
Н.А. ПАШКЕВИЧ

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, МСП-1, Київ, 01601
paninata@bigmir.net

АДАПТАЦІЙНА МІНЛИВІСТЬ ХВОЇ *PINUS SYLVESTRIS* L. В ЕКСТРЕМАЛЬНИХ УМОВАХ МІСЦЕЗРОСТАННЯ

К л ю ч о в і с л о в а: хвоя, анатомо-морфологічні ознаки, мінливість, екстремальні умови, екологічні фактори, кореляція

N.A. PASHKEVICH

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

ADAPTATION VARIABILITY OF NEEDLES *PINUS SYLVESTRIS* L. IN EXTREME HABITAT CONDITIONS

As a model, was investigate phenotypical difference of needles two populations of *Pinus sylvestris* depending on influence of ecological factors in different ecotopes. Ascertain that needle of population from swamp and chalky slopes have general anatomo-morphological traits, wich formed depending on influence of complecs limiting factors: acidity, carbonate contents and humidity of soil.

К e y w o r d s: needles, anatomo-morphological traits, variability, extreme conditions, ecological factors, correlation

Н.А. ПАШКЕВИЧ

Інститут ботаніки ім. Н.Г. Холодного НАН України, г. Киев

АДАПТАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ХВОИ *PINUS SYLVESTRIS* L. В ЕКСТРЕМАЛЬНИХ УСЛОВИЯХ МЕСТОПРОИЗРОСТАНИЯ

На примере двух популяций *Pinus sylvestris* s.l. из разных экотопов мы исследовали фенотипические отличия хвои, которые формируются под влиянием экологических факторов. Установлено, что хвоя популяций со сфагнового болота и меловых склонов имеет общие анатомо-морфологические характеристики, которые сформировались под действием комплекса лимитирующих факторов кислотности, карбонатности и влажности почв.

К л ю ч е в ы е с л о в а: хвоя, анатомо-морфологические признаки, изменчивость, экстремальные условия, экологические факторы, корреляция

Вступ

Багато уваги в науковому світі приділяється вивченню поведінки рослин у різних кліматичних зонах [2], у різних екологічних умовах [7, 9, 10], але обмаль праць, присвячених виявленню тенденцій адаптаційних змін у разі зміни умов зростання. Як відомо, найчутливішим органом рослини є листок, тому проблема вивчення адаптації вегетативних органів у різних

© Н.А. ПАШКЕВИЧ, 2006

екологічних умовах набуває все більшої актуальності. На прикладі двох популяцій *Pinus sylvestris* s.l. з різних екоотопів ми досліджували фенотипічні відмінності хвої, що формуються під впливом екологічних факторів.

Об'єкти дослідження

Перша популяція з мезотрофного болота природного заповідника (ПЗ) «Черемський» представлена пригнобленими деревами до 2—3 м заввишки з овальною кроною. Багато дослідників таку форму болотної сосни виділяли в особливу різновидність [17]. Є дані, що після зміни умов існування болотна сосна здатна набути цілком нормального вигляду [4]. Друга популяція — це сосна з крейдяних відслонень відділення Українського природного степового заповідника «Крейдяна флора», що завжди привертала багато уваги, і яку в різних працях часто розглядають у різних рангах: екотипу, підвиду і навіть виду [3, 12, 14, 18]. Ця популяція представляє так звані гірські бори з Донецької височини, поширені на крутих берегах р. Сіверський Донець. Сосна тут росте на малопотужних редзинах з виходами карбонатів. Це дерева до 30 м заввишки, з широкою зонтикоподібною кроною.

Методика дослідження

У межах кожної локальної популяції збирали по 10 дворічних хвоїнок з 25—40 дерев (окремо з кожного дерева) і фіксували у 70%-му розчині спирту. З середньої частини довжини голки (10 голок кожної особини) було зроблено зрізи, які переведені у постійні препарати. Таким чином, одна популяція була представлена 250—300 вимірами кожної ознаки, що забезпечує достовірність результатів.

Для дослідження популяцій видів роду *Pinus* використано 11 анатомо-морфологічних ознак:

- 1 довжина хвої (мм)
- 2 число продихових рядів на опуклому боці хвоїни
- 3 число продихових рядів на плескату боці хвоїни
- 4 число продихів на опуклому боці хвоїни (на 2 мм довжини голки)
- 5 число продихів на плескату боці хвоїни (на 2 мм довжини голки)
- 6 число смоляних каналів на опуклому та плескату боках хвоїни
- 7 ширина поперечного зрізу хвоїни (мкм)
- 8 висота поперечного зрізу хвоїни (мкм)
- 9 найменша відстань між провідними пучками центрального циліндру (мкм)
- 10 висота клітин епідермісу на плескату боці (мкм)
- 11 ширина клітин епідермісу на плескату боці (мкм).

Для кореляції отримання даних зроблено додаткові розрахунки відношень (ознаки 12—15):

- 12 **коефіцієнт Марцета**: [найменша відстань між провідними пучками центрального циліндру (9) x ширина поперечного зрізу хвоїни (7)/ висота поперечного зрізу хвоїни (8)]

- 13 число продихових рядів на опуклому боці хвоїни (2) /число продихових рядів на її плескатому боці (3)
- 14 висота поперечного зрізу хвоїни (8) /ширина її поперечного зрізу (7)
- 15 ширина клітин епідермісу на плескатому боці (11) /висота клітин епідермісу на плескатому боці (10).

Довжину голки міряли на свіжому матеріалі.

Результати досліджень проаналізовано та обчислено за допомогою комп'ютерної бази, обчислено середні значення, середнє квадратичне відхилення та коефіцієнт варіації, виявлено мінімальні та максимальні значення кожної ознаки, їх кореляцію між собою (через коефіцієнт Пірсона), що описує лінійну залежність між ознаками всіх досліджуваних популяцій. Усі ознаки досліджено на нормальний розподіл. Для представлення подібності та відмінності між досліджуваними об'єктами за 15-ма біометричними ознаками проведено кластерний аналіз (на евклідовій відстані методом найближчого сусіда [1, 11]).

Розраховано значення екологічних показників через синекологічні амплітуди [5] видів роду *Pinus*, що ростуть у природних умовах на території України. З цією метою зроблено геоботанічні описи тих ділянок, на яких зібрано хвою сосен, та проведено їх комп'ютерне опрацювання. Еконіші оцінювали на основі стабільності, що характеризується однотипністю й повторюваністю даних, та специфічності екологічних станів, в яких перебуває певна екосистема [16]. Еконіші оцінювали за фізіологічно найважливішими факторами середовища, під впливом яких формуються умови існування популяцій, показники яких розраховували на основі методики синфітоіндикації [5]. Це едафічні фактори (*Hd* — вологість, *Rc* — кислотність, *Tr* — сольовий режим ґрунту, *Nt* — вміст у ньому мінеральних форм азоту, *Ca* — карбонатів) та кліматичні (*Tm* — терморезим, *Kp* — континентальність, *Cr* — кріорезим).

Для порівняння ці показники перераховували у відсотки до максимального показника шкали. Для розрахунку внутрішньовидового та міжвидового перекриття еконіш використано D_e -аналіз [6].

Результати досліджень та їх обговорення

Pinus sylvestris, за літературними даними [8, 13], — це дерево 20-35 м заввишки з пірамідальною кроною. Для типової *P. sylvestris* характерна хвоя 4,5—7,5 см завдовжки, шириною 1200 мкм і близько 600 мкм висотою поперечного зрізу хвоїни [15].

Для популяції *P. sylvestris* з Черемського ПЗ характерна коротка хвоя (у середньому 3,9 см завдовжки), значна висота (727,7 мкм) та ширина (1452,7 мкм) поперечного зрізу хвоїни, а відстань між провідними пучками — близько 100 мкм, тоді як для типової *P. Sylvestris* — вдвічі більша (табл. 1).

За результатами аналізу популяції за коефіцієнтом варіації виявлено (рис. 1), що найменш сталими ознаками є число смоляних каналів (29,1

Таблиця 1. Середні значення *P. sylvestris* s. str. та досліджених популяцій *P. sylvestris*

№ анатомо-морфологічної ознаки	<i>P. sylvestris</i> s. str.	<i>P. sylvestris</i> з болота	<i>P. sylvestris</i> з крейдяних відслонень
1	6,44	3,85	5,13
2	9,22	10,10	10,19
3	8,18	9,27	9,16
4	22,61	24,57	24,92
5	22,13	23,86	24,39
6	9,35	9,07	12,05
7	1233,81	1452,65	1484,74
8	611,18	727,72	687,65
9	201,89	106,85	118,92
10	18,29	20,77	22,01
11	16,21	15,86	16,29
12	412,20	215,26	258,21
13	1,14	1,11	1,12
14	0,50	0,50	0,47
15	0,90	0,77	0,75

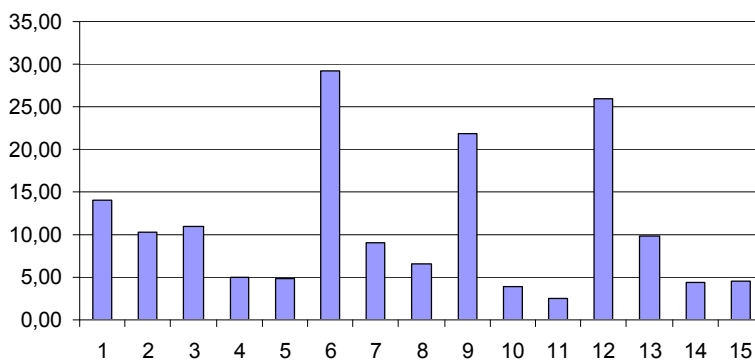


Рис. 1. Діаграма варіабельності ознак популяції *P. sylvestris* з Черемського природного заповідника (V). Тут і на рис. 3: 1—15 — номери ознак

Таблиця 2. Кореляція між ознаками популяції *P. sylvestris* з Черемського природного заповідника (V)

1	1,00											
2	0,30	1,00										
3	0,21	0,63	1,00									
4	0,20	-0,09	0,09	1,00								
5	0,00	-0,05	0,10	0,80*	1,00							
6	0,35	0,06	-0,13	0,26	0,09	1,00						
7	0,44	0,58	0,59	0,13	0,00	0,40	1,00					
8	0,48	0,54	0,50	0,23	0,06	0,36	0,88*	1,00				
9	0,21	0,41	0,33	0,03	0,04	0,22	0,71*	0,53	1,00			
10	-0,11	0,07	0,23	0,41	0,25	-0,04	0,26	0,23	0,25	1,00		
11	0,23	0,08	0,18	-0,03	-0,09	-0,14	0,13	0,10	0,22	0,11	1,00	
Ознаки	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	

Примітка: «*» — тут і в табл. 3 — рівень істотності < 0,01

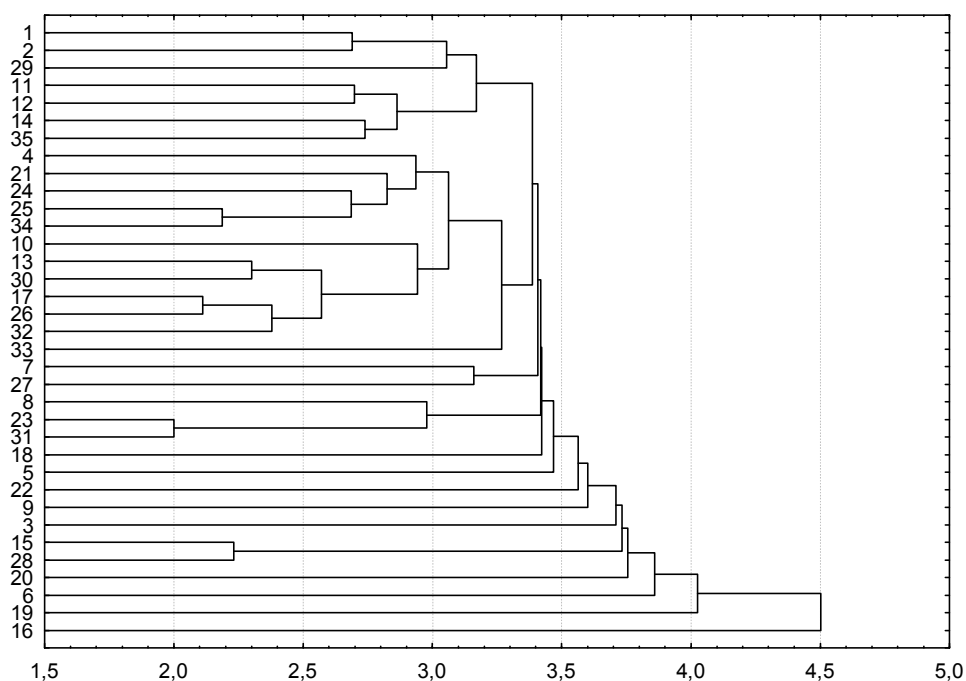


Рис. 2. Діаграма подібності окремих дерев у межах популяції *P. sylvestris* з Черемського природного заповідника (V)

%), та коефіцієнт Марцета (25,87 %), що є математичною залежністю між найменшою відстанню між провідними пучками та товщиною хвої, а найменш змінними — висота та ширина клітин епідермісу (лише 3,9 та 2,5 %, відповідно).

Істотну кореляцію (табл. 2) виявлено між шириною поперечного зрізу і висотою поперечного зрізу хвоїни (0,88), між числом продихів на опуклому та на плескатому боках хвоїни (0,80). Достовірна кореляція на рівні достовірності $< 0,01$ також спостерігається між шириною поперечного зрізу хвоїни та найменшою відстанню між провідними пучками центрального циліндру (0,71).

Для популяції з Черемського ПЗ кластерний аналіз виявив незначну відокремленість двох груп на евклідовій відстані 3,4 (рис. 2). Перша група характеризується короткою (в середньому 3,6 см) і тонкою (близько 1351 мкм за шириною і 694 мкм за висотою поперечного зрізу) хвоею, нечисленними смоляними каналами (близько 6) та невеликим значенням коефіцієнта Марцета (180,0). До другої групи відносяться особини з порівняно довгою (в середньому 4,1 см) та досить товстою (близько 1570 за шириною і 765 мкм за висотою поперечного зрізу) хвоею та порівняно великим (для *P. sylvestris*) значенням коефіцієнта Марцета (241,0). Інші особини утворюють рівномірний блок з неширокою (в середньому 1409 мкм), але досить високою (715 мкм) в поперечному зрізі хвоею. В цілому популяцію можна розглядати як достатньо цілісну.

Вище наведений аналіз засвідчує, що досліджувана популяція характеризується зменшенням довжини та збільшенням висоти й ширини

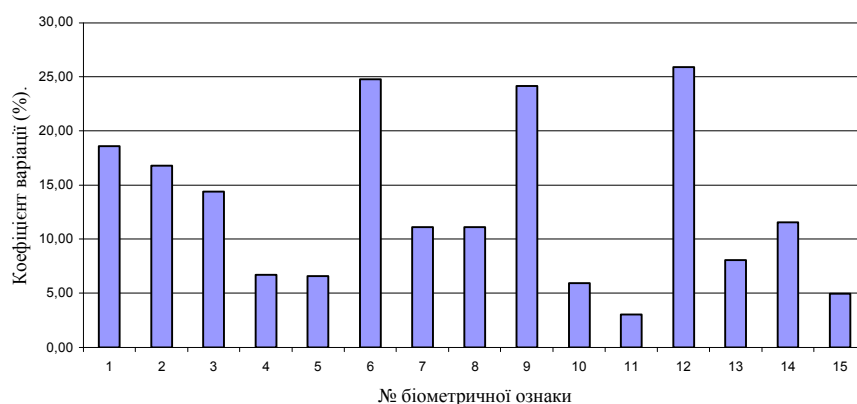


Рис. 3. Діаграма варіабельності біометричних ознак популяції *P. sylvestris* з «Крейдової флори»

Таблиця 3. Кореляція між біометричними ознаками популяції *P. sylvestris* з «Крейдової флори»

1	1,00											
2	0,40	1,00										
3	0,35	0,89*	1,00									
4	-0,24	-0,08	-0,15	1,00								
5	-0,24	-0,03	-0,08	0,90*	1,00							
6	0,33	0,66*	0,48	0,01	0,08	1,00						
7	0,35	0,53	0,46	-0,13	-0,11	0,51	1,00					
8	0,50	0,76*	0,69*	-0,11	-0,09	0,80*	0,48	1,00				
9	0,31	0,71*	0,73*	-0,09	0,03	0,61	0,56	0,71*	1,00			
10	-0,15	0,33	0,35	0,19	0,17	0,42	0,04	0,41	0,28	1,00		
11	-0,07	0,25	0,23	0,09	0,09	0,41	-0,04	0,45	0,26	0,58	1,00	
Ознаки	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	1

хвої. Такі фенотипічні відмінності можуть виникнути у відповідь на дію лімітуючого фактора, а саме перезволоження ґрунту. Деяка структурованість популяції є наслідком нерівномірності умов місцезростання. У цілому популяцію можна розглядати як достатньо цілісну.

Для особин популяції *P. sylvestris* з ПЗ «Крейдова флора» характерні коротка (5,1 см) і товста (1484,7 мкм в ширину та 687,7 мкм в товщину) хвоя і мала відстань між провідними пучками (лише 118,9 мкм). Для досліджуваної популяції встановлено значне число продихових рядів — як на опуклому (близько 10 рядів), так і на плескатому боках хвоїни (близько 9 рядів) та смоляних каналів (в середньому — 12). Цікавою особливістю є стовпчаста форма клітин епідермісу, при цьому висота епідерми в середньому становить 22 мкм.

Серед ознак з високою амплітудою варіабельності (рис. 3) найбільшими є значення кількості смоляних каналів (24,7 %), мінімальної відстані між провідними пучками (24,1 %) та коефіцієнта Марцета (25,9 %), а низька амплітуда характерна для ширини (3 %) та висоти клітин епідермісу (5,9 %).

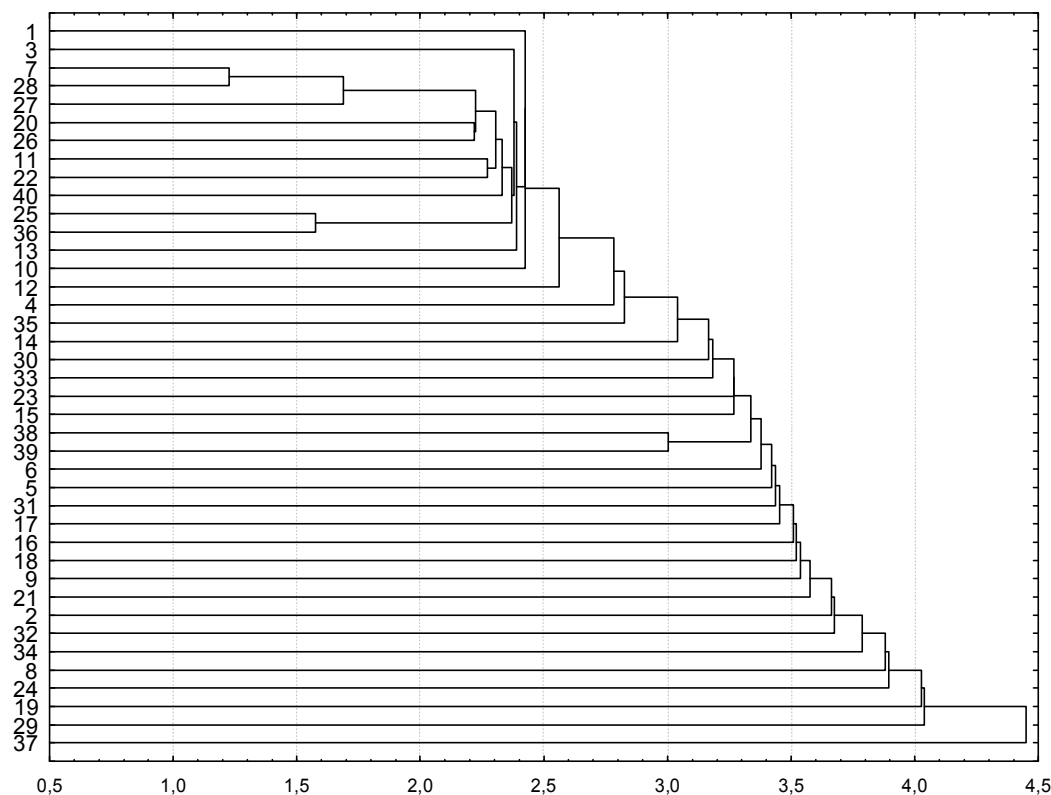


Рис. 4. Діаграма подібності окремих дерев в межах популяції *P. sylvestris* з «Крейдової флори»

Істотну кореляцію відзначено між кількістю продихів на опуклому та плескатому боках хвої (0,9), кількістю продихових рядів на опуклому та плескатому боках хвоїни (0,89), а також між кількістю смоляних каналів і висотою поперечного зрізу хвоїни (0,80) (табл. 3).

За кластерним аналізом 40 дерев популяції *P. sylvestris* з «Крейдової флори» об'єднуються в дві групи (рис. 4). Першу утворюють 13 особин (№ 3, 7, 10-13, 20, 22, 25-28, 36), що характеризуються нижчими значеннями всіх анатомо-морфологічних ознак, окрім товщини епідерми, яка для всієї вибірки в середньому становить 22 мкм. Решта особин об'єднується в другу групу на відстані від 2,6 до 4,1. Однак лише одна особина (№ 37) виходить за межі даного об'єднання, що становить 2,5 %. Таким чином, популяція є досить однорідною.

Проведений аналіз показав, що для популяції *P. sylvestris* з «Крейдової флори» характерно зменшення довжини, потовщення хвої та збільшення числа продихів і смоляних каналів. Це, ймовірно, є відповіддю на підвищений вміст карбонатів у ґрунті та недостатнє зволоження.

Висновки

З проведеного аналізу хвої видно, що вона у досліджених популяцій є дуже подібною. І не лише за фактичними вимірами хвої, але й за тенденціями варіабельності анатомо-морфологічних ознак найбільш мінливими виявилися ознаки довжини хвої, кількості смоляних каналів, відстані між

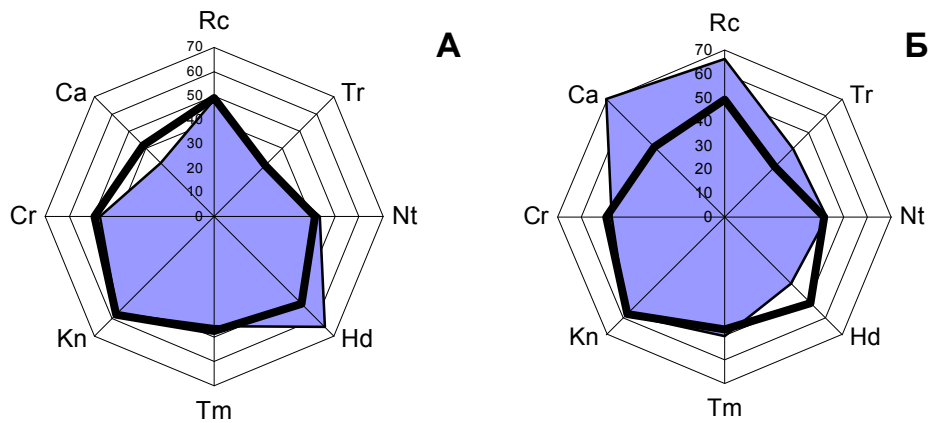


Рис. 5. Еконіші *P. sylvestris*: А — популяція з болота, Б — з крейдяних відслонень

провідними пучками та коефіцієнт Марцета. Хоча для популяції з крейдяних відслонень відзначено трохи вищий рівень варіабельності, що, можливо, пояснюється зростанням особин популяції з різницею в 5—20 м відносної висоти.

Таким чином, незважаючи на відмінні екологічні умови місцезростань, досліджені популяції зі сфагнового болота та крейдяних схилів мають багато спільних анатомо-морфологічних характеристик, які вирізняють їх серед типової *P. sylvestris*.

Хоча, звертаючи увагу на те, що кореляційні зв'язки між ознаками різні, можна дійти висновку, що анатомо-морфологічні адаптації до екстремальних умов виникали різними шляхами. Так, наприклад, в першому випадку збільшення ширини хвоїни, ймовірно, відбувалося за рахунок розтягування клітин мезофілу [9], а в другому — за допомогою збільшення кількості смоляних каналів, продихового індексу.

Можливо, ці фенотипічні особливості є захисною реакцією хвої на вплив лімітуючих екологічних факторів.

З метою вивчення популяцій було оцінено широту амплітуди восьми екологічних факторів, розраховано значення еконіш популяцій і представлено їх у формі циклограм (рис. 5). Жирною лінією на циклограмах окреслено середні значення для роду *Pinus* L.

Для *P. sylvestris* з крейдяних відслонень відзначено пониження кислотності ґрунту, підвищений рівень карбонатності та найнижче серед *P. sylvestris* значення вологості ґрунту. Цікавою є еконіша *P. sylvestris* з болота Черемського ПЗ. Для неї характерно дещо нижче за середнє значення карбонатності, тимчасом як вологість ґрунту досягає максимальне значення серед усіх еконіш сосни України [16]. Таким чином, досліджені популяції дуже відрізняються одна від одної за трьома екологічними чинниками, які для них є лімітуючими, а сама конфігурація еконіші є ніби перевернутою одна щодо одної.

Отже, аналіз хвої та еконіш популяцій показав, що виявлені для обох популяцій анатомо-морфологічні особливості хвої можуть спричинюватися лімітуючою дією комплексу екологічних факторів. Внаслідок того,

що для популяцій з аналогічними структурними адаптаціями хвої відзначено лімітуючий вплив одних і тих самих екологічних чинників, хоча і протилежних за значеннями: як значне підвищення, так і пониження кислотності ґрунту, високий і низький рівні карбонатності та максимальне і мінімальне значення вологості ґрунту спричинюють подібні для обох популяцій фенотипічні зміни хвої *P. sylvestris*. Вони виражаються у зменшенні довжини хвої та її потовщенні, збільшенні кількості продихів та продихових рядів, збільшенні площі провідного апарату та потовщенні епідермісу порівняно з хвоєю *P. sylvestris* із мезотрофних місцезростань.

1. Боровиков В.П. Популярное введение в программу STATISTICA. — М.: КомпьютерПресс, 1998. — 267 с.
2. Васильев Б.Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон. — Л., 1988. — 367 с.
3. Гончаренко Г.Г., Силян А.Е., Падутов В.Е. Генетическая структура популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и сосны меловой (*Pinus cretacea* Kalen.) и их таксономические взаимоотношения // Докл. АН СССР. — 1991. — **319**, № 5. — С. 1230—1234.
4. Горишина Т.К. Экология растений. — М.: Высш. шк., 1979. — 368 с.
5. Дідух Я.П., Плюта П.Г. Фітоіндикація екологічних факторів. — К.: Наук. думка, 1994. — 280 с.
6. Дідух Я.П., Ромащенко К.Ю. Теорія еконіші. Вимір широти перекриття // Укр. ботан. журн. — 2001. — **58**, № 5. — С. 529—541.
7. Ефремова Т.Т., Овчинникова Т.М., Суховольский В.Г. и др. Хвоя и побеги сосны обыкновенной на болотах как индикаторы типов условий произрастания // Krylovia. — 2001. — **3**, № 2. — С. 106—113.
8. Кондратюк Є.М. Дикоростучі хвойні України. — К., 1960. — 120 с.
9. Кордюм Е.Л., Сытник К.М., Бараненко В.В. и др. Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях — Киев: Наук. думка, 2003. — 280 с.
10. Коршиков И.И., Пирко Я.В. Генетическая изменчивость и дифференциация болотных и суходольных популяций сосны горной (*Pinus mugo* Turra) в высокогорье Украинских Карпат // Генетика. — 2002. — **38**, № 9. — С. 1235—1241.
11. Лакин Г.Ф. Биометрия: Уч. пос. для биол. спец. вузов. — 4-е изд., перераб. и доп. — М.: Высш. шк., 1990. — 352 с.
12. Лыпа А.Л. Определитель деревьев и кустарников (дикорастущих и культивируемых в УССР). — Киев: Изд-во КГУ, 1955. — Т. 1. — 229 с.
13. Определитель высших растений Украины / Доброчаева Д.Н., Котов, М.Н., Прокудин Ю.Н. и др. — Киев: Наук. думка, 1987. — 548 с.
14. Орлова Л.В. Систематический обзор дикорастущих и некоторых интродуцированных видов рода *Pinus* L. (Pinaceae) флоры России // Нов. систем. — Т. 33. — С.-Пб.: Изд-во С.-Пб. гос. хим.-фарм. акад., 2001. — С. 7—40.
15. Пашкевич Н.А. Фенотипічна мінливість хвої видів роду *Pinus* L. на території України // Укр. ботан. журн. — 2005. — **62**, № 5. — С. 657—665.
16. Ромащенко К.Ю., Дідух Я.П., Пашкевич Н.А. Синфітоіндикаційна оцінка видів роду *Pinus* L. України // Укр. ботан. журн. — 2004. — **61**, № 2. — С. 134—145.
17. Сукачев В.Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. — М.; Л., 1940.
18. Фомін О.В. Голонасінні // Флора УРСР. — Т. 1, вип. 2, — К.: Вид-во АН УРСР, 1938.

