



УДК 502.75:582.734.3:581.145/162

https://doi.org/10.53904/1682-2374/2023-25/16

О.А. Опалко¹, А.В. Конопелько², А.І. Опалко³Національний дендрологічний парк "Софіївка" НАН України
вул. Київська, 12а, м. Умань, Черкаська обл., 20300 Україна¹e-mail: opalko_o@ukr.net²e-mail: konopelko_alla@ukr.net³e-mail: opalko_a@ukr.net¹https://orcid.org/0000-0003-3081-0648²https://orcid.org/0000-0002-5214-6170³https://orcid.org/0000-0003-0664-378X

ОСОБЛИВОСТІ РЕПРОДУКТИВНОГО РОЗВИТКУ РІДКІСНИХ ВИДІВ РОДУ *MALUS* MILL. В УМОВАХ НАЦІОНАЛЬНОГО ДЕНДРОЛОГІЧНОГО ПАРКУ "СОФІЙВКА" НАН УКРАЇНИ

Яблуня, Червоний список МСОП, збереження *ex situ*, цвітіння, плодоношення, насінна продуктивність, життєздатність пилоквих зерен

ОСОБЛИВОСТІ РЕПРОДУКТИВНОГО РОЗВИТКУ РІДКІСНИХ ВИДІВ РОДУ *MALUS* MILL. В УМОВАХ НАЦІОНАЛЬНОГО ДЕНДРОЛОГІЧНОГО ПАРКУ "СОФІЙВКА" НАН УКРАЇНИ. О.А. Опалко, А.В. Конопелько, А.І. Опалко. – Одним із ефективних заходів зі збереження фіторізноманіття та пріоритетних напрямків діяльності ботаничних садів і дендрологічних парків у сфері охорони рослин є дослідження рідкісних і зникаючих видів в умовах *ex situ*. У складі колекції Національного дендрологічного парку "Софіївка" НАН України (НДП "Софіївка") культивуються та досліджуються понад 25 видів *Malus* (більшість з яких інтродуковані), а також низка сортів, форм та гібридів яблуні, з-поміж яких є занесені до Червоного списку МСОП види категорій "зникаючий" – *M. niedzwetzkyana* Dieck, та "майже під загрозою" – *M. trilobata* (Labill. ex Poir.) C.K.Schneid. З метою виявлення чинників, що можуть впливати на репродуктивний успіх рослин згаданих видів, що за критеріями МСОП характеризуються тенденцією зміни чисельності своїх популяцій, виконано порівняльний аналіз фертильності та життєздатності пилоквих зерен, а також потенційної та реальної насінної продуктивності. Для оцінювання репродуктивних характеристик досліджуваних видів за контрольний варіант було використано рослини *M. baccata* (L.) Borkh., виду, що був визначений у категорії "найменша осторога" та у групі "стабільна" за тенденцією зміни чисельності популяції. Обговорюються еколого-біологічні особливості рослин та антропогенні аспекти, що можуть призводити до зменшення чисельності популяцій рідкісних та зникаючих видів у природних ареалах. Зважаючи на те, що для репродуктивного успіху усіх квіткових рослин, і представників роду *Malus* зокрема, котрі у природних умовах розмножуються переважно насінням, необхідною умовою для успішного насінневого розмноження є процес перехресного запилення, що завдяки рекомбінаціям забезпечує необхідний для формування адаптивного потенціалу потік генів між окремими особинами рослинних популяцій, нами були досліджені якісні характеристики пилоквих зерен та показники насінної продуктивності рослин *M. niedzwetzkyana* й *M. trilobata* у порівнянні з показниками *M. baccata*. З'ясовано, що фертильність пилку рослин *M. niedzwetzkyana*, *M. trilobata* та *M. baccata* була в межах від 79,8 до 92,4%, натомість життєздатність пилоквих зерен *M. niedzwetzkyana* та *M. trilobata* – лише 5,0 та 7,3%, відповідно, що значно нижче показника життєздатності пилку рослин *M. baccata* (62,9%). Щодо кількості насінних зачатків на один плід міжвидові відмінності були несуттєвими, натомість за кількістю виповненого насіння в одному плоді показник *M. baccata* був 5,7±2,0, що понад удвічі більше ніж у *M. niedzwetzkyana* (2,6±1,1) і майже у 600 разів більше ніж у *M. trilobata*. Отримані результати дають підстави вважати, що рослини *M. niedzwetzkyana* адаптувалися до умов НДП "Софіївка" значно краще, ніж *M. trilobata*, що може пояснюватися філогенетичною близькістю *M. niedzwetzkyana* до широко культивованого виду *M. domestica* (Suckow) Borkh.

PECULIARITIES OF REPRODUCTIVE DEVELOPMENT OF RARE SPECIES OF *MALUS* MILL. IN THE CONDITIONS OF THE NATIONAL DENDROLOGICAL PARK "SOFIYIVKA" OF NAS OF UKRAINE. O.A. Opalko, A.V. Konopelko, A.I. Opalko. – The research of rare and endangered species in *ex situ* conditions is among the measures and priority areas

of activity of botanical gardens and dendrological parks in the field of plant protection, necessary for the preservation of phytodiversity. More than 25 species of *Malus* (most of which are introduced), and many cultivars, forms, and hybrids of apple trees, are cultivated and researched in the collections of the National Dendrological Park "Sofiyivka" of the National Academy of Sciences of Ukraine (NDP "Sofiyivka"), some of them are classified in the IUCN Red List as "endangered" – *M. niedzwetzkyana* Dieck and "near threatened" – *M. trilobata* (Labill. ex Poir.) C.K.Schneid. A comparative analysis of the fertility and viability of pollen grains, potential, and real seed productivity, was performed to identify factors that can affect the reproductive success of plants of the mentioned species, which are characterized in the IUCN according to the trend change of their numbers. Plants of the species *M. baccata* (L.) Borkh., which has been assessed in the category "least concern" and in the group "stable" according to the trend of population size change, was used as a control option for evaluating reproductive characteristics. Ecological and biological features of plants and anthropogenic aspects that can lead to a decrease in the number of populations of rare and endangered species in natural habitats are discussed. In consideration of the fact that the reproductive success of all flowering plants, and representatives of the *Malus* genus in particular, which in natural areas propagated mainly by seed reproduction, a necessary condition for the success of which is the process of cross-pollination, due to recombination, provides the necessary gene flow between individual plants for the formation of adaptive potential individuals of plant populations, we investigated the qualitative characteristics of pollen grains and seed productivity of *M. niedzwetzkyana* and *M. trilobata* plants' in comparison with the indicators of *M. baccata*. It ascertained that the pollen fertility of *M. niedzwetzkyana*, *M. trilobata*, and *M. baccata* plants ranged from 79.8 to 92.4%, instead the viability of *M. niedzwetzkyana* and *M. trilobata* pollen grains was only 5.0 and 7.3%, respectively, which is significantly lower than the viability index of *M. baccata* plant pollen (62.9%). In terms of the number of ovules per fruit, the difference between species was insignificant, however, when examining the number of filled seeds in a fruit, the indicator of *M. baccata* was 5.7 ± 2.0 , which is more than twice as much as in *M. niedzwetzkyana* (2.6 ± 1.1) and almost 600 times more than in *M. trilobata*. The obtained results give reason to believe that *M. niedzwetzkyana* plants adapted to the conditions of the "Sofiyivka" Park much better than *M. trilobata*, which can be explained by the phylogenetic relationships of *M. niedzwetzkyana* to the widely cultivated species *M. domestica* (Suckow) Borkh.

Яблуня (*Malus* Mill.) – рід родини Rosaceae Juss. підродини Amygdaloideae Arn., триби Maleae Small, підтриби Malinae Rev., що об'єднує переважно листопадні дерева середнього розміру, рідше чагарники, поширені у помірному й помірньо-теплому кліматі Північної Півкулі (Опалко, Конопелько, Опалко, 2016). Представники роду *Malus* відомі широкому загалу завдяки продовольчому значенню й повсюдному поширенню культивованих сортів яблуні, хоча нині зростає інтерес до окремих *Malus* як перспективних декоративних рослин, а також завдяки їхнім фармакологічним властивостям, корисним для лікування й профілактики багатьох хвороб. Необхідність всебічного дослідження рослин роду *Malus* зумовлюється насамперед перспективністю яблуні для плідництва й декоративного садівництва за сукупністю господарче-цінних властивостей, що можуть бути використані для поліпшення спадковості культивованих рослин, а також детермінується внутрішньовидовим поліморфізмом багатьох *Malus* spp. й здатністю до міжвидової гібридизації (Конопелько, 2023) та схрещування з видами інших родів триби Maleae, насамперед *Sydonia* Mill. та *Sorbus* L. (Федорончук, 2022).

Відповідно до різних контрольних списків рослин (<https://npgsweb.ars-grin.gov/>; <https://wfoplantlist.org/>; <https://powo.science.kew.org/>), у складі поліморфного роду *Malus* налічується від 36 до 64 визнаних видових назв, які в природі представлені складною дифузною системою популяцій, екотипів, форм і різновидів (Höfer, Meister, 2010). Природний ареал видів роду *Malus* охоплює лісові масиви помірної зони Північної півкулі, здебільшого світлі рідколісся, гірські схили або ущелини. У природній флорі Північної Америки нараховується чотири види яблуні, країн Європи – два види, а країн Азії – 31 вид, де найбільшим центром генетичного різноманіття визнається Китай (Bramel, Volk, 2019).

На території України аборигенними вважаються два види яблуні: *M. praecox* Borkh. та *M. sylvestris* (L.) Mill. (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999). За каталогом М.А. Кохна, рід *Malus* у дендрофлорі України на початок ХХІ ст. представлений 31 видом, що зосереджені у ботанічних садах, дендрологічних парках та старовинних ландшафтних і багатьох міських парках, а також у численних приватних садибах (Кохно, 2001). М.М. Федорончук (2022) для

території України вказує сім видів (разом з дикорослими й дичавіючими та найбільш часто культивованими видами), а також понад 30 видів, обмежено представлених у колекціях ботанічних садів та дендропарків. Щодо найбільш поширеного в плодових садах збірного виду – *M. domestica* (Suckow) Borkh., у складі котрого об'єднані всі культивовані сорти яблуні, що вирощуються в зонах теплого й помірною агрокліматичного поясу як плодова й декоративна рослина, хоча більшість із них ведуть свій родовід від сіянців, отриманих унаслідок спонтанної й штучної гібридизації культивованих сортів з багатьма дикорослими видами, наводяться дані про ряд синонімічних назв, з-поміж яких зазначається і *M. niedzwetzkyana* Dieck (відомий як середньоазійський вид, що зрідка культивується в садах і парках), і *M. praecox* Borkh., дикорослий вид, назва якого нині вважається незаконною – *nomen invalidum* (Федорончук, 2022). У нещодавно опублікованому дослідженні (Kolchenko et al., 2023) *M. niedzwetzkyana* описується як ендемік, занесений до Червоної книги Казахстану й Червоного списку деревних рослин Центральної Азії.

У Національному дендрологічному парку "Софіївка" вирощуються рослини понад 25 видів яблуні, а також низка сортів, форм та гібридів (Опалко, Конопелько, Опалко, 2016), більшість з яких було зібрано впродовж останнього десятиріччя.

Необхідність збереження, дослідження, колекціонування, вивчення властивостей та ознак, рослинних генетичних ресурсів роду *Malus* як сировини, необхідної для поліпшення спадковості культурних рослин, задокументовано у Міжнародному договорі про рослинні генетичні ресурси для виробництва продовольства й ведення сільського господарства (International Treaty ..., 2009).

Збереження генетичного різноманіття є фундаментальною проблемою природоохоронної біології, оскільки воно забезпечує сировину для еволюційних змін і, таким чином, потенціал адаптації до мінливого середовища (Aguilar et al., 2008). До руйнації компонентів існуючого біорізноманіття, зокрема генетичної структури видів рослин та їх популяцій, призводять антропоїзація та прогресуюча глобалізація, що відображується насамперед у зростанні техногенного забруднення довкілля та необґрунтованому надмірному використанні комерційно привабливих рослин (Опалко, Опалко, 2019). Колекції рослин в ботанічних садах та дендропарках є однією з ланок для збереження біологічного різноманіття та базою для проведення досліджень у систематиці, фізіології, молекулярній та еволюційній біології, садівництві та селекційних програмах, також забезпечують розмноження, поширення, охорону та популяризацію яблуні як важливої культурної рослини (Bramel, Volk, 2019). Дослідження видів культивованої дендрофлори, які охороняються червоними списками міжнародного та місцевого значення, є необхідною складовою для збереження та охорони генофонду рідкісних і зникаючих видів деревних рослин *ex situ*.

Хоча дикорослі генетичні ресурси яблуні наразі мають досить обмежене використання (Bramel, Volk, 2019), їм властивий широкий спектр стійкості до абіотичних і біотичних стресових чинників та набір інших корисних ознак (Kolchenko et al., 2023). Кліматичні зміни й антропогенне навантаження є основними зовнішніми чинниками, що впливають на збіднення генетичних ресурсів, зокрема і роду *Malus*, та можуть призводити до руйнації компонентів біорізноманіття, генетичної структури популяцій, видів чи навіть родів (Volk et al., 2015; Конопелько, 2023). Види рослин відрізняються за своєю поширеністю в природному світі, при чому багато видів вважають рідкісними через обмежене географічне поширення, низьку місцеву чисельність та/або спеціалізацію середовища існування (Boyd et al., 2022). Необхідною передумовою для розуміння рідкісності та розробки стратегій збереження популяцій дикорослих видів яблуні та інших рослин як у природі, так і поза межами природного ареалу, є наявність інформації, зокрема, щодо географічного розподілу видів і тенденції зміни їх чисельності, а також моніторинг процесів росту та визначення чинників, що можуть призводити до зниження чисельності популяцій та загибелі рослин (Yan et al., 2022; Lopez-Gallego & Morales-Morales, 2023). Таким, зокрема, є недостатнє вивчення біологічних характеристик, в тому числі особливостей репродуктивної біології багатьох дикорослих видів яблуні.

Саме тому метою нашого дослідження було з'ясування особливостей репродуктивного розвитку видів роду *Malus* з Червоного списку МСОП. При цьому, хоча назва *M. niedzwetzkyana* нині вважається синонімічною до *M. domestica* (Govaerts et al., 2021) або

різновидом цього роду – *M. domestica* var. *niedzwetzkiana* (Меженський, Меженська, 2021), а назва яблуни ліванської або яблуни трилопатевої – *M. trilobata* наводиться як синонім *Eriolobus trilobatus* (Labill. ex Poir.) M. Roem. (Govaerts et al., 2021), ми досліджували їхні репродукційні потенції у статусі видів роду *Malus*, що характеризуватимуть ці рослини незалежно від нинішніх і майбутніх таксономічних новацій.

Матеріали та методи досліджень

Об'єктом дослідження впродовж 2016–2022 років були показники репродуктивного розвитку видів роду *Malus* із колекції Національного дендрологічного парку "Софіївка" НАН України, які визначені у Червоному списку МСОП у різних категоріях та групах за тенденцією зміни чисельності популяції: *M. niedzwetzkyana* – "зникаючий", "скорочення" та *M. trilobata* – "майже під загрозою", "невідомо"; за контроль було обрано *M. baccata*, який визначений у категорії "найменша осторога" та у групі "стабільна" за тенденцією зміни чисельності популяції.

З'ясовано особливості цвітіння та плодоношення видів. Проведено порівняльний аналіз кількісних показників їхньої репродуктивної здатності, а саме: фертильності та життєздатності пилкових зерен, потенційної та реальної насінної продуктивності (відповідно, кількість насінних зачатків та кількість сформованого насіння на один плід).

Для дослідження якісних характеристик пилкових зерен використовували тринокулярний мікроскоп Levenhuk MED 25T, обладнаний цифровою камерою 5,1 Мп. Для визначення фертильності використовували йодний метод. Життєздатність визначали непрямим методом, що передбачає спостереження через кожні дві години за проростанням пилку на штучному агаризованому середовищі із додаванням сахарози (Фізіологія ..., 2010). Відсоток життєздатного пилку визначали через 24 години за кількістю пророслих пилкових зерен, тобто таких, пилкові трубки яких мали довжину не менше, ніж діаметр пилкових зерен, у 10 полях зору мікроскопа.

Результати досліджень та їх обговорення

M. niedzwetzkyana – дикорослий родич культивованих сортів і, отже, міжнародний генетичний ресурс (IUCN ..., 2020). Природний ареал *M. niedzwetzkyana* знаходиться у Середній Азії та обмежений гірськими лісами Тянь-Шаню. Найчастіше росте на південно-західних схилах 0–30°, де покриття проекцій крон рослин не перевищує 40–70% (Wilson et al., 2022). Це невибагливий, морозостійкий, посухостійкий вид, цікавий для декоративного садівництва та селекції. Рослини *M. niedzwetzkyana* як вихідний матеріал використовувалися селекціонерами для створення гібридів яблуни з пурпуровим забарвленням листків, квіток та плодів. Кращі риси свого фізіономічного типу *M. niedzwetzkyana* добре передає потомству, а гібриди від міжвидових схрещувань з представниками цього виду досить морозо- й посухостійкі, добре витримують запилення, загазованість повітря і засолення ґрунту (Опалко, Конопелько, Опалко, 2016). На території України *M. niedzwetzkyana* зарекомендував себе як цінна декоративна рослина із високим рівнем адаптації (Опалко, 2006; Медведєв, Ільєнко, 2015).

Внаслідок збільшення площі сільськогосподарських угідь, надмірного випасу худоби, гібридизації з іншими видами та культивованими сортами відбувається скорочення ареалу *M. niedzwetzkyana* та існує загроза зникнення природних популяцій (IUCN ..., 2020; Wilson et al., 2019). Дослідження в межах природного ареалу засвідчили низьку здатність до регенерації, при чому випас худоби визначено як найбільшу загрозу (Wilson et al., 2022). Пошук ефективних способів вегетативного розмноження з метою поновлення та збереження популяцій виду *in situ* є актуальним напрямком науково-дослідних робіт (Nurtaza et al., 2021; Nurtaza et al., 2023).

В умовах НДП "Софіївка" *M. niedzwetzkyana* цвіте та плодоносить (рис. 1: а, б), формує схоже насіння. Початок цвітіння відмічали переважно у третій декаді квітня за суми ефективних температур $174,48 \pm 17,48$ °С, тривалість залежала від погодних умов року досліджень, в середньому становила 15 діб. Суцвіття *M. niedzwetzkyana* складається з 5 квіток, 9,2 см за діаметром. Початок досягання плодів спостерігали, починаючи з другої декади вересня, за суми ефективних температур $2145,05 \pm 47,25$ °С. Плоди *M. niedzwetzkyana* еліпсоїдної форми, 1,3–2,7 см за діаметром, після досягання на дереві зберігалися більше двох

місяців. У плоді формувалось від 1,0 до 6,0 насінин, маса 1000 штук – 21,9 г (Конопелько, 2021б). Найбільший вплив на кількість утвореного насіння мали генотип, яким визначалась кількість насінних зачатків у гінецеї, якість мікро- і мегаспор, а також погодні умови, що припадали на фенофази цвітіння та формування плодів і насіння, від яких залежала успішність процесу запилення, проростання пилкових зерен та запліднення. Наприклад, пізньовесняні приморозки у 2017 році призвели до обмерзання зав'язі у *M. niedzwetzkyana*, відповідно плоди не були сформовані.



Рисунок 1. Цвітіння (а) та плодоношення (б) *M. niedzwetzkyana*

M. trilobata – єдиний та досить відособлений, оригінальний, примітивний представник монотипної секції *Egiolobus*, із вузьким диз'юнктивним ареалом на Сході Середземномор'я (Ліван, частково Греція та Болгарія, рідше Туреччина та Ізраїль). Деревя заввишки від 5 до 15 м. Росте поодиноким або невеликими групами, в широколистяних або змішаних широколистяно-хвойних лісах разом із видами *Quercus* L., *Juniperus* L. та *Cedrus* (Trew) Mill. (IUCN ..., 2020; Li, Liu, Gao, 2022). У Лівані поширені на висотах від 1000 до 1500 м разом із рослинами *Ostrya* Scop., *Sorbus* L., *Fraxinus* L. та *Abies* L. на піщаних ґрунтах із високим рівнем рН (Zahreddine et al., 2007). Це цінна плодово-медоносна рослина, що вирізняється високою декоративністю та посухостійкістю (Tashev, Petkova, 2009). У культурі з 1877 року (Rehder, 1949).

В умовах Національного дендрологічного парку "Софіївка" спостерігали цвітіння та плодоношення *M. trilobata* (рис. 2: а, б). Вид відрізняється порівняно пізнім цвітінням, його початок реєстрували у третій декаді травня, за суми ефективних температур $511,02 \pm 13,98$ °С, тривалість переважно становила 10 діб. Суцвіття складається з 4 квіток, у діаметрі в середньому досягає 8,3 см. Кулясті жовто-зелені плоди, 1,5–1,8 см за діаметром, достигали починаючи з третьої декади жовтня за суми ефективних температур $2529,65 \pm 40,35$ °С, після чого зберігалися на дереві впродовж 1–2 місяців (Конопелько, 2021б).



Рисунок 2. Цвітіння (а) та плодоношення (б) *M. trilobata*

Незважаючи на досить високу потенційну насінну продуктивність (кількість насінних зачатків становила 8,3 шт. на один плід), за період наших досліджень спостерігали формування насіння лише у 2018 році. Згідно з дослідженням болгарських вчених із Університету лісівництва (University of Forestry, Sofia, Bulgaria), у природному ареалі (територія Болгарії та Греції) у плодах *M. trilobata* формується від 1 до 9 виповнених насінин, зрідка трапляються плоди без насіння. Проблеми із запиленням та формуванням насіння дослідники пов'язують насамперед із фрагментованістю природних популяцій та віддаленістю дерев (Tashev, Petkova, 2009).

Відсутність комплексних досліджень не дає змогу виявити загальні закономірності, пов'язані з рідкісністю рослин, що, у свою чергу, обмежує наше розуміння того, наскільки відрізняються рідкісні та "звичайні" види та які фактори рідкості рослин. Репродуктивна здатність – один із найважливіших критеріїв, за якими оцінюється не лише успішність адаптаційного потенціалу рослин в умовах інтродукції. Процес цвітіння, зокрема, тривалість, рясність, строки, особливості запилення та зав'язування плодів визначають успішність репродуктивного розвитку. Зважаючи на те, що вирішальним для репродуктивного успіху квіткових рослин та необхідною умовою для формування насіння є процес запилення, що забезпечує потік генів між рослинами, є основою рекомбінації та рушійною силою уразливості видів (Shivanna, 2014), а обов'язковою умовою для успішного насінного розмноження є нормальний розвиток пилкових зерен (Zhang et al., 2019), нами були проведені дослідження якісних характеристик пилкових зерен *M. niedzwetzkyana*, *M. trilobata* та *M. baccata* одночасно з визначенням показників насінної продуктивності (таблиця).

Репродуктивні характеристики рослин роду *Malus*

Показники репродуктивної здатності	Види		
	<i>M. niedzwetzkyana</i>	<i>M. trilobata</i>	<i>M. baccata</i>
Фертильність пилкових зерен, %	79,8±3,2	92,4±3,7	89,2±3,3
Життєздатність пилкових зерен, %	5,0±0,1	7,3±1,8	62,9±2,5
Кількість насінних зачатків на один плід, шт.	10,0±1,0	8,3±2,4	10,0±1,1
Кількість виповненого насіння в одному плоді, шт.	2,6±1,1	0,01±0,01	5,7±2,0

Усі досліджувані види мали відносно високі показники фертильності пилкових зерен у межах від 79,8% до 92,4%, однак відрізнялися за життєздатністю пилку. У рослин *M. niedzwetzkyana* та *M. trilobata* формувалася пилка із низьким рівнем життєздатності, відповідно 5,0% та 7,3%, тоді як рослини *M. baccata* відрізнялися порівняно високою життєздатністю пилкових зерен – 62,9%. Кількість насінних зачатків визначається генотипом, а кількість сформованого насіння також залежить від погодних умов у період цвітіння, рівня самонесумісності, кількості генетично сумісного пилку тощо (Конопелько, 2021а).

Враховуючи, що представники роду *Malus* належать до алогамних рослин з невеликою кількістю самоплідних чи самофертильних форм, у природних популяціях якісні характеристики пилкових зерен – важливий внутрішній чинник, що визначається генотипом, рівнобіжно із зовнішніми стресорами, такими як антропогенне навантаження та кліматичні зміни, може бути однією із передумов до зниження ефективності запліднення та рівня природного поновлення за насінного способу розмноження. Наше припущення, що саме низька життєздатність пилкових зерен досліджуваних видів може розглядатися як один із чинників їхньої уразливості, потребує ще низки наукових пошуків та досліджень.

Увагу наукової спільноти привертає питання з'ясування закономірностей раритетності, поширення рослин та виявлення характеристик рослин, за якими можна прогнозувати уразливість (Murray et al., 2002; Kempel et al., 2020). Одна з гіпотез для пояснення раритетності – це гіпотеза широти ніші, яка припускає, що рідкісні види мають менший розмір широти ніші, тобто менш стійкі до стресових чинників довкілля та кліматичних змін, ніж широко поширені види (Vincent et al., 2020). Раритетність рослин є складним і центральним поняттям в екології та природоохоронній біології. Тим не менш, досі погано зрозуміло, чому одні види рідкісні, а інші "звичайні" (Wamelink et al., 2014; Ibanez et al., 2021), що спонукає науковців різних країн світу до проведення досліджень. Тривіальність чи раритетність значною мірою залежать від особливостей аналізованої території, тому, зазвичай, не є видоспецифічними ознаками. Розділяють природну, тобто зумовлену еколого-біологічними особливостями, та антропогенну,

що охоплює багато чинників глобальних змін, причини раритетності (Кобів, 2010). Наприклад, було з'ясовано, що площа географічного ареалу *M. sieversii* переважно обмежена значеннями середньорічної температури повітря, що є еколого-біологічним аспектом уразливості виду, окрім того, існувала значна негативна кореляція між розмірами популяції яблуні та площею орних земель, що відображує антропогенний аспект (Tian et al., 2022).

Численні дослідження свідчать про взаємозв'язок раритетності та репродуктивної біології рослин, тому її вивчення має вирішальне значення у програмах збереження біорізноманіття (Кобів, 2010; Evans, Menges, Gordon, 2003). Обмежену здатність до поширення та адаптації рідкісних видів пов'язують із порівняно нижчим рівнем генетичної різноманітності, інбридингом та зниженою ефективністю запилення (Boyd et al., 2022). Для самонесумісних видів раніше повідомлялося про зв'язок між кількістю пилку та видовим багатством, хоча ці дослідження не враховували репродуктивних обмежень, до яких могли призвести якісні характеристики пилкових зерен. Найбільші ризики невдалого запилення пов'язують з самонесумісними ендемічними видами із гарячих точок біорізноманіття, тому припускають, що ця група рослин є головним пріоритетом для розвитку стратегій збереження у майбутньому (Aguilar et al., 2008; Alonso et al., 2010). Для репродуктивного успіху зоохорних рослин, як правило, важлива площа та щільність популяції, що детерміновано проблемами із запиленням і, як наслідок, відносним зменшенням кількості сформованих плодів та насіння (Oostermeijer et al., 2000). Результати досліджень свідчать, що вищі відсотки фертильності пилку були характерні для рослини у популяціях, більших за площею (Qureshi et al., 2009).

Слід погодитися з твердженням, що відновлення вимерлої чи популяції, що зменшується, можливе лише за умови виявлення та усунення чинників, що призвели до вимирання, зменшення чи нездатності відновлення популяції (Volis, 2022). Однак, враховуючи, що втрата життєздатності пилку є постійною змінною (Dafni, Firmage, 2000), результати нашого дослідження можуть мати наукову цінність у наступних пошуках еколого-біологічних аспектів уразливості видів яблуні у природних популяціях. Можна припускати, що рішення щодо віднесення *M. niedzwetzkyana* до категорії "зникаючий", а *M. trilobata* до менш критичної категорії "майже під загрозою" були зроблені на підставі оцінки стану їхніх популяцій (скорочення чисельності, розмірів популяції тощо) у природних ареалах. Натомість у більш сприятливих умовах ці види, як і решта рідкісних видів рослин, можуть проявити більш високі показники репродуктивного успіху, ніж у нативних умовах.

Висновки

Унаслідок виконаних досліджень рослин видів роду *Malus*, що у Червоному списку МСОП визначені у категоріях "зникаючий" – *M. niedzwetzkyana* і "майже під загрозою" – *M. trilobata*, та проведеного порівняльного аналізу показників репродуктивного розвитку з показниками *M. baccata*, віднесеної до категорії "найменша осторога", з'ясувалося, що фертильність пилку рослин *M. niedzwetzkyana*, *M. trilobata* та *M. baccata* була в межах від 79,8 до 92,4%, натомість життєздатність пилкових зерен *M. niedzwetzkyana* та *M. trilobata* склала лише 5,0 та 7,3%, відповідно, що значно нижче показника життєздатності пилку рослин *M. baccata* (62,9%). Міжвидові відмінності щодо кількості насінних зачатків на один плід були несуттєвими, проте за кількістю виповненого насіння в одному плоді показник *M. baccata* був $5,7 \pm 2,0$, що понад удвічі більше ніж у *M. niedzwetzkyana* ($2,6 \pm 1,1$) і майже у 600 разів більше ніж *M. trilobata* ($0,01 \pm 0,01$). Отримані результати дають підстави вважати, що рослини *M. niedzwetzkyana* адаптувалися до умов НДП "Софіївка" значно краще, ніж *M. trilobata*, що може пояснюватися філогенетичною близькістю *M. niedzwetzkyana* до широко культивованого виду *M. domestica* (Suckow) Borkh.

Кобів Ю. Й. Типи та причини раритетності на прикладі видів рослин Українських Карпат. *Український ботанічний журнал*. 2010. Т. 67, № 6. С. 832–844.

Конопелько А. В. Самоплідність та самофертильність декоративної яблуні (*Malus* Mill.). *Селекційно-генетична наука і освіта (Парієві читання)*: матеріали X міжнародної наукової конференції (м. Умань, 19 березня 2021 р.). Умань : УНУС, 2021а. С. 103–107.

Конопелько А. В. Морфологічна характеристика плодів та насіння представників роду *Malus* Mill. *Journal of Native and Alien Plant Studies*. Т. 1: матеріали міжнародної наукової конференції, присвяченої 225-річчю заснування Національного дендрологічного парку "Софіївка" НАН

- України (28–30 вересня 2021 р.). *Охорона біорізноманіття та історико-культурної спадщини у ботанічних садах та дендропарках*. 2021б. С. 148–155. <https://doi.org/10.37555/2707-3114.1.2021.247567>
- Конопелько А. В. Збереження та охорона біорізноманіття роду *Malus* Mill. *Етноботанічні традиції в агрономії, фармації та садовому дизайні*: матеріали VI Міжнародної наукової конференції, присвяченої Року Незламності України (м. Умань, 5–8 липня 2023 року). Умань, 2023. С. 146–155.
- Кохно М. А. Каталог дендрофлори України. Київ : Фітосоціоцентр, 2001. 72 с.
- Медведев В. А., Ільєнко О. О. Дендрософити відділу Magnoliophyta у Державному дендрологічному парку "Тростянець" НАН України. *Інтродукція рослин*. 2015. Т. 68. С. 77–88. <https://doi.org/10.5281/zenodo.2527205>
- Меженський В. М., Меженська Л. О. Червоноквіткова яблуня в колекції Національного університету біоресурсів і природокористування України. *Ukrainian Journal of Forest and Wood Science*. 2021. Т. 12, № 4. С. 72–82. <https://doi.org/10.31548/forest2021.04.007>
- Опалко А. І., Конопелько А. В., Опалко О. А. Мобілізація генетичних ресурсів *Malus* spp. для селекційно-генетичного вдосконалення декоративних сортів яблуні. *Фактори експериментальної еволюції організмів*. 2016. Т. 18. С. 127–131.
- Опалко А. І., Опалко О. А. Біотичне різноманіття як основа життєздатності рослинних популяцій. *Journal of Native and Alien Plant Studies*. 2019. Т. 15. С. 77–98.
- Опалко О. А. Декоративна цінність представників роду *Malus* Mill. і її сезонна динаміка. *Автохтонні та інтродуковані рослини України*. 2006. Т. 2. С. 47–51.
- Федорончук М. М. Чекліст Флори України. 4: Родина Rosaceae (Rosales, Angiosperms). *Чорноморський ботанічний журнал*. 2022. Т. 18, № 4. С. 305–349. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2022-18-4-1>
- Фізіологія рослин: практикум / О. В. Войцехівська та ін. За заг. ред. Т. В. Паршикової. Луцьк : Терен, 2010. 420 с.
- Alonso C., Vamasi J. C., Knight T. M., Steets J. A., & Ashman T. L. Is reproduction of endemic plant species particularly pollen limited in biodiversity hotspots. *Oikos*. 2010. Vol. 119, Is. 7. P. 1192–1200. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.18026.x>
- Aguilar R., Quesada M., Ashworth L., Herrerias-Diego Y., Lobo J. Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Molecular ecology*. 2008. Vol. 17, Is. 24. P. 5177–5188. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03971.x>
- Boyd J. N., Anderson J. T., Brzyski J., Baskauf C., Cruse-Sanders J. Eco-evolutionary causes and consequences of rarity in plants: a meta-analysis. *New Phytologist*. 2022. Vol. 235, Is. 3. P. 1272–1286. <https://doi.org/10.1111/nph.18172>
- Bramel P. J., Volk G. M. A global strategy for the conservation and use of apple genetic resources. *Global Crop Diversity Trust*. Germany, 2019. 50 p.
- Dafni A., Firmage D. Pollen viability and longevity: practical, ecological and evolutionary implications. *Pollen and pollination*. 2000. Vol. 222, Is. 1/4. P. 113–132.
- European Red List of Trees / M. C. Rivers et al. Cambridge, UK and Brussels, Belgium: IUCN, 2019. 60 p. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2019.ERL.1.en>
- Evans, M. E., Menges, E. S., & Gordon, D. R. Reproductive biology of three sympatric endangered plants endemic to Florida scrub. *Biological Conservation*. 2003. Vol. 111, Is. 2. P. 235–246.
- Govaerts, R., Nic Lughadha, E., Black, N., Turner, R. & Paton, A. The World Checklist of Vascular Plants, a continuously updated resource for exploring global plant diversity. *Scientific Data*. 2021. Vol. 8, Is. 1. 215. <https://doi.org/10.1038/s41597-021-00997-6>
- Höfer M., Meister A. Genome Size Variation in *Malus* Species. *Journal of Botany*. 2010. Vol. 2010. P. 1–8, 480873. <https://doi.org/10.1155/2010/480873>
- Ibanez T., Ainsworth A., Gross J., Price J. P., Webb E. L., & Hart P. J. Rarity patterns of woody plant species are associated with life form and diversification rates in Pacific islands forests. *American Journal of Botany*. 2021. Vol. 108, Is. 6. P. 946–957. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1687>
- International Treaty on Plant Genetic Resources for Food and Agriculture: adopted by the Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, Italy, 2009. 68 p.
- IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020–3. URL: <https://www.iucnredlist.org> (дата звернення 10.09.2023).
- Kempel A., Vincent H., Prati D., Fischer M. Context dependency of biotic interactions and its relation to plant rarity. *Diversity and Distributions*. 2020. Vol. 26, Is. 6. P. 758–768. <https://doi.org/10.1111/ddi.13050>
- Kolchenko M., Nurtaza A., Pozharskiy A., Dyussembekova D., Kapytina A., Nizamdinova G., & Gritsenko D. Wild *Malus niedzwetzkyana* Dieck ex Koehne as a genetic resource for fire blight resistance. *Horticulturae*. 2023. Vol. 9, Is. 10. 1066. <https://doi.org/10.3390/horticulturae9101066>

- Lopez-Gallego C., Morales-Morales P. A. The Red List for the endemic trees of Colombia: Effective conservation targeted for plants required in biodiversity hotspots. *Plants, People, Planet*. 2023. Vol. 5, Is. 4. P. 617–627. <https://doi.org/10.1002/ppp3.10360>
- Li J. C., Liu J. Q., Gao X. F. A revision of the genus *Malus* Mill. (Rosaceae). *European Journal of Taxonomy*. 2022. Vol. 853. P. 1–127. <https://doi.org/10.5852/ejt.2022.853.2019>
- Mosyakin S. L., Fedoronchuk N. M. Vascular plants of Ukraine: A nomenclatural checklist. Kiev : National Academy of Sciences of Ukraine M.G. Kholodny Institute of Botany, 1999. 345 p. <https://doi.org/10.13140/2.1.2985.0409>
- Murray B. R., Thrall P. H., Gill A. M., Nicotra A. B. How plant life-history and ecological traits relate to species rarity and commonness at varying spatial scales. *Austral ecology*. 2002. Vol. 27, Is. 3. P. 291–310.
- Nurtaza, A., Karimova, V., Magzumova, G., Muranets, A., & Kakimzhanova, A. Effect of pH, light intensity, and fertilizers on acclimatization of endangered rooted plantlets *Malus niedzwetzkyana* for restoration in nature. *Journal of Plant Nutrition*. 2023. Vol. 46, Is. 12. P. 2850–2864. <https://doi.org/10.3390/genes12010104>
- Nurtaza A., Magzumova G., Yessimseitova A., Karimova V., Shevtsov A., Silayev D., ... & Kakimzhanova A. Micropropagation of the endangered species *Malus niedzwetzkyana* for conservation biodiversity in Kazakhstan. *In Vitro Cellular & Developmental Biology. Plant*. 2021. Vol. 57. P. 965–976. <https://doi.org/10.1007/s11627-021-10174-4>
- Oostermeijer J. G. B., Luijten S. H., Petanido T., Kos M., Ellis-Adam A. C., Den Nijs J. C. M. Pollination in rare plants: is population size important. *Det Norske Videnskaps-akademi. I. Matematisk Naturvidenskapelige Klasse, Skrifter, Ny Serie*. 2000. Vol. 39. P. 201–213.
- Qureshi S. J., Khan M. A., Arshad M., Rashid A., & Ahmad M. Pollen fertility (viability) status in Asteraceae species of Pakistan. *Trakia Journal of Sciences*. 2009. Vol. 7, Is. 1. P. 12–16.
- Rehder, A. Manual of Cultivated Trees and Shrubs. The Macmillan Company, New York, 1949. 996 p.
- Shivanna K. R. Biotic pollination: how plants achieve conflicting demands of attraction and restriction of potential pollinators. *In Reproductive Biology of Plants*. 2014. P. 218–267.
- Tashev A., Petkova K. Fruit and seed morphological peculiarities of the critically threatened *Eriolobus trilobatus* (Rosaceae). *Plant, fungal and habitat diversity investigation and conservation: Proceedings of IV Balkan Botanical Congress, Sofia, 20–26 June 2006*. Sofia, 2009. P. 55–58.
- Tian Z., Song H., Wang Y., Li J., Maimaiti M., Liu Z., ... & Zhang J. Wild apples are not that wild: Conservation status and potential threats of *Malus sieversii* in the mountains of Central Asia biodiversity hotspot. *Diversity*. 2022. Vol. 14, Is. 6. 489. <https://doi.org/10.3390/d14060489>
- Vincent, H., Bornand, C. N., Kempel, A., & Fischer, M. Rare species perform worse than widespread species under changed climate. *Biological conservation*. 2020. Vol. 246. 108586. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108586>
- Volis S. Conservation-oriented restoration and its application to Central Asia. *Plant Diversity of Central Asia*. 2022. Vol. 1. P. 1–19.
- Volk G. M., Chao C. T., Norelli J., Brown S. K., Fazio G., Peace C., ... & Bretting P. The vulnerability of US apple (*Malus*) genetic resources. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2015. Vol. 62, Is. 5. P. 765–794. <https://doi.org/10.1007/s10722-014-0194-2>
- Wamelink G. W., Goedhart P. W., & Frissel J. Y. Why some plant species are rare. *PLoS One*. 2014. Vol. 9, Is. 7. e102674. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0111293>
- Wilson B., Mills M., Kulikov M., Clubbe C. The future of walnut-fruit forests in Kyrgyzstan and the status of the iconic Endangered apple *Malus niedzwetzkyana*. *Oryx*. 2019. Vol. 53, Is. 3. P. 415–423. <https://doi.org/10.1017/S0030605318001230>
- Wilson, B. S., Jensen, W. E., Houseman, G. R., Jameson, M. L., Reichenborn, M. M., Watson, D. F., ... & Kjaer, E. L. Cattle grazing in CRP grasslands during the nesting season: effects on avian abundance and diversity. *The Journal of Wildlife Management*. 2022. Vol. 86, Is. 2. e22188. <https://doi.org/10.1002/jwmg.22188>
- Yan J. M., Li Y. G., Maisupova B., Zhou X. B., Zhang J., Liu H. L., ... & Zhang Y. M. Effects of growth decline on twig functional traits of wild apple trees in two long-term monitoring plots in Yili Valley: Implication for their conservation. *Global Ecology and Conservation*. 2022. Vol. 33. e01998. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01998>
- Zahreddine H. G., Barker D. J., Quigley M. F., Sleem K., & Struve D. K. Patterns of woody plant species diversity in Lebanon as affected by climatic and soil properties. *Lebanese science journal*. 2007. Vol. 8, Is. 2. P. 21–44.
- Zhang W., Fan J., Xie Y., Peng Y., Zhou T., & Zhao M. *An Illustrated Electron Microscopic Study of Crabapple Pollen*. Springer Singapore, 2019. 182 p.