.

33. *Abieto (albae)-Fagetum (sylvaticae) hederosum (helicis)*. „Зелена книга України. Ліси”. Первинно рідкісний для північно-східного макросхилу [5] Українських Карпат тип асоційованості пануючих видів деревостану з домінантом трав'яного ярусу, яким є палеоген-неогеновий релікт *Hedera helix* [5]. Поширення: Сколівське л-во (кв. 3).

34-36. *Fagetum (sylvaticae) lunariosum (redivivae)*; *Abieto (albae) - Fagetum (sylvaticae) lunariosum (redivivae)*; *Acereto (pseudoplatani) - Fagetum (sylvaticae) lunariosum (redivivae)*. „Зелена книга України. Ліси”. Угруповання з домінуванням у покриві червонокнижного виду [19] *Lunaria rediviva*. Монодомінантні й мішані букові лунарієві ліси на території парку трапляються переважно на висоті 600-1000 м [5, 12]. Поширення: Майданське (кв. 37, 38, 50, 60, 64), Сколівське (кв. 2, 10), Завадківське л-ва.

37. *Acereto (pseudoplatani)-Fagetum (sylvaticae) phyllitidosum (scolopendrii)*. „Зелена книга України. Ліси”. Первинно рідкісний для Українських Карпат [5] ценози з домінуванням у покриві третинного релікту [11] *Phyllitis scolopendrium*. Поширення: Майданське (кв. 20), Сколівське (кв. 2), Коростівське л-ва.

38-42. *Fagetum (sylvaticae) galiosum (odorati)*; *Fagetum (sylvaticae) mercurialidosum (perennis)*; *Fagetum (sylvaticae) dentariosum (glandulosae)*; *Fagetum (sylvaticae) dentariosum (bulbiferae)*; *Fagetum (sylvaticae) caricosum (pilosae)*. Регіональна „Зелена книга”. Вторинно рідкісний для північно-східного макросхилу Українських Карпат корінні монодомінантні букові праліси [5, 12]. Поширення: Майданське л-во (кв. 4).

43. *Acereto (pseudoplatani)-Fraxinetum (excelsioris)-Fagetum (sylvaticae) scopolioides (carniolicae)-lunariosum (redivivae)*. Регіональна „Зелена книга”. Рідкісний для Українських Карпат тип асоційованості домінуючих видів деревостану зі співдомінантами ярусу С, якими є червонокнижні види *Scopolia carniolica* та *Lunaria rediviva*. Похідні угруповання що, ймовірно, сформувалися на місці ялицево-букового лісу [5]. Поширення: Сколівське л-во (кв. 17).

Формація *Fraxineta excelsioris*

44-45. *Fageto (sylvaticae)-Acereto (pseudoplatani)-Fraxinetum (excelsioris) lunariosum (redivivae)*; *Acereto (platanoidis)-Fraxinetum (excelsioris) lunariosum (redivivae)*. „Зелена книга України. Ліси”. Рідкісний тип асоційованості пануючих видів деревостану з домінантом ярусу С – *Lunaria rediviva* [19]. Поширення: Сколівське л-во (кв. 17) [5].

Формація *Menyantheto (trifoliatae)-Comareta (palustris)*

46. *Menyanthetum (trifoliatae) purum*. Первинно рідкісний для території НПП „Сколівські Бескиди” угруповання. Поширення: правобережжя долини р. Опір в околицях м. Сколе, околиці с. Підгородці. Загальне проективне покриття сягає 90-100%. Домінує *Menyanthes trifoliata* (80-100%), до якої домішуються *Equisetum fluviatile* (5%) і *Galium palustre* (1%).

Формація *Nardeta strictae*

47. *Arniceto (montanae)-nardetum (strictae)*. Вторинно рідкісний для Сколівських Бескидів угруповання, один з домінантів яких (*Arnica montana*) включений до Червоної книги України. Угруповання трапляються в діапазоні висот 625-1080 м [17]. Поширення: Сколівське л-во (кв. 5, 16), полонини хребтів г. Парашки (Сколівський військовий ЛГ) та г. Високий Верх (Завадківське л-во). Загальне проективне покриття становить 65-90%. Домінує *Nardus stricta* (10-85%). Проективне покриття *Arnica*

montana становить 15-50%. Присутні також *Luzula multiflora* (до 15%), *Rhodococcum vitis-idaea* (до 10%), *Vaccinium myrtillus* (5-10%), *Gentiana asclepiadea* (до 10%), *Potentilla erecta*, *Festuca rubra*, *Hypericum maculatum*, *Scorzonera rosea*, *Carlina acaulis* та ін. Мохово-лишайниковий ярус (5-30%) формують *Cladonia sp.* (3-20%), *Dicranum sp.* (5%), *Pleurozium schreberi* (5%), *Sphagnum girgensohnii* (20%).

48. *Calluno (vulgaris)-Bruckenthalio (spiculifoliae)-Nardetum (strictae)*. Первинно рідкісне для Українських Карпат рослинне угруповання, компонентом якого є унікальний для флори України вид – *Bruckenthalia spiculifolia* (Reichenb.) Kabath. (Ericaceae). На території України охороною не забезпечене [2]. Описане в урочищі „Щовб”, на східному макросхилі хребта Зелемянка, поблизу південно-східної межі парку [2]. Загальне проективне покриття становить 90-97%. Травостій двоярусний. Проективне покриття *B. spiculifolia* – 10-15% (на купинах – до 75%). У трав’яному покриві луки домінує *Nardus stricta* (75-85%). Трапляються також *Anthoxanthum odoratum* (до 10%), *Calluna vulgaris* (10%), *Festuca rubra* (1-3%), *Antennaria dioica* (10-20%), *Carlina acaulis* (2-3%), *Luzula luzuloides* (3%), *Rhinanthus minor* (2-4%), *Achillea millefolium* (+1%), *Achyrophorus uniflorus* (+1%), *Agrostis tenuis* (+1%), *Arnica montana* (2-5%), *Briza media* (1%), *Potentilla erecta* (1%), *Campanula glomerata*, *Cruciata glabra*, *Gymnadenia conopsea*, *Hieracium aurantiacum*, *Hypericum perforatum*, *Knautia arvensis*, *Leucanthemum vulgare*, *Listera ovata*, *Pimpinella saxifraga*, *Plantago lanceolata*, *Polygala vulgaris*, *Pyrethrum clusii*, *Solidago virgaurea*, *Thymus pulegioides*, *Trifolium alpestre*, *T. montanum*, *Vicia cracca* та ін.

Формація *Phragmiteta australis*

49. *Phragmitetum (australis) purum*. Вторинно рідкісні для території НПП „Сколівські Бескиди” угруповання. На сьогодні на території парку відоме єдине місцевиростання, описане в околицях с. Завадка, на вологому ґрунті біля придорожньої канами (ценози поблизу м. Сколе були знищені внаслідок осушення). Монодомінантне угруповання. *Phragmites australis* досягає висоти 2,5-3 м, його проективне покриття сягає 100%.

Формація *Piceeta abietis*

50. *Piceetum (abietis) luzulosum (sylvaticae)*. Монодомінантні кліматогенні (високогірні) рамені й сурамені є дуже рідкісними в районі Сколівських Бескидів [5]. На території НПП виявлено лише одне таке угруповання у Майданському л-ві (кв. 34) на висоті близько 1000 м [13].

51. *Piceetum (abietis) vaccinoso (myrtilli)-dicranosum*. Рідкісні для Бескидів корінні низькогірні (літогенні) оліготрофні смерекові ліси [5]. Поширення: Сколівське (кв. 3) і Майданське (кв. 72) л-ва.

Формація *Sphagneta (fusci, magellanic, nemorei) depressipiceetosa*

52. *Sphagnetum (magellanic) depressipiceetosum (abietis)* (угруповання *Picea abies*)-*Eriophorum vaginatum*-*Oxycoccus palustris*-*Sphagnum magellanicum*). „Зелена книга УРСР”, регіональна „Зелена книга”. Первинно рідкісні для України гірські бореальні болотні угруповання, відсутні на рівнині. Поширення: Сколівське (кв. 3) л-во, ур. „Журавлине” [3, 7, 18]. Моховий ярус (100%) утворюють *Sphagnum magellanicum* та *Sph. capillifolium* з незначною домішкою *Polytrichum juniperinum* (до 5%). В ярусі С (75%) домінують види, характерні для боліт формації *Sphagneta depressipiceetosa*, зокрема *Eriophorum vaginatum* (50%), *Oxycoccus palustris* (до 20%), *Drosera rotundifolia* (10%), *Carex limosa* (10%), *Rhodococcum vitis-idaea*, *Vaccinium myrtillus*. Розріджений деревно-чагарниковий ярус (0,1-0,3) сформований переважно пригніченими особинами *Picea abies*, що ростуть куртинами.

53. *Sphagnetum (nemorei) depressipiceetosum (abietis)* (угруповання (*Picea abies*)-*Eriophorum vaginatum*-*Vaccinium uliginosum*-*Охуцoccus palustris*-*Sphagnum nemoreum*+*S. rubellum*). „Зелена книга УРСР”. Первинно рідкісні для України гірські бореальні болотні угруповання, відсутні на рівнині. Поширення: Завадківське л-во, ур. „Селище” [2, 6]. У моховому ярусі (85-100%) панують *Sphagnum nemoreum*, *Sph. rubellum* з домішкою *Sph. plumulosum*, *Sph. quinquefarium*, *Aulacomnium palustre*, *Polytrichum juniperinum*, *P. commune*, *P. formosum*. Проективне покриття ярусу С становить 80-90%. Переважають оліготрофні та олігомезотрофні види: *Eriophorum vaginatum* (25-50%), *Vaccinium uliginosum* (25-50%), *Охуцoccus palustris* (до 10%). Трапляються також *Calluna vulgaris*, *Rhodococcum vitis-idaea*, *Vaccinium myrtillus*. Східна частина болота рідколісна. Тут ростуть поодинокі особини *Picea abies*, що місцями формують куртини. Зімкнутість крон 0,2-0,3.

Формація *Sorbeta aucupariae*

54. *Sorbetum (aucupariae) athyriosum (distentifolii)*. Локально та регіонально рідкісні високогірні горобинові угруповання, що трапляються біля верхньої межі лісу на висоті 1100-1200 м, переважно на схилах північної експозиції [5]. Поширення: хребет з вершинами Парашка, Тимків Верх і Корчанка (Сколівський військовий ЛГ).

Формація *Sparganieta erecti*

55. *Sparganietum (erecti) purum*. Вторинно рідкісні для території парку угруповання. Описані на правобережжі р. Опір, поблизу контори Сколівського л-ва і в околицях с. Завадка в неглибоких (10-25 см) непроточних водоймах [17]. Монодомінантні ценози. Проективне покриття *Sparganium erectum* – 70-95%. В одному з угруповань спостерігається значна участь *Veronica beccabunga* (до 50%).

Таблиця

Представленість рідкісних рослинних угруповань різних формацій на території НПП „Сколівські Бескиди”

№ п/п	Формація	Кількість асоціацій			
		Зелена книга УРСР (1987)	Регіон. Зелен. книга (1998)	Зелена книга Ліси (2002)	Разом рідкісн. асоціацій
1.	<i>Abieta albae</i>	-	2	-	5
2.	<i>Acereta pseudoplatani</i>	3	3	2	3
3.	<i>Alneta glutinosae</i>	-	4	-	6
4.	<i>Alneta incanae</i>	1	3	3	6
5.	<i>Cariceta paniculatae</i>	-	1	-	1
6.	<i>Carpineta betuli</i>	-	-	-	10
7.	<i>Fageta sylvaticae</i>	1	7	6	12
8.	<i>Fraxineta excelsioris</i>	-	-	2	2
9.	<i>Menyantheto-Comareta</i>	-	-	-	1
10.	<i>Nardeta strictae</i>	-	-	-	2
11.	<i>Phragmiteta australis</i>	-	-	-	1
12.	<i>Piceeta abietis</i>	-	-	-	2
13.	<i>Sphagneta depressipiceetosa</i>	2	1	-	2
14.	<i>Sorbeta aucupariae</i>	-	-	-	1
15.	<i>Sparganieta erecti</i>	-	-	-	1
	Загалом:	7	21	13	55

Найбільша кількість раритетних синтаксонів на території НПП (таблиця) належить до лісової рослинності (9 формацій, 47 асоціацій). Лісові угруповання, що підлягають охороні на загальнодержавному рівні, належать переважно до формації *Fageta sylvaticae*. Рідкісні лучні та болотні угруповання представлені значно бідніше, що зумовлено меншою поширеністю відповідних екоотопів на території парку. Значна частина синтаксонів належить до вторинно рідкісних (угруповання, що мали значне поширення в минулому й перейшли до категорії рідкісних унаслідок діяльності людини [5]).

Висновки

Раритетний фітоценофонд НПП „Сколівські Бескиди” представлений 55 асоціаціями, що належать до 15 формацій. З угруповань, що підлягають охороні на загальнодержавному рівні, 7 включені до „Зеленої книги Української РСР” [9], 21 – до регіональної „Зеленої книги” [18], та 13 – до „Зеленої книги України. Ліси” [10]. Переважання у складі раритетного фітоценофонду лісових угруповань зумовлене розташуванням парку в межах відповідного геоботанічного округу [8] та домінуванням лісової рослинності на його території. Наявність рідкісних для регіону Бескидів угруповань формацій *Sphagneta depressipiceetosa*, *Cariceta paniculatae* та *Nardeta strictae* свідчить про достатньо високий ступінь репрезентативності території у межах Сколівських Бескидів. Формування на межі НПП нової для України асоціації *Calluno (vulgaris)-Bruckenthalio (spiculifoliae)-Nardetum (strictae)* потребує подальших досліджень, а саме угруповання – впровадження регулярного ботанічного контролю [2]. Загалом, представленість на території парку рідкісних природних фітоценозів є достатньою в межах регіону Сколівських Бескидів, але, для підтримання рівня фітоценотичної різноманітності рослинного покриву парку, його територію слід об'єднати в єдиний суцільний масив із створенням відповідної буферної зони.

1. Воронов А.Г. Геоботаника. – М.: Высш. школа, 1973. – 384 с.
2. Воронцов Д.П. Пропозиції до розширення території НПП „Сколівські Бескиди” // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2004. – т. 19. – С. 159-166.
3. Воронцов Д.П., Коханець М.І., Мілкіна Л.І. Угруповання „Зеленої книги” у національному природному парку „Сколівські Бескиди” // Наук. вісн.: Заповідна справа в Галичині, на Поділлі та Волині. – Львів: УкрДЛТУ, 2004. – Вип. 14.8. – С. 334-338.
4. Воронцов Д.П., Коханець М.І., Мілкіна Л.І. Грабові ліси національного природного парку „Сколівські Бескиди” // Вісн. Львів. ун-ту. Серія географ. – 2005. – Вип. 32. – С. 87-95.
5. Воронцов Д.П., Мілкіна Л.І. Рідкісні лісові угруповання національного природного парку „Сколівські Бескиди” // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2006. – Вип. 22. – С. 155-167.
6. Воронцов Д.П., Підгребельна О.М. Флора і рослинність верхового болота „Селище” (Східні Бескиди) // Вісн. Львів. ун-ту. Серія біолог. – 2002. – Вип. 31. – С. 77-87.
7. Воронцов Д., Пука С., Козловський В. Рослинний покрив оліготрофного пухівково-сфагнового болота „Журавлине” (НПП „Сколівські Бескиди”) // Вісн. Львів. ун-ту. Серія біолог. – 2004. – Вип. 37. – С. 114-124.
8. Геоботанічне районування Української РСР. – К.: Наук. думка, 1977. – 303 с.
9. Зеленая книга Украинской ССР: Редкие, исчезающие и типичные, нуждающиеся в охране растительные сообщества / Под ред. Ю.Р. Шеляга-Сосонко. – К.: Наук. думка, 1987. – 216 с.
10. Зелена книга України. Ліси / За ред. Ю.Р. Шеляга-Сосонко. – К.: Наук. думка, 2002. – 254 с.

11. Малиновський К., Царик Й., Кияк В., Нестерук Ю. Рідкісні, ендемічні, реліктові та погранично-ареальні види рослин Українських Карпат. – Львів: Ліга-Прес, 2002. – 76 с.
12. Мілкіна Л.І., Воронцов Д.П. Букові ліси басейну ріки Рибник Майданський у Сколівських Бескидах (Українські Карпати). – Деп. в ДНТБ України 13.07.98, – № 318-Ук 98. – 21 с.
13. Мілкіна Л.І., Воронцов Д.П. Смерекові ліси заказника „Майдан” // Праці наук. т-ва ім. Шевченка. – Т. III. – Екологічний збірник. – Львів: НТШ, 1999. – С. 136-144.
14. Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности. – М.: Логос, 2001. – 264 с.
15. Определитель высших растений Украины / Доброчаева Д.Н., Котов М.И., Прокудин Ю.Н. и др. – К.: Наук. думка, 1987. – 548 с.
16. Продромус растительности Украины / Шеляг-Сосонко Ю.Р., Дидух Я.П., Дубына Д.В. и др.; Отв. ред. Малиновский К.А. – К.: Наук. думка, 1991. – 272 с.
17. Соломаха В.А., Якушенко Д.М., Крамарець В.О. та ін. Національний природний парк „Сколівські Бескиди”. Рослинний світ. – К.: Фітосоціоцентр, 2004. – 240 с.
18. Стойко С.М., Мілкіна Л.І., Яценко П.Т. та ін. Раритетні фітоценози західних регіонів України (Регіональна „Зелена книга”). – Львів: Поллі, 1998. – 190 с.
19. Червона книга України. Рослинний світ: / Редкол.: Ю.Р. Шеляг-Сосонко (відп. ред.) та ін. – К.: Вид-во „Українська енциклопедія”, 1996. – 608 с.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів
e-mail: Voronzoff@ukr.net

УДК 56.074:581:902.67:551.794

О.О. Андреева

ПАЛНОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ВІДКЛАДІВ СЕРЕДНЬОГО ГОЛОЦЕНУ ПІВНІЧНО-СХІДНОГО ПОДІЛЛЯ

Андреева О.О. Палинологическая характеристика отложений среднего голоцена Северо-Восточного Подолья // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 245-250.

Приводятся новые палинологические характеристики отложений среднего голоцена Северо-Восточного Подолья. Общий список ископаемой палинофлоры насчитывает 58 семейств, 53 рода.

Andryeyeva O.O. Palynological characteristics of the medium Holocene deposits from North-Eastern Podillia // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 245-250.

The new palynological characteristics of the medium holocene deposits from North-Eastern Podillia are presented. Total list of the fossil palynoflora consist of 58 family and 53 genera.

Палеоботанічні дослідження дозволяють реконструювати природні й антропогенні зміни рослинного покриву. Палеоботанічні матеріали щодо історії розвитку рослинного покриву Північно-Східного Поділля у літературі практично відсутні. Це спричинено низкою об'єктивних причин: малою кількістю органічних відкладів на цій території, в яких могли зберегтися рештки рослин, високим ступенем мінералізації відкладів, що дуже негативно позначається на збереженості палинологічного матеріалу і, відповідно, подальшою його придатністю до ідентифікації, наявністю прошарків пересихання, які порушують безперервність пилкових відкладів, оскільки спричинюють руйнування пилкових зерен. На цих проблемах наголошували ще польські вчені [10, 11]. Отже, існує значна потреба у накопиченні фактичного матеріалу щодо історії розвитку рослинності Північно-Східного Поділля зокрема.

Матеріали та методика досліджень

Проведено спорово-пилковий аналіз 3-х розрізів з території Хмельницької обл.:

1. Околиці сіл Пашківці та Печеськи Хмельницького р-ну (49°53'N, 27°07'E), верхів'я р. Гулянка (притока р. Західний Буг), прохідна долина – загальна потужність органічних відкладів становить близько 3 м. Отримано 5 спорово-пилкових спектрів (СПС) з глибини 1,8-2,6 м.

2. Околиці с. Доброгорща Хмельницького р-ну (49°35'N, 26°62'E), верхів'я р. Смотрич, заплава. Отримано 4 СПС з глибини 0,4-1,2 м.

3. Околиці с. Гелетинці Хмельницького р-ну (49°37'N, 26°64'E), заболочена долина у верхній частині витоку р. Смотрич. Отримано 5 СПС з глибин 0,4-1,2 м.

За геоботанічним районуванням досліджені розрізи розташовані в Уланівському геоботанічному районі остепнених лук, лучних степів та грабово-дубових лісів Старокостянтинівсько-Білоцерківського округу Подільсько-Середньопридніпровської підпровінції Східноєвропейської провінції Європейсько-Сибірської лісостепової області [4].

Проби з кожного розрізу відібрано з інтервалом 20 см. Відібрані зразки оброблено за загальноприйнятими методиками [8, 9]. Ідентифікація палінологічного матеріалу проводили із застосуванням світлового мікроскопу зі збільшенням у 400 разів. Підрахунок викопних пилку й спор проводили на тимчасових препаратах (24×24 мм²), у середньому на 3-х для кожного зразка. Кількісний підрахунок пилку (дерева + кущі й трави + кущики + напівкущики) проведено на основі підрахунку не менше 150 пилкових зерен на один зразок. Кількість спор вищих спорових рослин підраховували понад загальну суму пилку. Викопний пилко та спори ідентифіковано найчастіше до рівня родів, якщо це було можливо – до виду. Ураховано також відсоток деформованого (тератоморфного) пилку, який, на думку деяких авторів [5], може свідчити про погіршення умов навколишнього середовища. Роботу проведено на рівні відносної хронології, для періодизації відділів голоцену прийнята схема М.І. Нейштадта [7].

У цій статті наведено повні палінологічні характеристики розрізів Пашківці-Печеськи й Доброгорща, попередня інформація щодо яких була опублікована раніше [1, 2]. Уперше наводимо палінологічну характеристику відкладів поблизу с. Гелетинці.

Результати досліджень

Палінологічна характеристика розрізу Пашківці-Печеськи. Аналіз результатів палінологічного вивчення відкладів розрізу Пашківці-Печеськи дозволив виділити 3 СПК, опис яких наведено знизу догори.

У складі першого СПК (представлений одним СПС № 1, гл. 2,6 м) сума пилку дерев і кущів становить 57,2% від загальної суми пилку. Абсолютно переважає пилко *Pinus* sp. (47,5%) за незначної участі *Picea* sp., *Berberis vulgaris* L., *Betula* sp. – 0,9-2,9%, та широколистяних порід (*Carpinus betulus* L., *Tilia cordata* Mill.) – 0,9-1,9%, поодинокі трапляється *Salix* sp.

Сума пилку трав, кущиків і напівкущиків становить 42,8% від загальної суми пилку. Домінує пилко *Cyperaceae* – 13,5%, за участю *Rubiaceae* (6,8%) і *Saxifragaceae* (7,7%). Вміст пилку *Poaceae* становить 2,7%. Загальна сума пилку різнотрав'я становить 21,3%. Участь пилку водних рослин (*Typha* sp. і *Lemna* sp.) – 3,9%. Поодинокі трапляється пилко *Chenopodiaceae* й *Ephedra* sp. (0,9%). Слід відзначити, що пилкове зерно *Ephedra* sp. трапляється тільки в цьому СПК. Сума спор (*Polypodiales* і *Spagnum* sp.) становить 3,7% від загальної суми пилку й спор. Для цього СПК також характерний значний відсоток тератоморфного пилку – 23% від загальної суми усього облікованого пилку й спор. Отриманий СПК належить до лісостепового типу.

Другий СПК складають 3 СПС (гл. 2,4-2 м). Сума пилку дерев і кущів становить 42,3-56,6% від загальної суми пилку. Переважає пилко *Pinus* sp. (32,5-51,7%) за участю *Carpinus betulus* (1,6-2,8%) і *Ulmus* sp. (5,3%). У цьому СПК у незначних кількостях з'являється пилко *Quercus* sp. (0,8-1,7%) і *Fraxinus excelsior* L. (0,8%). Поодинокі трапляються пилкові зерна *Betula* sp., *Tilia cordata*, *Salix* sp. Сума пилку широколистяних порід становить 3,9-7,9% від загальної суми пилку.

Сума пилку трав, кущиків і напівкущиків становить 43,4-57,2% від загальної суми пилку. Домінує пилко *Cyperaceae* – 23,8-32,5%, за участю *Poaceae*, відсоткова частка

яких незначно коливається у межах цього СПК (4,5-5,3%). Трапляється пилок *Asteraceae* (підродини *Asteroidea* та *Cichorioidea*) – 1,7-2,3%, та *Artemisia* sp. (0,8%). У цьому СПК з'являється пилок представників родини *Liliaceae* в кількості 2,6-4,9% від загальної кількості пилку. Сумарна участь у СПК пилку різнотрав'я (*Brassicaceae*, *Caryophyllaceae*, *Liliaceae*, *Malva* sp., *Rumex* sp., *Ranunculaceae*, *Ranunculus* sp., *Rosaceae*, *Rubiaceae*, *Saxifragaceae*, *Urtica* sp.) становить 7,9-17,6% від загальної суми пилкових зерен. Ідентифіковане пилкове зерно *Humulus lupulus* L. на глибині 2,2 м. Участь пилку водних трав (*Hydrocharis morsus-ranae* L., *Lemna* sp., *Nymphaeaceae*, *Potamogeton* sp., *Thypaceae*) – 1,1-4,9%. Сума спор (*Equisetum* sp., *Lycopodium* sp., *Polypodiales*, *Spagnum* sp.) від загальної суми усього облікованого пилку й спор становить 15,8-27,8%, а домінують спори *Polypodiales* (до 21%). Участь тератоморфного пилку у цьому СПК зменшується, порівняно з попереднім (9,8-19,1%). Цей СПК також представляє лісостеповий тип.

Отримані палінологічні дані дозволяють виділити два підкомплекси (2а і 2б) у межах цього СПК. Для підкомплексу 2а (СПС № 4, гл. 2,0 м) характерне зменшення вмісту пилку дерев і кущів до 42,2%, при цьому зменшується участь пилку *Pinus* sp. (32,5%) і зростає загальний вміст пилку широколистяних порід (7,9% від загальної суми пилку), який є вдвічі більшим, ніж у підкомплексі 2б. Також у підкомплексі 2а вищий відсоток пилку різнотрав'я (17,6%), за рахунок локальної високої участі пилку представників родини *Saxifragaceae* (8,8% від загальної суми пилку). Участь пилку рослин-індикаторів антропогенного впливу й рудеральних бур'янів становить 7%, тоді як у підкомплексі 2б не перевищує 3%.

Третій СПК представлений СПС № 5 (гл. 1,8 м). Сума пилку дерев і кущів становить 53,0% від загальної суми облікованого пилку. Як і в попередніх СПК домінує пилок *Pinus* sp. (41,0%), за участю широколистяних порід (*Carpinus betulus*, *Quercus* sp., *Tilia cordata*), сумарний вміст яких становить 5%. Трапляються пилкові зерна *Betula* sp. і *Salix* sp. (до 2%), поодинокі *Corylus avellana* L. і *Berberis vulgaris*.

Сума пилку трав, кущиків і напівкущиків становить 47,0% від загальної кількості пилку. Домінує пилок *Cyperaceae* (19,0%), за участю *Poaceae* (7,0%), *Chenopodiaceae* (до 1%). Помітну участь у формуванні цього СПК відіграє пилок представників родини *Rosaceae* й *Liliaceae* (6 і 4% відповідно), *Brassicaceae* та *Rubiaceae* – по 2%. Поодинокі трапляються пилкові зерна *Ariaceae*, *Hypericum* sp., *Iridaceae*, *Malva* sp., *Ranunculaceae*, *Saxifragaceae*. Загальна частка пилку різнотрав'я становить 20%. Пилок водних рослин у СПК № 3 відсутній. Частка спор (*Equisetum* sp., *Polypodiales*, *Spagnum* sp.) становить 11,4% від загальної кількості пилку й спор. Відсоток тератоморфного пилку у цьому СПК є максимальним для розрізу Пашківці-Печеськи й становить 38% від загальної кількості усього облікованого пилку й спор. Отриманий СПК належить до лісостепового типу.

Палінологічна характеристика розрізу Доброгорща. Аналіз результатів палінологічного вивчення відкладів розрізу Доброгорща дозволив виділити 2 СПК, опис яких наведено знизу догори.

У складі першого СПК (представлений двома СПС № 3 і 4, гл. 1,2 та 1 м) частка пилку дерев і кущів становить 48,4-60,5% від загальної кількості пилку. У формуванні СПК переважає пилок *Pinus* sp. (48,4-51,5%) за участю *Picea* sp. (3,3-5%), *Betula* sp. (1,5%), *Alnus* sp. (1,1%). Загальна участь пилку широколистяних

порід (*Carpinus betulus*, *Ulmus* sp., *Tilia cordata*, *Quercus* sp.) становить 1,1-3,5%. На глибині 1,2 м ідентифіковане пилокве зерно *Juniperus* sp.

Частка пилку трав, кущиків і напівкущиків становить 51,1-78% від загальної кількості пилку. Домінує пилок *Superaceae* (19,5-26,4%), за участю *Poaceae* (3,0-7,7%), поодинокі *Cichorioidea*. Сумарна частка пилку різнотрав'я (*Alliaceae*, *Liliaceae*, *Papaveraceae*, *Plantago* sp., *Rumex* sp., *Ranunculaceae*, *Ranunculus arvensis* L., *Rosaceae*, *Rubiaceae*, *Saxifragaceae*, *Urtica* sp.) становить 15,4-16%. Помітну участь у формуванні СПК відіграє пилок представників родини *Rubiaceae* (до 5,5%). Вміст пилку більшості інших таксонів з групи різнотрав'я не перевищує 2%. Участь пилку водних трав (*Typha* sp., *Nymphaeaceae*) у формуванні СПК незначна й становить 1,1%. Частка спор (*Equisetum* sp., *Polypodiales*, *Spagnum* sp.) від загальної кількості облікованого пилку й спор становить 8,5-10,8%, а відсоток тератоморфного – 2,2-5%. Отриманий СПК належить до лісостепового типу.

Другий СПК формують 2 СПС (гл. 0,8-0,4 м). Частка пилку дерев і кущів становить 36,8-40,8% від загальної кількості облікованого пилку. Домінує пилок *Pinus* sp. (29,6-33,4%) за участю *Picea* sp. (30,8-3,2%), *Fraxinus excelsior* (0,5-3,2%), *Alnus* sp. (до 1,1%). Поодинокі трапляються *Carpinus betulus*, *Acer* sp., *Salix* sp., *Coryllus avellana* (до 0,5%). Загальна частка пилку широколистяних порід дещо збільшилася порівняно з попереднім СПК, але лишається незначною й становить 1,6-5,6%.

Частка пилку трав, кущиків і напівкущиків становить 55-57,6% від загальної кількості пилку. Домінує пилок *Superaceae* (19-21,6%), за участю *Poaceae* (4-8,4%) і *Asteraceae* (до 5,6%). Помітну участь у формуванні СПК відіграє пилок представників родин *Liliaceae* й *Rubiaceae* – 9 та 6,3%, відповідно. У незначних кількостях (1,6%) трапляється пилок представників родини *Chenopodiaceae* та роду *Chenopodium* зокрема. Поодинокі трапляються *Artemisia* (0,8%). Збільшується загальний відсоток (21,6-24,9%) і флористичне різноманіття різнотрав'я – *Alliaceae*, *Apiaceae*, *Brassicaceae*, *Campanulaceae*, *Drosera rotundifolia* L., *Iridaceae*, *Liliaceae*, *Malvaceae*, *Plantago* sp., *Persicaria amphibia* (L.) S.F.Gray, *Pyrola* sp., *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Rubiaceae*, *Saxifragaceae*, *Urtica* sp. Частка пилку водних трав (*Callitriche* sp., *Lemna* sp., *Typha* sp., *Nymphaeaceae*) становить 2,4-3,2%. Частка спор (*Polypodiales*, *Equisetum* sp., *Lycopodium* sp.) становить 9,1-16,1% від загальної кількості пилку й спор. Переважають спори *Equisetum* sp. (до 7%) і *Polypodiales* (7,7-8,5%). Частка тератоморфного пилку у цьому СПК збільшується порівняно з попереднім і становить 8,8-22% від загальної кількості облікованого пилку й спор. Отриманий СПК також належить до лісостепового типу.

Палінологічна характеристика розрізу Гелетинці. Аналіз результатів палінологічного вивчення відкладів розрізу Гелетинці дозволив виділити 2 СПК, опис яких наведено знизу догори.

У складі першого СПК (представлений двома СПС, гл. 1 та 0,8 м) частка пилку дерев і кущів становить 51,5-58% від загальної кількості пилку. Домінує пилок *Pinus* sp. (46,2-50%) за участю *Picea* sp. (1,7-4,5%), *Betula pendula* Roth і *Betula pubescens* Ehrh (0,5-0,8%), *Carpinus betulus* (1,5%). Загальна участь пилку широколистяних порід незначна (*Carpinus betulus*, *Tilia cordata*, *Quercus* sp.) і становить 2,5%. Поодинокі трапляються пилкові зерна *Populus* sp. і *Lonicera caerulea* L. (0,4%).

Частка пилку трав, кущиків і напівкущиків становить 41,5-47,5% від загальної кількості пилку. Домінує пилко *Cyperaceae* (16-24,2%), за участю *Poaceae* (8-10,1%), *Rosaceae* (4,5%, у тому числі *Filipendula* sp. 1,5%), *Ranunculaceae* (до 4%, включно з *Ranunculus arvensis*, *Thalictrum* sp.), *Rubiaceae* (2-2,6%), *Campanulaceae*, *Iridaceae*, *Liliaceae* (близько 2%), *Urtica* sp. (0,9-1,5%), *Calluna vulgaris* (L.) Hull (0,4-1%) Поодинокі трапляється пилко *Brassicaceae*, *Angelica* sp., *Rhinantus* sp. Пилко представників родини *Asteraceae* (підродина *Asteroidea*, *Crepis* sp., *Helichrysum arenarium* (L.) Moench) трапляється поодинокі у кількості не вище 0,9%. Сумарна участь пилку різнотрав'я становить 10,5-16,5%. Пилко водних трав (*Potamogeton* sp., *Callitriche* sp.) присутній на глибині 0,8 м, його вміст становить 1,7% від загальної кількості пилку. Частка спор (*Polypodiales*, *Equisetum* sp.) становить 4,3-5,4% від загальної кількості пилку й спор, переважають спори *Polypodiales* – 3,8%.

У другому СПК (представлений двома СПС, гл. 0,6м і 0,4 м) частка пилку дерев і кущиків становить 40,5-45,6% від загальної кількості пилку. У СПК переважає пилко *Pinus* sp. (29,6-38,1%), за участю *Picea* sp. (2-2,6%). У цьому СПК, порівняно з попереднім, збільшується участь і флористичне різноманіття пилку листяних порід – *Carpinus betulus* (1,5%), *Ulmus* sp. (1,5-3,6%), *Populus* sp. (0,5-1,5%), *Quercus* sp. і *Salix* sp. (по 1%), *Alnus* sp. і *Viburnum* sp. (по 0,5%). Загальна частка пилку широколистяних порід становить 2,1-6,2%.

Частка пилку трав, кущиків і напівкущиків дещо вища, порівняно з попереднім СПК, і становить 53,5-59,3% від загальної кількості пилку. Домінує пилко *Cyperaceae* (12,7-21,3%), за участю *Poaceae* (18-19,7%), що помітно зросла, порівняно з попереднім СПК. Участь у формуванні СПК беруть пилкові зерна представників родин *Ranunculaceae* (6%, включно з *Ranunculus arvensis* 3%, *Thalictrum* sp. – 0,5%), *Rubiaceae* (3,5%), *Urticaceae* (*Urtica* sp. – 2%). *Papaveraceae* й *Campanulaceae* (1,5%), *Brassicaceae* (1%). Участь пилку родин *Asteraceae* (представлена *Taraxacum officinale* Webb ex Wigg. aggr.) і *Chenopodiaceae* (*Atriplex* sp.) незначна, не перевершує 1%. Поодинокі трапляються *Aristolochia clematitidis* L., *Humulus lupulus* L., *Calluna vulgaris*, *Symphitum* sp., *Swertia* sp., *Lamiaceae*, *Liliaceae* – по 0,5%. До виду визначений пилко *Plantaginaceae* – *Plantago major* L. і *Plantago lanceolata* L. (0,5-1%). Сумарна частка пилку різнотрав'я становить 14-16,4%. Участь пилку водних рослин і їх флористичне різноманіття у цьому СПК збільшується – *Potamogeton* sp., *Callitriche* sp., *Sparganium* sp., *Lemna* sp., *Myriophyllum* sp., *Alismataceae* – 3,6-4,2%. Частка спор (*Polypodiales*, *Equisetum* sp., *Sphagnum* sp., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) становить 3,5-5,8% від загальної кількості пилку й спор, переважають спори *Equisetum* sp. – 2,9%. У цьому СПК з'являється незначна частка тератоморфного пилку – 4,5% від загальної кількості усього облікованого пилку й спор. Отриманий СПК належить до лісостепового типу.

Висновки

Усі проаналізовані розрізи приблизно одновікові, їх можна датувати середнім голоценом, суббореальний період, за схемою Блітта-Сернандера, відповідає фазі розвитку сосново-широколистяних лісів [3, 6]. Імовірно, розріз Пашківці-Печеськи відображає зміни рослинності на межі середнього і пізнього голоцену, але уточнити це можна буде після залучення радіовуглецевого датування.

В усіх розрізах наявний високий відсоток пилку *Pinus* sp., що пояснюється не стільки розвитком соснових лісів, скільки незначним загальним залісненням Північно-Східного Поділля, відповідно, наявністю великих відкритих територій, що сприяє привнесенню пилку з доброю летючістю із суміжних територій. Для усіх розрізів спостерігається спільна тенденція зменшення знизу догори вмісту пилку *Pinus* sp. і збільшення участі пилку широколистяних дерев.

Встановлено загальний склад викопної палинофлори для середнього голоцену Північно-Східного Поділля, яка нараховує 58 родин і 53 роди.

1. Андреева О.О. Матеріали до історії розвитку рослинності Північно-Східного Поділля в голоцені // Актуальні проблеми ботаніки та екології: матеріали конф. молодих вчених-ботаніків України. – Одеса, 2003. – С. 34-35.
2. Андреева О.О. Матеріали к истории развития растительности Северо-Восточного Подолья (Украина) в голоцене // Материалы VIII молодежной конф. ботаников в Санкт-Петербурге (17-21 мая 2004 года). – СПб: СПГУТД, 2004. – С. 238.
3. Артюшенко А.Т., Арап Р.Я., Безусько Л.Г. История растительности западных областей Украины в четвертичном периоде. – К.: Наук. думка, 1982. – 136 с.
4. Геоботаничне районування Української РСР / Під ред. А.І. Барбарича. – К.: Наук. думка, 1977. – 301 с.
5. Дзюба О.Ф. Палиноіндикация качества окружающей среды. – СПб.: Недра, 2006. – 198 с.
6. Зеров Д.К., Артюшенко А.Т. История растительности Украины со времени максимального оледенения по данным спорово-пыльцевого анализа // Четвертичный период. – 1961. – Вып. 13/15. – С. 300-320.
7. Нейштадт М.И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. – М.: Изд-во АН СССР, 1957 – 402 с.
8. Moore P.D., Webb J.A., Collinson M.E. Pollen Analysis. – Oxford: Blackwell Science Ltd., 1991. – 216 p.
9. Faegri K., Iversen J. Textbook of Pollen Analysis. 4-th edition. – Denmark, the Blackburn Press, 1989. – 328 p.
10. Nalepka D. Polskie historyczne badania palinologiczne na Podolu w latach 30-tych XX wieku // Роль природно-заповідних територій Західного Поділля та Юри Ойцовської у збереженні біологічного та ландшафтного різноманіття: зб. наук. праць. – Гримайлів-Тернопіль: Лілея, 2003. – С. 79-86.
11. Szafer W. Las i step na zachodniem Podolu (The Forest and Steppe in West Podolia). – Rozprawy Wydz. Matem.-Przyr. – 1935. – LXXI. B, (2). – S. 1-130.

Інститут екології Карпат НАН України, Львів
e-mail: alo@org.lviv.net

УДК 599: 616.98

I.V. Загороднюк

**ЗАКОНОМІРНОСТІ РОЗМІРНОЇ ДИФЕРЕНЦІАЦІЇ ВИДІВ І СТАТЕЙ
У БАГАТОВИДОВІЙ ГІЛЬДІЇ (НА ПРИКЛАДІ РОДУ *MUSTELA*)**

*Загороднюк I.V. Закономерности размерной дифференциации видов и полов в многовидовой гильдии (на примере рода *Mustela*) // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 251-266.*

Мустелидная гильдия представлена в фауне Восточной Европы шестью видами с наиболее дифференцированной структурой в нижней части размерного ряда. Во всех случаях самцы и самки ведут себя как самостоятельные члены гильдии, и размерный ряд гильдии представлен поочередно самками и самцами каждого вида. Уровень дифференциации полов достигает значений коэффициента дивергенции Майра $CD=2,87-2,97$ и соотношения Хатчинсона $HR=1,13$. К механизмам снижения конкуренции, кроме уменьшения размеров самок, относится сужение их изменчивости, что является проявлением несимметричного смещения признаков, особенно выраженного у мелких видов. В структуре корреляционных плеяд признаков, связанных с полом, ведущее место занимает доля самцов в выборках, высоко коррелированная с уровнем морфологических отличий полов. Существенное перекрытие экоморфологических ниш у крупноразмерных членов гильдии противоречит ожидаемой структуре гильдии («мустелидный парадокс») и может быть объяснено низкой природной плотностью видов *Mustela* и высокой трофической, биотопической и поведенческой специализацией крупноразмерных видов.

*Zagorodniuk I.V. Regularities in size differentiation of species and sexes in multispecies guild (example with genus *Mustela*) // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 251-266.*

Mustelid guild is presented in the East European fauna by six species, with most expressed differences in lower segment of the body size row. In all case, females and males behave separate members of guild, and size row in the guild is represented in turn of females and males of each species. Level of sex differentiation reaches average value of the Mayr's coefficient of divergence $CD=2,87-2,97$ and the Hutchinson ratio $HR=1,13$. Among mechanisms of competition limitation, in spite of decreasing of the female sizes, there is narrowing of female variation, that corresponds to phenomenon of asymmetric character displacement, most expressed in small-sized species. The leading position in correlation pattern of sex-dependent characters, share of males in samples has high correlation ($r=0,99$) with level of morphological differences of sexes. Significant overlapping of ecomorphological characters in large-sized members of the guild conflict with expected pattern of guild (the mustelid paradox) and can be explained by lower natural abundance of *Mustela* as well as high trophic, biotope and behavior specialization of large-sized species.

Однією з ключових особливостей організації угруповань тварин є формування ними гільдій, тобто груп споріднених видів, які схожим способом використовують один і той самий ресурс [2]. За цих умов структура угруповань і характер мінливості окремих видів визначаються не тільки їхніми власними особливостями чи обсягом доступних ресурсів, але й тиском на них суміжних видів зі складу цієї самої гільдії [4]. Закономірним наслідком таких впливів стає диференціація членів гільдії за ознаками, пов'язаними з використанням ресурсів [28, 32].

Найчастіше це виявляється у формуванні гільдій з розмірним розподілом видів у шкалі „маленький – середній – великий”. При цьому суміжні члени гільдій взаємно обмежують не тільки межі мінливості, але й модальні значення екоморфологічних ознак, що знайшло відображення у численних моделях: від мінімально допустимого рівня схожості суміжних видів і обмеження видового багатства гільдії до перерозподілу видів (їхніх екоморфологічних ознак) уздовж градієнту доступних ресурсів [2, 9, 25]. Вихідним положенням таких побудов є формування відмінностей близьких видів за лінійними ознаками, пов’язаними із живленням, так, що співвідношення їх значень у більшого виду до меншого складає $HR=1,26$ [2, 28]. Це явище, покладене в основу „принципу лімітуючої схожості” [29], наразі поширюють з пар близьких видів на всю гільдію, з увагою до щільності упаковки видів у гільдії [31, 32] і утримання видами певних міжвидових дистанцій, що відомо як „перерозподіл ознак” [27]. За нуль-гіпотезою, склад угруповань визначається довільною комбінацією видів, позаяк робочі гіпотези припускають не випадкову структуру гільдії, у тім числі за розмірною компонентою [2, 9, 32].

У ссавців провідними екоморфологічними ознаками найчастіше є загальні розміри тіла і морфологічних структур, пов’язаних із кормодобувною діяльністю, у т. ч. довжина черепа і зубного ряду [2, 8, 28, 35]. Серед ссавців фауни України у найбільш багатих за видовим складом родах (*Sylvaemus*, *Pipistrellus*, *Nyctalus*, *Myotis*, *Microtus*) існує не більше 3–4 симпатричних видів [9]. Найбільш повночленну гільдію у нашій фауні формує рід *Mustela*, складений комплексом із шести різнорозмірних видів хижаків [1]. Особливістю видів *Mustela* є широкі межі їхньої симпатрії і симбіотопії та близькі екоморфологічні ніші суміжних видів, а також їх природна гібридизація [15, 20]. У більшості випадків відмінності між видами виявляються лише у розмірних і розмірно-залежних ознаках.

Метою цього дослідження є вивчення закономірностей розподілу метричних ознак у *Mustela*, оцінка рівнів відмінностей суміжних видів і внутрішньовидових груп та аналіз механізмів підтримання структури складних угруповань.

Матеріал і методика аналізу

Дані щодо індивідуальної мінливості метричних ознак накопичено при аналізі колекцій Зоологічних музеїв Луганського та Львівського національних університетів, Зоологічного музею ННПМ НАН України, Музею природи Харківського національного університету, колекційних зразків з робочих колекцій автора і його колег, а також таблиць з вимірами черепів, наведених у оглядах О. Мигуліна [12] і К. Татарінова [21]. Загальний обсяг виміряних автором зразків складає 158 черепів, описаних за схемою з 11 метричних ознак. Ключовими для аналізу ознаками обрано конділобазальну довжину черепа (СВЛ) і довжину верхнього зубного ряду, яку досліджують у двох версіях – повну довжину (IM^1) і основну довжину (CM^1): першу вимірюють від передньої поверхні різців, другу – від передньої поверхні ікл. Всі виміри наводяться для дорослих особин (табл. 1).

Оскільки для *Mustela* характерний статевий диморфізм [5, 20, 23, 30], міжвидові порівняння проведено для самців, представлених у колекціях більшою кількістю зразків. Для всіх видів проведено порівняння міжстатевої диференціації. Для порівняння вибірок використано співвідношення Хатчінсона (HR), яке розраховано як відношення середніх значень виміру більшого виду до меншого, і коефіцієнт дивергенції Майра (CD), докладно проаналізовані раніше [6, 8-9].

Відповідність рядів фактичних даних до очікуваного рівномірного розподілу оцінено за коефіцієнтом кореляції. Теоретичний ряд розраховано так: за обсяг екоморфологічної ніші гільдії прийнято різницю між абсолютними максимумом і мінімумом ключової ознаки (Δ), яку поділено на кількість видів, що порівнюються (N), на основі чого розраховано середні очікувані значення кожного класу, і співвідношення цих значень прийнято за теоретичний ряд HR. Наприклад, при $\text{min}=10$, $\text{max}=26$ мм та $N=4$ видів матимемо $\Delta=16$ мм і класовий інтервал $S=4$ мм, з чого очікувані середні значення класів будуть 12, 16, 20, 24 мм. У такому ряду середнє очікуване значення співвідношення Хатчінсона становитиме $HR=1,26^1$.

Результати досліджень

Розподіл гільдії за розмірами черепа. Загалом, всі види *Mustela* добре розрізняються за розмірами черепа: конділобазальна довжина черепа (CBL) у цих видів змінюється від 30-44 мм у ласки (*M. nivalis*) до 55-74 мм у тхора степового (*M. eversmanni*) (рис. 1). Очевидно, що види *Mustela* формують відносно рівномірний розмірний ряд, який може бути поділений на дві групи – дрібно розмірні види (ласки і горностаї) з довжиною черепа 30-52 мм і великорозмірні види (норки і тхори) з довжиною черепа 52-74 мм. Як видно з наведених на рисунку 1 даних, гільдія може бути описана не як 6-членна (6 видів), а як 12-членна, оскільки відмінності самців і самок є не менш значущими. Дані щодо мінливості довжини черепа у вибірках самців і самок шести видів *Mustela* за всіма доступними джерелами узагальнено в таблиці 1.

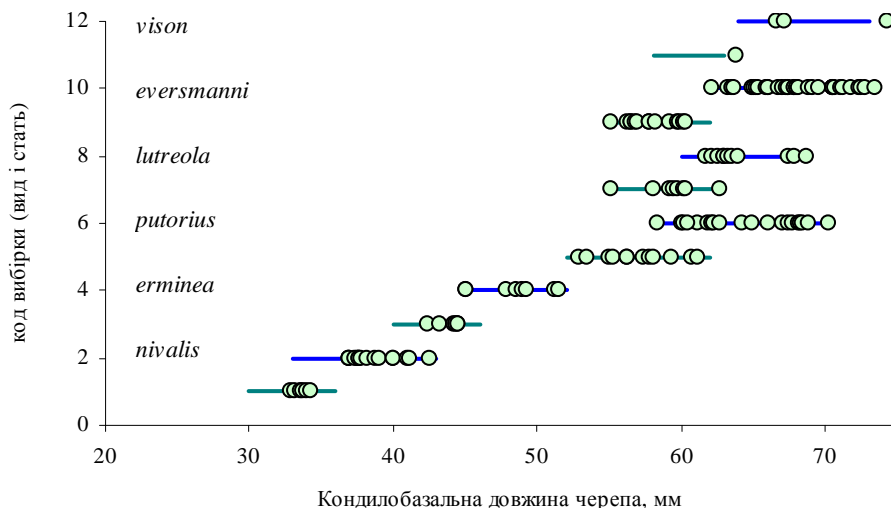


Рис. 1. Розподіл видів *Mustela* за довжиною черепа (CBL): кола – дані з бази даних автора щодо мінливості у вибірках з України; лінії – очікувані межі мінливості кожного виду і статі за даними з табл. 1. Коди вибірок: 1-2 — *nivalis*, 3-4 — *erminea*,

¹ Більш строгий ряд має формуватися з урахуванням зростання класового інтервалу зі збільшенням величини ознак, проте при малій кількості класів цим можна знехтувати.

5-6 – *putorius*, 7-8 – *lutreola*, 9-10 – *eversmanni*, 11-12 – *vison*; непарні номери – ♀, парні – ♂.

Таблиця 1

Кондилобазальна довжина черепа у видів роду *Mustela* за різними джерелами

Вибірка	<i>nivalis</i>	<i>erminea</i>	<i>putorius</i>	<i>lutreola</i>	<i>eversmanni</i>	<i>vison</i>
Польща ♀♂ [26]	29,4–36,9 ♀ 31,5–43,4 ♂ (n=10, 35)	41,9–48,5 ♀ 44,9–51,6 ♂ (n=6, 12)	53,7–62,1 ♀ 62,2–72,6 ♂ (n=73, 86)	—	—	—
Білорусь ♀♂ [19]**	29,4–36,9 ♀ 31,5–43,4 ♂	35,7–48,5 ♀ 39,3–52,2 ♂	51,3–62,1 ♀ 59,0–72,6 ♂	57,2–59,4 ♀ 59,2–66,8 ♂	—	59,5–63,2 ♀ 65,0–71,2 ♂
Україна ♀♂ (ця праця: розподіл див. на рис. 1)	31,8–34,3 ♀ 33,17 (n=9) 36,9–42,5 ♂ 38,64 (n=17)	42,5–44,5 ♀ 43,87 (n=6) 45,0–51,5 ♂ 48,41 (n=8)	52,9–61,1 ♀ 56,94 (n=12) 58,3–70,2 ♂ 64,50 (n=20)	55,1–62,7 ♀ 59,34 (n=8) 61,8–68,7 ♂ 64,29 (n=11)	55,1–60,3 ♀ 57,94 (n=14) 62,1–77,9 ♂ 68,56 (n=36)	— 63,75 (n=1) 66,6–74,3 ♂ 69,33 (n=3)
Україна ♀♂ [12] ***	30–44 ♀♂ (♀ < ♂)	38,2–52,4 ♀♂ (♀ < ♂)	51,3–59,9 ♀ 58,4–70,0 ♂	56,0–60,1 ♀ 61,5–69,0 ♂	56,7–61,3 ♀ 61,5–73,2 ♂	—
Україна ♀♂ [1]	30,7–35,3 ♀ 33,05 (n=21) 29,5–43,8 ♂ 39,53 (n=99)	43,0–46,7 ♀ 44,58 (n=18) 44,1–54,0 ♂ 49,50 (n=28)	52,3–62,4 ♀ 57,55 (n=76) 55,0–70,4 ♂ 65,73 (n=100)	56,0–61,5 ♀ 59,75 (n=25) 62,0–68,0 ♂ 65,36 (n=24)	52,5–63,6 ♀ 58,60 (n=38) 58,0–74,0 ♂ 67,16 (n=108)	57–63 ♀ 59,3 (n=?) 62–73 ♂ 66,4 (n=?)
Поволжя ♂ [5]	—	47,7 ♂ (n=14)	61,4 ♂ (n=22)	62,8±1,61 ♂ (n=16)	69,9 ♂ (n=25)	67,8±6,71 ♂ (n=34)
кол. СРСР ♀♂ [13]	30–36 ♀ 32–46 ♂	32–47 ♀ 39–53 ♂	51–60 ♀ 59–70 ♂	53–66 ♀ 56–68 ♂	57–61 ♀ 62–77 ♂	58–63 ♀ 65–72 ♂
усереднено** <i>min-mod-max</i>	30–33–36 ♀ 33–38–43 ♂	40–43–46 ♀ 45–48–52 ♂	52–57–62 ♀ 58–64–70 ♂	55–59–63 ♀ 60–65–69 ♂	55–58–62 ♀ 62–67–74 ♂	58–60–63 ♀ 64–68–73 ♂

Примітки: види ранжовано у порядку зростання максимальних значень метричних ознак; * – дані з праць К. Татарінова [21] та О. Корнеєва [11] тут не наводяться, оскільки не розділені за статтю; О. Мигулін [12] наводить для *M. eversmanni* максимальну СВЛ=78,2 мм, що суперечить іншим його даним (прийнято як помилка набору, виправлено на 73,2 мм). ** – при уточненні усереднених даних середні з усіх вибірок мінімуми округляли до більшого значення, максимуми – до меншого, модальні – до відомих середніх значень.

Всі види формують однорідний розмірний ряд, при цьому самці і самиці в межах кожного виду формують окремі ланки цього ряду, тобто *de facto* виступають у якості різних членів гільдії (див. рис. 2). Розмірний ряд є найбільш диференційованим у своїй нижній частині (ласки і горностаї), натомість його вершина сформована видами, які суттєво перекриваються за своїми метричними ознаками. Рівень диференціації видів у ряду самців є більш виразним порівняно з даними для самиць: за крайніми значеннями СВЛ (табл. 1, внизу) самки *Mustela* змінюються в межах 30-63 мм (2,10 рази), а самці – від 33 до 74 мм (2,24 рази).

Очевидно, що „нормальною” структура гільдії є лише в її нижній частині, а кожний крок до збільшення розмірів хижаків закономірно супроводжується більшою

екологічною, ніж морфологічною, диференціацією видів. Тобто, гільдія є стабільною в її „нижній” частині, а збільшення розмірів вимагає більшої екологічної диференціації видів взамін диференціації морфологічної. Власне, це і має місце: група норок (*lutreola et vison*) більше спеціалізується на мисливській активності у коловодних біотопах, а ніша тхорів зміщена у бік лісових (*putorius*) або степових (*eversmanni*) місцезнаходжень [1]. Окрім того, у багатьох видів *Mustela* відмічено зміщення ніш у бік синантропних місцезнаходжень [10, 16].



Рис. 2. Ряд мінливості розмірів черепа *Mustela* на прикладі *M. evermanni* (кол. ННПМ, leg. Г. Модін, 1951 р., Стрільцівський степ): зліва направо – ♀ subad., ♀ ad., ♂ ad.

Особливості видових еконіш певною мірою відображають видові ареали [15], проте є й певні особливості. Зокрема, К. Татаринів [21] зазначає, що аборигенна норка стала дуже рідкісною ще у першій половині XX ст., задовго до появи там *Mustela vison*. Подібне відмітив М. Роженко [18] для Причорномор'я. Проте процес згасання її популяції у кожному разі прискорився після появи десятків звіроферм та, відповідно, тисяч американських норок-втікачів з таких господарств [3]. Отже, близько середини XX ст. структура гільдій стала видозміненою через скорочення чисельності популяції аборигенної норки (*M. lutreola*) та формування потужних популяцій норки американської. За такою екоморфологічною ознакою, як основна довжина зубного ряду (CM^1), ці два види мають напружені взаємини – $HR=1,18$ проти теоретично очікуваного $HR=1,26$, а за довжиною черепа (CBL) – лише $HR=1,08$ (за даними з табл. 2 та 4). Це все посилювалося суттєвим скороченням чисельності колись численних *Arvicola* і відносно звичайних на той час *Desmana*, які становили помітну частку в живленні норок [12].

Аналогічні процеси сталися у „тхоревому” сегменті гільдії. Тхір чорний (*M. putorius*), близький за екоморфологічними ознаками до норки, помітно змістив свою нішу в бік синантропних місцезнаходжень і „антропогенних” кормів [1, 21]. Очевидно спочатку алопатричний щодо нього тхір степовий (*M. evermanni*) у той самий період (середина XX ст.) став доволі помітним членом мустелідної гільдії на заході України, до того там не відомий попри наявність потужних популяцій

ховрахів [21]. Понад те, на думку В. Тимошенкова [24], цей вид пов'язаний первинно з аридними територіями зі значним рівнем пасовищного навантаження, що дозволяє припустити його адвентивний статус у фауні України. Не виключено, що його первинна спеціалізація на живленні піщанками могла бути зміщена на ховрахів внаслідок розширення ареалу на захід (за межі аридних угруповань з домінуванням піщанок) у східноєвропейські степи в часи розвитку степового тваринництва. У викопному статі цей вид з території України не відомий [22], хоча він мав бути у складі угруповань на більшій частині регіону [16], у тім числі виходячи з колишнього ширшого поширення і значно більшої (порівняно з сьогоднішнім) чисельності ховрахів і хом'яків як основних груп його жертв [17].

Тобто, в основі диференціації гільдії хижаків суттєву роль відіграє просторовий розподіл жертв і загальний характер динаміки їхньої чисельності. Саме це може пояснювати жорстку структуру гільдії в її нижній розмірній частині фактично без перекриття ознак ($HR=1,26-1,35$) і можливість співіснування близьких видів у верхній частині розмірного ряду ($HR=1,00-1,06$). Матриця порівнянь видів (оцінки HR та CD для ознаки CBL) представлена у таблиці 2, з якої випливає, що нормальне співіснування (тобто при $HR>1,26$) можливе лише для 8 пар порівнянь з 15 можливих парних комбінацій, при тому більшість „допустимих” комбінацій стосуються порівнянь лише крайніх ланок розмірного ряду гільдії.

Таблиця 2

Матриця відмінностей видів *Mustela* за довжиною черепа (CBL ♂, за табл. 1)

Вид	<i>nivalis</i>	<i>erminea</i>	<i>putorius</i>	<i>lutreola</i>	<i>eversmanni</i>	<i>vison</i>	HR	CD
<i>nivalis</i>	—	1,25	1,67	1,66	1,77	1,79	1,16	4,11
<i>erminea</i>	4,65	—	1,33	1,33	1,42	1,43	1,10	2,50
<i>putorius</i>	9,12	5,21	—	1,00	1,06	1,07	1,13	2,39
<i>lutreola</i>	12,04	6,47	0,07	—	1,07	1,08	1,08	2,13
<i>eversmanni</i>	10,49	6,50	1,12	1,37	—	1,01	1,18	3,74
<i>vison</i>	10,76	6,74	1,33	1,62	0,21	—	—	—

Примітки: верхній трикутник – HR , нижній – CD . Праві стовпчики – відмінності статей.

Представлені на рисунку 3 дані, що є графічним відображенням матриці схожості видів, засвідчують, що види *Mustela* формують вкрай неоднорідну гільдію, диференціація якої за розмірною компонентою не є однаковою у всіх парах порівнянь ($HR=1,00-1,79$). У той же час види гільдії мають певні закономірності біотопного розподілу, пов'язані з розподілом доступних їм видів-жертв. Зокрема, *M. lutreola* має виразну приуроченість до коловодних місцезнаходжень (у т. ч. з домінуванням водяних полівок), *M. eversmanni* більш пов'язаний з лучно-степовими угрупованнями степової зони (у т. ч. з домінуванням ховрахів), натомість *M. putorius* є найбільш пов'язаним з лісовими масивами та з синантропними місцезнаходженнями. При цьому, останні два види можуть розглядатися як локальні інвайдери, які поширилися в регіоні внаслідок розселення зі сходу і з півночі, відповідно.

Отже, диференціація в межах мустелідної гільдії є щонайменше двоохривневою: за розмірами і за біотопами. Якщо дрібно-розмірні види є найбільш універсальними за своїми екологічними перевагами серед видів *Mustela* нашої фауни, то великорозмірні види, збігаючись за екоморфологічними ознаками, найбільше розходяться за біотопами. Проте є ще третя компонента – статева: оскільки самки на 8-16% дрібніші від самців (див. стовпчик „HR” у табл. 2).

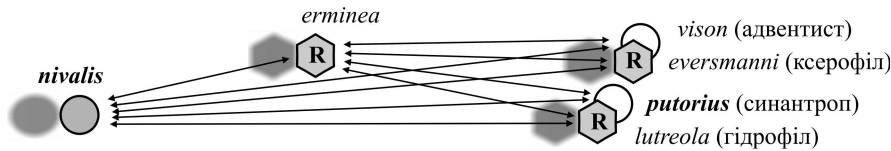


Рис. 3. Взаємний розподіл видів *Mustela* (♂) на підставі матриці попарних порівнянь за співвідношенням Хатчінсона для ознаки CBL (за табл. 2). Темною заливкою позначено аборигенні види, багатокутники (з літерою „R” всередині) – види, внесені до „Червоної книги України”, масним виділено назви двох найбільш звичайних (численних) видів.

Статева диференціація. Аналіз даних засвідчує, що морфологічна дистанція між самцями і самицями є високою незалежно від рівня відмінностей суміжних видів (табл. 3) і складає за індексом Хатчінсона $HR=1,11-1,15$, що відповідає рівню диференціації близьких видів [9]. За коефіцієнтом дивергенції Майра (CD) рівні міжстатевих відмінностей зростають зі збільшенням розмірів тварин, якщо розглядати всю суму даних (див. табл. 3), проте мають зворотну тенденцію при розгляді вибірок з України (табл. 4). Зростання значень міжстатевих $CD_{(\delta/\varphi)}$ у великорозмірних *Mustela* може розглядатися як компенсація потенційно високої конкуренції у межах гільдії.

Про високу напруженість конкурентних взаємин в групі великорозмірних членів гільдії говорить також те, що межі мінливості ознак самців і самиць цієї групи майже не перекриваються, що веде до зростання коефіцієнту дивергенції. Раніше автором показано [6], що уникнення конфліктів внаслідок екоморфологічної подібності може досягатися двома шляхами – через зміщення модальних значень ознак (зростання HR) і через звуження мінливості (зростання CD). Власне це і відбувається в мустелідній гільдії, проте в різних її частинах по-різному: в нижній частині розмірного ряду диференціація йде за рахунок утримання відмінностей за модальними значеннями (зростання HR), а у верхах розмірного ряду – за рахунок зростання CD. Останнє відбувається не стільки за рахунок зміщення ознак, скільки за рахунок звуження мінливості ознак однієї зі статей (самиць).

У дослідженнях гільдій такий механізм зниження конкуренції розглядається як „несиметричне зміщення ознак”, яке відповідає асиметрії у використанні видами (статями) ресурсів [33]. Як відомо, рівень екоморфологічної дивергенції залежить від того, один чи обидва суміжні види (статі) зміщують свої ніші, і Хатчінсонівське відношення є меншим за асиметричних зміщень [33]. Правдоподібно, що у *Mustela* мали місце обидва процеси – симетричні зміщення на рівні видів і асиметричні – на рівні статей. За даними Д. Шлютера [33], відношення ознак близьких видів складає в середньому $HR=1,36$ (медіана – $HR=1,30$), що вище очікуваних значень (стала

Хатчінсона складає $HR=1,26-1,28$). У дослідженій автором мустелідній гільдії співвідношення суміжних видів (оцінки для кожної статі окремо) досягають подібних величин ($HR=1,28...1,33$) лише у нижній частині розмірного ряду (див. табл. 3). Всі інші пари порівнянь дають значно менші величини: $HR=1,01...1,04$. В середньому для всього ряду маємо $HR=1,13$, що відповідає середньому рівню відмінностей видів-двійників і морфологічно близьких видів ссавців [8].

Таблиця 3

Модальні значення кондилобазальної довжини черепа у 6 видів роду *Mustela* та їх порівняння між видами і статями (за усією сумою даних з табл. 1)

Показник*	<i>nivalis</i>	HR	<i>erminea</i>	HR	<i>putorius</i>	HR	<i>lutreola</i>	HR	<i>eversm.</i>	HR	<i>vison</i>
CBL ♀	33 мм	1,30	43 мм	1,33	57 мм	1,04	59 мм	1,02	58 мм	1,03	60 мм
CBL ♂	38 мм	1,28	48 мм	1,33	64 мм	1,02	65 мм	1,03	67 мм	1,01	68 мм
HR (♂/♀)	1,15		1,09		1,12		1,10		1,16		1,11
CD (♂/♀)	3,16		3,95		3,80		4,23		6,11		6,59
Частка ♂	78,1 %		58,7 %		59,0 %		50,8 %		71,4 %		—

Примітки: * при розрахунку CD (♂/♀) стандартне відхилення оцінено через „max-min/6” (за табл. 1); у розрахунку частки самців, окрім наведених в таблиці 1 даних, включено дані з [34].

Такі ж близькі до середніх значення дають порівняння статей в межах кожного виду (за CBL, для всієї суми даних): $HR=1,08-1,16$; при цьому рівень диференціації статей за відношенням Хатчінсона не залежить від позиції виду в розмірному ряду. Те саме можна сказати про відмінності статей за показником CD, який змінюється від $CD=3,2$ у ласки до $CD=6,1$ у тхора степового (див. табл. 3), що відповідає рівням відмінностей близьких видів [6]¹. За оригінальними даними (див. табл. 4), самці перевищують у розмірах самок на величину $CD=2,87-2,97$. При цьому досягається це за рахунок звуження мінливості самиць: $CV_{(CBL)}$ у самиць менший в середньому у 1,72 рази. Цікаво, що за довжиною зубного ряду (IM^1) мінливість самців рівна з мінливістю самок. Мінливість ознак за оригінальними даними (див. табл. 4) виявилася нижчою порівняно з оцінками за даними з літератури. Причиною цього є як географічна мінливість видів, так і більш жорсткий відсів напівдорослих особин. Зокрема, за сумою усіх даних середнє значення показника CD змінюється в межах $CD=3...7$, позаяк за вибіркою оригінальних даних ці значення складають лише $CD=2...4$.

Рівень відмінностей статей за довжиною зубного ряду виявляє явну кореляцію з положенням виду в розмірному ряду (див. табл. 4): величина цього виміру у самців ($IM^1♂$) скорельований з рівнем відмінностей статей, оціненому за показником CD, на рівні $r = -0,86$, а при порівняннях статей за індексом HR – на рівні $r = -0,93$. Розрахунки показали, що більшість показників міжстатевих відмінностей і мінливості самих статей у дослідженій гільдії мають тісні зв'язки між собою (табл. 5). Структура кореляційної плеяди для всього комплексу ознак, пов'язаних зі статтю, представлена на рисунку 4. Очевидно, що обидві оцінки міжстатевих

¹ Критичне значення для однозначного розрізнення видів становить $CD=6,0$ [6].

відмінностей у видів *Mustela* (тобто CD і HR) тісно пов'язані між собою та зі співвідношенням статей (часткою самців). Іншим щільним кластером є морфологічна мінливість самок і співвідношення рівнів мінливості самців до самиць, позаяк мінливість самців мало пов'язана з іншими ознаками (див. рис. 4).

Таблиця 4

Середні вибіркові значення конділобазальної довжини черепа у 6 видів роду *Mustela* та їх порівняння між статями (за оригінальними даними)

Вид	Стать, середнє ± s.d. (n)		Відмінності		Варіація ознаки (%)		
	Самки	Самці	HR	CD	CV ♀	CV ♂	♂/♀
вимір CBL							
<i>M. nivalis</i>	33,17±0,80 (9)	38,64±1,71 (17)	1,16	4,11	2,40	4,42	1,84
<i>M. erminea</i>	43,87±0,85 (6)	48,41±2,43 (8)	1,10	2,50	1,93	5,02	2,60
<i>M. putorius</i>	56,94±2,61 (12)	64,50±3,63 (20)	1,13	2,39	4,59	5,62	1,22
<i>M. lutreola</i>	59,34±2,16 (8)	64,29±2,48 (11)	1,08	2,13	3,63	3,86	1,06
<i>M. eversmanni</i>	57,94±1,66 (14)	68,56±3,65 (36)	1,18	3,74	2,87	5,33	1,86
Середнє			1,13	2,97	3,09	4,85	1,72
вимір IM ¹							
<i>M. nivalis</i>	10,24±0,33 (7)	12,20±0,54 (12)	1,19	4,34	3,27	4,47	1,37
<i>M. erminea</i>	14,14±1,01 (3)	16,02±0,47 (6)	1,13	2,38	7,17	2,93	0,41
<i>M. putorius</i>	20,82±0,61 (6)	22,71±1,34 (14)	1,09	1,82	2,94	5,90	2,01
<i>M. lutreola</i>	20,33±0,97 (5)	21,83±0,59 (6)	1,07	1,87	4,75	2,71	0,57
<i>M. eversmanni</i>	21,37±0,71 (11)	25,28±1,22 (27)	1,18	3,93	3,32	4,81	1,45
Середнє			1,13	2,87	4,29	4,10	1,16

Це означає, що рівень мінливості в окремих сегментах гільдії та рівень зміщення ознак статей взаємопов'язані, і зменшення конкурентних взаємин між суміжними членами гільдій регулюється через звуження мінливості однієї зі статей. Як засвідчують отримані дані, це зміщення відбувається переважно за рахунок звуження мінливості самиць (див. табл. 4)¹, що є виявом асиметричного зміщення ознак [33] і свідчить про відповідну асиметрію у використанні статями ресурсів.

Таблиця 5

Матриця кореляцій між оцінками відмінностей статей і мінливістю статей у видів роду *Mustela* (за даними з табл. 4)

Показник	HR	CD	CV ♀	CV ♂	DIF	% ♂
Відмінність статей за HR	xxx	0,89	-0,15	0,46	0,18	0,91
Відмінність статей за CD	0,97	xxx	-0,47	0,07	0,31	0,99
Мінливість самиць CV ♀	-0,21	-0,36	xxx	0,21	-0,87	-0,41
Мінливість самців CV ♂	0,22	0,21	-0,80	xxx	0,25	0,18
Переважання мінливості CV ♂/♀	0,18	0,21	-0,88	0,99	xxx	0,32
Співвідношення статей, % ♂	0,94	0,96	-0,50	0,46	0,45	xxx

Примітки: верхній трикутник – CBL, нижній – IM¹; * – тут і на рисунку 3 для порівняння мінливості статей вжито позначення DIF = CV ♂/ CV ♀.

¹ Цікаво, що у більшості випадків найменше співвідношення CV ♂/ CV ♀ властиве найбільш рідкісним видам — *M. erminea* та *M. lutreola*.

Важливо відмітити, що усі колекційні серії *Mustela* містять не випадково високу частку самців. За сумою усіх даних ($n=1178$ за табл. 1) співвідношення статей складає 34:66 ♂ (%). Найвищі відхилення від співвідношення "1:1" – у найменшого і найбільшого видів: частка самців 77,9% у *nivalis* та 72,2% у *eversmanni*, позаяк у інших видів – 52-59%. Цитогенетичних підстав для цього немає [14], і таке зміщення часток статей у вибірках може бути пояснене значно більшою руховою активністю самців [23]. Відомо, що мисливські ділянки самців у *Mustela* значно більші за ділянки самок [20], що може частіше провокувати їх конфлікти і відповідно вище трапляння у пастки. Отже, висока рухова активність самців і мала активність самок можуть розглядатися як ще одна, окрім великих розмірів самців, особливість диференціації мустелідної гільдії.

Аналіз цих даних засвідчує їхній зв'язок з рівнем екоморфологічної диференціації статей: коефіцієнт кореляції між обома оцінками міжстатевих відмінностей (HR та CD) та співвідношенням статей (частка ♂) є дуже високим, $r = 0,91-0,99$ (див. табл. 5), і цей зв'язок є прямо пропорційним (рис. 4). З цього випливає, що зростання рухової активності самців (=збільшення їхньої частки з відловах) є додатковим механізмом для компенсації внутрішньовидової конкуренції та підтримання високого рівня видового різноманіття (=повночленності гільдій).

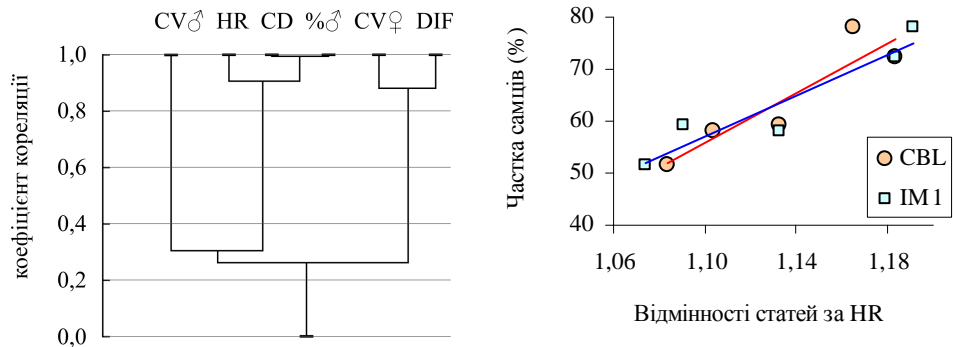


Рис. 4. Структура кореляцій між оцінками відмінностей і мінливості статей за ознакою CBL у видів роду *Mustela* (ліворуч; $DIF = CV_{♂} / CV_{♀}$, за табл. 5) і зв'язок між рівнем міжстатевих відмінностей (за табл. 5) і часткою самців у загальній вибірці (за табл. 3) (праворуч).

Отже, у мустелідній гільдії має місце не тільки висока диференціація статей, які по суті ведуть себе як окремі „види” (середнє у всіх видів $CD=2,27-3,30$ за даними з табл. 4), але й переважання статевої диференціації над міжвидовою. Поясненням цього може бути наступне: при низькій абсолютній чисельності видів і виразній територіальності (що у випадку з *Mustela* суть одне й те саме) досягнення стану конкуренції малоймовірне. Проте навіть за цих умов види повинні мати можливість зустрічі статей, а отже, зберігати територіальну єдність щонайменше маргінального типу. Очевидно, що уникнення міжвидової конкуренції сприяє мозаїчне поширення видів по території і біотопах, що і має місце: у самців індивідуальні ділянки більші і мало перекриваються з ділянками самок [20, 23].

Субгільдії та „зубний тест”. Для детальнішого порівняння видів роду *Mustela* розглянемо таку ознаку, як довжина зубного ряду (табл. 6), яка у хижаків повинна бути пов'язана з розмірами жертв. З урахуванням екологічних особливостей видів групу великорозмірних видів можна поділити на дві підгрупи – коловодних (два види норок) і сухопутних (два види тхорів). Отже, маємо три групи по два види у кожній.

Результати виявилися більш „рельєфними” порівняно з аналізом загальних розмірів черепа. Особливої „рельєфності” розподілові додає поділ розмірного ряду на дві гілки – норок (*lutreola* + *vison*) і тхорів (*putorius* + *eversmanni*) (рис. 5).

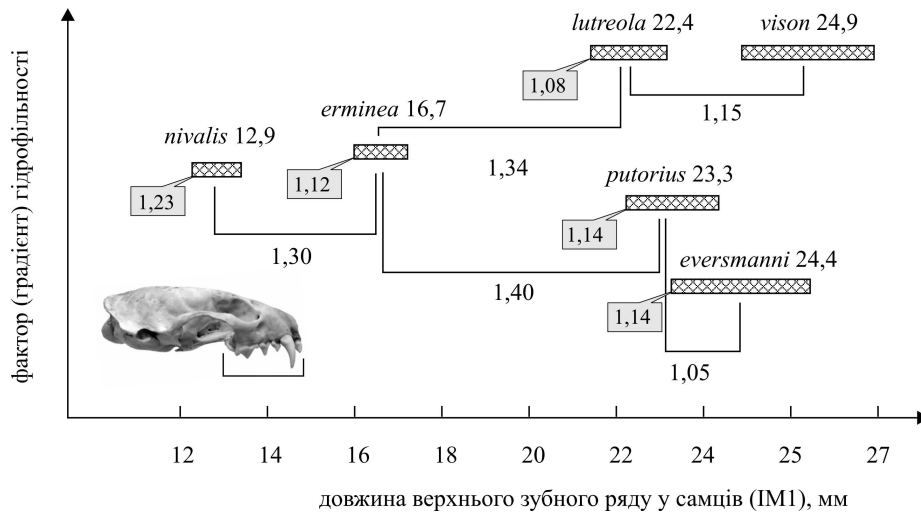


Рис. 5. Диференціація видів роду *Mustela* за довжиною зубного ряду (IM^1) та оцінки відмінностей суміжних видів за відношенням Хатчінсона (дані для самців). Межі мінливості IM^1 подано як $X \pm \sigma$, розрахованим за середніми значеннями IM^1 (подані біля назв видів, дані з табл. 5, переважно за [1]) і середнім для всіх вибірок $CV=4,1\%$ для цього виміру (за табл. 4). Цифри у виносках – відмінності самиць від самців (HR).

Розрахунки Хатчінсонівського співвідношення за вимірами довжини зубного ряду у самців показали велике різноманіття цих оцінок: $HR = 1,05 \dots 1,40$ із середнім значенням $HR=1,25$, що є близьким до очікуваного $HR=1,26$. Ці значення отримано для порівнянь суміжних видів за представленим на рисунку 5 порядком їх розташування. Цікаво, що при порівнянні острівних гільдій мустелід з материковими показано, що схожість структури таких асамблей визначається схожим розподілом розмірів жертв, а конкуренція не є провідним фактором в еволюції гільдій [30].

Обговорення результатів досліджень

Розглянемо два аспекти: зміни рівнів відмінностей в межах гільдії залежно від розмірів тварин, названі автором „мустелідний парадокс”, і природоохоронні питання, пов'язані з перспективами існування гільдії.

Мустелідний парадокс. За отриманими раніше даними [9] збільшення розмірів тіла в межах гільдії має супроводжуватися швидшим зростанням абсолютних відмінностей, ніж це досягається при зменшенні розмірів. Наведені тут дані свідчать про зворотне (див. рис. 1). Чи маємо тут парадокс?

Таблиця 6

Основні виміри зубної системи видів роду *Mustela* за даними з різних джерел

Ознака, вибірка	<i>nivalis</i>	<i>erminea</i>	<i>putorius</i>	<i>lutreola</i>	<i>eversmanni</i>	<i>vison</i>
СМ ¹ (Україна) ♀♂ [21]	—	12,4–14,9 13,8 (n=3)	16,8–21,8 19,0 (n=20)	—	17–21,8 (n=3) ♂: 19,6, 21,8	—
ІМ ¹ (Україна) ♀♂ [22]	9,5–16,2 11,7 (n=120)	14,2–20,3 15,7 (n=46)	—	— 22,5 (n=1)	—	—
ІМ ¹ (Україна) ♀♂ [1]	9,3–11,4 ♀ 10,48 (n=21) 9,0–14,8 ♂ 12,85 (n=99)	14,2–15,6 ♀ 14,90 (n=18) 15,0–20,3 ♂ 16,66 (n=28)	18,7–23,0 ♀ 20,46 (n=76) 20,6–25,3 ♂ 23,30 (n=100)	19,6–22,0 ♀ 20,69 (n=25) 21,2–24,4 ♂ 22,40 (n=24)	19,7–23,3 ♀ 21,46 (n=38) 22,0–29,1 ♂ 24,41 (n=108)	—
ІМ ¹ (Україна) ♀♂ (ця праця)	9,9–10,9 ♀ 10,24 (n=7) 11,5–13,4 ♂ 12,20 (n=12)	13,1–15,1 ♀ 14,14 (n=3) 15,4–16,8 ♂ 16,02 (n=6)	20,1–21,7 ♀ 20,82 (n=6) 20,6–24,9 ♂ 22,71 (n=14)	19,3–21,8 ♀ 20,33 (n=5) 21,2–22,4 ♂ 21,83 (n=6)	20,1–22,3 ♀ 21,37 (n=11) 22,7–27,9 ♂ 25,28 (n=27)	23,5 ♀ 23,50 (n=1) 24,8–26,5 ♂ 25,40 (n=3)
СМ ¹ (Україна) ♀♂ (ця праця)	8,8–9,4 ♀ 9,11 (n=7) 10,5–11,7 ♂ 10,93 (n=11)	11,5–13,3 ♀ 12,48 (n=3) 13,5–14,8 ♂ 14,10 (n=6)	17,0–19,2 ♀ 17,78 (n=6) 17,3–21,4 ♂ 19,54 (n=14)	16,2–19,6 ♀ 17,72 (n=5) 17,7–20,4 ♂ 19,17 (n=6)	15,5–19,6 ♀ 18,18 (n=12) 19,6–24,2 ♂ 22,08 (n=21)	21,0 ♀ 21,10 (n=1) 21,8–23,9 ♂ 22,53 (n=3)
СМ ¹ (Поволжя) ♂ [5] *	—	13,6 ♂ (n=14)	19,2 ♂ (n=22)	18,6±0,59 ♂ (n=16)	21,9 ♂ (n=25)	21,7±0,72 ♂ (n=34)
Мода ІМ ¹ (♂):						
Фактичні дані	12 мм	16 мм	22 мм	22 мм	24 мм	24 мм
Теор. ряд **	12 мм	16 мм	20 мм	20 мм	24 мм	24 мм

Примітки: ІМ¹ — повна довжина верхнього зубного ряду, СМ¹ — основна його довжина; * – існує певне співвідношення двох вимірів зубного ряду: $ІМ^1 = 1,189 \times СМ^1$, що дозволяє порівнювати дані різних дослідників; ** – розрахунок теоретичного ряду див. „Матеріал і методика аналізу”.

На думку автора, поясненням цього парадоксу може бути викладена вище ідея щодо переуцілювання угруповання через появу адвентивних видів. Адвентивність, зокрема, очевидна для *M. vison*, приймається як ймовірна для *M. eversmanni* і може бути припущена для тхора *M. putorius* (перший має центр поширення на сході, другий – на півночі). Адвентивність лісового тхора можна також припустити, виходячи з його виразної синантропності [1, 21], тобто тієї особливості, яка властива багатьом адвентивним видам за межами їхніх історичних ареалів [7]. Отже, структура мустелідної гільдії може розглядатися як неусталена в історичному мірілі, про що

свідчать зміни чисельності більшості видів і факт внесення трьох з них до „Червоної книги України” (*erminea, lutreola, evermanni*).

Інший аспект парадоксу пов'язаний з тим, що дрібні види претендують на менші за обсягом трофічні й просторові ресурси [2]. Проте у випадку з мустелідами маємо виразну територіальність усіх видів при „нормальній” (за Хатчінсоном) структурі гільдії лише у нижній частині розмірного ряду. Очевидно, що всі види перебувають у близьких за рівнем конфліктності взаєминах, яких вдається уникати завдяки низькій їх чисельності, яка звичайно складає 1-2 особин на 1000 га [10]. Відомо, що спектри біотопів, притаманних різним видам *Mustela*, суттєво перекриваються [1, 21], і, очевидно, що диференціація видів більше стосується поведінкової спеціалізації на окремих екологічних групах і розмірних класах жертв. Наприклад, полювання на водяних полівок (у випадку з норкою) і ховрахів (тхір степовий) вимагає різних адаптацій. Окрім того, спеціалізація великорозмірних хижаків на великих видах жертв є більш „гарантованою”, оскільки для таких жертв характерні менші, порівняно з дрібними, перепади їхньої чисельності.

Очевидно, що рівень відмінностей членів мустелідної гільдії значною мірою залежить не лише від рівня симпатрії і симбіотопії видів, але й інших факторів. Зокрема, обсяг доступного ресурсу може бути визначальним у періоди його дефіциту, що особливо суттєво для високоспеціалізованих хижаків. Саме це могло стати провідним фактором формування територіальності мустелід як засобу зменшення рівня конкурентних взаємин між близькими видами.

Созологічний аспект. Одним з ключових біотичних факторів редукції популяцій аборигенних видів є поява адвентивних видів. Однозначно адвентивним видом (інтродуцент) у фауні Європи є норка американська, *M. vison*, яка знаходиться з аборигенною норкою в очевидних конкурентних взаєминах. Припущення про адвентивність лісового і степового тхорів розглянуто вище. Ці три види мають найвищий ступінь перекриття екоморфологічних ознак з *M. lutreola* (див. рис. 5). Все це накладається на і без того складну систему внутрішньовидових взаємин аборигенної норки, для якої характерні найнижчий ступінь диференціації статей (див. табл. 5), а також вузька просторова ніша і очевидна екзантропність.

Умовно успішними залишаються лише два види *Mustela*, які представляють протилежні ланки гільдії і схильні до синантропії – ласка (*M. nivalis*) і тхір темний (*M. putorius*). Це дозволяє говорити про високу ймовірність подальшого спрощення гільдії через скорочення чисельності і подальше зникнення видів, які найбільше перекриваються за екоморфологічними ознаками з більш успішними видами. Як не дивно, надію на збереження видового багатства *Mustela* дає факт прогресуючої фрагментації ареалів більшості видів і доведення їхніх популяцій до розрідженого стану і мозаїчного їх поширення. Проте у такому випадку сам термін „гільдія” втрачає свій первинний сенс, оскільки зникають взаємодії видів.

Висновки

1. Всі досліджені види відносно добре різняться за ключовими вимірами черепа і його частин, пов'язаних із живленням (довжина черепа, зубного ряду, щелепи, ікла тощо) і формують загалом рівномірний розмірний ряд.

2. Формально 6-видова гільдія фактично є 12-членною у зв'язку з високою диференціацією статей у межах кожного з видів, і в усіх випадках самиці займають проміжне положення між самцями свого і попереднього видів.

3. Міжвидові відмінності в мустелідній гільдії найвиразніші у нижній частині розмірного ряду і незначні у групі великорозмірних видів. Структура гільдії переускладнена через появу адвентивних великорозмірних видів.

4. Рівень диференціації статей є значним у всіх розмірних групах з тенденцією до його зростання у великорозмірних видів і складає за коефіцієнтом дивергенції Майра $CD=2,87-2,97$ та співвідношенням Хатчінсона $HR=1,13$.

5. До механізмів зниження внутрішньо- і міжвидової конкуренції, окрім зменшення розмірів самиць, належить зменшення мінливості ознак однієї зі статей (переважно самиць), що є виявом несиметричного зміщення ознак.

6. Суттєве перекривання екоморфологічних типів у великорозмірних видів суперечить очікуваній структурі гільдії і може бути пояснено низькою щільністю і високою трофічною і біотопною спеціалізацією великорозмірних видів.

7. Характерне для *Mustela* переважання самців (до 70%) тісно пов'язане з рівнем внутрішньовидової диференціації, і частка самців у вибірках кожного виду є високо корельованою ($r = 0,87$) з рівнем міжстатевих відмінностей.

8. Подальше існування гільдії в умовах посиленого антропогенного пресу може вести до зникнення частини видів, проте очікуваним результатом є зменшення конкурентних взаємин через формування мозаїчних ареалів.

Подяки

Дослідження проведено в рамках проекту Лабораторії екології тварин та біогеографії Луганського національного університету „Раритетна фауна сходу України”. Автор щиро дякує І. Дикому (Львівський національний університет), О. Дроботун (Національний науково-природничий музей (ННПМ)), М. Колеснікову, С. Литвиненку (Луганський національний університет), В. Тимошенкову (Ландшафтний парк „Меотиди”), В. Криволапову (Харківський національний університет), О. Зорі (Харківська обласна СЕС) за представлені для аналізу зразки. Щиро дякую В. Радченку (ННПМ) за допомогу у виготовленні фотознімків. Моя подяка А. Саваріну (Гомельський державний університет), Л. Годлевській, Н. Новіченко (Інститут зоології НАН України) і Д. Іванову (ННПМ) за допомогу у пошуку першоджерел, а також Д. Вишневіському (ДСНВП „Екоцентр”, Чорнобиль), Н. Атамась (Інститут зоології НАНУ) та М. Коробченко (ННПМ) за зауваження щодо змісту статті.

1. Абельцев В.І. Куницеві // Фауна України. – К.: Наук. думка, 1968. – Т. 1, вип. 2. – 280 с.
2. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Влияние конкуренции на структуру сообщества / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд // Экология. Особи, популяции и сообщества. Том 2. – М.: Мир, 1989. – С. 238-243.
3. Волох А. Поширення і чисельність європейської норки (*Mustela lutreola* L., 1766) в Україні // Вісн. Львів. ун-ту. Серія біол. – 2004. – Вип. 38. – С. 118-128.
4. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша / Под ред. Б.М. Медникова. – М.: Мир, 1988. – 184 с.
5. Егоров Ю.Е. Механизмы дивергенции. – М.: Наука, 1983. – 172 с.

6. Загороднюк І.В. Рівні морфологічної диференціації близьких видів звірів та поняття гіатусу // Вісн. Львів. ун-ту. Серія біол. – 2004. – Вип. 38. – С. 21-42.
7. Загороднюк І. Адвентивна теріофауна України і значення інвазій в історичних змінах фауни та угруповань // Фауна в антропогенному середовищі. – Луганськ, 2006. – С. 18-47. – (Праці Теріол. школи, вип. 8).
8. Загороднюк І. Конфлікт через збіг ніш у видів-двійників: оцінка за сталою Хатчінсона // Наук. вісн. Ужгор. ун-ту. Серія біол. – 2007. – Вип. 21. – С. 5-13.
9. Загороднюк І. Різноманіття ссавців та видове багатство гільдій // Наук. вісн. Ужгор. ун-ту. Серія біол. – 2008. – Вип. 24. – С. 11-23.
10. Колесников М.А., Кондратенко А.В. Современное состояние популяций редких хищных млекопитающих семейства Mustelidae на юго-востоке Украины // Уч. зап. Таврич. нац. ун-та. Серія Біол., Хім. – 2004. – Т. 17 (56), № 2. – С. 121-129.
11. Корнеев О.П. Визначник звірів УРСР. Вид. друге. – К.: Радянська школа, 1965. – 236 с.
12. Мигулін О.О. Звірі УРСР (матеріали до фауни). – К.: Вид-во АН УРСР, 1938. – 426 с.
13. Новиков Г.А. Хищные млекопитающие фауны СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – 295 с. – (Определители, издаваемые ЗИН АН СССР; вып. 62).
14. Орлов В.Н., Булатова Н.Ш. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. – М.: Наука, 1983. – 170 с.
15. Павлинов И.Я. (ред.). Большой энциклопедический словарь. Млекопитающие. – М.: Изд-во АСТ, 1999. – 416 с.
16. Полушина Н.А. Изменение распространения некоторых представителей семейства куньих на западе Украины // Проблемы зоогеографии суши. – Львов: Изд-во Львов. ун-та, 1958. – С. 129-137.
17. Решетник С.Г. Систематика і географічне поширення ховрахів (*Citellus*) в УРСР // Тр. Ін-ту зоол. АН УРСР. – Київ, 1948. – Т. 1. – С. 84-113.
18. Роженько М.В. Хижі ссавці Північно-Західного Причорномор'я: Автореф. дис. ... канд. біол. наук / 03.00.08 зоологія. – Київ, 2006. – 22 с.
19. Савицкий Б.П., Кучмель С.В., Бурко Л.Д. Млекопитающие Белоруссии. – Минск: Изд. центр БГУ, 2005. – 320 с.
20. Сидорович В.Е. Норки, выдра, ласка и другие куньи. – Минск: Ураджай, 1995. – 191 с.
21. Татаринев К.А. Звірі західних областей України. – Київ: Вид-во АН УРСР, 1956. – 188 с.
22. Татаринов К.А. Позднекайнозойские позвоночные запада Украины (местонахождения, систематика, палеоэкология). – Луцк, 2000. – 252 с.
23. Терновский Д.В. Биология куньеобразных. – Новосибирск: Наука, 1977. – 280 с.
24. Тимошенко В. Роль малых заповедных территорий и режимов их охраны в сохранении редких видов наземных млекопитающих // Раритетна теріофауна та її охорона. – Луганськ, 2007. – С. 63-72. – (Праці Теріол. школи, вип. 9).
25. Шварц Е.А., Демин Д.В., Глазов М.В., Замолотчиков Д.Г. Организация населения землероек лесов умеренного пояса Евразии и влияние на нее структуры населения почвенной мезофауны // Докл. РАН. – 1992. – Т. 322, № 2. – С. 427-431.
26. Buchalczuk T. Rząd: Drapieżne – Carnivora // Pucek Z. (red.). Klucz do oznaczania ssaków Polski. – Warszawa: Państw. Wydawn. Nauk., 1984. – S. 256-310.
27. Dayan T., Simberloff D. Ecological and community-wide character displacement: the next generation // Ecology Letters. – 2005. – Vol. 8. – P. 875-894.
28. Hutchinson G.E. Homage to Santa *Rosalina* or why are there so many kinds of animals? // The American Naturalist. – 1959. – Vol. 93, № 870. – P. 145-159.
29. MacArthur R.H., Lewins R. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species // The American Naturalist. – 1967. – Vol. 101. – P. 377-385.
30. Meiri S., Dayan T., Simberloff D. Guild composition and mustelid morphology – character displacement but no character release // J. of Biogeogr. – 2007. – Vol. 34. – P. 2148-2158.
31. Meszéna G., Gyllenberg M., Pásztor L., Metz J.A.J. Competitive exclusion and limiting similarity: a unified theory // Theoretical Population Biology. – 2006. – Vol. 69. – P. 68-87.

32. Petren K. Habitat and niche, concept of // Encyclopedia of Biodiversity. – Academic Press, 2001. – Vol. 3. – P. 303-315.
33. Schluter D. Ecological character displacement in adaptive radiation // The American Naturalist. – 2000. – Vol. 156, Supplement (October). – P. S4-S16.
34. Spitzenberger F. Die Säugetierfauna Österreichs. – Graz: Austria Medien Service, 2001. – 896 p.
35. Zagorodniuk I., Postawa T. Spatial and ecomorphological divergence of *Plecotus* sibling species (Mammalia) in sympatry zone in Eastern Europe // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2007. – 23. – P. 215-224.

Луганський національний університет ім. Тараса Шевченка
e-mail: zoozag@ukr.net

УДК 599.426 (577.4)

А.-Т. В. Башта

ФАУНА І ПОШИРЕННЯ КАЖАНІВ (CHIROPTERA: VESPERTILIONIDAE) В РЕГІОНІ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Bashuta A.-T.V. Фауна и распространение рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae) в регионе Украинских Карпат // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 267-274.

Описаны особенности сезонного и вертикального распределения рукокрылых в Карпатском регионе. Всего выявлено 23 вида, из них в летний период – 20 (наиболее многочисленные – *Nyctalus noctula*, *Eptesicus serotinus*, *Myotis daubentonii*), в зимний – 16 видов (самые многочисленные из них – комплекс ночниц *Myotis myotis/oxynathus*). Закарпатью свойственна наибольшая численность и видовое разнообразие хироптерофауны благодаря наличию видов средиземноморского фаунистического комплекса.

Bashuta A.-T. Bat fauna and species distribution (Chiroptera: Vespertilionidae) in the Ukrainian Carpathians area // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 267-274.

Peculiarities of the season and altitude distribution of the bat species in the Ukrainian Carpathian area are described. 23 bat species are noted here. 20 bat species are observed during the summer period (*Nyctalus noctula*, *Eptesicus serotinus*, *Myotis daubentonii* are most numerous), 16 bats species are wintering in this area (sibling species *Myotis myotis/oxynathus* are the most abundant). More abundant and numerous bat fauna is noted in the Transcarpathian region and caused by the occurrence of bat species of the Mediterranean faunal complex.

Карпатська гірська система є каналом проникнення бореальних видів на південь та альпійських на схід Європи, а також певного роду північним ізоляційним бар'єром для паннонської та балканської фаун. У зв'язку з цим хироптерофауна Українських Карпат відносно багата й різноманітна. Відомості про кажанів містяться в публікаціях, починаючи з минулого століття [1, 2, 8, 10-12, 20, 21 та ін.], проте і до цього часу повної інформації про фауну рукокрилих регіону немає. Найповніше досліджені місця зимівель кажанів у підземеллях Закарпаття [11, 16, 17].

Матеріали і методи досліджень

Основними методами дослідження кажанів на території Українських Карпат були: а) обстеження території з використанням ультразвукового детектора (D-240x, Pettersson Elektronik AB, Швеція) та аналіз отриманих магнітофонних записів (програма "BatSound"); б) обстеження потенційних місць поселення рукокрилих: у літній період – будинків (горищ, щілин у стінах і т. п.), дупел і щілин у деревах, у зимовий – різного роду підземель; в) відлови павутинними сітками, розміщеними в тропічних біотопах або на пролітних коридорах цих тварин: у лісах (на галявинах, узліссях і дорогах), у населених пунктах і на їхніх окраїнах, уздовж берегів водойм.

Інформація, отримана польовими методами, доповнена шляхом аналізу літературних джерел і колекцій Зоологічного музею ім. Б. Дибовського Львівського національного університету [6], Зоологічного музею Ужгородського національного університету [5] і Державного природознавчого музею НАН України.

Результати й обговорення

Стрімка висотна диференціація середовища існування кажанів у Карпатах впливає на їх видове представництво і чисельність, структуру сезонних угруповань. Це зумовило поширення в регіоні, поряд з палеарктичними бореальними елементами (*Myotis daubentonii* Kuhl, 1817, *Myotis mystacinus* Kuhl, 1817, *Eptesicus nilssonii* Keyserling et Blasius, 1839, *Vespertilio murinus* Linnaeus, 1758, *Plecotus auritus* Fischer, 1829), низки середземноморських форм, територіально обмежених переважно рівнинною та передгірською частинами Закарпатської області (*Rhinolophus ferrumequinum* Schreber, 1774, *Rhinolophus hipposideros* Bechstein, 1800, *Myotis oxygnathus* Monticelli, 1885, *Myotis emarginatus* Geoffroy, 1806, *Plecotus austriacus* Fischer, 1829, *Miniopterus schreibersii* Kuhl, 1817), а також європейських видів неморального комплексу (*Pipistrellus nathusii* Keyserling et Blasius, 1839, *Pipistrellus pipistrellus* Schreber, 1774, *Nyctalus noctula* Schreber, 1774, *Nyctalus leisleri* Kuhl, 1817, *Myotis nattereri* Kuhl, 1817, *Myotis bechsteinii* Kuhl, 1817).

Поширення кажанів у межах території Українських Карпат характеризується певними локальними особливостями, що визначаються різноманітними природними умовами різних її частин. Більшість видів пов'язана з низькогірною частиною Карпат, а зі збільшенням висоти над рівнем моря видова різноманітність рукокрилих зменшується. На їхнє поширення впливає також різниця в мікрокліматичних умовах різних макросхилів.

Сьогодні на території Українських Карпат виявлені 23 види кажанів, що становить 85% хіроптерофауни України. Незважаючи на спеціальні пошуки, не вдалося підтвердити наявності довгокрила, востаннє виявленого в 1993 р. у південній частині досліджуваного регіону [30]. Існує припущення щодо зникнення цього виду з території України. Однак, враховуючи наявність великих колоній довгокрила (близько 5 тис. особин) в Угорщині, за 70 км від кордону з Україною (З. Бігарі, усне повідомлення), а також відстані міграції цього виду [7], поява його особин на Закарпатті в майбутньому не виключена. Нам також не вдалося виявити на території Карпат нічницю північної (*Myotis brandtii* Eversmann, 1845), єдина знахідка якої відома з печери "Дружба" [19].

Інформації про кількісні показники популяцій кажанів у регіоні все ще недостатньо. Однак, у деяких видів відзначене зниження чисельності їхніх популяцій. Зокрема, у нічницю великої (*Myotis myotis* Borkhausen, 1797), вуханя звичайного, вечірницю дозірної, хоча вони є відносно поширеними і численними видами, протягом другої половини ХХ ст. відзначена негативна динаміка популяцій. З 23 видів кажанів Українських Карпат 4 є дуже рідкісними, 6 – рідкісними, 2 – нечисленними, 6 – звичайними, 2 – численними, 2 – даних для оцінки недостатньо, 1 – вид, ймовірно, зник.

Разом з тим, на території Карпат виявлені тенденції до збільшення чисельності підковика малого, що відзначене для всієї Східної Європи [3]. Частково, це можна пояснити припиненням масового використання отрутохімікатів у сільському й лісовому господарстві. Разом з тим, не виключено, що відбувається процес перерозподілу популяцій виду в межах ареалу. Збільшення кількості особин цього виду також, певною мірою, може бути зумовлене зростанням інтенсивності досліджень в Україні в останнє десятиліття. Протягом останніх років знайдено декілька великих

виводкових колоній чисельністю 50-200 особин у теплих вапнякових печерах північно-західної частини досліджуваного регіону.

Загалом, протягом літнього періоду на території Українських Карпат виявлено 20 видів кажанів (табл. 1). За результатами детекторних обліків, найчисленнішим видом цієї території в літній період є вечірниця дозріна. Також численними були кажан пізній (*Eptesicus serotinus* (Schreber, 1774) і нічниця водяна. Не знайдена в цей період лише нічниця триколірна.

Таблиця 1

Видова різноманітність і частота трапляння кажанів у різноманітних сховищах в регіоні Українських Карпат (початок травня-середина жовтня 2005-2008 рр.).

Вид	Загальна кількість особин	Частка особин, %	Кількість зайнятих сховищ	% від кількості обстежених сховищ
<i>Myotis myotis</i>	790	30,0	22	22,8
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	340	12,9	13	14,6
<i>Myotis oxygnathus</i>	280	10,6	6	6,7
<i>Nyctalus noctula</i>	240	9,1	18	20,2
<i>Myotis daubentonii</i>	240	9,1	24	27,0
<i>Eptesicus serotinus</i>	211	8,0	19	21,3
<i>Myotis mystacinus</i>	200	7,6	8	3,4
<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	106	4,0	12	13,5
<i>Plecotus auritus</i>	82	3,1	9	10,1
<i>Pipistrellus nathusii</i>	69	2,6	14	15,7
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	22	0,8	4	4,5
<i>Vespertilio murinus</i>	14	0,5	2	2,3
<i>Pipistrellus pygmaeus</i>	12	0,5	1	1,1
<i>Barbastella barbastellus</i>	8	0,3	1	1,1
<i>Myotis nattereri</i>	7	0,3	1	1,1
<i>Myotis bechsteini</i>	6	0,2	3	9,0
<i>Myotis dasycneme</i>	2	0,1	1	3,4
<i>Plecotus austriacus</i>	2	0,1	1	1,1
<i>Eptesicus nilssonii</i>	+	+	3	9,0
<i>Nyctalus leisleri</i>	+	+	+	+
Всього:	2631	100,0		100,0

Під час проведення інвентаризації місць поселення кажанів у сакральних спорудах регіону – церквах і дзвіницях (N=57) протягом літніх періодів 2005-08 рр., кажани знайдені тільки в 13, хоч великі скупчення гуано – в 21 з них. За повідомленнями місцевих жителів, колонії кажанів щезли протягом останніх 10 років унаслідок ремонту церков. У цих будівлях було виявлено 7 видів кажанів; нічниця гостровуха – 38,3%, нічниця велика – 30,6%, нетопир лісовий – 12,6% і вухань звичайний – 9,2% були найчисленнішими з них. Підковик малий, кажан пізній, вечірниця дозріна, нетопир малий траплялися лише поодинокими особинами.

Найбільша чисельність кажанів у регіоні, згідно з результатами детекторних обстежень, виявлена вздовж водойм і лісових окраїн. Завдяки поєднанню різного роду оптимальних для біотопів багатими у видовому та чисельному відношенні є ділянки заплавних лісів. Високим ступенем різноманітності цих тварин

характеризуються, зокрема, заплавні ліси з переважанням дуба звичайного на території Закарпаття і Передкарпаття [4, 23]. Багата кормова база, велика кількість природних сховищ приваблює для поселення багатьох лісових видів рукокрилих.

Долини гірських річок, як інтразональний біотоп, „ввібрали” в себе як представників гірської фауни, так і рівнинних біотопів. Річковими долинами низка рівнинних видів кажанів піднімається високо в гори. Нічниця водяна виявлена на ділянках гірських річок, інтразональними стаціями досягаючи висот 800 м над р. м. (рис. 1). Частота знахідок нічниці водяної зменшується зі збільшенням висоти.

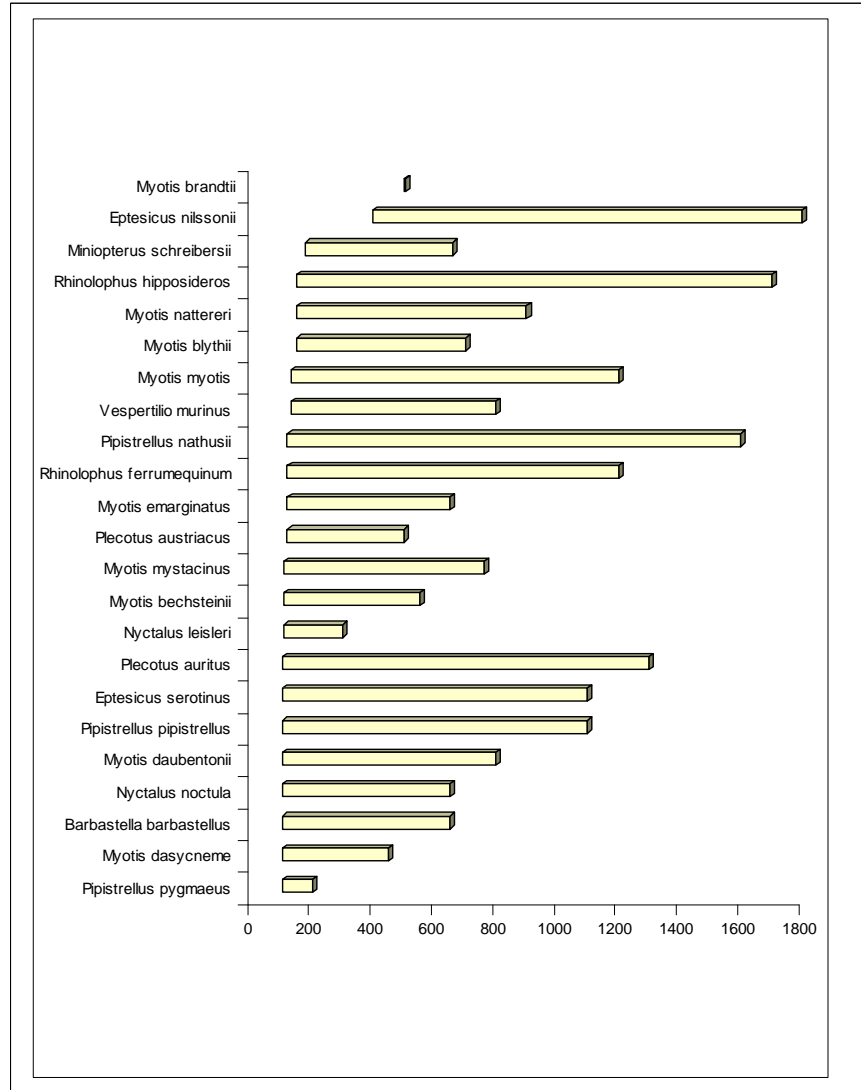


Рис. 1. Висотний розподіл видів рукокрилих у регіоні Українських Карпат (обернена динаміка за висотним градієнтом характерна для кажана північного).

Печерним сховищам досліджуваної території часто властиві великий об'єм, константні термічні умови, що сприяло поселенню тут великої кількості різних видів рукокрилих. Протягом зимового періоду на досліджуваній території виявлені 14 видів кажанів (табл. 2); зимівля ще двох (нічниці північної та лилика двоколірного) відома з літературних джерел [18, 19].

Таблиця 2

Видова різноманітність і частота трапляння кажанів у підземних сховищах регіону Українських Карпат у зимовий період (2005-2007 рр.).

Вид	Загальна кількість особин	Частка особин, %	Частка підземель, зайнятих кажанами, %
<i>Myotis myotis/oxynathus</i>	1470	68,9	31,2 (19)*
<i>Rhinolophus hipposideros</i>	312	14,6	47,5(29)
<i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	95	4,5	29,5 (18)
<i>Barbastella barbastellus</i>	86	4,0	31,2 (19)
<i>Myotis daubentonii</i>	48	2,3	13,1 (8)
<i>Nyctalus noctula</i>	48	2,3	3,2 (2)
<i>Plecotus auritus</i>	39	1,8	23,0 (14)
<i>Myotis bechsteini</i>	9	0,4	9,8 (6)
<i>Myotis emarginatus</i>	8	0,4	4,9 (3)
<i>Myotis nattereri</i>	8	0,4	4,9 (3)
<i>Myotis mystacinus</i>	6	0,3	4,9 (3)
<i>Eptesicus serotinus</i>	4	0,2	6,6 (4)
<i>Plecotus austriacus</i>	3	0,1	4,9 (3)
Всього:	2136	100,0	100,0

*у дужках – кількість зайнятих підземель

Головними місцями зимівлі є підземні порожнини штучного та природного походження. У регіоні відомі два великі комплекси підземель, у яких розташовані великі гібернаційні скупчення кажанів. Одне з них, система печер у південній частині Українських Карпат, має карстове походження. Найбільше скупчення цих тварин знайдене в печері "Дружба"; взимку 2006 р. воно налічувало 1020 особин 6-ти видів. Другий комплекс підземель (тектонічного походження) розташований на хребті Ключ у північно-східній частині регіону. У 2006 р. тут зимувало понад 70 особин 6-ти видів.

Найчисленнішим із рукокрилих у зимовий період є комплекс нічниць *Myotis myotis/oxynathus* – близько 70% усіх особин рукокрилих. Натомість, підковик малий – вид, що характеризується найбільшою частотою трапляння (47,5% досліджених узимку підземель). З інших видів великі значення цього показника властиві для підковика великого, широкоуха (*Barbastella barbastellus* Schreb., 1817), вуханя звичайного, нічниці водяної.

Нові знахідки вечірниць малої, нічниці довговухої, широкоуха, як і зроблені раніше [2, 8, 9, 11, 17, 21], нечисленні. Вперше на території регіону відзначений нетопир-пігмей (*Pipistrellus pygmaeus* Leach, 1825). Але наші спостереження дозволяють припускати, що, хоча вид виявлений у малій кількості, реальна його чисельність у регіоні є значно більшою.

Нічницю ставкову (*Myotis dasycneme* Boie, 1825) у гірській частині регіону спостерігали тільки в одному місці [13], що становить усього 0,8% від усіх облікованих місць знахідок кажанів. Хоча цей кажан належить до типово рівнинних видів, зимівля особини виявлена в печерах гірських масивів у Словаччині [27] та Польщі [28]. Це свідчить про можливість зимових знахідок нічниці ставкової й на території Українських Карпат.

Видова належність особин нічниці вусатої (s.l.) з цього регіону потребує детальнішого уточнення. У світлі останньої ревізії цього збірного виду [25], на території Карпатського регіону припускається трапляння також нічниці (степової) золотистої (*Myotis aurascens* Kusjakin, 1935). Окрім того, на Закарпатті цілком імовірно може бути присутність особин новоописаного виду – нічниці крихітної (*Myotis alcathoe* Helversen et Heller, 2001), оскільки вона виявлена в північно-східній частині Угорщини [26], а також у центральній частині Південної Словаччини [24].

Кажан північний у регіоні відзначений тільки в літній період. Зимових знахідок виду на території Українських Карпат не відомо, але гібернуючих особин регулярно спостерігають у цей період у Татрах [29], що дає можливість припускати його зимівлю також у східній частині Карпат.

Регіон Карпат – єдиний в Україні, в якому доведена зимівля нетопирів малого й лісового. Місця зимівель лісового нетопира відомі тільки на півдні ареалу (за межами України). На Закарпатті відомі два випадки зимових знахідок цього виду: в порожнинах стін будівель, у колоніях разом з нетопиром малим [2, 5].

Випадки зимівання лилика двоколірного в Україні до останнього часу також були відомі лише з території Закарпатської області, де загалом було виявлено близько 100 особин (окремі скупчення у середньому склалися з 5-10 тварин) [18]. Разом з тим, особини, що з'являються в великих кількостях на Закарпатті восени, під час міграцій, ймовірно, летять далі, в південно-західному напрямі, про що можуть свідчити знахідки в Румунії та Австрії закульцьованих у Білорусі представників цього виду [14].

Найбільше багатство та різноманітність фауни кажанів на території Закарпаття сформовані завдяки присутності видів середземноморського фауністичного комплексу: підковика великого, нічниць триколірної та гострорухкої, які невластиві для на північно-східного макросхилу. Таке багатство хіроптерофауни спричинене особливо сприятливими умовами для її існування: наявністю лісової рослинності та водойм, з якими пов'язана більшість видів, мозаїчністю ландшафтів, багатством природних сховищ, а також локальними особливостями клімату, зумовленого впливом теплих повітряних мас зі Середземномор'я.

Висновки

На території Українських Карпат трапляється 23 види кажанів; з них 4 – дуже рідкісні, 6 – рідкісні, 2 – нечисленні, 6 – звичайні, 2 – численні, 2 – даних для оцінки недостатньо, 1 – вид, ймовірно, щез.

Фауна рукокрилих регіону Українських Карпат сформована палеарктичними бореальними елементами (*Myotis daubentonii*, *M. mystacinus*, *Eptesicus nilssonii*, *Vespertilio murinus*, *Plecotus auritus*), середземноморськими (*Rhinolophus ferrumequinum*, *Rh. hipposideros*, *M. oxygnathus*, *M. emarginatus*, *P. austriacus*, *Miniopterus schreibersii*)

та європейськими видами неморального комплексу (*Pipistrellus nathusii*, *P. pipistrellus*, *Nyctalus noctula*, *N. leisleri*, *M. nattereri*, *M. bechsteini*).

Протягом літнього періоду виявлено 20 видів рукокрилих; найчисленніші – *N. noctula*, *E. serotinus*, *M. daubentonii*.

Із зимового періоду відомо 16 видів; найчисленніші: комплекс нічниць *Myotis myotis/oxugnathus* (близько 70 % усіх особин кажанів). *Rh. hipposideros* – найчастіше виявлений вид (47,5 % обстежених підземель).

Найбільше чисельне багатство і видове різноманіття фауни рукокрилих властиве для території Закарпаття завдяки наявності видів середземноморського фауністичного комплексу.

Подяки

Автор щиро вдячний Людвігу Потішу (Ужгородський національний університет) і Василю Покиньчереді (Карпатський біосферний заповідник), Лесі Монич, Володимирі Петріві та Михайлові Левинцю (Пригодницький клуб "Lynx", м.Ужгород) за істотну допомогу під час проведення польових досліджень.

1. Абеленцев В.И. О летучих мышах Закарпатской и других западных областей Украины // Труды зоол. музея Киев. ун-та. – 1950. – 2. – С. 59-74.
2. Абеленцев В.И., Підоплічко І.Г., Попов Б.М. Ряд рукокрилі, або кажани (Chiroptera) / Фауна України. Т.1: – Ссавці. Вип.1. – К.: Вид-во АН УРСР, 1956. – С. 229-446.
3. Башта А.-Т.В. Подковонос малый (*Rhinolophus hipposideros* Bechstein, 1800) на Украине: распространение и современное состояние // Plecotus et. al. – 2000. – № 3. – С. 77-81.
4. Башта А.-Т.В. Видовий склад рукокрилих (Mammalia: Chiroptera) у заплачних лісах р. Боржава (Закарпатська обл.) // Наук. зап. Тавр. нац. ун-ту. Серія Біологія, хімія. – 2004. – Т. 17 (56), № 2. – С. 154-159.
5. Башта А.-Т.В. Рукокрилі в колекції Зоологічного музею Ужгородського національного університету: опис і загальний аналіз // Наук. зап. Ужг. нац. ун-ту. Серія Біологія. – 2007. – Вип. 20. – С. 120-127.
6. Башта А.-Т.В., Шидловський І.В. Колекція рукокрилих (Chiroptera) Зоологічного музею ім. Б. Дибовського Львівського національного університету // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – 2001. – Т. 16. – С. 41-45.
7. Волошин Б., Башта А.-Т. Кажани Карпат. Польовий визначник. – Краків-Львів: Platan Publ. House, 2001. – 168 с.
8. Колошев І.И. Материали по летучим мышам Закарпаття // Науч. зап. Ужг. ун-та. – 1958. – Т. 31. – С. 27-31.
9. Крочко Ю.И. О находке ночницы длинноухой (*Myotis bechsteini* Kuhl, 1818) в Закарпатской области // Вестник зоол. – 1975. – № 6. – С. 81-82.
10. Крочко Ю.И. Численность некоторых видов рукокрылых западных областей УССР // Редкие виды млекопитающих и их охрана. – М.: Наука, 1977. – С. 56-77.
11. Крочко Ю.И. Еколого-фауністичний огляд і зоогеографічний аналіз кажанів Українських Карпат // Рослинні і тваринні ресурси Карпат. – Ужгород, 1984. – С. 114-120.
12. Крочко Ю.И. Рукокрылые Украинских Карпат: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – К.: ИЗ АН УССР, 1992. – 34 с.
13. Крочко Ю.И. Нічниця ставкова // Червона книга України. Тваринний світ. – К.: Укр. енциклопедія ім. М.П. Бажана, 1994. – С. 379.
14. Курсков А.Н. Изучение миграции рукокрылых (Chiroptera) по данным кольцевания // Экология позвоночных животных Белоруссии. – Минск: Наука и техника, 1965. – С. 64-76.

15. Покинъчереда В.Ф. Новые находки длиннокрыла обыкновенного в Восточных Карпатах // Вестник зоол. – 1991. – № 3. – С. 59.
16. Покинъчереда В.Ф. Зимове населення кажанів підземних порожнин на території Карпатського біосферного заповідника // Міжнародні аспекти вивчення та охорони біорізноманіття Карпат. – Рахів, 1997. – С. 148-153.
17. Покинъчереда В.Ф. Підземні зимовища рукокрилих Карпатського заповідника // Європейська ніч кажанів - 98 в Україні. – Київ, 1998. – С. 166-172.
18. Покинъчереда В.Ф. Лилик двоколірний – *Vespertilio murinus* // Ссавці України під охороною Бернської конвенції. – Київ, 1999а. – С. 79-81.
19. Покинъчереда В.Ф. Нічниця Брандта (Chiroptera) – новий вид фауни України // Вестник зоол. – 1999б. – Т. 33, № 4-5. – С. 86.
20. Татаринов К.А. Звірі західних областей УРСР. – К.: Вид-во АН УРСР, 1956. – 188 с.
21. Татаринов К.А. Фауна хребетних заходу України: екологія, значення, охорона. – Львів: Вид-во Львів. ун-ту, 1973. – 257 с.
22. Украинские Карпаты. Природа / Голубец М.А., Гаврусевич А.Н., Загайкевич И.К. и др. – К.: Наук. думка, 1998. – 208 с.
23. Bashta A.-T. Bat fauna of the plain and foothill parts of the Latorytsia river basin (western Ukraine), with special focus on alluvial forests // *Vespertilio*. – 2004. – V. 8. – P. 3-11.
24. Benda P., Ruedi M., Uhrin M. First record of *Myotis alcaethoe* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Slovakia // *Folia Zool.* – 2003. – 52 (4). – 359-365.
25. Benda P., Tsytsulina K. Taxonomic revision of *M. mystacinus* group (Mammalia: Chiroptera) in the western Palearctic // *Acta Soc. zool. Bohem.* – 2000. – V. 64. – P. 331-398.
26. Helversten O. von, Heller K.-G., Mayer F., Nemeth A., Volleth M., Gombkötö P. Cryptic mammalian species: a new species of whiskered bat (*Myotis alcaethoe* n. sp.) in Europe // *Naturwissenschaften*. – 2001. – B. 88. – P. 217-223.
27. Matis S., Pjenčak P., Uhrin M. Zimovania netopierov v Hačavskiej a Marciho jaskyni // *Vespertilio*. – 2002. – T. 6. – S. 231-233.
28. Nowak J., Gawlak A., Wojtaszyn G. Nocek łydkowłosy *Myotis dasycneme* (Boie, 1825) w Tatrach // *Nietoperze II*. – 2001. – T. 1. – S. 63-67.
29. Piksa K., Nowak J. The Bat Fauna of the Polish Tatra Caves // *Proc. of the VIIIth EBRS. Krakow. Chiropterological Information Center*. – 2000. – Vol. 1. – P. 181-190.
30. Vargovich R.S. Hibernation of bats in Transcarpathian (West Ukraine) caves and adits 1988-1998 / *Fauna jaskyn.* – Košice, 2000. – P. 185-197.

Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів
e-mail: atbashta@ukr.net

УДК 575+595.768

А.М. Заморока

**TRICHOFERUS CAMPESTRIS (FALDERMANN, 1835) – НОВИЙ ДЛЯ УКРАЇНИ
ВИД ЖУКІВ-ВУСАЧІВ (COLEOPTERA: CERAMBYCIDAЕ)**

Заморока А.М. *Trichoferus campestris* (Faldermann, 1835) – новий для України вид жуков-дровосеков (Coleoptera: Cerambycidae) // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 275-280.

В Предкарпат'ї та Криму обнаружен новий для фауни України вид жуков-дровосеков *Trichoferus campestris* (Faldermann, 1835). Возможными путями проникновения на территорию Украины являются природное расширение ареала или завоз с древесиной. Составлен определитель видов рода *Trichoferus* Wollaston, 1854 для Украины.

Zamoroka A.M. A new record of longhorned beetle *Trichoferus campestris* (Faldermann, 1835) (Coleoptera: Cerambycidae) in Ukraine // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 275-280.

Trichoferus campestris (Faldermann, 1835) was recorded in Crimean and Precarpathian regions of Ukraine, as a new species for the Ukrainian fauna. There are two hypothesis of its invasion in Ukraine. First – natural distribution of *T. campestris*. Second – introduction of *T. campestris* with imported timber. The identification key of genera *Trichoferus* Wollaston, 1854 in Ukraine is presented.

Західнопалеарктичний рід *Trichoferus* налічує близько 30 видів поширених, головним чином, у Середземномор'ї та Центральній Азії, за винятком *T. campestris* (Faldermann, 1835), ареал якого простягається до Кореї та Японії [7]. Найзахіднішою точкою розповсюдження *Trichoferus* є Канарські острови, де трапляється *T. fasciculatus senex* Wollaston, 1854 [26]. У 2005 році три види роду: *T. holosericeus* Rossi, 1790, *T. griseus* (Fabricius, 1792) і *T. fasciculatus* (Faldermann, 1837) вперше виявлені у Північній Африці (Лівія) [23]. За останні два десятиліття описано низку видів із Малої Азії та Європейського Середземномор'я, зокрема з Іберійського півострова – *T. magnanii* Sama, 1992 [20]; з Кіпру – *T. antonioui* Sama, 1994, *T. berberidis* Sama, 1994 [21], *T. georgioui* Sama et Makris C., 2001 [22]; з Туреччини – *T. samai* Kadlec et Rejzek, 2001 [13].

Характерними біотопами для *Trichoferus* є сухі чагарникові угруповання (середземноморський скреб), за участю дуба скельного (*Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl), каштану істівного (*Castanea sativa* Mill.), фігового дерева (*Ficus carica* L.), фісташки справжньої (*Pistacia vera* L.), в'язелю емероїдного (*Coronilla emerus* (L.) Lassen), чисту (*Cistus* sp. L) та ін., що виступають в ролі кормових рослин для личинок. Усі види роду є поліфагами і заселяють широкий спектр листяних порід дерев. Як шкідник дикорослої та культивованої фісташки в Ірані, вказується *T. preissi* Heyden, 1894 [18]; для європейських *T. griseus* й *T. fasciculatus* основною кормовою рослиною є фігове дерево, *T. spartii* (Muller, 1948) – в'язіль емероїдний [15], *T. magnanii* – чист ладаний (*Cistus ladanifer* L.) [25] тощо.

Згідно з літературними джерелами та базою даних Fauna Europaea, у Європі налічується 15 видів та два підвиди: *T. antonioui* Sama 1994 – Кіпр; *T. arenbergeri* Holzschuh 1995 – Сardinія; *T. berberidis* Sama 1994 – Крит; *T. bergeri* Holzschuh 1982 –

Крит; *T. campestris* (Faldermann 1835) – південно-західна частина Росії; *T. fasciculatus* (Faldermann 1837) – Середземномор'я; *T. georgiui* Sama & Makris 2001 – Кіпр; *T. griseus* (Fabricius 1792) – Середземноморський та Чорноморський басейни; *T. holosericeus* (Rossi 1790) – Середземноморський та Чорноморський басейни; *T. machadoi* Sama & Schurmann 1983 – Канарські острови; *T. magnanii* Sama 1992 – Іберійський півострів; *T. pallidus* (Olivier 1790) – Центральна Європа, Чорноморський басейн; *T. roridus* (Brullé 1838) – Канарські острови; *T. spartii* (Müller 1948) – Балкани, Італія; *T. fasciculatus fasciculatus* (Faldermann 1837) – Середземномор'я; *T. fasciculatus senex* Wollaston 1854 – Канарські острови [9, 10, 14, 19, 24].

У Центральну Європу проникає лише один – *T. pallidus* (Olivier, 1790) [11, 12], проте останній в західній частині України ніколи не виявлявся [1, 5, 6]. На території України зареєстровано чотири види: *T. holosericeus* Rossi, 1790 – Крим, Донецька, Харківська області, *T. fasciculatus* (Faldermann, 1837) – Крим, *T. griseus* (Fabricius, 1792) – Крим, Полтавська область, *T. pallidus* – Крим [1].

Матеріал і методика досліджень

Матеріал: 1♂, Севастополь, Крим, Україна, серпень 2006 р., ввечері на світло, Р. Бідичак; 1♀, с. Кривець, Богородчанський р-н, Івано-Франківська обл., Україна, 15.VIII.2008 р., ввечері на світло, А. Загорока.

Збір матеріалу здійснювали методом світлових пасток разом зі збором лускокрилих. Пастка складалася з двох люмінесцентних ламп денного та ультрафіолетового світла, екрану та контейнера для комах з етиленгліколем.

Результати досліджень

Trichoferus campestris (Faldermann, 1835) належить до видів, що перебувають під моніторингом карантинних служб у США та Канаді [16]. Оскільки на північноамериканський континент цей вид потрапив з Китаю в середині 1990-х років, то у літературі, присвяченій завізним шкідникам лісоматеріалів, поширена тривіальна назва "китайський вусач" [16]. Первісний ареал *T. campestris* охоплював Закавказзя, країни Центральної Азії, Монголію, Корею, північні провінції Китаю та Японію [7]. Вид внесений до визначника жуків-вусачів Кавказу [4], як звичайний для цього регіону. У 1997 р. вид знаходять у Канаді (Британська Колумбія) та США (Род Айленд) [16], того ж року він вказується у переліку жуків-вусачів Європи для південно-західної частини Росії [8], у 2005 його виявлено у Чувашії [5] та в Удмуртії (Російська Федерація) [3]. У той же час, *T. campestris* не відомий ні з Туреччини, ні з Середземноморського басейну, хоча, зважаючи на тенденції розповсюдження і географічну близькість регіону до природного ареалу виду, він може заселяти і ці території [17].

Згідно довідника "Шкідники лісу" [2], *T. campestris* розповсюджений в Росії (Забайкалля, Приморський край, Хабаровський край, Амурська область, Сахалінська область), Казахстані, горах Середньої Азії, Монголії, Китаї, Кореї. Личинка розвивається у всохлій деревині шовковиці, яблуні, груші та інших плодово-ягідних дерев. Літ триває впродовж липня-серпня.

В Україні перший екземпляр (♂) був впійманий Р. Бідичаком у м. Севастополь у серпні 2006 р. і був помилково ідентифікований автором цієї публікації як *T. holosericeus*, який є звичайним видом для південного берега Криму. Другий екземпляр (♀) виявлено у серпні 2008 р., поблизу с. Кривець Богородчанського р-ну Івано-Франківської обл., що біля підніжжя Карпат. Детальніше вивчення обох екземплярів показало, що вони належать до одного виду і відрізняються від *T. holosericeus*. У досліджуваних зразків *T. campestris* загальне опушення тіла слабо виражене, волосяний покрив надкрил розріджений, не утворює суцільного покриву, сіруватого кольору, у другій половині надкрил наявні короткі стоячі волоски. Окрім того, загальне забарвлення рудувато-бурувате, надкрила блискучі. Тоді як для *T. holosericeus* характерне сірувате до жовтого, густе, прилегле до надкрил опушення без стоячих волосків, яке, часом, утворює контрастні плями невеликих розмірів. Скульптура надкрил відзначається наявністю дрібних плоских підвищень; загальне забарвлення тіла буре – до чорного.

Очевидно, що ареал *T. campestris* розширюється у північному [3, 5] та західному напрямках. Ймовірно, що слід очікувати повідомлень про знаходження цього виду вусачів у Польщі, Словаччині, Угорщині, Румунії та Молдові. Проте стверджувати про широку інвазію центральноазійського виду на територію Європи ще зарано, оскільки обсяги колекційного матеріалу залишаються незначними. Можливо, на території України *T. campestris* розповсюджений ширше, ніж про це наразі відомо. На користь цього свідчить значна географічна віддаленість знахідок – Кримський півострів та підніжжя Карпат.

Появу *T. campestris* на території України можна пояснити такими гіпотезами: з однієї сторони, цей процес міг бути зумовлений природнім розширенням ареалу [8], коли вид поступово розселився на нові території, а з іншої, не варто виключати можливості його завезення з дерев'яними пакувальними чи лісоматеріалами, як це відбулось у США та Канаді [16] чи окремих регіонах Росії [5].

Природне розширення ареалу у північному та північно-західному напрямках, напевне, відбувалось з Передкавказзя, де вид було зафіксовано у 1997 р. [8]. Заселивши південно-західну частину Росії, вид міг проникнути в Україну двома шляхами. Перший – через Таманський півострів (Краснодарський край, Російська Федерація) на територію півострова Крим, де заселив місцеві біотопи. А звідти – проник на територію материкової України. Другий – розселення відбувалось вздовж берегової лінії Азовського моря. Найбільш ймовірним є те, що інвазія на територію України відбувалась одночасно обома шляхами.

Слід зауважити, що *T. campestris* є центральноазійським теплолюбним видом, і природні умови для розмноження і розвитку на території його первісного ареалу суттєво відрізняються від таких в Україні, винятком є, хіба, південний берег Криму. Тому особливості його розповсюдження пов'язані з наявністю мікрокліматичних умов, необхідних для повноцінного розвитку та виживання личинок і лялечок у зимовий період. Найбільш вірогідно, що сприятлива сукупність екологічних факторів для відтворення *T. campestris* наявна у долинах великих рік, де існують яружно-балкові та каньйоноподібні форми рельєфу, на південно експонованих схилах яких формується теплий і сухий мікроклімат.

Таким чином, проникнення цього виду на Передкарпаття, згідно гіпотези природного розширення ареалу, могло відбуватись вздовж долини р. Дністер, де

існує низка ксерофільних локалітетів, придатних для розвитку і виживання личинок та лялечок *T. campestris*.

Відкритим залишається питання – чи розмножується цей вид на Передкарпатті, чи може він випадковий мігрант, а чи є завізним? Щоб одержати відповіді на ці запитання необхідні подальші, детальніші і ґрунтовні дослідження на потенційних кормових рослинах.

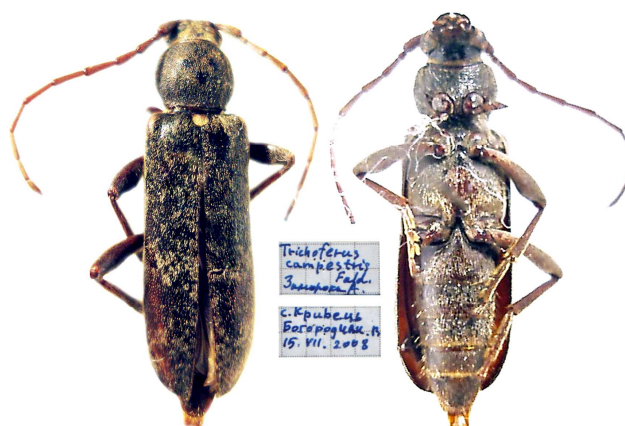


Рис. Самка *T. campestris*, зловлена поблизу с. Кривець Богородчанського р-ну Івано-Франківської обл.

Визначник видів роду *Trichoferus* Wollaston, 1854 в Україні.

- 1 (6) Надкрила з довгими стоячими волосками..... 2
- 2 (3) Волосяний покрив надкрил дуже рідкий, не утворює густих волосяних плям, добре помітний блиск надкрил. Поодинокі стоячі волоски розташовані у другій половині надкрил. Забарвлення тіла буро-руде. Розміри: 11-20 мм. Крим, Передкарпаття, можливо уся територія України.....
.....***T. campestris* (Faldermann, 1835)**
- 3 (2) Волосяний покрив з прилеглих до надкрил сіруватих волосків густий, утворює контрастні плями з невеликими голими ділянками. Довгі стоячі волоски розміщені по всій поверхні надкрил 4
- 4 (5) У першій третині надкрил, біля щитка чітко виражена і добре помітна плоска округла ділянка, ледь увігнута до шва надкрил. Волосяні плями утворюють дуже хвилястий неправильний візерунок, між ними наявні відносно великі голі проміжки. В першій половині диску передньоспинки самців наявні дві густі контрастні волосяні плями. Загальне забарвлення тіла руде – до бурого. Розміри: 8-16 мм. Крим
.....***T. fasciculatus* subsp. *fasciculatus* (Faldermann, 1837)**
- 5 (4) Плоска ділянка на надкрилах відсутня. Волосяний покрив рівномірний з невеличкими голими проміжками. Загальне забарвлення тіла буре – до чорного. Розміри: 9-20 мм. Крим, Полтавська обл., можливе ширше розповсюдження
.....***T. griseus* (Fabricius, 1792)**

- 6 (1) На надкрилах стоячі волоски відсутні, волосяний покрив густий і щільно прилеглий..... 5
- 7 (8) Надкрила зі світлою (жовтуватою або білою) широкою волосяною перев'язю у першій третині. Позаду облямовані бурюю волосяною плямою. Забарвлення тіла буре – до чорного. Розміри: 14-21 мм. Крим, можливий на Закарпатті *T. pallidus* (Olivier, 1790)
- 8 (7) Світла волосяна перев'язь відсутня. Надкрила з жовтувато-буруватим густим прилеглим волосяним покривом, який утворює невеликі контрастні плями. Скульптура надкрил з численними дрібними плоскими припіднятими ділянками. Загальне забарвлення тіла буре – до чорного. Розміри: 14-22 мм. Крим, південно-східна частина України..... *T. holosericeus* Rossi, 1790

Подяка

Автор висловлює щиросердечну подяку доктору філософії, співробітнику природничого факультету університету Генуї (Італія) Франческо Віталі (Francesco Vitali) за корисні поради та консультації в процесі підготовки публікації.

Висновки

Trichoferus campestris є новим для фауни України видом жуків-вусачів, батьківщиною якого є Центральна Азія. Ймовірно, що його ареал розширюється у північному та західному напрямках.

1. Бартенев А.Ф. Обзор видов жуков-усачей (*Coleoptera: Cerambycidae*) фауны Украины // Вісті Харківськ. ентомологічн. тов-ва. - 2003 (2004). – 11, №1-2. – С. 24-43.
2. Вредители леса: Справ. - М.; Л.: Наука, 1955. – Т. 1-2. – 946 с.
3. Дедюхин С.В., Никитский Н.Б., Семенов В.Б. Систематический список жесткокрылых (*Insecta, Coleoptera*) Удмуртии // Евразият. ентомолог. журн. - 2005. – 4 (4). – С. 293-315.
4. Данилевский М.Л., Мирошников А.И. Жуки-дровосеки Кавказа (*Coleoptera: Cerambycidae*). Определитель. – Краснодар, 1985. – 419 с.
5. Егоров Л.В. Дополнение к фауне жуков-усачей (*Coleoptera: Cerambycidae*) Чувашии // Экология и фаунистика. - 2006. – № 7-8. – С. 25-26.
6. Загайкевич И.К. Таксономия и экология усачей. – К.: Наук. думка, 1991. – 420 с.
7. Лобанов А.Л., Данилевский М.Л., Мурзин С.В. Систематический список усачей (*Coleoptera, Cerambycidae*) фауны СССР. II // Энтомолог. обозрение. – 1982. – Т. LXI, ч. 2. – С. 252-276.
8. Altoff Ju., Danilevski M. A check list of longicorn beetles (*Coleoptera: Cerambycidae*) of Europe – Lubljana: Slovensko entomolosko drustvo Stefana Michielija, 1997. – 64 p.
9. Brustel H., Berger P., Coccoquempot C. Catalogue des Vesperidae et des Cerambycidae de la faune de France (*Coleoptera*) // Ann. Soc. entomol. Fr. (n.s.). - 2002. – 38 (4). – P. 443-461.
10. Crivellaro A. Note su *Trichoferus Holosericeus* (Rossi, 1790) (*Coleoptera: Cerambycidae*), xilofago del legno secco // Redia. - 2005. 88. – P. 109-113.
11. Csóka G., Kovács T. Xilofág rovarok – Xylophagous insects. – Budapest: Hungarian Forest Research Institute. Erdészeti Turományos Intézet, Agroinform Kiadó, 1999. – 189 p.
12. Freude H., Harde K.W., Lohse G.A. Die Käfer Mitteleuropas. Band 9. Cerambycidae, Chrisomelidae. – Krefeld: Goecke & Evers, 1966. – 300 p.
13. Kadlec S., Rejzek M. *Trichoferus samai* sp. n. (*Coleoptera: Cerambycidae*) from Turkey // Biocosme Mesoguen. - 2001 [2000]. – 17(4). – P. 295-302.

14. Kovacs T. Magyarországi cincerek tapnovény – es lelohelyadatai II. (Coleoptera: Cerambycidae) // Folia historico Naturalia musei Matraensis. - 1997. – 22. – P. 247-255.
15. Kovacs T., Hegyessy G., Medvegy M. Foodplant data of longhorn beetles from Europe (Coleoptera: Cerambycidae) // Folia historico Naturalia musei Matraensis. – 1998. – 99(23). – P. 333-339.
16. Krcmar-Nozic E., Wilson B., Arthur L. The potential impacts of exotic forest pests in North America: a synthesis of research Information. – Report BC-X-387, 2000. – 33 p.
17. Ozdikmen H. The longicorn beetles of Turkey (Coleoptera: Cerambycidae). Part I – Black Sea region // Mun. Ent. Zool. – 2007. – Vol. 2, № 2. – P. 179-422.
18. Rad H.H. Study on the biology and distribution of long-horned beetles *Calchaenesthes pistacivora* n. sp. (Col.: Cerambycidae): a new pistachio and wild pistachio pest in Kerman province. // Acta Hort. (ISHS). – 2006. – 726. – P. 425-430.
19. Sama G. Contributo allo studio dei Coleotteri Cerambycidae di Grecia e Asia Minore // Fragm. Entomol. Roma. – 1982. – 16 (2). – P. 205-227.
20. Sama G. Note sur les Longicornes de la Peninsule Iberique avec description d'une nouvelle espece de *Trichoferus* // Biocosme Mesoguen. – 1992. – 8 (4), 9(1). – P. 395-400.
21. Sama G. Deuxieme note sur les Cerambycides de Chypre. Revision de la collection du Department of Agriculture de Chypre avec description d'un nouveau *Leiopus* Serville et de deux *Trichoferus* Wollaston du Ciste // Biocosme Mesoguen. – 1994. – 11, 2. – P. 37-47.
22. Sama G., Makris C., Description of *Trichoferus georgioui* sp. nov. from Cyprus // Entomol. Zeits. – 2001 – 111 (6). – P. 166-167.
23. Sama G., Ringenbach J.-C., Rejzek M. A preliminary survey of the Cerambycidae of Libya (Coleoptera) // Bull. de la Soc. entomolog. de France. – 2005. – 110 (4/5). – P. 439-454.
24. Verdugo A., Perez-Lopez F.J. Contribucion al conocimiento de los Cerambicidos de Andalucia (Espana). IV. (Coleoptera: Cerambycidae) // Boln. S.E.A. – 2004. – n1 35. – P. 211-217.
25. Veronese P. Primera cita de *Trichoferus magnanii* Sama, 1992 para la Comunidad Autonoma de Madrid (Coleoptera: Cerambycidae) // Bol. Soc. Entomolog. Aragonesa. – 2005. – №1. – P. 36-250.
26. Vitali F., Touroult J. Contribution a la connaissance des etats pre-imaginiaux des longicornes des Canaries (Coleoptera, Cerambycidae, Lamiinae) // Lambillionea. – 2006. – T. I. – P. 193-201.

Прикарпатський національний університет ім. Василя Стефаника,
Інститут природничих наук, кафедра біології та екології, м. Івано-Франківськ
e-mail: zamoroka@hotmail.com

УДК 595.773.1:504.2 (477.43)

А.В. Ліщук

**МУХИ-ДЗЮРЧАЛКИ (DIPTERA, SYRPHIDAE)
ПРИРОДНОГО ЗАПОВІДНИКА “МЕДОБОРИ” (ЗАХІДНЕ ПОДІЛЛЯ)**

Ліщук А.В. Мухи-журчалки (Diptera, Syrphidae) природного заповідника „Медобори” (Западное Подолье) // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 281-288.

В ПЗ „Медобори” виявлені 59 видів сирфід із 25 родів. Найбільшим видовим багатством представлені роди *Syrphus* (9 видів), *Cheilosia* (8), *Sphaerophoria* (5), *Eristalis* (5). Найбільше численними видами були: в лесах – *Episyrphus balteatus* De Geer (16,6%), *Sphaerophoria scripta* L. (6,3%), *Eristalis tenax* L. (6,0%); на лугово-степних участках – *Sph. scripta* (11,9%), *E. balteatus* (8,2%); на лугово-пойменных – *Sph. scripta* (13,3%). По трофічеській спеціалізації личинок в досліджуваних біотопах преобладали зоофаги (64,4%), в меншій мірі були представлені сапрофаги (24,8%) і фітофаги (10,8%).

Lishchuk A.V. The Syrphid Flies (Diptera, Syrphidae) of the Natural Reserve „Medobory” (Western Podillia) // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 281-288.

The family Syrphidae is represented of 59 species from 25 genera in the Natural Reserve „Medobory”. The most of all species diversity is inherent of genera *Syrphus* (9 species), *Cheilosia* (8), *Sphaerophoria* (5) and *Eristalis* (5). The most abundant species were: *Episyrphus balteatus* De Geer (16,6%), *Sphaerophoria scripta* L. (6,3%), *Eristalis tenax* L. (6,0%) in the forests; *Sph. scripta* (11,9%), *E. balteatus* (8,2%) in the meadow-steppe biotopes; *Sph. scripta* (13,3%) in the moist meadows. According to the feeding specialization of larvae in the investigated material prevailed zoophagous (64,4%), saprophagous (24,8%). Phytophagous (10,8%) were represented by lesser percent.

Природний заповідник „Медобори” (ПЗМ) утворено у 1990 р. Його площа становить 9455 га, а з філіалом „Кременецькі гори” – 10455 га, нелісові площі займають лише 3,7% території. Ландшафтно-біотопічні комплекси репрезентують типові лісові фітоценосистеми Західно-Подільської височинної області Лісостепової зони України, а також раритетні (острівні) лучно-степові фітоценосистеми з характерними для них ентомокомплексами. Територія заповідника розташована на шляху меридіонального Дністрянського екологічного коридору екомережі України.

Фауна мух-дзюрчалок (Diptera, Syrphidae) на території ПЗМ досі не вивчалася. У Літописах природи (станом на 2005 р.) вказано лише 14 видів сирфід. Дослідження їх видового складу, біотопічного розподілу і сезонної динаміки, безумовно, є актуальними як з точки зору програми інвентаризації фауни безхребетних ПЗМ, так і поглиблення вивчення ентомофауни Західного Поділля загалом.

Матеріал і методика досліджень

Дослідження мух-дзюрчалок ПЗМ проведено в 2005-07 рр. Матеріал збирали з використанням ентомологічного сачка та методом ручного збору. Зборами було охоплено основні типи біотопів заповідника:

1) лісові біотопи і їхні узлісся: ок. с. Паївка 2 км NE, Вікнянське л-во, грабово-кленово-липово-ясеневі ліси; ок. с. Личківці 2 км NE, Городницьке л-во, грабово-дубовий ліс, луки;

2) лучно-степові і чагарникові ксеротермічні ділянки: ок. с. Вікно 2 км Е, товтра Довга; 2 км НЕ, урочище Франкові Скелі і товтра Ципель; ок. с. Остап'є 4 км НЕ, Городницькі товтри; 4 км Е, товтра Гостра Могила;

3) мезофітні луки: ок. с. Личківці 2 км НЕ, Городницьке л-во, заплава р. Збруч.

Загалом, за період досліджень зібрано 463 екз. мух-дзюрчалок. Визначення комах проводили за допомогою визначників [3, 8, 9, 11, 13]. Змонтовані матеріали зберігаються в колекції А.В. Ліщук (м. Кам'янець-Подільський).

Результати досліджень

Протягом періоду досліджень виявлено 59 видів сирфід, що належать до 25 родів. Найрізноманітнішими за видовим складом були роди *Syrphus* – 9, *Cheilosia* – 8, *Sphaerophoria* – 5 і *Eristalis* – 5 видів, інші роди нараховували до п'яти видів (табл. 1).

Таблиця 1

Видовий склад, відносна чисельність і трофічна спеціалізація мух-дзюрчалок (Diptera, Syrphidae) ПЗ „Медобори”

№ п/п	Види	Відносна чисельність		Трофічна спеціалізація
		екз.	%	екз.
1	2	3	4	5
1	<i>Brachypalpus valgus</i> Panzer	3	0,6	сф
2	<i>Chamaesyrphus caledonicus</i> Collin	1	0,2	сф
3	<i>Cheilosia albitarsis</i> Mg.	18	3,9	фф
4	<i>Ch. morio</i> Ztt.	1	0,2	фф
5	<i>Ch. nasutula</i> Beck.	1	0,2	фф
6	<i>Ch. nigripes</i> Mg.	3	0,6	фф
7	<i>Ch. pagana</i> Mg.	2	0,4	фф
8	<i>Ch. pubera</i> Ztt.	2	0,4	фф
9	<i>Ch. sahbergi</i> Beck.	13	2,8	фф
10	<i>Ch. variabilis</i> Panzer	7	1,5	фф
11	<i>Chrysotoxum cautum</i> Harris	2	0,4	зф
12	<i>C. fastiatum</i> Mull.	11	2,4	зф
13	<i>Episyrphus balteatus</i> Degeer	116	25,1	зф
14	<i>Eristalis abusivus</i> Collin	2	0,4	сф
15	<i>E. arbustorum</i> L.	4	0,9	сф
16	<i>E. oestraceus</i> L.	1	0,2	сф
17	<i>E. pertinax</i> Scopoli	14	3,1	сф
18	<i>E. tenax</i> L.	31	6,7	сф
19	<i>Ferdinandea cuprea</i> Scop.	2	0,4	сф
20	<i>Helophilus hybridus</i> Lw.	5	1,1	сф
21	<i>H. lapponicus</i> Wahlberg	1	0,2	сф
22	<i>H. pendulus</i> L.	1	0,2	сф
23	<i>Myiatropa florum</i> L.	7	1,5	сф
24	<i>Melanostoma ambiguum</i> Fl.	2	0,4	зф
25	<i>M. mellinum</i> L.	7	1,5	зф
26	<i>Merodon ruficornis</i> Mg.	2	0,4	фф
27	<i>M. spinipes</i> F.	1	0,2	фф
28	<i>Neoascia podagrica</i> F.	1	0,2	сф
29	<i>Paragus tibialis</i> Fl.	7	1,5	зф

Закінчення таблиці 1

1	2	3	4	5
30	<i>Pipizella maculipennis</i> Mg.	1	0,2	зф
31	<i>Pyrophaena rosarum</i> F.	1	0,2	сф
32	<i>Rhingia campestris</i> Mg.	2	0,4	сф
33	<i>Rh. rostrata</i> L.	1	0,2	сф
34	<i>Scaeva pyrastris</i> L.	13	2,8	зф
35	<i>Sphegina clunipes</i> Mg.	3	0,6	сф
36	<i>Sp. kimakowiczi</i> Strobl	9	1,9	сф
37	<i>Sp. platychira</i> Szilady	1	0,2	сф
38	<i>Sphaerophoria dubia</i> Ztt.	1	0,2	зф
39	<i>Sph. menthastris</i> L.	2	0,4	зф
40	<i>Sph. picta</i> Mg.	2	0,4	зф
41	<i>Sph. sarmatica</i> Bank.	3	0,6	зф
42	<i>Sph. scripta</i> L.	88	19,0	зф
43	<i>Syritta pipiens</i> L.	12	2,6	сф
44	<i>Syrphus bifasciatus</i> F.	2	0,4	зф
45	<i>S. diaphanous</i> Ztt.	1	0,2	зф
46	<i>S. grossulariae</i> Mg.	1	0,2	зф
47	<i>S. latifasciatus</i> Mcq.	1	0,2	зф
48	<i>S. luniger</i> Mg.	4	0,9	зф
49	<i>S. melanostoma</i> Ztt.	1	0,2	зф
50	<i>S. nitidicollis</i> Mg.	2	0,4	зф
51	<i>S. ribesii</i> L.	7	1,5	зф
52	<i>S. vitripennis</i> Mg.	15	3,3	зф
53	<i>Volucella bombylans</i> L.	3	0,6	сф
54	<i>V. inanis</i> L.	2	0,4	сф
55	<i>V. pellucens</i> L.	5	1,1	сф
56	<i>Xanthandrus comptus</i> Harris	2	0,4	зф
57	<i>Xanthogramma citrofasciatum</i> Deg.	2	0,4	зф
58	<i>X. pedisequum</i> Harris	5	1,1	зф
59	<i>Xylota segnis</i> L.	3	0,6	сф
Всього		463	100,0	

Примітки: фф – фітофаги, сф – сапрофаги, зф – зоофаги.

За трофічною спеціалізацією личинок [10] виявлені види сирфід можна розподілити на фіто-, сапро- (грунтові і водні) і зоофаги (з мірмекофілами включно). У зібраному матеріалі загалом переважали зоофаги (64,4%), меншою мірою були представлені сапро- (24,8%) і фітофаги (10,8%) (табл. 1; рис. 1).

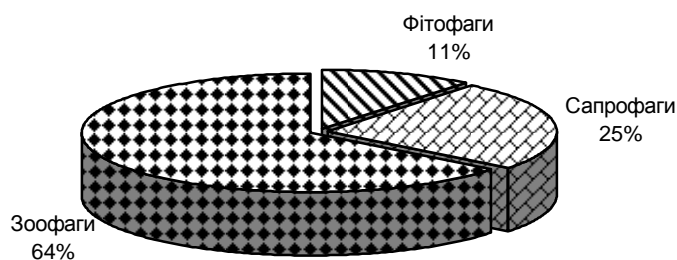


Рис. 1. Співвідношення трофічних груп (за личинками) сирфід ПЗ „Медобори”.

Найчисленнішими видами виявилися *E. balteatus* (25,0%) і *Sph. scripta* (19,0%), личинки яких є зоофагами, решта видів були представлені меншою кількістю особин у зборах *E. tenax* (6,7%), *Ch. albitarsis* (3,9%), *S. vitripennis* (3,2%), *E. pertinax* (3,0%), *Scaeva pyrastris*, *Ch. sahbergi* (2,8%), *Syrirta pipiens* (2,6%), *C. fastiatum* (2,4%), *Sp. kimakowiczi* (1,9%), *Myiatropa florum*, *S. ribesii*, *Paragus tibialis* (1,5%), серед останніх фітофаги представлені 2 видами (6,7%), сапрофаги – 5 (15,7%) і зоофаги – 5 (9,9%).

Біотопічний розподіл. Більшість площі ПЗМ займають ліси (9006,2 га або 93,1% його території), а нелісові площі становлять лише 3,7% території. Серед лісів найпоширенішими є свіжі (63,6%) і вологі (29,1%) діброви, сухі типи лісу загалом складають 5,8%, а сирі – всього 0,1% площі [6].

Населення мух-дзюрчалок досліджено для таких типів біотопів: 1) свіжі і вологі ліси та їх узлісся; 2) лучно-степові і чагарникові ксеротермічні ділянки на схилах товтр, 3) мезофітні луки у долині р. Збруч.

Лісові біотопи представлені переважно свіжими і вологими дібровами (грабовими, грабово-буковими). Видовий склад сирфід виявився тут найбільшим – 47 видів (табл.2), серед яких домінували зоофаги: *E. balteatus* (25,6%), а субдомінанти представлені сапрофагами і фітофагами: *E. tenax* (11,0%), *Ch. albitarsis* (8,4%), *Ch. sahbergi* (5,7%). Поодинокими екземплярами трапляються: *Ch. fastiatum*, *S. pyrastris*, *V. bombylans*, *Ch. morio*, *Ch. nasutula*, *Ch. pubera*, *Ch. variabilis*, *S. dubia*, *S. bifasciatus*, *S. diaphanous*, *S. grossulariae*, *S. latifasciatus*, *S. melanostoma*, *M. spinipes*, *R. rostrata*, *Ch. caledonicus*.

Таблиця 2

Біотопічний розподіл мух-дзюрчалок (Diptera, Syrphidae) ПЗ „Медобори”

№ п/п	Види	Типи біотопів				
		Лісові		Відкриті		
		Свіжі і вологі діброви	Узлісся свіжих і вологих дібров	Ксеротермічні		Мезофітні луки
Лучно-степові ділянки	Чагарникові ділянки					
1	2	3	4	5	6	7
1	<i>Brachypalpus valgus</i> Panzer	3	-	-	-	-
2	<i>Chamaesyrphus caledonicus</i> Collin	1	-	-	-	-
3	<i>Ch. albitarsis</i> Mg.	16	-	-	-	2
4	<i>Ch. morio</i> Ztt.	1	-	-	-	-
5	<i>Ch. nasutula</i> Beck.	1	-	-	-	-
6	<i>Ch. nigripes</i> Mg.	-	3	-	-	-
7	<i>Ch. pagana</i> Mg.	2	-	-	-	-
8	<i>Ch. pubera</i> Ztt.	1	-	-	-	1
9	<i>Ch. sahbergi</i> Beck.	11	-	-	-	2
10	<i>Ch. variabilis</i> Panzer	1	5	-	-	1
11	<i>Chrysotoxum cautum</i> Harris	2	-	-	-	-
12	<i>C. fastiatum</i> Mull.	1	1	3	6	-
13	<i>Episyrphus balteatus</i> Degeer	49	28	28	10	1
14	<i>Eristalis abusivus</i> Collin	2	-	-	-	-
15	<i>E. arbustorum</i> L.	-	1	3	-	-
16	<i>E. oestraceus</i> L.	-	-	-	-	1
17	<i>E. pertinax</i> Scopoli	6	3	5	-	-
18	<i>E. tenax</i> L.	21	7	3	-	1
19	<i>Ferdinandea cuprea</i> Scop.	2	-	-	-	-

Закінчення таблиці 2

1	2	3	4	5	6	7
20	<i>Helophilus hybridus</i> Lw.	5	-	-	-	-
21	<i>H. lapponicus</i> Wahlberg	-	-	-	-	1
22	<i>H. pendulus</i> L.	-	1	-	-	-
23	<i>Myiatropa florum</i> L.	6	1	-	-	-
24	<i>Melanostoma ambiguum</i> Fll.	-	1	1	-	-
25	<i>M. mellinum</i> L.	-	1	6	-	-
26	<i>Merodon ruficornis</i> Mg.	2	-	-	-	-
27	<i>M. spinipes</i> F.	1	-	-	-	-
28	<i>Neoascia podagrica</i> F.	-	-	-	-	1
29	<i>Paragus tibialis</i> Fll.	6	-	-	-	1
30	<i>Pipizella maculipennis</i> Mg.	-	-	-	-	1
31	<i>Pyrophaena rosarum</i> F.	-	-	-	-	1
32	<i>Rhingia campestris</i> Mg.	2	-	-	-	-
33	<i>Rh. rostrata</i> L.	1	-	-	-	-
34	<i>Scaeva pyrastris</i> L.	1	2	10	-	-
35	<i>Sphagina clunipes</i> Mg.	3	-	-	-	-
36	<i>Sp. kimakowiczi</i> Strobl	8	-	-	-	1
37	<i>Sp. platychira</i> Szilady	-	-	-	-	1
38	<i>Sphaerophoria dubia</i> Ztt.	1	-	-	-	-
39	<i>Sph. menthastris</i> L.	-	-	-	-	2
40	<i>Sph. picta</i> Mg.	-	-	-	-	2
41	<i>Sph. sarmatica</i> Bankowska	2	-	-	-	1
42	<i>Sph. scripta</i> L.	9	20	46	9	4
43	<i>Syrpita pipiens</i> L.	-	-	12	-	-
44	<i>Syrphus bifasciatus</i> F.	1	1	-	-	-
45	<i>S. diaphanous</i> Ztt.	1	-	-	-	-
46	<i>S. grossulariae</i> Mg.	1	-	-	-	-
47	<i>S. latifasciatus</i> Mcq.	1	-	-	-	-
48	<i>S. luniger</i> Mg.	-	1	3	-	-
49	<i>S. melanostoma</i> Ztt.	1	-	-	-	-
50	<i>S. nitidicollis</i> Mg.	-	-	-	-	2
51	<i>S. ribesii</i> L.	5	-	-	-	2
52	<i>S. vitripennis</i> Mg.	2	1	12	-	-
53	<i>Volucella bombylans</i> L.	1	2	-	-	-
54	<i>V. inanis</i> L.	2	-	-	-	-
55	<i>V. pellucens</i> L.	5	-	-	-	1
56	<i>Xanthandrus comptus</i> Harris	2	-	-	-	-
57	<i>Xanthogramma citrofasciatum</i> De Geer	-	-	2	-	-
58	<i>X. pedisequum</i> Harris	5	-	-	-	-
59	<i>Xylota segnis</i> L.	3	-	-	-	-
	Всього, екз.:	194	79	134	25	30
	Всього, видів:	42	17	13	3	21
	Всього, екз.:	273		159		30
	Всього, видів:	47		13		21

На узліссях домінують зоофаги *E. balteatus* (36,0%), *S. scripta* (26,0%); субдомінанти представлені сапрофагами: *E. tenax* (9,0%). Поодинокими екземплярами трапляються: *Ch. fastiatum*, *H. pendulus*, *M. florum*, *M. ambiguum*, *M. mellinum*, *S. bifasciatus*, *S. luniger*, *S. vitripennis*, *E. arbustorum*.

Загалом, за трофічною спеціалізацією личинок у досліджених лісових біотопах зоофаги становлять 52,9%, сапрофаги – 31,2% і фітофаги – 15,9% (рис. 2).

Вивчення біотопічного розподілу сирфід Закарпаття показало, що група, яка заселяє узлісся і галявини листяних і хвойних лісів, переважає у видовому і кількісному відношенні (90 видів) [1], як і у ПЗМ.

На лучно-степових і чагарникових ксеротермічних ділянках на схилах товтр виявлено 13 видів. Домінують зоофаги *S. scripta* (35,1%); субдомінанти представлені зоофагами та сапрофагами: *E. balteatus* (21,4%), *S. vitripennis* (9,2%), *S. pipiens* (9,2%). Поодинокими особинами у зборах представлені *X. citrofasciatum*, *M. ambiguum*. У чагарникових біотопах домінують зоофаги: *E. balteatus* (40,0%), *S. scripta* (36,0%); субдомінанти представлені зоофагами *Ch. fastiatum* (24,0%).

Загалом, за трофічною спеціалізацією личинок на досліджених ксеротермічних ділянках зоофаги становлять 85,5%, сапрофаги – 14,5%, фітофаги не були зареєстровані (рис. 2).

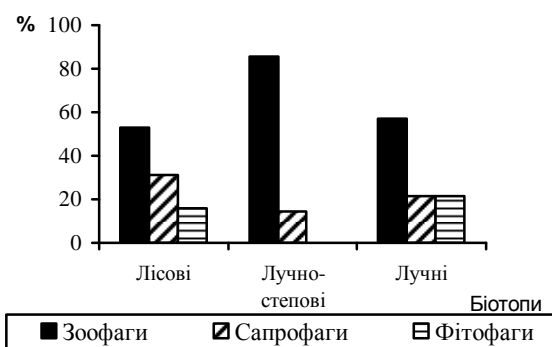


Рис. 2. Співвідношення трофічних груп мух-сирфід у різних типах біотопів ПЗ „Медобори”.

Мезофітні луки у долині р. Збруч репрезентують 21 видів мух-дзюрчалок, серед яких домінує зоофаг *S. scripta* (13,3%), а субдомінанти представлені зоофагами *S. menthastri* (6,7%), *S. picta* (6,7%), *S. nitidicollis* (6,7%), *S. ribesii* (6,7%) та фітофагом *Ch. sahbergi* (6,7%). Поодинокими екземплярами траплялись: *H. lapponicus*, *Ch. pubera*, *Ch. variabilis*, *P. maculipennis*, *P. rosarum*, *S. sarmatica*, *E. balteatus*, *E. oestraceus*, *P. tibialis*, *N. podagrica*, *S. kimakowiczi*, *S. platychira*.

Загалом, за трофічною спеціалізацією личинок на досліджених мезофітних луках зоофаги становили 57,1%, сапрофаги – 21,4% і фітофаги – 21,4% (див. рис. 2).

Фауністична подібність досліджених біотопів, вирахована із застосуванням індексу Сьоренсена [7], представлена в таблиці 3. Найбільшою подібністю, але невисокого рівня, відзначаються лісові та ксеротермічні біотопи, а також лісові та мезофітні лучні біотопи. Сирфідофауна ксерофітних і мезофітних лук дещо дистанційована між собою.

Обговорення результатів досліджень

Порівняння угруповань мух-дзюрчалок основних типів біотопів ПЗМ із схожими біотопами інших районів заходу України показує велику подібність складу у переважаючих за відносною чисельністю видів.

У НПП „Подільські Товтри” в грабових дібровах з домішкою ясеня та інших порід у заказнику „Совиний яр” переважають *Episyrphus balteatus* (22,0%), *Sph.*

scripta (20,5%), *E. tenax* (9,4%), *C. festivum* L. (8,7%), *E. pertinax* (5,5%), *E. nemorum* (5,5%), менш численними видами є *Myathropa florea* (3,9%), *E. arbustorum* (3,9%), *M. mellinum* (3,1%), а в заказнику „Панівецька дача” – *E. arbustorum* (20,0%), *Sph. scripta* (18,8%), *Epistrophe eligans* (Harris) (5,9%), *E. tenax* (5,9%), менш численними видами є *Syrirta pipiens* (4,7%), *Myiathropa florea* (4,7%), *M. mellinum* (4,7%), *Metasyrphus luniger* (Meig.) (4,7%), *Eristalis rupium* F. (4,7%), *C. cautum* (3,5%), *Syrphus vitripennis* Mg. (3,5%) [5]. Трофічна структура (за личинками) угруповань сирфід теж є подібною, а саме зоофаги – „Совиний яр” (62,2%), „Панівецька дача” (51,7%); сапрофаги – „Совиний яр” (33,8%), „Панівецька дача” (44,7%); фітофаги – „Совиний яр” (3,9%), „Панівецька дача” (3,5%). Але у лісових біотопах ПЗМ дещо вищий відсоток видів фітофагів – 15,9%. Не виключено, що вища частка фітофагів у лісових біотопах ПЗМ підтверджує думку С.Ю. Кустова [4] щодо більшої стабільності фітоценозів заповідника, ніж лісових біотопів НПП „Подільські Товтри”.

Таблиця 3

Фауністична подібність основних типів біотопів ПЗ „Медобори” (%)

	Лісові	Ксеротермічні	Мезофітні луки
Лісові	100	37	30
Ксеротермічні		100	12
Мезофітні луки			100

На мезофітних луках Українських Карпат переважають зоофаги: *S. ribesii* (12,8%), *S. vitripennis* (10,3%), *Sph. scripta* (6,2%), а у ксеротермічних біотопах до зоофагів приєднуються і сапрофаги: *E. arbustorum* (29,0%), *S. ribesii* (21,8%), *Syrirta pipiens* L. (18%) [2]. На мезофітних луках ПЗМ домінує зоофаг *Sph. scripta* (13,3%); субдомінанти представлені зоофагами *Sph. menthastri* (6,7%), *Sph. picta* (6,7%), *S. niidicollis* (6,7%), *S. ribesii* (6,7%) та фітофагом *Ch. sahbergi* (6,7%).

На лучно-степових ділянках ПЗМ домінує зоофаг *Sph. scripta* (35,1%); субдомінанти представлені зоофагами та сапрофагами: *Episyrphus balteatus* (21,4%), *S. vitripennis* (9,2%), *Syrirta pipiens* (9,2%). Особливістю цього типу біотопів у заповіднику є відсутність видів фітофагів.

Результати наших досліджень підтверджують той факт, що антропогенне навантаження призводить до переважання в природних біотопах зоофагів та водних сапрофагів, а чисельність фітофагів, чутливіших до змін умов існування, зменшується.

Висновки

1. У ПЗ „Медобори” виявлено 59 видів сирфід із 25 родів. Найбільшим видовим багатством представлені роди *Syrphus* (9 видів), *Cheilisia* (8), *Sphaerophoria* (5), *Eristalis* (5).

2. Домінантами на цій території виявились *Episyrphus balteatus* (25,0%) та *Sphaerophoria scripta* (19,0%), а субдомінантами – *Eristalis tenax* (6,7%) та *Cheilisia albitarsis* (3,9%).

3. У лісових біотопах домінує зоофаг *Episyrphus balteatus* (25,6%); субдомінанти представлені сапрофагами і фітофагами: *Eristalis tenax* (10,2%), *Cheilisia albitarsis* (8,4%), *Ch. sahbergi* (5,7%).

На ксеротермних біотопах домінує зоофаг *Sphaerophoria scripta* (35,1%), а субдомінанти представлені зоофагами та сапрофагами: *Episyrphus balteatus* (21,4%), *Syrphus vitripennis* (9,2%), *Syrirta pipiens* (9,2%).

На мезофітних луках домінує зоофаг *Sphaerophoria scripta* (13,3%), а субдомінанти представлені зоофагами *Sphaerophoria menthastri*, *Sph. picta*, *Syrphus nitidicollis*, *S. ribesii* та фітофагом *Cheilisia sahbergi*.

Найвище видове різноманіття та чисельність (273 екз., 47 видів) спостерігалось у лісових біотопах. Також високим видовим різноманіттям відзначаються лучні ділянки (30 екз., 21 вид), проте за чисельністю вони переважають лише чагарникові ділянки.

Найнижчим видовим різноманіттям та чисельністю відзначаються чагарникові біотопи (3 види, 25 екз.).

4. На дослідженій території за трофічною спеціалізацією личинок переважають зоофаги (64,0%), сапрофаги (25,0%) і меншою мірою група фітофагів (11,0%).

1. Аникина З.Л. К изучению экологии журчалок (Diptera, Syrphidae) Закарпатья // Экология насекомых и других наземных беспозвоночных Советских Карпат: Материалы межвуз. конф. (Ужгород, окт. 1964 г.) – Ужгород, 1964. – С. 3-6.
2. Аникина З.Л. Сирфиды (Diptera, Syrphidae) Украинских Карпат: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09 / Укр. с.-х. академия. – К., 1973. – 19 с.
3. Виолович Н.А. Сирфиды Сибири (Diptera, Syrphidae) // Определитель. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд., 1983. – 242 с.
4. Кустов С.Ю. К фауне и экологии мух-сирфид (Diptera, Syrphidae) урбанизированных территорий Северо-Западного Кавказа // Энтотомол. обозрение. – 2003. – № 3. – С. 779-788.
5. Ліщук А.В. До вивчення мух-дзюрчалок (Diptera, Syrphidae) грабово-дубових лісів НПП „Подільські Товтри” // Наук. вісн. Ужгор. ун-ту. Серія біол. – 2007. – Вип. 20. – С. 136-140.
6. Музика М.Я. Типологічна характеристика лісів природного заповідника „Медобори” // Концепція розвитку лісової типології в Україні в контексті лісової освіти і підвищення продуктивності лісових насаджень: Міжнар. наук. конф., Харків, 15-19 травня 2000 р.: тези доп. – Харків, 2000. – С. 175-178.
7. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М.: Наука, 1982. – 287 с.
8. Штакельберг А.А. Сем. Syrphidae – журчалки // Г.Я. Бей-Биенко (Ред.). Определитель насекомых европейской части СССР. – Л., 1970. – Т. 5, ч. 2. – С. 11-96.
9. Bańkowska R. Muchówki – Diptera, Syrphidae // Klucze do oznaczania owadów Polski. – Warszawa: Państw. wyd-wo nauk., 1963. – P. 3-237.
10. Bańkowska R. Fly communities of the family Syrphidae in natural and anthropogenic habitats of Poland // Memorabilia Zoologica. – 1980. – 33. – P. 3-93.
11. Hippa H., Nielsen T.R. & Steenis J. The West Palaearctic species of the genus *Eristalis* Latreille (Diptera, Syrphidae) // Norw. J. Entomol. – 2001. – 48. – P. 289-327.
12. Peck L.V. Family Syrphidae // Soós A. & Papp L. (eds.). Catalogue of palearctic Diptera. – Budapest: Akad. Kiadó, 1988. – Vol. 8 (Syrphidae-Conopidae). – P. 11-230.
13. Vockeroth J.R. & Thompson F.Ch. 52. Syrphidae // J.F. McAlpine (ed.). Manual of Nearctic Diptera. – Ottawa: Biosystematics Research Centre, 1987. – Vol. 2 (Research Branch Agriculture Canada Monograph № 28). – P. 713-743.

Кам'янець-Подільський національний університет ім. Івана Огієнка
e-mail: syrphida@mail.ru

Охорона природи

УДК 581.9:592/599

В.В. Пророчук

**РАРИТЕТНА СКЛАДОВА БІОРІЗНОМАНІТТЯ НАЦІОНАЛЬНОГО
ПРИРОДНОГО ПАРКУ „ГУЦУЛЬЩИНА”**

Пророчук В.В. Раритетная составляющая биоразнообразия национального природного парка „Гуцульщина” // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 289-296.

По материалам пятилетних инвентаризационных исследований на территории НПП „Гуцульщина” предварительно установлено или подтверждено наличие 880 видов сосудистых растений и 999 видов животных. Значительную часть биоразнообразия составляет раритетный компонент, 47 и 68 видов соответственно, который является предметом мониторинга.

Prorochuk V.V. The rare component of biodiversity of the National Natural Park „Hutsulshchyna” // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 289-296.

Due to the materials of five-year investigations on the territory of NNP „Hutsulshchyna” it was established and confirmed the existence of 880 species of vascular plants, 999 animal species. Most part of the biological diversity is formed by the rare component, 47 species of the vascular plants and 68 species of animals; they are the subject of detailed monitoring.

Охорона, збереження та відтворення біорізноманіття, особливо раритетних видів, одне із найважливіших стратегічних завдань людства, задекларованих у численних міжнародних конвенціях, угодах, резолюціях. Визначальною характеристикою біорізноманіття будь-якої території, особливо природоохоронної, є кількість таксонів, що належать до різних соціологічних категорій. Найціннішими і найрепрезентативнішими є території, багаті рідкісними, загроженими, реліктовими, ендемічними видами, угрупованнями, середовищами, які включені до Червоної книги України, регіональних червоних списків, Зеленої книги України, Європейського червоного списку, списків міжнародних конвенцій, угод.

Національний природний парк „Гуцульщина”, створений 14 травня 2002 року, розташований в мальовничій лісистій частині Покутсько-Буковинських Карпат, яка є чи не найцікавішим регіоном України, де найвиразніше і найповніше збереглися прадавні самобутні ремесла, промисли, традиції, звичаї унікального етносу гуцулів. Ця територія відзначається великою історико-культурною цінністю, своєрідністю геологічної будови, рельєфу, флори і фауни, багатством і розмаїттям рекреаційних ресурсів. Площа парку становить 32271 га, в тому числі 7606 га земель надані йому у постійне користування та 24665 га земель включені до його складу без вилучення у землекористувачів. Протяжність парку з північного заходу на південний схід сягає близько 29 км, а з північного сходу на південний захід – 20 км. До складу парку ввійшли землі лісового фонду, з них понад 95% вкриті лісом. Співвідношення між різними природними середовищами ілюструє таблиця 1.

У низинній частині переважають листяні ліси, здебільшого дубові. Крім дубів, у нижньому деревному ярусі ростуть бук і граб, у вологіших місцевиростаннях береза, в підліску – ліщина, глід, крушина, бузина та інші види. Низькогірні пасма вкриті

буковими деревостанами, а також смерековими лісами з домішками ялиці, бука, явора, берези, вищі – різновіковими смерековими лісами.

Таблиця 1

Розподіл території НПП „Гуцульщина” за групами природних середовищ

Природні середовища	Площа	
	%	га
Листяні	61,92	19981,6
Хвойні ліси	33,34	10760
Лісові культури	1,36	439,7
Чагарникова рослинність і інші лісові землі	1,98	693,9
Луки рівнинні	0,61	197,4
Верхові, переходові, низинні болота	0,002	0,7
Внутрішні водні об'єкти (водойми, водотоки)	0,25	79,7
Орні землі	0,009	3,0
Сади, виноградники тощо	0,026	8,4
Інші землі (населені пункти, дороги, розробки та ін.)	0,33	105,9
Загальна площа природних середовищ	100,0	32271,0

Рельєф парку складний і неоднорідний, він формувався впродовж тривалого часу. Тут виділяють передгірну височинну область – Покутське Передкарпаття з переважаючими висотами 350-500 м над р. м. та область Зовнішніх Карпат. Низькогірні та середньогірні хребти простягаються паралельними пасмами з північного заходу на південний схід. Найвища вершина НПП „Гуцульщина” – гора Грегит (1472 м), її схили вкриті кам'яними розсипами – греготами. Клімат помірно-континентальний з достатнім та надлишковим зволоженням, не спекотним літом, м'якою зимою, теплою осінню, сприятливий для розвитку туризму та відпочинку. Тут виділяють дві термічні зони – прохолодну, яка охоплює райони середньо- та низькогір'я Зовнішніх Карпат, та помірну – Покутське Передкарпаття.

Матеріал і методи досліджень

Матеріалом є аналіз результатів п'ятирічних інвентаризаційних досліджень флори та фауни НПП „Гуцульщина”, які проведені нами спільно із працівниками парку, а також науковцями інших науково-дослідних установ в процесі виконання відповідних угод. Окрім лісових масивів, інвентаризацією охоплені також суміжні землі (10-ти кілометрова зона), луки, сіножаті, пасовища, які розташовані серед лісових масивів або поряд з ними і не входять до складу ПЗФ. Опрацьовано гербарні колекції Державного природознавчого музею НАН України (LWS), Львівського національного університету ім. І. Франка (LW), Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW), Чернівецького національного університету ім. В. Федьковича (CHER), а також власні збори із зазначеної території.

Вивчення видового складу флори та фауни проводили відповідно до загальноприйнятих методів на постійних та тимчасових пробних площах, а також шляхом поєднання маршрутних і напівстаціонарних досліджень [1, 3, 7, 8, 9].

Результати досліджень

Неоднорідність та строкатість ґрунтово-кліматичних умов, зумовлених своєрідним фізико-географічним положенням НПП „Гуцульщина”, визначило значну гетерогенність рослинного покриву, його флористичне та фауністичне багатство. За результатами 5-річних польових досліджень, аналізу колекцій, гербарних зборів та наукових публікацій складено списки судинних рослин, мохоподібних, макроміцетів, ссавців, птахів, безхребетних (у тому числі комах).

Судинні рослини. Станом на 01.09.2008 р. порівняно найповніше проінвентаризована флора судинних рослин, яка становить 880 видів (табл. 2).

Таблиця 2

Склад систематичних груп флори судинних рослин НПП „Гуцульщина”
(станом на 01.09.2008 р.)

Систематичні групи	Загальна кількість видів	Види, занесені до Червоної книги України
<i>Magnoliophyta</i>	834	43
<i>Pinophyta</i>	10	2
<i>Polypodiophyta</i>	25	
<i>Equisetophyta</i>	8	
<i>Lycopodiophyta</i>	3	2
Всього:	880	47

При опрацюванні літератури та гербарних матеріалів, а також за власними зборами, встановлено наявність 47 видів, занесених до чинної нині Червоної книги України (8), що складає 5,3% від загальної кількості видів флори парку. Раритетні види виявлені в 15 родин і 32 родах, у тому числі 7 видів віднесені до першої категорії (зникаючі), 19 – до другої (вразливі), 21 – до третьої (категорії рідкісних), а саме: *Lycopodium annotinum* L., *Botrychium lunaria* (L.) Sw., *Huperzia selago* (L.) Bernh. et Schrank et Mart, *Pinus cembra* L., *Lunaria rediviva* L., *Astrantia major* L., *Gentiana acaulis* L., *G. laciniata* Kit. ex Kanitz., *Atropa bella-donna* L., *Arnica montana* L., *Centaurea carpatica* Porc., *Ptarmica lingulata* (Waldst. et Kit.) DC., *Colchicum autumnale* L., *Lilium martagon* L., *Allium ursinum* L., *Galanthus nivalis* L., *Leucojum vernum* L., *Crocus heufelianus* Herb., *Cephalanthera longilolia* L., *Corallorhiza trifida* Chatel, *Cypripedium calceolus* L., *Dactylorhiza fuchsii* Druce., *D. incarnata* L., *D. maculata* L., *D. majalis* (L.) Soб., *D. sambucina* (L.) Soб., *Epipactis helleborine* (L.) Granz., *E. palustris* (L.) Granz., *E. purpurata* Smith., *Goodyera repens* (L.) R.Br., *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br., *G. densiflora* (Wahlenb.) A. Dietr. *G. odoratissima* (L.) Rich. *Leucorchis albida* (L.) E. Mey., *Listera ovata* R.Br., *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., *Neottia nidus-avis* L., *Orchis mascula* L., *O. morio* L., *O. palustris* Jacq., *O. ustulata* L., *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall., *Traunsteinera globosa* Rchb., *Carex umbrosa* Host.

Поширення рідкісних видів неоднакове по території парку. Найбільша кількість (17 видів) рослин, які занесені до Червоної книги України, виявлена в зоні букових лісів і на післялісових луках, зокрема у заповідному урочищі Лебедин (Шешорське Природоохоронне науково-дослідне відділення, кв. 15, 25, 26, 27), серед яких: *Arnica montana*, *Astrantia major*, *Huperzia selago*, *Atropa bella-donna*, *Cephalanthera longifolia* L., *Colchicum autumnale* L., *Crocus heufelianus* Herb., *Neottia nidus-avis* L., *Platanthera bifolia* L. Rich., *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., *Traunsteinera globosa* Reichenb., *Listera ovata* R.Br., *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br., *Epipactis helleborine* (L.) Crantz., *Dactylorhiza incarnata* L., *D. fuchsii* Druce., *D. maculata* L.

По 7-9 видів рідкісних рослин виявлено в заповідному урочищі Каменець (Кутське лісництво Кутського ДЛГ, кв. 25), урочищі Голиця та на хребті Сокільський. Порівняно менша чисельність раритетних таксонів проінвентаризована на відповідних площах в зоні смерекових лісів.

Флористичне різноманіття лук, узлісь, лісових галявин значно багатше ніж у лісах. У високоповнотних темнохвойних і букових деревостанах, а також молодняках, видовий склад наземних рослин істотно бідніший.

Важливим показником самобутності флори будь-якої території є наявність ендемічних видів рослин. К.А. Малиновський із співавторами [2] подають традиційний поділ ендемічних видів у флорі високогір'я Українських Карпат за характером поширення на чотири групи: загальнокарпатські ендеміки, південно-східнокарпатські, східнокарпатські ендеміки, західно-східнокарпатські. У флорі НПП „Гуцульщина” наявні представники перших трьох груп (табл. 3.).

Таблиця 3

Чисельність ендемічних видів флори в НПП „Гуцульщина”

Ендемічні ареалогічні групи	Кількість видів в Українських Карпатах [2]	Кількість видів на дослідженій території	%
загальнокарпатські ендеміки	23	2	8,7
південно-східнокарпатські ендеміки	30	4	13,3
східнокарпатські ендеміки	52	6	11,5
західно-східнокарпатські ендеміки	7	-	-
разом	112	12	19,7

Представниками загальнокарпатських ендеміків на досліджуваній території є: *Campanula abietina* Griseb. et Schenk та *Leucanthemum rotundifolium* (Waldst et Kit.) DC.

Ендемічні види, спільні для Південних і Східних Карпат, які широко представлені у флорі високогір'я Українських Карпат, наявні і у флорі НПП „Гуцульщина”, це: *Phyteuma tetramerum* Schur та *Carduus kernerii* Simonk.

Східнокарпатські ендеміки представлені на території парку найширше: *Alchemilla bucovinensis* Sytchak, *Pulmonaria filarszkyana* Jav., *Gentiana laciniata* Kit., *Thymus alternans* Klok., *Centaurea carpatica* (Porcius) Porcius.

Для флори парку характерна наявність 23 реліктів різного рангу, зокрема: *Hyperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et C. Mart. є одночасно третинним і систематичним реліктом, східнокарпатським ендеміком та третинним реліктом є *Mellitis mellissophyllum* L., а *Equisetum telmateia* L., *Helleborus purpurascens* Waldst. et Kit., *Atropa bella-donna* та низка інших є реліктами аркто-третинних широколистяних лісів. Десять реліктів та два ендеміки (*Gentiana laciniata*, *Centaurea carpatica*) занесені до Червоної книги України. Фактична кількість ендеміків і реліктів значно більша, наявні види, знаходження яких на досліджуваній території і таксономічне положення остаточно не встановлено. Для вирішення цієї проблеми необхідні подальші флористичні дослідження.

На основі аналізу до Регіонального червоного списку віднесено 38 видів вищих рослин, що становить 9,3% від загальної кількості рідкісних, ендемічних, реліктових і пограничноареальних видів та підвидів судинних рослин Українських Карпат [2].

До Європейського Червоного списку включено *Pulmonaria filarszkyana*, а *Campanula abietina* – до Бернської конвенції (Додаток 1. 1998 р.).

Найчисленнішу групу раритетних таксонів (26 видів, 13 родів) налічує родина *Orchidaceae*. Рід *Dactylorhiza* представлений п'ятьма видами, *Orchis* – чотирма, *Epipactis* та *Gymnadenia* – трьома, решта родів – одним видом. Усі *Orchidaceae* охороняються у світовому масштабі, вони включені до Конвенції про міжнародну торгівлю видами дикої фауни і флори, що перебувають під загрозою зникнення (CITES, Вашингтон, 1979 р.). Слід відмітити, що інвентаризаційними дослідженнями наразі не підтверджено наявності на території парку *Spirantes spiralis* (L.) Chevall., який вказується для території Косівщини на основі гербарних колекцій Львівського національного університету ім. І. Франка (LW), а також *Ptarmica lingulata* Waldst. et Kit., який зібраний на полонині Прелуки (Космацьке лісництво) і зберігається в гербарії кафедри ботаніки Чернівецького національного університету ім. Ю. Федьковича (CHER). Отже, раритетний генофонд флори НПП „Гуцульщина” досить багатий – 85 видів, або 9,7% від загальної кількості видів судинних рослин. Частка рідкісних видів НПП „Гуцульщина” є більшою, ніж в найближчих НПП „Вижницький”, НПП „Галицький”, ПЗ „Горгани”, що зумовлено більшою площею та різноманітністю фізико-географічних умов. Із карпатських об'єктів ПЗФ багатше флористичне розмаїття, в тому числі і раритетної складової, є лише у Карпатському біосферному заповіднику та у Карпатському НПП, що зумовлено їх великою площею, значною гетерогенністю ландшафтів і наявністю представників флори декількох високогірних масивів.

Фауна. Наявність різноманітних ландшафтів на території парку зумовлює його значну фауністичну різноманітність. Тут на порівняно невеликій території зосереджене поєднання фауни рівнинної та гірської зон (7). За матеріалами інвентаризації попередньо зареєстровано 999 видів тварин (табл. 3), з яких 68 занесені до Червоної книги України [9, 10]. Серед них: *Meles meles* L., *Sorex alpinus* Schinz, *Ursus arctos* L., *Lutra lutra* L., *Mustela erminea* L., *M. lutreola* L., *Felis silvestris* Schreb., *F. lynx* L., *Neomys anomalus* Cabr., *Rhinolophus hipposideros* Bechst., *Arvicola terrestris* L., *Barbastella barbastella* Schreb., *Ciconia nigra* L., *Bucephala clangula* L., *Circus cyaneus* L., *C. macrourus* (S.G.Gmelin), *Aquila chrysoetos* L., *A. pomarina* Brehm., *Hieraaetus pennatus* Gm., *Circaetus gallicus* Gm., *Falco peregrinus* Tuns., *Tetrao urogallus* L., *Grus grus* L., *Bubo bubo* L., *Aegolius funereus* L., *Glaucidium passerinum* L.,

Strix uralensis Pall., *Lanius excubitor* L., *Coronella austriaca* Laur., *Elaphe longissima* Laur., *Triturus montadoni* Boulng., *T. alpestris* Laur., *Salamandra salamandra* L., *Hucho hucho* L., *Zingel streber* Sieb., *Eudontomuzon mariae* Berg., *Calopteryx virgo* L., *Anax imperator* Leach., *Cordulegaster annulatus annulatus* (Latr.), *Calosoma sycophanta* L., *Ocyopus olens* (O.F.Mull.), *Emus hirtus* (L.), *Lucanus cervus* L., *Osmoderma eremita* Scop., *Aromia moschata* L., *Rosalia alpine* L., *Xylocopa valga* Gerst., *Bombus muscorum* (F.), *B. pomorum* (Panz.), *Papilio machaon* L., *Iphiclides podalirius* L., *Parnassius mnemozyne* L., *Limenitis populi* L., *Apatura iris* L., *Nymphalis xanthomelas* (Esper.), *N. album* (Esper.), *Polyommatus daphnis* (Den.et Schiff.), *Acherontia atropos* L., *Proserpinus proserpina* (Pall.), *Eudia pavonia* L., *Aglia tau* L., *Endromis versicolora* L., *Catocala fraxini* L., *C. sponsa* L., *Callimorpha quadripunctaria* (Poda), *C. dominula* L., *Hirudo medicinalis* L.

Таблиця 3

**Склад систематичних груп фауни НПП „Гуцульщина”
(станом на 01.09.2008 р.)**

Клас	Кількість видів	Занесені до Червоної книги України	Бернська конвенція (додатки 2-3)	Боннська конвенція (додаток 2)	CITES	ЄЧС
<i>Mammalia</i>	51	11	35	7	5	6
<i>Aves</i>	158	17	150	58	26	1
<i>Reptilia</i>	7	2	7			
<i>Amphibia</i>	14	3	13			
<i>Pisces</i>	34	2	11			2
<i>Cyclostomata</i>	1	1	1			1
<i>Crustacea</i>	2	1				
<i>Loricata</i>	2					1
<i>Mollusca</i>			1			
<i>Bivalvia</i>	1		1			
<i>Annelidae</i>	15	1	1			1
<i>Insecta</i>	714	30	1			6
Разом:	999	68	221	65	31	18

Найчисленнішими є комахи, їх проінвентаризовано 714 видів, з яких 30 є рідкісними і зникаючими. Цікавою є родина жуків-турунів, що нараховує 90 видів, серед яких 6 ендемічних видів: загальнокарпатські – *Trechus latus* Putz., *Pterostichus foveolatus* Duft., *P. pilosus* (Host), південно-східнокарпатський *Trechus carpaticus* Ryb., східнокарпатські – *Carabus zawadzki* Krtz., *Trechus pulpani* Res. В Українських Карпатах трапляються 26 ендемічних видів турунів (5, 6), з яких на території парку виявлено 23%. Популяція *Trechus carpaticus*, що виявлена в Космацькому лісництві на горі Грегит в ялиновому пралісі, є досить численною. Серед хребетних ендеміком є тритон карпатський, що трапляється в зоні букових та мішаних (буково-ялиново-ялищевих) лісів парку.

Багато видів тварин мають охоронний статус різних конвенцій: 221 вид охороняється Бернською конвенцією, 65 – Боннською конвенцією, 31 – віднесений до списку CITES, 18 – до Європейського червоного списку. З ссавців до Європейського червоного списку занесено 6 видів. Для проживання великих хижаків – *Ursus arctos*, *Canis lupus* L., *Felis lynx*, потрібні малопорушені, багаті поживою біотопи, яких на території парку залишилося мало і тільки у високогір'ї. *Lutra lutra* трапляється в річках Рибниця, Пістинька, Лючка, Черемош та їх притоках. Вона постійно мігрує в пошуках поживи. З птахів до Європейського Червоного списку віднесений *Crex crex* L., а в останні роки на території парку відмічено зростання його чисельності. З класу риб до Червоної книги України і Європейського Червоного списку віднесені *Hucho hucho* L. і *Zingel streber* L.

Через нераціональне природокористування деякі види тварин стали рідкісними і їм загрожує цілковите зникнення. Це, передовсім, *Mustela lutreola*, *Felis lynx*, *F. silvestris*, *Hieraetus pennatus*, *Bubo bubo*, *Tetrao urogallus*, *Elaphe longissima*, *Hucho hucho* і інші. Стан популяцій *Meles meles*, *Lutra lutra*, *Ciconia nigra*, *Strix uralensis*, *Salamandra salamandra*, *Triturus montadoni* та *T. alpestris* на території парку не є критичним.

Оселища рідкісних та зникаючих видів беруться на облік, за ними ведуться систематичні спостереження, розробляються заходи збереження та відтворення їх чисельності.

Проблема збереження та відтворення загрожених видів і біотичного різноманіття загалом є дуже важливою і, на жаль, ще не до кінця усвідомленою суспільством, а заходи щодо ренатуралізації окремих видів і фітоценозів ще не посідають належного місця в природоохоронній діяльності, вірніше такі заходи перебувають в зародковій стадії. Нами розроблена „Програма ренатуралізації раритетних видів рослин, тварин, середовищ”, яка передбачає:

- вивчення стану популяцій загрожених видів;
- вивчення стану раритетних середовищ;
- розроблення оптимальних способів ренатуралізації порушених фітоценозів;
- створення банку репродукційного матеріалу раритетних видів;
- створення селекційно-репродукційних ділянок;
- реконструкцію порушених природних середовищ.

Інвентаризація біорізноманіття триває. З об'єктивних причин деякі групи рослин (лишайники, листяні мохи й деякі інші мохоподібні, водорості), грибів і тварин (молоски, комахи, ґрунтова і водна фауна) не охоплені інвентаризацією або проінвентаризовані лише частково. Безперечно, список рослин і тварин поповниться новими видами, в тому числі й рідкісними.

Висновки

Попередній аналіз флористичного та фауністичного різноманіття, наявність значної кількості раритетних таксонів різного рангу свідчить про цінність території НПП „Гуцульщина” і її важливе значення для становлення Національної та Пан-Європейської екологічних мереж.

1. Библи К., Джонс М., Марсен С. Методы полевых экспедиционных исследований // Исследования и учеты птиц. – М.: Союз охраны птиц России, 2000. – 186 с.
2. Малиновський К., Царик Й., Кияк В., Нестерук Ю. Рідкісні, ендемічні, реліктові та погранично-ареальні види рослин Українських Карпат. – Львів: Ліга-Прес, 2002. – 76 с.
3. Определитель высших растений Украины / Ред. Доброчаева Д.Н., Котов М.Н., Прокудин Ю.Н. – К.: Фитосоциоцентр, 1999. – 548 с.
4. Природа Івано-Франківської області / Ред. К.І. Геренчук. – Львів: Вища школа, 1978. – 160 с.
5. Різун В.Б. До вивчення угруповань жуків-турунів (*COLEOPTERA, CARABIDAE*) Національного природного парку „Гуцульщина” // Наук. зап. Держ. природозн. музею НАН України. – Львів, 2003. – Т. 18. – С. 77-84.
6. Різун В.Б. Туруни Українських Карпат. – Львів, 2003. – 210 с.
7. Фесенко Г.В., Бокотей А.А. Птахи фауни України. – Київ, 2002. – 412 с.
8. Червона книга України: рослинний світ. – Київ, 1996. – 608 с.
9. Червона книга України: тваринний світ. – Київ, 1994. – 462 с.
10. Чередарик М.І., Хлус Л.М., Скільський І.В. Рідкісні тварини Буковини та проблеми їх охорони: сторінками Червоної книги. – Чернівці: Золоті литаври, 2001. – 176 с.

Національний природний парк „Гуцульщина”, м. Косів, Івано-Франківська обл.
e-mail: gutsulpark@rambler.ru

Короткі повідомлення

581.9 (477):582.594.2

І.М. Кваковська

***SPIRANTHES SPIRALIS* (L.) CHEVALL. (ORCHIDACEAE)
В УЖАНСЬКОМУ НАЦІОНАЛЬНОМУ ПРИРОДНОМУ ПАРКУ**

Spiranthes spiralis (L.) Chevall. (Orchidaceae) – європейсько-середземноморський вид на північно-східній межі поширення. Його ареал охоплює Центральну і Атлантичну Європу, Середземномор'я, Західне Закавказзя і Малу Азію [1].

Трапляється від низовин до нижнього гірського поясу на сухих пасовищах і вологих луках на слабко вапнякових і кислих ґрунтах в найрізноманітніших угрупованнях [7].

В Україні вид занесений до Червоної книги як вразливий, відомий досі лише з кількох місцевиростань на Опіллі та північній межі Прикарпаття [1].

Охороняється на прилеглих територіях Словаччини і Польщі, де є критично zagrożеним таксоном [4, 7].

Під час флористичних досліджень у вересні 2006 року нами було виявлено два місцезнаходження *Spiranthes spiralis* на території Ужанського національного природного парку, в околицях с. Домашин, на південно-східному схилі.

Одна генеративна особина була знайдена на висоті 450 м н. р. м. на пасовищі, що належить до класу *Molinio-Arrhenatheretea* R.Тх. 1937, порядку *Cynosurion* R.Тх. 1937, асоціації *Lolio-Cynosuretum* R.Тх.1937 [6]. Проективне покриття – 80%: *Plantago lanceolata* L. (1), *Bellis perennis* L. (1), *Prunella vulgaris* L. (+), *Leontodon hispidus* L. (+), *Ranunculus repens* L. (+), *Lolium perenne* L. (+), *Cynosurus cristatus* L. (+), *Medicago lupulina* L. (+), *Potentilla reptans* L. (+).

Одна генеративна особина була знайдена на висоті 600 м на луці, де проходить сукцесійний процес заростання *Betula pendula* Roth. Тут також спостерігається періодичний випас. Лука належить до класу *Nardo-Callunetea* Prsg 1949, порядку *Violion caninae* Schwick. 1944, угруповання *Polygalo-Nardetum* Prsg 1953 [6]. Проективне покриття трав'яного покриву – 85%: *Thymus pulegioides* L. subsp. *chamaedrys* (Fries) Guşuleac (+), *Polygala vulgaris* L. (+), *Nardus stricta* L. (1), *Potentilla erecta* (L.) Răuschel (+), *Hieracium pilosella* L. (1), *Trifolium repens* L. (1), *Cynosurus cristatus* (+), *Leontodon hispidus* (1), *Carlina vulgaris* L. (+), *Euphrasia arctica* Lange ex Rostrup subsp. *slovaca* Yeo (+), *Setaria pumila* (Poiret) Schultes (+), *Agrostis capillaris* L. (+), *Juncus squarrosus* L. (+), *Lycopodium clavatum* L. (1), проективне покриття мохів – 40%.

Під час детально-маршрутних обстежень території Ужанського НПП в серпні 2008 року, в околицях с. Сіль були виявлені нові місцезнаходження *S. spiralis*.

Нові локалітети розміщені на право- та лівобережній частині потоку Шугайдуський, який є правою притокою р. Уж. Всього було виявлено 13 популяцій, які розміщені в межах висот 322-401 м. Популяції нечисленні, складаються з 1-61 генеративних особин. Загальна чисельність у всіх локалітетах становить 222 генеративні особини, з щільністю $1,86 \pm 0,18$ генеративних особин/1м². Висота генеративних рослин складає $16,72 \pm 0,67$ мм, довжина суцвіття $6,92 \pm 0,49$ мм, кількість квітів на одну особину $15,34 \pm 0,87$. Всі нові локалітети виявлені на луках, які належать до угруповань *Lolio-Cynosuretum* і використовуються протягом

вегетативного сезону як пасовища для корів та кіз. Висота трав'яного покриву складає 20-30 см. Найбільшу кількість особин (61 генеративна особина) виявлено на дуже витолоченій луці, еродована площа становить близько 5%. Було досліджено також прилеглі до виявлених місцевиростань луки, які використовуються як сінокоси. *S. spiralis* на цих ділянках не знайдено. Отже, можна зробити висновок, що оптимальним місцем вирощання для *S. spiralis* є луки, що використовуються як пасовища.

В усіх виявлених локалітетах за допомогою GPRS Garmin було знято координати і складено цифрову карту поширення, яка зберігається в науковому відділі УНПП. Закладено постійні пробні площі для ведення довгострокового моніторингу за станом популяцій.

Найближчі відносно до знайдених місцевиростань *S. spiralis* розташовані на прилеглій території Словаччини, у національному парку „Полоніни”, які датуються 1948-1987 роками. Тут відомо 8 місцезнаходжень цього виду [4, 5]. За останні роки, за повідомленнями колег із національного парку „Полоніни”, *S. spiralis* не знаходять у цих локалітетах, що пояснюється ними припиненням господарювання, а саме випасу.

Номенклатуру таксонів прийнято, згідно *Flora Europaea*, зі змінами, згідно Л.О. Тасенкевич [2]. Гербарний зразок *S. spiralis* зберігається у гербарії Державного природознавчого музею НАН України у м. Львові (LWS).

Отримана інформація розширює відомості про поширення *S. spiralis* виду на території України і може бути використана для підготовки третього видання Червоної книги.

1. Собко В.Г. Науки заповідне зілля. – К.: Фітосоціоцентр, 2005. – 452 с.
2. Тасенкевич Л. Природна флора Карпат. Список видів судинних рослин. – Львів: Державний природознавчий музей НАН України, 1998. – XIII+610 с.
3. Червона книга України. Рослинний світ / Відп. ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонко. – К.: УЕ, 1996. – 608 с.
4. Čeřovský J., Feráková V., Holub J., Maglocký S., Procházka F. Červená kniha ohrozených a vzacnych druhov rastlín a živočichov SR a ČR. Vol. 5. Vyššie rastliny. – Bratislava: Príroda a.s., 1999. – 456 p.
5. Hadač E., Terray J. a kol. Kvetena Bukovských vrchov. – Bratislava: Príroda, 1991 – 182 s.
6. Matuszkiewicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. – Warszawa: PWN, 2001. – 537 s.
7. Polska Czerwona księga roślin. Paprotniki i rośliny kwiatowe. Wyd. 2 / Red.: R. Kaźmierczakowa, K. Zarzycki. – Kraków: Inst.botaniki im. W. Szafera PAN, Inst. Ochrony Przyrody PAN, 2001. – 664 s.

Ужанський національний природний парк, смт. Великий Березний, Закарпатська обл.
e-mail: naukaunpp@rambler.ru

УДК 595.773.1:504.2 (477.43)

Р.Ю. Панін

НОВІ ЗНАХІДКИ ЖУКІВ-ТУРУНІВ (COLEOPTERA: CARABIDAE) У ЗАХІДНОМУ РЕГІОНІ УКРАЇНИ

Тотальний антропогенний вплив (вирубування лісів, осушувальна меліорація, розорювання земель, застосування пестицидів та інсектицидів, випас худоби тощо) на екосистеми регіону, який зростає протягом останнього століття, корінним негативним чином вплинув на чисельність рідкісних, стенотопних і з великими розмірами тіла представників ентомофауни. Багато видів, зокрема жуків-турунів, стали надзвичайно рідкісними, інші не траплялися у зборах понад 70 років.

З іншого боку, вимоги до середовища існування більшості видів рідкісних комах або невідомі, або недостатньо досліджені. Такий стан справ вимагає інтенсифікації досліджень і проведення їх кваліфікованими спеціалістами. За останні роки на порівняно незайманих ділянках природних ділянок були виявлені оселища низки рідкісних і таких, що перебувають під загрозою зникнення видів жуків-турунів. Збереження цих ділянок є одним із невідкладних завдань і головних умов збереження регіонального біорізноманіття.

***Carabus (Limnocarabus) clathratus* Linnaeus, 1761**

Локально трапляється в усіх західних областях України, крім гірських районів Карпат (Ризун, 1990; Ризун, 2003), рідкісний. Гігрофіл.

Виявлений в Малому Поліссі в ок. м. Кам'янка-Бузька, Львівської обл. на березі лісового болота, під корою, навесні і восени 2005 і 2006 рр.

***Carabus (Trachycarabus) estreicherii* Fischer von Waldheim, 1822**

У західних областях України відомий з Поділля і півдня Малого Полісся (ок. м. Броди) [2, 3, 5-10].

Зібраний вперше за повоєнні роки в ґрунтові пастки Барбера 12.05-2.06.2007 р. в ок. с. Ясенів Бродівського р-ну Львівської обл. на невеликій (1-1,5 га) степовій ділянці. Біотопом виду є збережений осередок степової рослинності, який зазнає значної трансформації внаслідок інтенсивного випасу худоби та весняного випалювання сухої трав'яної рослинності.

***Carabus (Eucarabus) ullrichii* Germar, 1824**

Середньоєвропейський вид, в Україні – західна частина; в Українських Карпатах: Передкарпаття, Бескиди, Рівна, Вулканічний хребет і Закарпатська низовина [2].

Для Товтрового пасма виявлений вперше: ок. с. Кам'янки, Підволочиський р-н, Тернопільська обл. Зібрані особини характеризуються дещо заокругленішими надкрилами та гранулами у проміжках елітр.

Крім згаданих вище видів, заслуговують на увагу знахідки у буковому лісі деяких монтанних видів роду *Carabus* в околицях с. Вибранівка, Жидачівського р-ну, Львівської обл. (Опілля). Зокрема, слід відзначити: ***Carabus (Platycarabus) irregularis montandoni* Buysson, 1882**, ***C. (Hygrocarabus) variolosus* Fabricius, 1787**, ***C. (Chaetocarabus) intricatus* Linnaeus, 1761**. Підтвердження існування життєздатних популяцій цих видів жуків-турунів свідчить про добру збереженість цього лісового масиву.

***Blethisa multipunctata* (Linnaeus, 1758)**

Голарктичний вид, розповсюджений в Середній і Пн. Європі, Сибіру і Пн. Америці [4], у гірських районах Українських Карпат не виявлений [2]. Релікт льодовикової епохи, стенотопний гігрофільний вид, трапляється локально, рідкісний.

Виявлений 20-25.05.2007 р. в ок. м. Камянки-Бузької Львівської обл. на березі лісового болота та 20.04-6.05.2008 р. в урочищі „Заливки” природного заповідника „Розточчя”, ок. смт Івано-Франкове Яворівського р-ну Львівської обл.

Таким чином, вперше за останні 70 років виявлено жука-туруна *C. estreicheri* Fisch. von Waldh. в ок. с. Ясенів Бродівського р-ну Львівської обл. Наведена інформація про нові знахідки жуків-турунів: *Carabus clathratus* L., *C. ullrichii* Germ., *C. irregularis montandoni* Buys., *C. variolosus* F., *C. intricatus* L., *Blethisa multipunctata* (L.) у західному регіоні України, яка розширює їхні ареали.

1. Ризун В.Б. Жужелицы (*Coleoptera, Carabidae*) родов *Calosoma* Web., *Carabus* (L.), *Cychrus* F. // Каталог музейных фондов. Сб. науч. тр. – Львов, 1990. – С. 137-166.
2. Ризун В.Б. Туруни Українських Карпат. – Львів, 2003. – 210 с.
3. Якобсон Г.Г. Жуки России, Западной Европы и сопредельных стран. – Спб., 1905. – 1024 с.
4. Burakowski B., Mroczkowski M., Stefańska J. Katalog fauny Polski. Cz. 23. Chrząższe (*Coleoptera*). Biegaczowate – *Carabidae*. Cz. 1. – Warszawa: Państwowe wyd-wo naukowe, 1973. – 2. – 233 s.
5. Łomnicki M. Spisy chrząszczów. Małkowice obok Grodka (okręg Lwowski), także okolicy Tarnopola // Spraw. Kom. Fizyograf. – Kraków, 1868. – 2. – S. 153.
6. Łomnicki M. Zapiski z wycieczki podolskiej odbytej w roku 1869 pomiędzy Seretem, Zbruczem a Dniestrem // Spraw. Kom. Fizyograf. – Kraków, 1870. – 4. – S. 41-85.
7. Łomnicki M. Wykaz chrząszczów czyli Tęgopokrywych (*Coleoptera*) ziem polskich (Catalogus coleopterorum Poloniae) // Kosmos. – Lwów, 1913. – 38. – S. 21-155.
8. Nowicki M. Przyczynek do owadniczej fauny Galicyi. – Kraków, 1864. – S. 3-12.
9. Nowicki M. Verzeichniss galizischer Käfer // Beitrage zur Insektenfauna Galiziens. – Kraków, 1873. – S. 7-52.
10. Rybiński M. Wykaz chrząszczów zebranych na Podolu galicyjskiem przy szlaku kolejowym Złoczów-Podwołoczyska w latach 1884-1890 // Spraw. Kom. Fizyograf. – Kraków, 1903. – 37. – S. 57-175.

ТРК "Міст-Медіа", м. Львів
e-mail: rpanin@mail.ru