

Надь Б. Б.



**Біоекологічні та біотехнологічні
основи збереження генофонду**

Arnica montana L.

в Закарпатті

Надь Б. Б.

Біоекологічні та біотехнологічні основи
збереження генофонду

Arnica montana L.

в Закарпатті

II. Rákóczi Ferenc Kárpátaljai Magyar Főiskola



Закарпатський угорський інститут ім. Ференца Ракоці ІІ

НАДЬ БЕЙЛА БЕЙЛОВИЧ

БІОЕКОЛОГІЧНІ ТА БІОТЕХНОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ЗБЕРЕЖЕННЯ ГЕНОФОНДУ *ARNICA MONTANA L.* В ЗАКАРПАТІ

TIMPANI

Ужгород – Берегове

2014

УДК 574.3: 582.998.14

ББК 28.08

Н 15

Рекомендовано до друку Вченому Радою

*Закарпатського угорського інституту імені Ференца Ракоці II
(протокол № 1 від 19 лютого 2014 року)*

Рецензенти:

Сікура Йосип Йосипович, доктор біологічних наук, професор кафедри біології Закарпатського угорського інституту ім. Ференца Ракоці II.

Когут Ержебет Імровна, PhD, доцент кафедри біології Закарпатського угорського інституту ім. Ференца Ракоці II.

Надь Бейла Бейлович

Біоекологічні та біотехнологічні основи збереження генофонду Н 15 *Arnica montana* L. в Закарпатті: монографія / Б. Б. Надь. – Берегове: Закарпатський угорський інститут ім. Ференца Ракоці II. – Ужгород: TIMPANI, 2014 – 148 с.

ISBN 966-7649-24-5

У монографії представлені результати комплексних біоекологічних досліджень популяцій *Arnica montana* L. в Закарпатті, а також результати клонального мікророзмноження виду та методи адаптації мікроживців до умов *in vivo*. Поєднання біоекологічних та біотехнологічних методів розглядається, як комплексний підхід збереження генофонду цінних лікарських рослин Карпат.

УДК 574.3: 582.998.14

ББК 28.08

ISBN 966-7649-24-5

© Б. Б. Надь, 2014

ЗМІСТ

ВСТУП	7
РОЗДІЛ 1. ВИВЧЕНІСТЬ АРНІКИ, ЯК ЦІННОЇ ЛІКАРСЬКОЇ РОСЛИНИ	11
1.1. Загальна характеристика роду Arnica L.....	11
1.2. Арніка гірська (Arnica montana L.)	12
1.3. Інші види роду Arnica які мають наукові інтерес	34
РОЗДІЛ 2. БІОЕКОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ АРНІКИ ГІРСЬКОЇ В УМОВАХ ЗАКАРПАТТЯ	37
2.1. Поширення та еколо-фітоценотична приуроченість	40
2.2. Біоморфологічні особливості	57
2.3. Репродуктивна біологія.....	71
2.4. Внутрішньовидова мінливість	86
РОЗДІЛ 3. РОЗРОБКА ОСНОВ КЛОНАЛЬНОГО МІКРОРОЗ- МНОЖЕННЯ	99
3.1. Підбір середовища для культивування рослин в умовах in vitro	100
3.2. Особливості розвитку в умовах in vitro.....	104
3.3. Оптимізація процесу адаптації до умов in vivo.....	107
РОЗДІЛ 4. БІОЛОГІЯ АРНІКИ ГІРСЬКОЇ В УМОВАХ КУЛЬТУРИ	109
4.1. Способи введення в культуру	109
4.2. Особливості біології в культурі.....	109
РОЗДІЛ 5. ОХОРОНА, РАЦІОНАЛЬНЕ ВИКОРИСТАННЯ ТА ВІДТВОРЕННЯ ПРИРОДНИХ ПОПУЛЯЦІЙ.....	115
ЛІТЕРАТУРА	118
ДОДАТКИ.....	131

ВСТУП

З розвитком цивілізації одночасно збільшується антропогенний вплив людини на оточуюче середовище. Якщо до появи людини на Землі один вид зникав у середньому за одне тисячоліття, то з 1850 до 1950 рр., цей інтервал складав десять років, а після 1950 р. – всього один рік. Ще у 90-х роках вчені вважали, що один вид на Землі зникає в середньому за один день, але до 2000 року цей темп може збільшитися до зникнення одного виду за одну годину (Вахромеева, Павлов, 1990). Теми природного видоутворення достатньо низький (в середньому 1 вид за 20-40 років). Таким чином якщо навіть сповільнити вимирання видів, відновити втрачені в результаті антропогенної дії види природа може протягом 25-30 млн. років.

Сьогодні вивчено біля 250 тис. квіткових рослин, з яких 20-25 % на думку вчених знаходяться під загрозою. Антропогенний вплив виявився достатньо вагоми і по відношенню до флори України. Якщо в 1962 році нарахувалось 39 видів рідкісних рослин, в 1973 році – 70 видів (Шеляг-Сосонко, 1973), то Червона книга Української РСР в 1930 році включав в себе вже 151 вид судинних рослин (Червона книга, 1980). Ще в кінці ХХ. століття вчені відмітили (Заверуха, 1992), що список рослин, які потребують охорони і пропонують включати до наступного видання Червоної книги, складає 429 видів. Тому до третього видання «Червона книга України» (2009 р., рослинний світ) занесено 611 судинніх рослин.

На території України види розповсюджені нерівномірно. Найбагатшою є флора Криму (більш як 2400 видів) і Карпат (приблизно 2020 видів) (Охрана и оптимизация окружающей среды, 1990). Деякі із цих видів на території України зустрічаються тільки в Карпатах: айстра альпійська (*Aster alpinus* L.), едельвейс (*Leontopodium alpinum* Cass.), блехнум колосистий (*Blechnum spicant* With.), бузок східнокарпатський (*Syringa josikaea* Jacq. f.) дзвоники карпатські (*Campanula carpatica* Jacq.), модрина польська (*Larix polonica* Racib.), тирлич жовтий

(*Gentiana lutea* L.) шафран банатський (*Crocus banaticus* J. Gay.) та інші (Чопик, 1970). Багато із карпатських видів треба охороняти – з 1969 року на території Закарпаття офіційно охороняється 100 видів рослин, а в 1987 році описок рослин, що охороняються, вже складає 211 видів (Комендрар, 1988). Але вчені вже тоді вважали, що цей описок повинен включити ще більше видів. Фодор С. С. в 1973 році склав описок з 315 рослин, які потребують охорони (Фодор, 1973), а через 15 років Комендрар В. І. (1988) відмітив, що на той час в Закарпатті охороняти потрібно майже 370 видів вищих рослин (16 – 18% місцевої флори), а деякі види вже зникли із карпатської флори.

Багато із рідкісних видів є лікарськими рослинами. Якщо іншим видам в основному загрожує антропогенний вплив (обробка земель, будівництво міст, промислових об'єктів, зміна екологічних умов під дією вирубування лісів, меліорації, забруднення навколошнього середовища в цілому), то для лікарських рослин саму велику небезпеку складає заготівля рослинної сировини для виробництва ліків. В зв'язку з цим в Карпатах під загрозою зникнення знаходяться такі лікарські рослини, як: тирлич жовтий (*Gentiana lutea* L.), тирлич крапчастий (*G. punctata* L.), родіола рожева (*Rhodiola rosea* L.) конвалія звичайна (*Convallaria majalis* L.), валеріана вузьколиста (*Valeriana angustifolia* Tausch.), арніка гірська (*Arnica montana* L.), белладонна звичайна (*Atropa belladonna* L.) і деякі інші види (Комендрар, 1988).

Потрібно пам'ятати, що біохімічний склад лікарських рослин ще не повністю вивчений. Щорічно в світі офіційна медицина реєструє десятки нових препаратів, які є біохімічними компонентами лікарських рослин. Загальна вартість лікарських препаратів рослинного походження, що щорічно виробляються в світі, складає більше 40 міліардів доларів (Gaia, az az a Földanya, 1991). Одночасно з виявленням рідкісних і зникаючих видів почався інтенсивний пошук ефективних методів збереження генофонду цих рослин. Скрипчинський В. В. в 1975 році дав короткий аналіз методів, які найбільш часто застосовуються в працях по збереженню рідкісних і зникаючих видів рослин (Скрипчинський, 1975). Ці методі такі:

- Збереження виду в умовах природнього середовища існування (в заповідниках).
- Вирощування видів на захищених територіях в штучних, але близьких до природніх, фітоцинах (цей метод повинен бути одним із провідних у вирішенні завдання).
- Перенесення в культуру і репродукція в розсадниках та інших земельних ділянках рідкісних рослин (найбільш звичайній спосіб).
- Збереження видів шляхом перенесення їх в культуру (лише для добре вивчених видів).

Значення інтродукції у збереженні рідкісних і корисних видів рослин підкреслюють і інші автори (Соболевская, 1975). Особливо важливе значення має цей метод, якщо мова йде про лікарські рослини, природні ресурси яких не можуть задовільніті потреби фармацевтичної промисловості.

Арніка гірська (*Arnica montana* L.), цінна лікарська рослина, офіційно визнана медициною (Машковський, 1987) і давно застосовується в народній медицині (Харченко та ін., 1971). На території України часто зустрічається в Карпатах (гірсько-лісовий вид), дуже рідко на рівнинах. За рахунок нерівномірних і невірних заготівель лікарської сировини (*Flores Arnica*) ареал виду поступово скорочувався. Групові зарості у багатьох місцях булі знищені (Редкие и исчезающие...., 1988).

До нового видання «Червона книга України» (2009 р., Рослинний світ) арніка гірська не занесена. Як відмічено в передмові «...арніка гірська, що зростає в Україні лише в Карпатах (знахідки на Українському Поліссі наразі не підтверджені), є звичайним видом полонин лісового поясу, які щорічно викошується і випасаються, що забезпечує нормальне, повноцінне відновлення популяцій. Заборона викошування призвела б до заліснення полонин, а у такому випадку арніка зникла б з багатьох її оселищ. Разом з тим, сучасна заготівля арніки, на думку спеціалістів, поки що не завдає їй шкоди, тому цей вид і йому подібні були виведені з Червоної книги.»

Незважаючи на це, на нашу думку генофонд арніки неохідно зберегти, також як генофонд і інших лікарських рослин Карпат (*Gentiana lutea*, *Rhodiola rosea*, *Colchicum autumnale* L., та ін.).

Арніка гірська культивується в багатьох ботанічних садах, але в культурі не стійка. В зв'язку з цим, спроби введення виду у промислову культуру виявилися невдалими (Красная книга СССР, 1984), тому на сьогодні культивуються інші види роду – *Arnica foliosa* Nutt., *Arnica chamissonis* Less. (Ботанико-фармацевтический словарь, 1990). Культивування інших видів однак не зменшує науковий інтерес до арніки гірської. Особливо останнім часом, завдяки біохімічним дослідженням встановлено, що види кількісно і якісно відрізняються за біохімічними компонентами не дивлячись на те, що в цілому мають аналогічні лікувальні властивості. Таким чином, вивчення арніки гірської, як виду перспективного для фармацевтичної промисловості має як наукове, так і практичне значення.

Виходячи з цих положень, важливим є вивчення еколо-біологічних особливостей арніки гірської на території Закарпаття, розробка основ клонального мікророзмноження даного виду, а також вивчення процесу адаптації мікросажанців до умов *in vivo*.

Дослідивши адаптаційний потенціал арніки гірської, можно зробити висновки про можливість введення її в культуру, досконалювати шляхи і методи охорони генофонду на території Закарпаття.

Така комплексна оцінка стану виду є перспективним при збереженні генфонду і інших цінних лікарських та рідкісних видів рослин на території Закарпаття, з метою відтворення природних популяцій та розробки перспективних методів введення в культуру.

Автор щиро вдячний професору В.І. Ніколайчуку, співробітникам кафедри генетики, фізіології рослин і мікробіології, кафедри ботаніки УжНУ, співробітникам Інституту фізіології рослин і генетики НАН України за доброзичливу допомогу, яку вони надавали під час виконання наукових досліджень.

РОЗДІЛ I.

ВИВЧЕНІСТЬ ВИДУ, ЯК ЦІННОЇ ЛІКАРСЬКОЇ РОСЛИНИ

1.1. Загальна характеристика роду *Arnica* L.

Рід *Arnica* відноситься до родини складноцвітних (Asteraceae). У представників цієї родини квітки зібрани в характерні суцвіття – кошик. У роду арніка квіти трубчасті, так як віночок зрослопелюстковий. На основі цього рід можна віднести до підродини Asteroidae або Tubiflorea. У цілому складноцвітні входять в ряд Asterales, підклас Asteridae, клас дводольних (Magnolipsida або Dicotyledones), відділ покритонасінних або квіткових (Magnolipsida або Angiospermae), підцарство вищих рослин (Embryophyta або Embryobionta), царство рослин (Plantae або Vegetabilia), надцарство ядерних організмів (Eucaryota).

Припускають, що Asteridae походять від вимерлих примітивних Rosidae. Вони в свою чергу походять від Magnoliidae. В еволюційному відношенні ряд Asterales – вершина ентомофільної лінії розвитку дводольних (Яковлев та ін., 1990).

Класифікація роду *Arnica* була розроблена в 1943 році Б. Магуїром (Maguire, 1943). Слід відмітити, що до цього із 6 видів, описаних К. Ліннеєм, *A. montana* рахувалась в другому роді (Dress, 1958). Недивлячись на свою давність, класифікація Магуїра є і на сьогодні провідною при вивченні представників роду. Автор ділить рід на 5 підродів (Arctica, Austromontana, Chamissonis, Montana, Andropurpurea). Основними морфологічними критеріями, на основі яких ділять рід на підроди є: розміщення, форма (з черешком або без черешка), кількість листків, забарвлення піляків (жовті або пурпурні), форма кореневища (з розгалуженням або без), наявність секреторних залоз на стеблі та ін.

Рід арніка нараховує біля 32 видів. Представників цих видів можна знайти майже на всіх континентах Землі. 26 видів виступають ендеміками Північної Америки, 4 види спільні для

Америки і Євразії (Dress, 1958; Straley, 1980). Представники роду є в Азії (Pinkas, Torck, 1989), а також в Аргентині (Calterra, 1980). Біля 12 видів арніки є декоративними садовими рослинами. В садівництві застосовується 16 видів (як садова і лікарська рослина). В Європі найбільш часто культивується *A. montana*.

1.2. Арніка гірська (*Arnica montana* L.)

Синоніми *A. alpina* Schur. *A. petiolata* Schur. (Чопик, 1976). *A. montana* відноситься до підроду *Montana*. Вона була відома вже за 2000 років до Ліннея і фігурувала під назвами: *Alisma*, *Caltha*, *Doronicum*. У своїй бінарній номенклатурі Лінней назвав вид *Arnica montana*. Назва очевидно походить від того, що даний вид найчастіше росте на гірських пасовищах, де випасаються вівці (*agnos* – від грецького баранчик, *montanos* – лат. гірська).

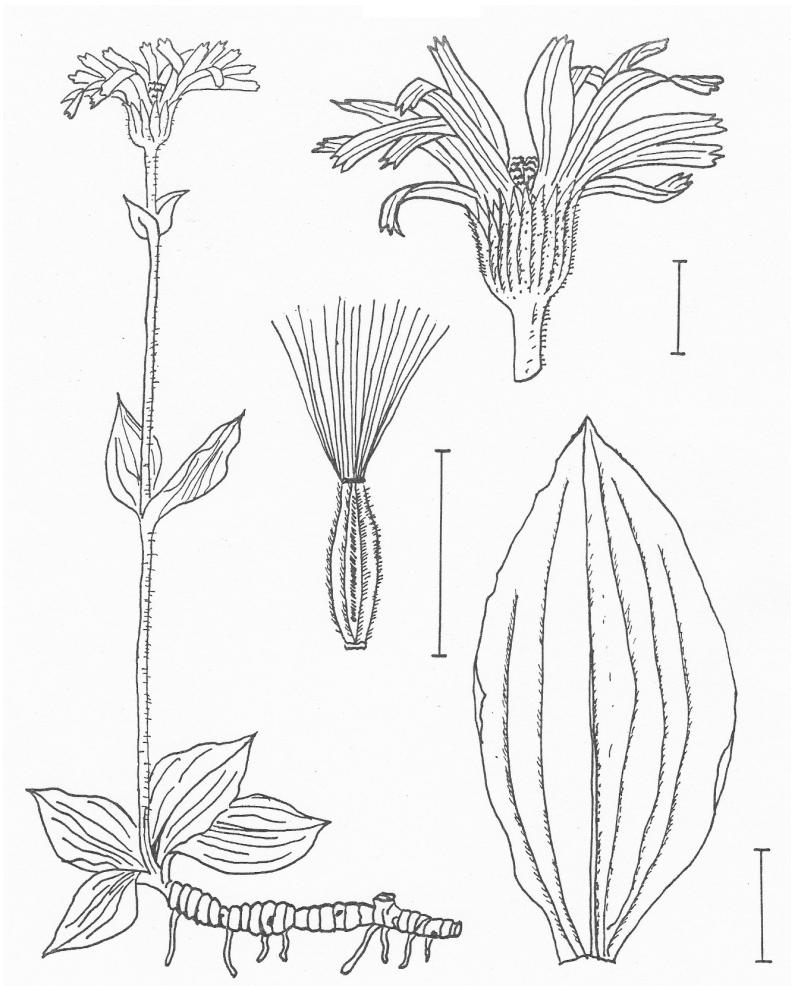
Арніка гірська – Європейський монтано-субальпійський вид. Ареал виду охоплює гори Центральної і Південної Європи (Чопик, 1976). Східна межа ареалу заходить на територію Литви (Пенкаускене, 1976), займає також південно-східні райони Білорусії (Парфенау и др., 1988). Літературні джерела підтверджують наявність *A. montana* майже у всіх європейських країнах: в Чехії на гірських місцевостях Чесько-Моравського краю (вважають, що вид сюди мігрував очевидно із Альп) (Ruzicka, 1968); в Німеччині на території Бранденбурга і суміжних областей (Fischer, 1974); в Угорщині в західних районах країни (Vörös könyv, 1990); а також в горах Іспанії, Франції, Трансільванії (Аксельрод и др., 1955).

На територію України заходить південно-східна межа ареалу. Найбільш часто зустрічається в горах вхідних Карпат: на хребтах Чорногора, Свидовець, Горгани, Полонина Рівна, Красна (Івашин и др., 1978), а також на Бескидах та Вулканічних передгір'ях (Комендар та ін., 1975). Рослина зустрічається в основному в гірських районах Закарпатської області у Великоберезнянському, Міжгірському, Рахівському районах. Крім Закарпаття *A. montana* зустрічався і в інших областях України: в Житомирській (Олевський район) (Катина, 1987), Чернівецькій

(Вижницький район) (Харченко та ін., 1971), а також на території Львівської та Івано-Франківської областей. Слід відмітити, що зарослі *A. montana* внаслідок інтенсивної заготівлі як лікарської сировини місцями знищені, і тому попередні літературні дані про поширення виду можуть не відповідати дійсності.

1.2.1. Морфологія. Арніка гірська – багаторічна трав'яниста рослина (рис. 1). Коренева система представлена кореневищем, від якого відходить багато коренів. Кореневище майже горизонтальне або косовисхідне і має циліндричну форму (довжиною до 15 см), інколи воно розгалужене у верхній частині. Забарвлення його ззовні коричневе, а всередині – біле (Шпиленя, Иванов, 1989). Знизу від кореневища відходить багато ниткоподібних, буруватих додаткових коренів, товщиною до 1 мм. На верхній частині кореневище має декілька головок (рубців) із залишками стебла і листків.

Стебло прямостояче. Різні автори вказують висоту стебла в широких інтервалах: 25-30 см (Дудченко та ін., 1989; Шпиленя, Иванов, 1989), що очевидно є дуже вузьким для такого поліморфного виду, а інтервал 15-80 см (Лікарські рослини, 1991), за нашими даними – надзвичайно широкий. Поскільки на ріст стебла впливає багато факторів, його розмірі краще вказувати в межах 20-60 см (Комендар, 1971), або просто до 60 см. Стебло просте, прямостояче, одноке (рідше декілька), просте або розгалужується у верхній частині (з декількома супротивними вітками), опущене короткими залозистими волосками. Листки прості, супротивні, сидячі, напівстеблообіймні: цілокраї, яскраво-зелені, зверху волохаті, знизу голі (Попов, 1970), нижні 4-6 листків зібрани в прикореневу розетку з 5-7 жилками, звужені в черешок. Довжина нижніх листків 4-15 (17) см, ширина 2-5 см. Стеблові листки коротші: 2,5-5,0 см. По формі листки можуть відрізнятися. Так, наприклад, прикореневі листки можуть мати форми овальні, або видовжено-овальні (Чопик, 1977), довгасто-обернено яйцевидні (Попов, 1970), яйцевидні (Харченко та ін., 1971), а стеблові листки також можуть бути довгасті, ланцетні, обернено-яйцевидні. Таким чином, листова пластинка арніки гірської представлена різними комбінаціями чотирьох



*Рис 1. Арніка гірська (*Arnica montana* L.)*

- а) загальний вид рослини (висота до 60 см);
- б) кошик;
- в) плід;
- г) листок (масштаб поділки 1 см) (Rothmaler, 1988) .

форм: продовгуватої, яйцевидної, обернено-яйцевидної і ланцетної.

Верхівки стебел і бокових розгалужень закінчуються великими суцвіттями-кошиками. Кошки одинокі 2-3 (5) см. у діаметрі. Крайові квітки язичкові (по 14-20) завдовжки 1,9-2,3 см. і шириною 5-6 мм (Шеляг-Сосонко, 1980), маточкові – безплідні з тризубчатим відгином, оранжеві або темно-жовті. Внутрішні квітки трубчасті, двостатеві, блідніші з п'ятизубчастим відгіном. Квітколоже плоске. Обортка дворядна і складається з 22 ланцетних, завдовжки 12-17 мм, майже одинакових ззовні, опушених листків. Плоди – темно-сірі сім'янки призматичної форми (5-10 мм) з чубком у вигляді одного ряду шорстких волосків.

Мінливість гомологічних ознак вивчалась багатьма авторами. Необхідно згадати праці Э. Пенкаускене. Він вивчав розповсюдження і морфологічні особливості арніки гірської в південних та східних районах Литви (тобто північну межу ареалу) і виявив, що в різних місцезростаннях арніка відрізняється по зовнішньому виду, особливо в лишайниковому сосняку і в лучному співіснуванні з біловусом. Вивчаючи різні асоціації, він зробив висновок, що особини арніки гірської із лісової і лучної асоціації відрізняються між собою рядом ознак: по числу розеточних листків, їхній довжині та ширині, до діаметру розетки, висоті стебла, числу суцвіть, діаметру центральної корзинки, числом язичкових і трубчатих квітів у суцвітті. Розрізняють 7 форм арніки гірської, зв'язаних з екологічними умовами, однак намає єдиної думки про поліморфізм виду. Також невідомо чи є ці форми постійними систематичними таксонами, або тільки тимчасовими екотипами арніки гірської (Пенкаускене, 1984).

1.2.2. Біоморфологічна характеристика. Т. А. Работнов (1950, 1955) у великому життєвому циклі арніки гірської виділяє чотири вікові періоди:

а) Ювенільний період. Особини мають невисоке стебло з прикореневою розеткою з 5-6 листків. Квітка відсутня. Тривалість ювенільного періоду біля одного року.

б) Молодий вегетативний період триває з 2-го року життя рослин. Основне стебло продовжує нарощуватись, з'являється кореневище і додаткові корені (які втягують стебло в ґрунт). Середня довжина кореневища складає 58 мм, діаметр додаткових коренів до 0,8 мм, а їх кількість не перевищує 8 шт.

в) В молодому генеративному періоді рослини за зовнішніми ознаками практично не відрізняються від попереднього періоду, хіба що у них з'являються міцні, добре розвинені кореневища та система додаткових коренів.

г) Середній генеративний період настав на 9-10 році життя. Кореневище сильне, розвинене. На одній рослині знаходиться одна або кілька квіток (до 5).

Детальну характеристику великого життєвого циклу арніки дає Ю. Й. Кобів (1992), аналізуючи віковий склад популяції арніки в Карпатах:

j (ювенільний п.) – головний корінь не виражений; появляються розетки, плагіотропний вигін гіпокотиля (3-4 місяці);

іm (іматурний п.) – прилеглі до землі розетки, 3-4 пари листків, плагіотропне кореневище (1-2 роки);

V (віргінільний п.) – кореневище темно коричневе з потовщеннями, розгалужується (3-5 років або 1 рік);

g (генеративний п.) – 1-3 (4) генеративних пагонів та 5-8 (20) вегетативних розеток;

SS (субсенільний п.) – зменшується річний приріст кореневищ, менше бокових бруньок, діаметр кореневища з кожним роком зменшується (2-4 роки);

S (сенільний п.) – кореневище не розгалужується, має 1 розетку (1-2 роки).

Як видно, загальна тривалість великого життєвого циклу арніки гірської не менше 15 років. Малій життєвий цикл розвитку здійснюється протягом двох років. Спочатку у бруньці поновлення формуються зачатки, асимілюючих листків, які у наступному (другому) році перетворюються у квітконосний пагін і рослина зацвітає.

Малий життєвий цикл розвитку арніки складається з 6 фенофаз: Вегетація – Бутонізація – Цвітіння – Плодоношення

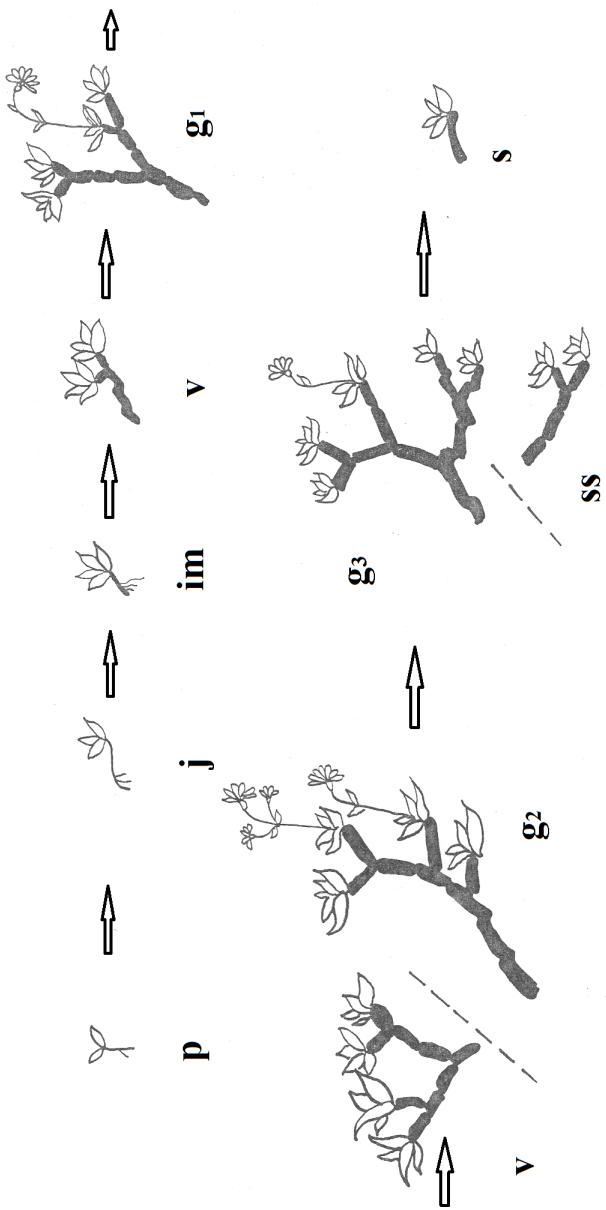


Рис. 2. Схематичне зображення великого життєвого циклу арінки грецької (Кобів, 1992)
p – проростки, **j** – ювенільний період, **im** – іматурний п., **v** – віргільній п., **g₁-g₃** – генеративний п.,
ss – субсениційний п., **s** – сенційний, – – – – вегетативна партікуляція.

і обнасінення – Закінчення вегетації – Період відносного спокою. Початок та тривалість окремих фенофаз залежить від висоти над рівнем моря.

В. І. Парфенау (1988) приводить результати вивчення повного онтогенезу арніки гірської в Білорусії. В повному онтогенезі арніки гірської він виділяє два підцикли: аклональний і клональний, а також встановлює, що повний онтогенез даного виду завершується через декілька поколінь осіб.

1.2.3. Репродуктивна біологія. Перші дані про насіннєве і вегетативне розмноження арніки гірської в Українських Карпатах приводить Д. С. Ивашин (1960). Литовський вчений Е. А. Пенкаускене починав публікувати свої статті по вивченю цвітіння і розмноження виду на початку 60-х років, де питання цікавило вченого тому, що в Литві дуже мало *A. montana* і актуальною була проблема введення її в культуру. Він відмітив, що, якщо насіння посіяти в липні-серпні, то цвітіння наступає на 3-й рік, а якщо вирощувати розсаду – на 2-ий рік (Penkauskiene, 1962). Проведені досліди в Каунаському ботанічному саді далі можливість зробити висновки про хід цвітіння з умовах культурні підтверджується спостереження про можливість самозапилення; язичкові квіти безплідні; насіння центральної частіші кошика дають більшій відсоток проростання (67,7), ніж бокові (50,1) (Пенкаускене, 1962). В 1967-1972 роках досліджується плодоношення і розмноження *A. montana* в різних екологічних умовах. Отримані дані підтверджують, що різні екологічні умови впливають на інтенсивність цвітіння, плодоношення, похідну насінневого розмноження і вегетативного відновлення. Наприклад, в асоціаціях *Pinetum eladinosum* (Південна Литва) в середньому менше квітучих і плодоносячих рослин, ніж в асоціаціях *Nardetum strictae*. Якщо в першій асоціації насіння не проростають в результаті нестачі вологи під час розсіювання, то в другій – в результаті значної задернованості ґрунту (Пенкаускене, 1974 а).

В Українських Карпатах продуктивність квітів і насіння, потенційну продуктивність, розмір і вагу насіння *A. montana* вивчали В. І. Комендар, Ф. Д. Гамор (1977), а також

I. В. Вайнагій (1985). I. В. Вайнагій встановив залежність кількості квітів у суцвітті і насіння від висоти місця зростання популяції. У лісовому поясі ці показники, а також потенційна і фактична насіннєва продуктивність більш високи, ніж в альпійському поясі. Потенційна насіннєва продуктивність виду складає $404,83 \pm 17,74$ шт. у популяції у лісовому поясі (400-500 м над рівнем моря) і $109,40 \pm 2,89$ шт. в альпійському поясі. Фактична насіннєва продуктивність складає $248,97 \pm 16,19$ шт. і $30,8 \pm 2,45$ відповідно (Вайнагій, 1985).

Літературні дані по результататах вивчення репродуктивної біології арніки гірської обмежуються показниками, отриманими при дослідженні в природніх умовах і в ботанічних садах, однак нема однозначних даних про те, які зміни в розмноженні відбуваються при культивуванні.

1.2.4. Еколо-фітоценотичні особливості. Арніка гірська зростає в субальпійському (1200-1800 м. над р.м.), рідше в альпійському поясі на луках і зарослях чагарників, у криволісся, на свіжих, кислих, бідних на вапно ґрунтах (Чопик, 1976). В Європі часто зустрічається в альпійському поясі інколи навіть на висоті 2800 метрів (Kósa, 1984). Рослину можна відшукати на схилах різної експозиції і крутизни, на дерновопідзолистих (глиняних і глиняно-щебенюватих), слабокислих (рН 4,0-5,0), небагатих (7,6-9,4 ступені багатства), вологолуччих (63-71 ступені зволоження) ґрунтах, у цілком освітлених, або частково затінених місцях і лише в поодиноких випадках її можна знайти на узліссі (Деревинская, Сивоглаз, 1987). Вплив ґрунтових умов на розвиток і розмір рослин вивчала група вчених на популяціях в Силезії. В результаті досліджень 30 популяцій було зроблено висновок, що оптимальні умови існування визначаються параметрами рН ґрунту 3,9-4,5, гідролітична кислотність 16-26 мг на 100 гр. ґрунту і обмінна кислотність 7-14 мг; вміст азоту 75-543 мг; засвоюваного фосфору – 1,5-2,7 мг; калію – 16-52; кальцію 15-27 мг; магнію 14-20 мг на 100 гр. Ґрунту (Bylinska et. al., 1985). Аналізуючи ґрунт на місцях проростання арніки в Березинському заповіднику, Є. А. Сидорович і А. Е. Моісеєва (1976) стверджують позитивне відношення виду до

дерновопідзолистого слабо опідзоленого, піщаного, помірно зволоженого ґрунту, кислого, відносно забезпеченого азотом і в меншій мірі фосфором і калієм. Вивчаючи фітоценотичну приуроченність *A. montana* в різних районах Білорусії В. І. Парфенов та інші автори (1970) прийшли до висновку, що цей вид відноситься до одних і тих самих екотипів і проростає головним чином в асоціаціях чорничних, верескових, брусничних, корінних соснових лісів, або похідних від них, як правило на дерново-підзолистих, сильно- і середньопідзолистах піщаних, або рідше супіщаних ґрунтах. Як було відмічено вище, Е. А. Пенкаускене (1974) вивчав плодоношення і розмноження арніки в асоціаціях *Pinetum cladinosum* і *Nardetum strictae* в Литві. В Німеччині часто зустрічається в рослинних угрупованнях *Nardetalia*, в деяких асоціаціях разом *Ericetum tetralicis*, *Juncetum squarroosi*, рідко на долинних луках *Molinietum* (Fischer, 1974). За даними С. Білінської (1985) на території Силезії для *A. montana* найбільш оптимальні умови існування в в типах *Abieti-Piceetum* і *Hieracio-Nardetum* і навіть при культивуванні важливою є наявність супутніх видів, а саме: *Vaccinium myrtillus*, *Nardus stricta*, *Calluna vulgaris*.

В Березинському заповіднику Е. А. Сидорович (1976) вивчав дві популяції: у перший верхнім ярус був представлений *Pinus sylvestris* L., в підліску поодинокі *Juniperus communis*; другий деревинний ярус складала: сосна, береза (*Betula pendula* Roth.), осина, в подростках – сосна, осика, береза, ялина, дуб звичайний. Тут арніка гірська була знайдена в малиново-чорничному сосняку. Серед мохів буди виділені слідуючі: *Pleurozium schreberi* (зустрічається в 92%), *Polytrichum commune*, *Dicranum polysetum* (відповідно 60% і 40%).

В Українських Карпатах (в пошуках продуктивних ценопопуляцій арніки гірської) проводилися дослідження в субальпійському поясі і були виявлені слідуючі асоціації:

- а) біловусово-арнічні (в середньому 143 паростки на 1 м²);
- б) арнічно-біловусові (66 паростків на 1 м²);
- в) пахучої траві з біловусом і перстачем прямостоячим в другому ярусі (5 паростків на 1 м²) (Ванярха, 1984).

Таким чином, не дивлячись на те, що *A. montana* входить до складу багатьох асоціацій, можна виділити приуроченість виду до деяких основних типів фітоценозів.

1.2.5. Каріологія *A. montana*. Стосовно хромосомних чисел *A. montana* перші дані опубліковані в працях К. Афцеліуса (Afzelius, 1924, 1936). За його даними хромосомний набір соматичної клітини арніка гірської складає 36 хромосом. Цитологічні дослідження останніх років цей факт не підтверджують, винятком о лише роботи Т. Ліндауревої і З. Маларікової (Lindauerová, Malaríkova, 1972). Вони визначають хромосомне число 18 (що не відповідає і гаплоїдному набору). Хромосомні числа інших видів вказують в диплоїдному наборі в результатах своїх досліджень. Так, наприклад, для *Senecio nemorensis* L. як вони відмічають, $2n=40$, що підтверджується і іншими дослідженнями останніх років. Починаючи з робіт Х. Рохведера (Rochveder, 1937) автори підтверджують, що у *A. m.* повній набір включає 38 хромосом (Favarger, 1953; Darlington, Wylie, 1955; Böchler, Larsen, 1955). Жукова П. Г., вивчаючи сім видів роду *Arnica*, інтродукованих в Полярно-Альпійському ботанічному сад і встановила, що більшість із них є високохромосомними: *A. frigida* Mey, *A. longifolia* Eaton, *A. sachalinensis* (Regel), *A. grayi*, *A. withneny* Fern., – в соматичних клітинах мають 60 хромосом, *A. Plantaginea* Pursh – більше 70, і лише *A. montana* ($2n=38$) характеризується відносно низьким числом хромосом (Жукова, 1964).

Група авторів в книзі «Хромосомные числа цветковых растений», яка вийшла з друку в 1969 році, обґрунтовано встановлюють для арніки гірської 38 хромосом в диплоїдному наборі. Цей факт підтверджують також і дослідження В. І. Парфенова, який вивчав популяції арніки гірської па території Білорусії (Березовський, Івацевичський, Баравовичський райони Брестської області; Мчинський, Лідський, Новогрудзький райони Гродненської області та Мядельський район Мінської області), його дані вже включають в себе нове видавництво (1990) «Числа хромосомных цветковых растений флоры СССР» (Парфенов та ін.,

1975; Парфенов, 1980). Цей же автор одним із перших займається ідентифікацією хромосом арніки гірської.

1.2.6. Хімічний склад і біологічно активні речовини арніки гірської. Більшість наукових і науково популярних видань, які були опубліковані за останні 30-40 років, про лікарські рослини і їх використання в медицині, включають також дані про хімічні компоненти квітки, листка, кореневища арніки гірської (*Arnica flos*, -*folium*, -*radix*). В основному вказуються компоненти суцвіття (так як ця частина рослини використовується як лікарська сировина), але є також дані про хімічні речовини листка і кореневища. Аналізуючи 12 науково-популярних видань, підраховано декілька основних компонентів, більшість яких органічної природи: алкалоїди, арніфолін, арніцин, аскорбінова кислота, бетаїн, білки, віск, вуглеводи, галенін, декстроза, дубильні речовини, ефірні олії, жири, жирні кислоти, інулин, камідь, каротиноїди, лютеїн, органічні кислоти (ізомасляна, ангеликова, молочна, мурасина, фумарова, яблучна), слиз, смолисті речовини, ситостерин, фітостерин, флавоноїди, хлорофіли, холін, цинарин, цукри (сахароза, фруктоза), а також мінеральні речовини. Досить рідко в літературних передходжерах можна знайти вказівки про кількісний склад біологічно активних речовин, перерахованих вище. Аналізуючи декілька джерел приведено приклад кількісного вмісту біологічно активних речовин в арніці гірській: арніцину до 4%; ефірної олії в суцвіттях 0,016 – 0,5%, в кореневищах – 0,4–0,6%; дубильних речовин до 5%; аскорбінова кислота до 21 мг %; жири до 40%; вуглеводи – до 0,1% (Со плавлення 68°C); фруктози 2,5%; інших редукуючих цукрів – 0,5%; сахароза – 1%; інуліну, декстрозу – 12,1% (Харченко та ін., 1971; Шпиленя, Иавов, 1989; Дудченко та ін., 1989; Товстуха, 1991; Лікарські рослини, 1991; Лекарственкне растения, 1992). Більшість літературних джерел називає лише 10-15 із вищезгаданих речовин, але метою цих видань є застосування арніки гірської, як лікарської рослини, а не детальне вивчення її складу (Ладынина, Морозова, 1987; Михайліенко та ін., 1987; Rápoti, Romvári, 1972). Деякі автори окремо вказують хімічні речовини суцвіття і кореня.

Арніка гірська, як лікарська рослина, зацікавила і хіміків, про що свідчать наукові статті останніх років в галузі органічної та біологічної хімії. M. Friedrich (1962) в метаноловому екстракті із висушених квітів арніки гірської визначив 2 флавонових глюкозидів і ідентифікував їх як кверцетин – 3 глюкозид (ізокверцитрин) і 3 – глюкозид камфорної олії (астрагалін). В 1970 році із петролейного екстракту листків арніки гірської виділяють 7 сесквітерпенових лактонів і флавон – пекталінарігенін (Poplawski et. al., 1971). Л. Свионtek і Ю. Гура (Swiatek, Góra, 1978) вивчають фенольні кислоти *A. montana* L. і *Calendula officinalis* L. В квітколожах і квітках арніка встановлюють наявність таких кислот: II – оксибензольної; протокатехінової; гентизової; ванілінової; II – кумарової; кофейної і ферулової. Одночасно на Україні С. М. Марчишин і Н. Ф. Комісаренко (1981) вивчають фенольні сполуки *A. montana* L. і *A. foliosa* Nutt. G. Willuhn і P. Röttger (1983, 1984) протягом двох років публікують результати своїх дослідів по вивченню геленаліну, 11,13 – дигідро-геленалін ацетату і 6-0 – ізобутирил – тетрагідрогеленаліну в суцвіттях арніки гірської. Детальне вивчення флавоноїдів в *A. montana* L. і *A. chamissonis* Less. Проводив I. Merfort (1984, 1985, 1987). На основі багаторічних дослідів стало можливим узагальнити дані про хімічний склад роду Агніса. Це зробили вчені T. M. Pinchon і M. Pinkas, що вона опублікували у вагомій статті (використовуючи 133 першоджерел), яка вийшла в світ в 1988 році. Стаття об'єднує дані про хімічні компонента всіх вивчених видів роду, дає загальний біохімічний аналіз роду і на цій основі вказує на систематичне положення, а також узагальнює дані по кожному виду. Приведені дані і по вивченню арніки гірської:

а) підземні частини містять ефірну олію. В коріннях ефірні олії накопичуються в межах 2,7-6,3%; в кореневищах 1,8-3,7%. Підземні частини характеризуються низьким вмістом жирних кислот та інших фенолів; в тому числі 50% – диметилового ефіру, 4 – гідрокситимолу, харктерним є достатньо високий вміст диметилового ефіру 4 – гідрокси – 8,9 – дегідротимолу і

металевого ефіру тимола. Виявлено також сірчаний компонент і α (-) – мурален:

- цукри (глюкоза, фруктоза, галактоза, сахароза і полімери фруктози – інулін);
- органічні кислоти (молочна, фумарова, янтарна);
- стероли (β – ситостерол);
- поліацатилени (вміст до 0,2%) і їх похідні;
- фенольні кислоти (в основному галлова, хлорогенова, кофеїна і цинарінова);
- таніни (катехінові таніни);
- мінеральні речовини (Na^+ , K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , $\text{Fe}^{3+}\text{SO}_4^{2-}$, PO_4^{3-})

Дані про наявність сапонінів в підземних органах не достовірні, так як результати суперечать одне одному.

б) Суцвіття:

- ефірні олії (від 0,25 до 0,34%) густої консистенції, багатий жирними кислотами (45%) насиченими і ненасиченими, містить також парафіни. Є також різні терпени (β – терpineол, бергамотен, каріофілен, α (-) мурален і т.ін.) і похідні флорола, тимола і 3,9 – дегідротимолу;
- цукри присутні у вигляді глюкози, гетероксилана і полісахаридних кислот, галактози, маннози, арабінози, рамнози і уронових кислот;
- похідні азоту (гістидін, аспарагінова кислота, холін, три-метіламін, бетаїн);
- стероли (β – ситостерол; цитростадіенол);
- терпени (β – атірин, таракастерол, псевдотаракастерол, арнідіол, фарадіол);
- каротиноїди;
- кислоти (виявлено поки що малонова);
- фенольні кислоти (кофеїна, хлорогенова, ρ -кумарова, ферулова, галлова, гентіоза, ванільна і цинарінова), зміст яких до 0,25%;
- флавоноїди 7 – глюкозид, пектолінарігенін, астралалозид, кверцитрозид та інші флавоноїди (Bourdillat, 1986). Вміст флавоноїдів у суцвіття складає 0,2-0,3%;
- таніни;

- кумаріни (умбеліферон, скопалетин);
 - сесквітерпенові лактони (від 0,20 до 0,56% сухої ваги суцвіть. Сюди входять:
 - 1) геленалін і його складні ефіри;
 - 2) 11, 13 дегідрогеленалін і його складні ефіри;
 - 3) ізобутират тетрагідрогеленаліну;
 - 4) 2- етокси-6-0-ізобутиріл-2,3-гідрогеленалін;
 - поліацетилени (0,2 мг%);
 - мінеральні речовини (Berger, 1949) (від 6,35% до 8,35%).
- в) Листки:
- ефірні олії(від 0,21% до 0,5% рідкої консистенції, містить жирні кислоти;
 - фенольні кислоти;
 - флавоноїдн;
 - сесквітерпенові лактони.

Біохімічні дослідження видів роду Арніка продовжуються і в останні роки. Так вивчався, наприклад, флавоноїдний склад *A. sachalinensis* (Pabreiter et al., 1990), *A. acaulis*, *A. viscosa*, *A. nevadensis* (Ebert et al., 1988) флавоноїдні глікозидн *A. chamissonis* ssp. *Foliosa* (Merfort, 1988), а також сесквітерпенові лактони *A. chamissonis* ssp. *Genuina* (Willuhn et al., 1985) і *A. ragyi* (Westhaus, Willuhn, 1989).

Н.Б.Реррі з своїми коллегами досліджував сесквітерпенові лактони геланін та дигідрогеланін арніки гірської на терріторії Іспанії (Perry et. al., 2009).

Як бачимо, хімія активних компонентів є одним із найбільш детально досліджених розділів при вивченні арніка гірської. Досконаліше вивчено суцвіття – первинна лікарська сировина.

1.2.7. Біологічна активність деяких компонентів арніки. Коротко проаналізуємо основні компоненти, завдяки яким види роду арніки (в першу чергу арніка гірська) використовуються як лікарські рослини:

а) ефірні масла мають анестезуючі, antimікробні, антигрибкові властивості;

б) цукрова фракція відіграє важливу роль при лікуванні шкірних проявів алергічного характеру, арніка гірська має також імуностимулюючий ефект;

в) фенольні кислоти мають антибактеріальні властивості, складні ефіри кофейної кислоти мають антиалергічні і протизапальні властивості, хлорогенова кислота має сечогінну дію;

г) флавоноїди з одного боку стимулюють біосинтез простагландинів (гідрофільні флавоноїди) і на цій основі мають сечогінну і протинабрякову дію, а з другого боку гальмують біосинтез простагландинів і тому мають і протизапальну, і локальну анестазуючу дію, а також гальмують нагромадження тромбоплазтів. Лютеолін, кверцетин і еріодіктіол блокують липоксигеназу, чим можна пояснити антиасматичну, антизапальну дію флавоноїдів, а також антипухлинні властивості. Спазмолітична дія і послаблюючий ефект по відношенню до дихальних м'язів пов'язані із здатністю флавоноїдів гальмувати фосфодіестерази. Внаслідок гальмування гіалуронідаз і стимуляції пролін-гідроксилаз флавоноїди зміцнюють сполучну тканину і збільшують опір капілярів. Крім цього відомі і такі властивості флавоноїдів: антибактеріальна, антигрибкова, імуностимулююча, анальгетична дія;

д) сесквітерпенові лактони також мають багатосторонню дію: антибактеріальну, протизапальну, вплив на імунну систему, дихальний апарат (послаблення дихання) і серцево-судинний апарат (ізотропний ефект), а також знижують вміст холестерину в крові;

е) поліацетилени мають antimікробну та антигрибкову дію. Особливо виражені фунгіцидні властивості має основний поліацетилен арніки гірської. Правда в зв'язку з його нестабільністю і токсичністю виникають труднощі при його застосуванні.

Очевидно, найбільш специфічними речовинами арнік (A. montana L., A. foliosa Nutt., A. chamissonis Less.) в арніцин і арніфолін. Арніцин (4%) – це суміш двох ізомерних тритерпеноїдних речовин – арнідіолу і фарадіалу із групи люпеолу.

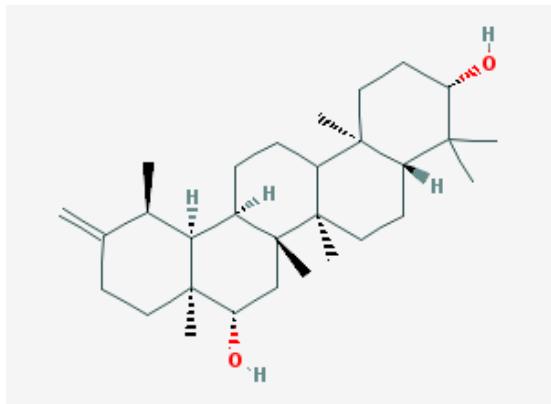


Рис. 3. Арнідіол

(<http://pubchem.ncbi.nlm.nih.gov/summary/summary.cgi?cid=470259>)

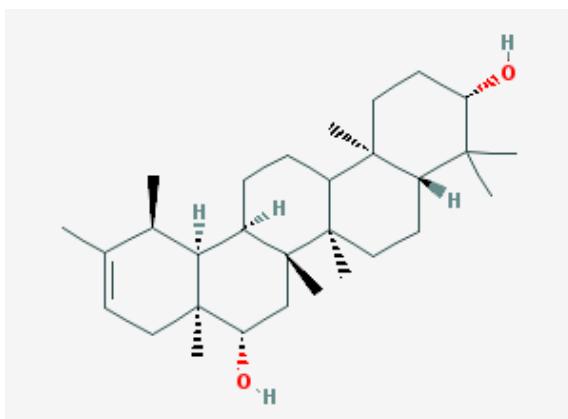


Рис. 4. Фарадіол

(<http://pubchem.ncbi.nlm.nih.gov/summary/summary.cgi?cid=122856#itabs-2d>)

Арніфолін – являє собою складний ефір сесквітерпенового оксикетолактону і тиглинової кислоти.

Арніфолін має тонізуючий вплив на гладку мязеву тканину матки (Растительнне лекарственное средства, 1985).

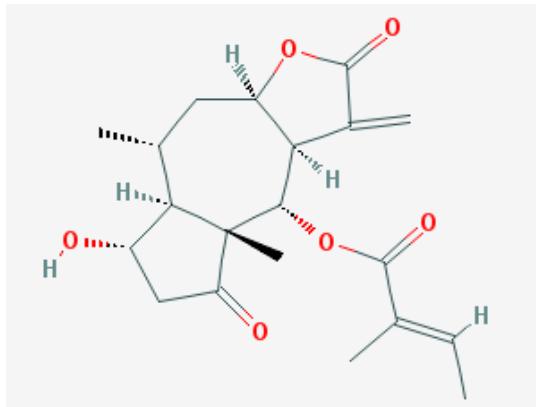


Рис. 5. Арніфолін

(<http://pubchem.ncbi.nlm.nih.gov/summary/summary.cgi?cid=44559333>)

1.2.8. Застосування арніка гірської як лікарської сировини. Рослина використовується в народній медицині Західної Європи з XI. століття. Всі її частини застосовувались для стимуляції кровообігу, а квітки зовнішньо при забоях. Офіційна медицина визнала арніку набагато пізніше. Описуючи лікарські рослини, які використовувалась в народній медицині до 1970 року, О. П. Попов (1970) вказує на те, що арніка гірська «в науковій медицині» не використовується. Сучасний посібник по фармакотерапії для лікарів (Машковский, 1987) вже вказує на використання квітів арніки, як препарату, що застосовують для припинення кровотеч в акушерській та гінекологічній практиці, при недостатній зворотній інволюції матки і запальних захворювань. Фармацевтична промисловість виробляє настій арніки (*Tinctura Arnicae*) у флаконах по 15, 25 і 40 мл. В науковій медицині припускається також застосування квітів *A. foliosa* Nutt.

і *A. chamissonis* Less., не дивлячись на те, що багато авторів згідні з тим, що заміна арніки гірської на ці види роду не повністю оправдовує себе. Арніка гірська використовується при багатьох захворюваннях. Про те, що рослина є перспективною лікарською рослиною свідчить той факт, що і тепер проводяться інтенсивні дослідження її цінних властивостей (Товстуха, 1991). Настій із арніки гірської має багатосторонню дію: прискорює серцебиття і збільшує амплітуду серцевої діяльності, розширяє коронарні і мозкові судини, покращує живлення м'язів серця, знижує рівень холестерину в крові (Комендр, 1971), має також протисклеротичну і потогінну дію. Сума флавоноїдів настою має жовчогінну дію. На нервову систему в малих дозах діє тонізуюче й стимулююче, а в більш високих дозах діє заспокійливо. Експериментальним методом було доказано (Аксельрод а др., 1955; Muresanu et al., 1958), що настій арніки а дуже малих концентраціях здатний викликати скорочення матки. З зв'язку з вищеперерахованими властивостями арніка гірська широко використовується для лікування і профілактики багатьох захворювань.

I. Всередину (перорально у вигляді настою та відвару).

а) При захворюваннях органів кровообігу: стенокардії, міокардітах, кардіосклерозі, гіпертонічній хворобі, ішемічній хворобі серця, а також після інфаркту і мозкових крововиливів для швидкого відновлення функціонального стану центральної нервової системи (Остапчук, 1991);

б) Рослина використовується також при захворюваннях верхніх дихальних шляхів при бронхіті, грипі, ларінгіті, інтенсивному кашлі;

в) Дуже часто використовується при захворюваннях шлунково-кишкового тракту як самостійний засіб (при зниженні кислотоутворюючій функції шлунку, спазмах кишок та запорах, обумовлених атонією товстої кишки), а також у комплексі з іншими лікарськими рослинами (при лікуванні гепатитів, холецистіту, холангіту);

г) Оправдовує себе рослина і при лікуванні урологічних захворювань (при нічному мимовільному сечовиділенні, при певних концентраціях як сечогінний засіб) (Мамчур, 1983). В поєднанні з іншими лікарськими рослинами рекомендують вживати хворим на гломерулонефрит та сечокам'яну хворобу (Крилов та ін., 1991);

д) Своєрідна дія настою із арніки дає можливість використовувати її при епілепсії, струсі мозку і для зняття нервових перевантажень;

е) Широко використовується і в акушерстві та гінекології (Михайленко та ін., 1987), при маткових кровотечах (після пологів, викідів, абортів), при порушенні функції залоз внутрішньої секреції і запальних захворюваннях статевих органів, а також при фібромії матки.

Є також дані про те, що арніка використовується як жаропонижуючий та потогінний препарат.

ІІ. Зовнішньо (у вигляді компресів, примочок) використовують:

а) при шкірних захворюваннях різної етіології (гноячкових захворюваннях, трофічних виразок, герпесі, при опіках та відмороженнях);

б) при пошкодженнях і захворюваннях опорно-рухового апарату (ревматизм, подагра, люмбаго, біль у м'язах, гематома) при переломах кісток та вивіках в суглобах;

в) зовнішньо використовується також при невралгіях та при зубній болі.

Рослина використовується також і в ветеринарії (Rápoti, Romvári, 1972).

Методи приготування настою та відвару із арніки досконало не описуємо. Вони вказані в багатьох із вищезазваних видань, де можемо знайти також перелік зборів лікарських трав, у склад яких входить арніка. Загальний принцип приготування настою арніки гірської однаково описується як в науковій, так і з народній медицині: 10 гр. лікарської сировини квіток на 100 мл. 70° спирту. Приймають всередину по 30-40 крапель 3 рази в день до їди, розміщуючи у воді. Настій можна використовувати і зовнішньо, якщо розводити його водою у відношеннях 1:5 або

1:10. Відвар (10 гр. на 200 мл води) приймають по 1 ст. ложці 3 рази в день.

Однак слід відмітити, що передозування препаратів арніки гірської спричиняє отруєння. Компреси не можна ставати безпосередньо на рани та на поверхні, розташовані поблизу слизових оболонок (поблизу рота, очей, статевих органів), також не застосовують при лікуванні малих дітей. Невелику токсичність арніки пояснюють з першу чергу наявністю з рослині поліацетиленів, сесквітерпенових лактонів. Крім фармацевтики арніка гірська використовується з парфумерії, косметології, а також як жовтий барвник з харчової промисловості багатьох країн (Leung, 1980). Мед із арніки славиться цілющими властивостями. В деяких країнах Західної Європи листки арніки використовують замість тютюну (Шпилена, Иванов, 1989) і можливо звідси і походить її місцева назва – тютюнова квітка.

1.2.9. Можливості заготівлі, техніка заготівлі. В 1953-1954 роках вивчаючи розповсюдження, запаси і можливості використання арніка гірської в Українських Карпатах, Д. С. Івашин зробив висновок, що на висоті 600-900 м над рівнем моря можна зробити заготівку арніки, так як вона тут цвіте, причому на площі декількох тисяч гектарів (40-45 кг сухих суцвіть або 200-250 кг сиріх з одного гектару) (Івашин, 1956). Він відстоював цю думку і наприкінці 70-х років, не дивлячись на те, що на цей час рослина була взята під охорону і була занесена в «Червону книгу». По даним вищезгаданного автора в Карпатах щорічно можна зібрати 5-7 т суцвіть. Середньорічний збір цієї рослини в Україні – в основному з Карпатами – за три роки (1974-1976) складав 4,2 тонна. Не маємо підстав сумніватися а правильності тверджень автора, але фактом є і те, що можливості заготівка арніки було дещо перебільшено і можливо з цим також можна пов'язати зменшення запасів арніка за останні роки. В. І. Комендар вже в 1971 році підкреслює, що інтенсивна заготівля арніки, причому з порушенням правил збереження лікарських рослин (частину потрібне залишати для розмноження), може привести до різкого скорочення природніх запасів, а то і до повного її знищення. Що стосується техніки

заготівлі, то суцвіття арніка заготовлюють на початку цвітіння в суху, сонячну погоду, після обсихання роси з коротким (до 1 см) квітконосом. Сушать в темних прохолодних, добре провітрюваних приміщеннях, розкладавши в один шар (якщо сушити товстим шаром, суцвіття розпадаються). В сушилках сушать при температурі 50-60° С. Вихід сухої сировини 20-22%. Запах готової сировина слабкий, ароматний, смак гострий, гірькуватий. Вологість допускається до 13%. Екстрактивних речовин має бути не менше 25%. Допускається наявність подрібнених частин органічних та мінеральних домішок до 6,2 і 1% відповідно. Термін придатності такої сировина 2 роки.

Заготівельники-початківці можуть переплутати арніку гірську з такими рослинами як: *Inula britannica* L., *Anthemis subtinctoria* Dobrocz, *Calendula officinalis* L. Тому в довідниках для заготівельників вказані морфологічні ознаки цих видів.

Більш наукова ідентифікація лікарської сировина основана на вивченні анатомічних ознак рослини і мікроознак суцвіть (Cappelletti, 1978).

1.2.10. Проблема культивування і агротехніка арніки гірської. Як було відмічено вище, арніка культивується в багатьох ботанічних садах, але в культурі не стійка. Не дивлячись на це, деякі автори публікують свої дані про методи вирощування арніки гірської. Так, наприклад Д. М. Аксельрод, Г. К Ніконов, А. Д. Туррова в статті «Арника гарная», яка вийшла в світ в 1955 році, вказують яке відношення арніки до ґрунту, обробки ґрунту, удобрювання, як проводити посів та догляд за культурою. За їхніми даними – арніка гірська добре розвивається на рівних ділянках без западин, які мають структурний ґрунт, частий від бур'янів, особливо кореневищних. На важких, щільних ґрунтах, на яких часто стоїть вода, висаджувати арніку не доуально. Попередниками арніки можуть бути: чорний удобренний пар, удобренна озиміна, люпиновий пар, конюшинний пар і віко-овес. На 1 га бажано використовувати такі добрива: 40 т гною, 3-4 ц суперфосфату (або 1 т фосфорної муки), 0,5-0,75 ц калієвої солі і 1,0-1,5 азотного добрива. Оранку проводять за 30-35 днів до підзимного посіву, а потім за 10-15 днів проводять

боронування поля. При весняному посіві здійснюється система зяблової обробки (лущення, оранка). Абсолютна вага насіння 1,5 г, тому закопувати їх при посіві слід не глибше як на 1-1,5 см. Восени сіють сухе насіння, а весною – пророщене або стратифіковане. Рослина, на думку багатьох авторів, добре розмножується насіннями, характеризується досить високим коефіцієнтом проростання і дає повні проростки, особливо, якщо садити пізно восени.

Хороший результат отримано і при гніздовому методі посіву (відстань між рядами 60 см, між гніздами – 30 см). Норма висіву при користуванні цим методом – 6 кг на 1 га, а витрата перегною – 100 г на гніздо. Догляд за сіянцями – це своєчасне видалення бур’янів. Особливо важливо провести першу і другу прополку, так як пізніше при видаленні перезрілих бур’янів можуть бути пошкоджені також молоді рослини. В стадії утворення розетки із 4-6 листків, а потім щорічно після зимовий період, бажано проводити підживлення рослин азотним і фосфорними добривами (1 ц азотного добрива і 2 ц суперфосфату на 1 га).

Аксельрод Д. М. через 3 роки (1958) публікує статтю, в якій вказує на те, що спроби введення арніка гірської з культуру виявились дещо невдалими, і замість данного виду рекомендує вирошувати *A. chamaissionis* і *A. foliosa*, які добре проростають в культурі. Питанням введення в культуру арніки гірської займались і інші автори, в тому числі і за кордоном (Кондратенко, 1953; Esdorn, 1940; Knapp, 1953; Hohenstatter, 1956; Kating, Seidel, 1967). Н. Г. Котуков у своєму довіднику по лікарським і ефіроолійним культурам (1964) також включає агротехніку арніка гірської. Однак справа в тому, що проблема штучного розмноження не є вирішальною до кінця. Про це свідчать і наукові дослідження останніх років (Weyel, 1989; Haubner, 1989). N. Delabays і N. Mange (1991), вивчаючи агротехніку і фітосанітарію арніки гірської, роблять слідуючі, дуже цікаві, висновка:

- частина рослин в культурі поражається і відмирає від хлорозу невідомого походження;
- вирощування більш доцільне в гірських умовах, близьких до природних умов;

- слід підбирати кислі ґрунти не дуже багаті фосфором;
- рослини часто поражаються грибом *Entyloma arnicae*;
- шкідником культури є також муха *Tephritis arnicae*, яка відкладає яйця в квіткові бруньки і гусениці поїдають суцвіття.

1.3. Інші види роду *Arnica*, які мають науковий інтерес

Інші види роду теж важливі для порівняння, якщо враховувати, що біохімічні, фізіологічні показники цих видів є подібними для арніка гірської. Вивчення інших видів роду також є необхідним для вияснення розміщення арніка гірської всередині роду і систематичного положення роду з цілому. K. Engell (1970), вивчаючи ембріологію *A. alpina* ssp. *angustifolia*, спостерігав триплоїдні ($2n=3x=57$) тетраплоїдні ($2n=4x=76$) і пентаплоїдні ($2n=5x=95$) форми, причому ці форми мало відрізняються. У триплоїдні форми материнські клітини пилку дегенерують до вступу в мейотичний поділ, а у тетраплоїдні форми спостерігається нерозходження, відстоювання хромосом, утворення різної кількості бівалентів, мостів ростучих ядер, однак не дивлячись на це, мейоз в основному закінчується утворенням тетрадом мікроспор. Насінний зачаток, як вказує автор, анатропна, одногокривна, археспоріальна клітина, функціонує як одноядерний зародковий мішок. Зародковий мішок розвивається по типу *Antennaria alpina*. Зародок формується за типом Asterad, різновидність *Senecio*.

В сполучених Штатах D. R. Joung i W. K. Smith протягом декількох років (1979, 1980, 1983) вивчали вплив екологічних факторів на фізіологічні процеси *A. cordifolia* i *A. latifolia*. Встановлюють вплив освітлення на транспирацію (1979); залежність товщини, вмісту хлорофілу і розмірів листків від мікроклімату світлових і тіньових рослин (1980). Вивчаючи різні місцевознайдження *A. cordifolia* вони встановили, що «світлові» рослини мають пагони більшої біомаси, дають більше насіння, які на світлі краще проростають.

У таких рослин більша інтенсивність фотосинтезу (17 мкмоль CO_2/m^2) і добова асиміляція вуглецю (12 гр/ m^2 день) (1983).

Wolf S. J. (1980) вивчає хромосомні числа представників роду *Arnica* в деяких штатах Північної Америки. Вперше визначає хромосомне число у *A. lonchophylla* і *A. nevadensis* ($n=38$), а також публікує хромосомне число раніше вивчених 9 видів роду. На його думку основне хромосомне число роду – $x=19$ хоч такі види як *A. angustifolia*, *A. cordifolia*, *A. mollis* визначаються як зрілі поліпloidні комплекси, які складаються із широкопоширених поліпloidних рас і лише із декількох обмежених диплоїдних рас. Вважають, що в минулому всередині роду могла бути гібридизація, яка зараз запобігається апоміксичним розмноженням. Вивчають також флавоноїдні групи в різних популяціях *A. cordifolia* і залежність цих речовин від числа хромосом (Wolf, Denford 1983). Як з'ясували, ніякої кореляційної залежності немає між флавоноїдним складом і хромосомними расами, що дає можливість припускати, що на хімічний склад має вплив генетичний дрейф, апоміктично ізольоване розмноження. Автори, продовжуючи свої таксономічні дослідження (1984), пропонують розділити підрід *Austumontana* на дві секції (*radiate* – *discoid*) і виділити підрід *Calacarnica*. Пізніше E. Denford разом з S. Downie продовжували хемотаксономічне вивчення роду. Досліджуючи флавоноїдний профіль *A. frigida* ssp. *frigida*, *A. frigida* ssp. *griscomil* і *A. louiseana* встановлюють залежність флаволоїдні відмінності від морфологічної мінливості таксону, підтверджуючи спорідненість підвидів, а також сформулюють думку, що флавоноїди мають значення в певних рефугіумах (1986). Аналогічно, вивчаючи флавоноїди листків, екологію запилення, особливості місцевезнаходження, доказали, що *A. fulgens* і *A. soravia* окремі види, а не різновидності одного виду як припускалося раніше (1987). Очевидно, для нас найбільш цікавою із робіт вищезгаданих авторів є праця, що вийшла в світ в 1988 році. Таксономічний огляд підвіду *Arctica* дає авторам можливість зробити слідуючі наукові висновки: види амфімікти ($2n=38$) зв'язані з нельодниковими регіонами, а види апомікти ($2n=57$, 76 , 95) з льодниковими районами помірних і арктичних областей північної півкулі. Поліморфізм комплексів мікровидів на думку авторів, зв'язаний з такими

причинами, які агамоспермія, апоміксіс, поліплоїдія, фенотипічна пластичність виду, гібридизація, географічна і екологічна ізоляція. Вважають, що арніка – це монофілетична група, яка віддалилась від *Protoarnica*, в арктичній і субарктичній областях Північної Америки.

Аналізуючи літературних першоджерел зробимо висновок, що рід Арніка відносно добре вивчений і продовжує вивчатися і в теперішній час. Це безперечно пов'язано з тим, що види роду арніка мають важливу роль в науці в цілому і в медицині зокрема. Із 32 видів роду, за нашими даними, вивчалось 27. Правда, в більшості випадків, роботи містять часткові, а не узагальнені дані. Так, наприклад, праці по вивченню видів, які ростуть на американському континенті, в основному включають хемотаксономічні і фізіологічні дослідження. В Європі безумовно основним об'єктом досліджень є арніка гірська. В теперішній час ботаніко-морфологічний опис виду поповнюється даними біоекологічних досліджень, на основі яких вивчаються можливості збереження ареалу. Відкритою залишається також проблема введення арніки гірської в культуру. Ідентифікація і лабораторне випробування біохімічних компонентів дають наукове обґрунтування для застосування арніки гірської в медицині.

На території Закарпаття вид також вивчався багатьма авторами, але поки що немає такої комплексної роботи, яка б на основі біоекологічних досліджень різних популяцій і вивчення їх адаптаційних можливостей запропонувала нові ефективні методи по збереженню виду.

РОЗДІЛ 2.

БІОЕКОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ АРНІКИ ГІРСЬКОЇ В УМОВАХ ЗАКАРПАТТЯ

В монографії використані дані, отримані нами протягом п'яти років досліджень (1989-1993). В основному вивчались популяції арніки гірської, що зростають у Східних Карпатах на території Закарпатської області:

- а) Великоберезняйський район. I – полонина Бубен (верховинський хребет), околиці с. Гусний, 950 м над р.м.;
- б) Міжгірської район, а – полонина Красна (хребет Красна), 1200 м над р.м., III – околиці с. Синевірська Поляна, 900 м над р.м.;
- в) Рахівський район. IV – полонина Думен (хребет Свидовець), 1000 м над р.м., V – гора Піп-Іван (хребет Мармароські Альпи), 1800 м над р.м.;

Крім цього, для порівняння вивчались популяції виду на території Івано-Франківської області:

- г) Рожнятівський район. IV – гора Грофа, 1040 м над р.м.

Для вивчення поширення арніка Гірської використовували маршрутний метод, а також дані наукових гербарій та карти ресурсів лікарських рослин лісгоспів Закарпаття. При узагальненні хонологічної інформації використовували сітку квадратів (10,6x11,2 км), прийняту згідно з картуванням флори України ("Хорология флоры Украины", 1986). Також застосовували методичні посібники для визначення запасів лікарської сировина (Борисова, 1961, 1965; Борисова, Шретер, 1966; Крилова, Шретер, 1971).

При вивченні структури ґрунту відбирали взірці з різних горизонтів (через кожні 10 см). Ґрутові розрізи описували в польових умовах, а для фізико-хімічних досліджень використовували наступні методика: метод Тюрина (для визначення гумусу); метод Кельдаля (для визначення азоту); метод Кірсанова (для визначення рухомої фосфорної кислоти); метод Пейве (для визначення обімного калію); а також інші загальноприйняті методики (Гречин та ін., 1964)

Фітоценотичі дослідження проводили на площинках 100 м² (Ярошенко, 1969). Для сумісного визначення проективного покриття і рясності видів використовували шкалу Бранун-Бланке (+ – вид зустрічається рідко, покриття мале; 1 – число осіб велике, але покриття незначне або особи зустрічаються рідко, але покриття велике; 2 – число осіб велике, покриття від 5 до 25%; 3 – при будь-якому числі осіб покриття від 25-50%; 4 – покриття від 50-75%; 5 – покриття більше 75%) (Braun-Blanquet 1964). Назви видів приведені згідно з "Определитель высших растений Украины" (1987).

В основному комплекс біоекологічних досліджень проводили згідно з програмою схеми, яку запропонували В. В. Кричфалушій та В. І. Комендар (Кричфалушій, Комендар, 1990 и др.) для вивчення та опису рідкісних видів.

Малий життєвий цикл досліджували протягом вегетаційного розвитку. Двічі в тиждень проводили фенологічні спостереження, реєстрували співвідношення рослин, які були в різних фенофазах. Фенологічні дослідження в основному проводили а трьох популяціях (Бубен, Красна, Піп-Іван), які розміщені в різних висотних поясах.

Вивчення онтогенезу проводили за схемою Т. А. Работнова (1950а), яку він запропонував для дослідження вікової структури популяцій. При вивченні вікового складу і щільності популяцій використовували метод випадкової вибірки (рендомізації) облікових площинок.

Насінневу продуктивність вивчали за методикою І. В. Вайнагія (1974).

При вивченні внутрішньовидової мінливості досліджували морфометричні параметри генеративних рослин: по 25 особин ізожної популяції. Така вибірка повінна репрезентативно представляти популяцію рідкісних видів – n=25 (Крічфалушій, Мезев-Крічфалушій, 1994). Біохімічні аналізи проводили на основі 15-ти вибіркових проб за методиками, які були запропоновані для аналізу лікарської сировини арніки гірської (Костенникова та ін., 1984, 1985). Фенологічні дослідження проводила на основі 8-ми альтернативних парфенів (Кобів, 1993).

Отримані цифрові дані обробляли за допомогою варіаційно-статистичних методів (Глотов и др., 1982; Лакин, 1990; Плотхинський, 1978). Для проведення розрахунків нам допомогла комп'ютерна програма (Дяконов, 1989; Салтьков, Семашко, 1986; Пярнпуу, 1990; Комп'ютерная биометрия, 1990; Ніколайчук, Надь, 1992).

Кліматичні умова досліджуваного регіону приведені в основному за даними М. М. Данилюка (1987).

Закарпатська область перебуває під впливом західного переносу повітряних мас, переважно з Атлантичного океану, рідко – континентального повітря зі сходу. Кліматичні умови області дуже різноманітні і залежать від висоти над різнем моря орієнтування та експозиції схилів. Гори впливають на повітряні течії і фронти. Сумарна радіація змінюється від 3110 до 4370 МДж/м² за ріж. Сезонна сумарна радіація взимку становить 300-340 МДж/м², влітку – 1270-1830 МДж/м².

Середньорічна швидкість вітру становить 1,2-2,4 м/с. Протягом року в низинних районах найбільше повторюється вітер зі швидкістю до 5 м/с, в гірських долинах до 3 м/с. Гірсько-долині вітри періодичні. Вони вдень дмуть з долин у напрямку гір, а вночі, навпаки, особливо в долинах рік.

В горах спостерігається зниження температури з висотою. Зміна температури на 100 м підйому в холодний період досягає 0,4...0,7°C, влітку 1,0...1,1°C. У передгірно-низинних районах області відносно високі річні температури 9-10°C, в гірських долинах 6-7°C, на висоті 1100-1400 м близько 3°C. У березні температура в передгірно-низинних районах становить 4-5°C, у гірських долинах – від 0 до 2°C а на високогір'ях – від -1 до -8°C. Безморозний період в низинно-передгірних районах в середньому триває 175, у горах – 150 днів.

Зима в низинних районах починається у другій декаді грудня, закінчується в другій половині лютого. В горах настає вона раніше – в третій декаді листопада і продовжується до початку березня. Тривалість зими в середньому: в низинних районах – 2, в передгірних – 3, у гірських долинах від 3 до 3,5, на високогір'ї від 4 до 5 місяців.

Тривалість весняного сезону в низинно-передгірних районах 75-80, в гірських – близько 100 днів (заморозки весною закінчуються у другій декаді квітня і у першій декаді травня відповідно).

Літо в низинно-передгірних районах починається в першій декаді травня і триває в середньому 130 днів до середини вересня. У горах на висоті 400-600 м літній сезон тривав 60-70 днів, а вище 1000 м літа фактично не буває.

Осінь починається у другій половині вересня у низинно-передгірних районах, а в горах настає ще в кінці серпня.

Для вегетаційного періоду характерним є показник, який визначається відрізком часу, в якому середньодобові температури повітря становлять понад 5°C. Такий перехід в низинно-передгірних районах відбувається у другій половині березня і тривав 230-240 днів, а у горах тривалість вегетативного періоду – 190-215 днів.

Максимальна відносна вологість повітря (80-87%) спостерігається взимку, мінімальна (63-77%) – навесні. В холодну пору року переважає хмарне небо.

Середня річна кількість опадів на території області змінюється від 700 до 1500 мм.

В низовинних районах річна кількість опадів становить 700-800 мм, у передгірних – 900-1100 мм, на високих гірських долинах – до 1500 мм. За листопад-березень випадає 260-570 мм, а за квітень-жовтень – 430-950 мм. У гірських долянах сніговий покрив тримається в середньому 90-100 днів.

Протягом року з туманами в середньому буває від 19 до 65 днів, а на гірських вершинах Карпат – понад 100 днів.

2.1. Поширення та еколо-фітоценотична приуроченість

2.1.1. Географічне поширення на території Закарпаття.

Закарпаття -розташоване на південно-східній ділянці ареалу арніки гірської. В цьому районі рослина трапляється в 63 місцях зростання. Вони в основному знаходяться в гірській (400-500 м над р.м.) та високогірній (850-1500 м над р.м.) зонах області.

Загальна площа зростання в досліджуваному районі складає приблизно 350 га.

Якщо розглядати по районах, то найчастіше рослина зустрічається в Міжгірському районі (біля 41 місце зростання загальною площею 240 га). Тут зарослі арніки інколи займають десятки гектарів, наприклад біля с. Синевірська Поляна, с. Присліп, с. Колочава (рис. 6). Але в більшості випадків зарослі (площею 1-7 га) розкидані на великій території так як в Ізковському, Верхньо-Бистрівському лісових господарствах.

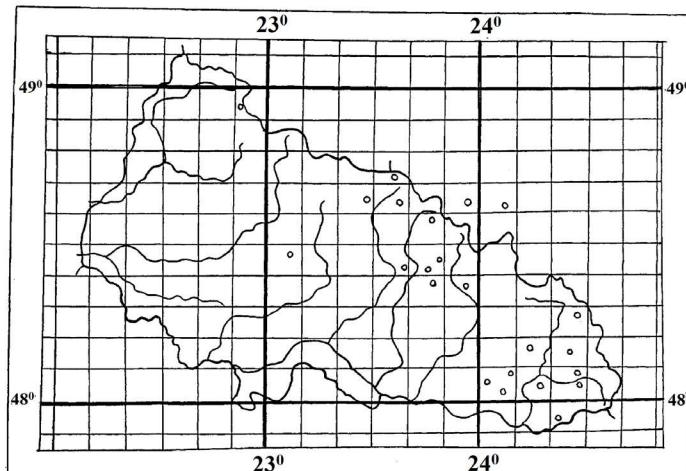


Рис. 6. Поширення арніки гірської в Закарпатті

В Рахівському районі нам здалося встановити 20 місцезростань загальною площею 70 га. Тут вже не зустрічаються такі великі зарослі як в Міжгірському районі (жодна з них не має площу більшу як 10 га). Найбільші зарослі знаходяться біля сіл Богдан, Кваси, селища Ясіня.

Порівняно з вищевказаними районами значно менше арніки у Великоберезнянському та Іршавському районах. У Беликоберезнянському районі зустрічається на Гуснянському хребті (30 га), в Іршавському – на горі Бужора.

Арніка гірська, як монтанний елемент флори в природніх місцях не зустрічається нижче як 400 м над р.м.. Оптимальними умо вами для неї є висоти 500-1800 м над р. м. На території Закарпаття найбільш високою точкою, де знаходили арніку, був південно-східний схил гори Піп-Іван – на висоті 1800 м над р.м. В зв'язку з цим (в Українських Карпатах субальпійська рослинність розміщена на висоті 1200-1800 м), можна вважати, що арніка гірська тут заходить і в альпійський пояс, будучи також елементом флори останнього (в Альпах, де субальпійська рослинність пошиrena на висоті 1800-2300 м, арніка гірська зустрічається на висоті 1000-2800 м).

Для сусідніх областей (в ході маршрутних досліджень) встановили зростання арніки гірської в таких областях: а) Львівська область – г. Парашка 1271 м над р.м. (Сколівський район); с. Верхнє Гусне – г. Опалонок (Турківський район); б) Івано-Франківська область – г. Попадя 1740 м над р.й., г. Грофа, 1748 м над р.м. (с. Осмолода), с. Берлон (Рожнятівський район); с. Підгір'я (Богородчанський район); села Пасічне, Молодьків, Битків (Надвірнянський район).

Якщо розглянути поширення арніки гірської в горах Закарпаття по карті флористичних районів Українських Карпат, то найчастіше арніка зустрічається в Горганах (37 місць зрост.), потім в Чорногорі – 9; Свидовець – 8; Східні Бескиди й низькі полонини – 7; Мармороські Альпи – 4 (рис. 6).

2.1.2. Геологічні і фітоценотичні особливості. Як світло-любива рослина арніка гірська найчастіше зростає на луках, полонинах субальпійського поясу (фото 1-2). Якщо розглянути карту рослинності області, ці лукі в основному зустрічаються в полесі букових лісів, а також в зоні смерекових лісів із смереки європейської місцями з домішкою ялиці білої та бука лісового. Рідко зростає арніка в зоні широколистяно-темнохвойних лісів із бука лісового та смереки європейської та на сільськогосподарських землях лісового поясу.

По типу антропогенної дії місця зростання поділяються на:
1) сінокоси – 69% від загальної площа зростання; 2) гірські

луки, які не піддаються інтенсивному випасу – 27%; 3) пасовиська – 4%. Для регіону характерна відносно висока середня річна кількість опадів (в межах 900-1400 мм). Сума активних температур складає 1500-2500°C.

Більшість досліджуваних популяцій зустрічається на висоті 900-1800 м над р.м. На такій висоті домінують кліматичні умови гірського поясу. Винятками в лише регіон, охоплений ріками Мокрянка та Брустурянка, яким характеризується значною кількістю річних опадів (понад 1400 м) та низькою сумою активних температур (до 1500°C).



Фото 1-2. *Arnica montana* L. в природних умовах.
(Фотографії 1-10 зроблені під час екскурсії студентами-курсовиками)

Більшість досліджуваних популяцій зустрічається на висоті 900-1800 м над р.м. На такій висоті домінують кліматичні умови гірського поясу. Винятками в лише регіон, охоплений ріками Мокрянка та Брустурянка, яким характеризується значною

кількістю річних опадів (понад 1400 м) та низькою сумаю активних температур (до 1500°C).

Перша популяція, фітоценотичні та екологічні особливості якої наші вивчались, розташована на Верховинському хребті (г. Бубен) на півтора кілометри від с. Гусний у східному напрямку (сінокіс). Популяція розташована на висоті 900 м над р.м., займає південно-західний схил гори (крутизна 25-30°). Характерними для цієї місцевості є дерновоопідзолений ґрунт глинисто-щебистої структури. Вміст гумусу – 3,4-3,6%, pH сольової витяжки – 3,9. Гідролітична кислотність 18,5 мг екв./100 г ґрунту. Вміст обмінного калію – 9,4; азоту – 180, рухомого фосфору – 1,8 мг; рухомого алюмінію – 24,3. Невисоким є також вміст іонів, кальцію та магнію: 13,4 і 12,1 мг на 100 г ґрунту відповідно.

Описана асоціація (*Nardetum arnicosum*) відноситься до формації біловуса стиснутого (*Nardeta strictae*). У рослинному угрупуванні разом з арнікою гірською нараховується 37 видів судинних рослин, представників 19 родин, до злакових відноситься – 5, до різnotрав'я – 29, до осокових і сосникових – 2, до мохів – 1 (див. табл. 2.1.1). В даній асоціації (*Nardus stricta* + *Arnica montana* ++ *Vaccinium myrtillus*) *A. montana* зустрічається з рясністю 20-25%. Загальне проективна покриття 95%-100%.

Таблиця 2.1.1.
Геоботанічні описи асоціацій з участю арніки гірської

№ П/П	Популяції	I	II	III	IV	V	VI	В скількох популяціях зустрічає- ться вид
1	2	3	4	5	6	7	8	9
	I. Woodsicaceae							
1.	<i>Cystopteris sudetica</i> A. Br. Et Milde	-	-	-	+	+	-	2
	II. Aspleniaceae							
2.	<i>Asplenium trichomanes</i> L.	-	-	-	+	+	-	2
	III. Polygonaceae							

Продовження табл. 2.1.1.

3.	Rumex acetosa L.	-	+	+	+	-	-	3
	IV. Caryophyllaceae							
4.	Coronaria flos-cucli (L.) A. Br.	+	+	-	+	-	+	4
5.	Dianthus carthusianorum L.	+	+	-	-	-	+	3
6.	Dianthus compactus Kit.	1	-	+	+	+	-	4
	V. Ranunculaceae							
7.	Ranunculus polyanthemos L.	+	-	+	-	-	+	3
	VI. Hypericaceae							
8.	Hypericum maculatum Grantz	-	+	+	+	-	+	4
9.	Hypericum montanum L.	1	-	-	+	-	-	2
	VII. Rosaceae							
10.	Potentilla erecta (L.) Rausch	1	1	+	1	-	+	5
	VIII. Fabaceae							
11.	Lotus corniculatus L.	+	+	+	-	-	+	4
12.	Lotus tenuis Waldst et Kit.	+	-	+	-	-	-	2
	IX. Polygalaceae							
13.	Polygala comosa Schkuhr	-	+	+	-	-	-	2
	X. Violaceae							
14.	Viola declinata Waldst et Kit. Ex Willd.	-	-	-	+	+	+	3
	XI. Apiaceae							
15.	Carum carvi L.	1	-	+	-	+	+	4
16.	Laserpitium alpinum Waldst et Kit.	-	+	-	+	+	+	4
	XII. Vaccinaceae							
17.	Rhodococcum vitis-idaea (L.) Avror.	-	-	-	1	+	+	3
18.	Vaccinium myrtillus L.	2	1	+	1-2	1	1	6
	XIII. Gentianaceae							
19.	Gentiana acaulis L.	-	-	-	+	-	-	1
20.	Gentiana asclapiadea L.	+	+	-	-	+	+	4
	XIV. Lamiaceae							

Продовження табл. 2.1.1.

21.	Thymus pulegioides L.	1	1	-	-	-	+	3
	XV. Scrophullariaceae							
22.	Melampyrum herbichii Woloszcz	+	-	+	-	+	+	4
23.	Melampyrum saxosum Baumg.	-	+	-	-	+	+	3
24.	Veronica officinalis L.	+	-	+	-	-	-	2
	XVI. Dipsacaceae							
25.	Knautia dipsacifolia Kreutzer.	+	-	+	-	-	-	2
	XVII. Campanulaceae							
26.	Campanula abietina Griseb et Schenk	+	-	+	-	-	-	2
27.	Campanula glomerata L. s. l.	+	-	-	-	+	+	3
28.	Campanula serrata (Kit.) Hendrych	-	+	+	-	+	+	4
29.	Phyteuma orbiculare L.	+	-	-	+	+	+	4
	XVIII. Asteraceae							
30.	Achillea millefolium L.p.p submillefolium Klok et Krytzka	1	-	+	-	-	-	2
31.	Achyrophorus uniflorus (Will.) Bluff et Jingerh	+	-	+	-	-	-	2
32.	Antennaria carpatica Wahlenb R. Br.	-	-	-	+	+	+	3
33.	Antennaria dioica (L.) Gaertn.	-	+	+	-	-	+	3
34.	Arnica montana L.	2	2	1	2	2	2	6
35.	Centaurea nigriceps Dobrocz.	+	-	-	-	-	-	1
36.	Hieracium aurantiacum L.	-	+	-	+	+	+	4
37.	Hieracium laevigatum Willd.	+	-	+	-	-	-	2
38.	Hieracium umbellatum L.	-	+	-	+	-	-	2
39.	Leontodon autumnalis L.	-	+	+	-	-	-	2
40.	Leontodon croceus Haenke.	-	-	+	-	-	+	2
41.	Leucanthemum vulgare Lam.	1	+	+	-	-	-	3

Продовження табл. 2.1.1.

42.	<i>Scorzonera rosea</i> Waldst et Kit.	+	+	+	+	-	+	5
	XIX. Liliaceae							
43.	<i>Veratrum album</i> L.	+	-	-	-	+	+	3
	XX. Iridaceae							
44.	<i>Crocus heuffelianus</i> Herb.	+	-	+	-	-	-	2
	XXI. Juncaceae							
45.	<i>Luzula luzuloides</i> (Lam.) Dandy et Wilmott.	1	1	+	+	+	-	5
46.	<i>Luzula multiflora</i> (Retz.) Lej.	-	+	-	+	-	+	3
	XXII. Poaceae							
47.	<i>Agrostis tenuis</i> Sibth.	-	+	-	-	-	-	1
48.	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	1	3	1	+	+	+	6
49.	<i>Briza media</i> L.	-	1	1	-	-	+	3
50.	<i>Calamagrostis villosa</i> J. F. Gmel.	-	-	-	-	+	-	1
51.	<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) Beauv.	-	+	1	-	-	+	3
52.	<i>Festuca heterophylla</i> Lam.	+	1	1	-	-	+	4
53.	<i>Festuca pratensis</i> Huds.	-	2	+	-	-	+	3
54.	<i>Festuca rubra</i> L. s. str.	-	-	2	-	-	2	2
55.	<i>Helictotrichon planiculme</i> (Schrad) Pilg.	-	-	-	+	+	+	3
56.	<i>Nardus stricta</i> L.	3	2	2	2	2	2	6
57.	<i>Poa chaixii</i> Will.	-	+	+	-	+	+	4
58.	<i>Poa nemoralis</i> L.	+	+	+	+	-	-	4
59.	<i>Poa pratensis</i> L.	1	+	+	+	-	-	4
	XXIII. Cyperaceae							
60.	<i>Carex atrata</i> L.	-	-	-	+	+	+	3
61.	<i>Carex pilulifera</i> L.	-	-	-	+	+	+	3
62.	<i>Eriophorum polystachyon</i> L.	+	-	+	-	-	-	2
	XXIV. Orchidaceae							
63.	<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br.	+	-	+	-	-	-	2
64.	<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.	+	-	-	+	+	+	4
	Polytrichaceae							
65.	<i>Polytrichum commune</i>	1	+	1	+	+	+	6

На полонині Красна (екопозиція схилу східна, крутизна 20°) *A. montana* зустрічається у формації пахучої трави звичайної (*Anthoxanthum odoratum* + *Nardus stricta* + *Festuca pratensis* + *Briza media*). Проективне покриття тут менше 85-90% і арніка зустрічається з рівністю 10-15%. Із 33 видів, які тут нараховуються, до злакових відносяться – 10, до різнотрав’я – 20, до ситникових і соснових – 2, до мохів – 1. У другому ярусі переважав перестач прямостоячий (*Potentilla erecta* (L.) Rausch.) Грунт дерново-буровzemно-щебеноватий. Основні хімічні показники ґрунту: вміст гумусу 3,8-4,6%; pH сольової витяжки – 4,1, гідролітична кислотність – 19,4 мг екв./100 гр ґрунту; вміст обмінного калію – 9,6 мг; рухомого фосфору – 1,2 мг; рухомого алюмінію – 28,5 мг; обмінних іонів кальцію – 16,3 мг, магнію – 14,1 мг, азоту – 2,4 мг на 100 гр ґрунту. Гумусний шар до 20-25 см, материнська порода починається на глибині 90-95 см.

Популяція, яка проростає на північно-західі від Сіневірської Поляни (експозиція південно-східна крутизна 35°), входить в склад асоціації з домінуванням *Nardus stricta* L. (асоціація *Nardetum festucosum*). Не дивлячись на високе проективне покриття (95-100%), наявність арніки гірської незначна (до 10%) в зв’язку з тим, що особи розрідженні. Тут в основному домінують крупнозлакові рослини (*Nardus stricta* + *Festuca rubra* + *Anthoxanthum odoratum* + *Briza media* + *Arnica montana*). Травостій густий, усіх вищих рослин – 39, серед них: 10 – злакових, 26 – різнотрав’я, 2 види осок і ситників, 1 – мох. Грунт на цій ділянці гірсько-лучно-буровземний, який сформувався на гірському алювії. Вміст основних елементів слідуючий: K – 17,3 мг, P – 1,8 мг, N – 482 мг, Al – 31,3 мг екв., Ca – 13,6 мг, Mg – 16,3 мг на 100 гр ґрунту. Гідролітична кислотність 19,3 мг. екв., pH сольове 3,9, вміст гумусу – 8,9-9,3%.

Гора Думен знаходитьться на південно-східному відрізку Свідовецького масиву. Вивчена популяція знаходитьться на південнозахідному боці гори, крутизна якої тут 30°. Тут зустрічається також арніковий біловусник. Проективне покриття асоціації 90-95%. Арніка є значним флористичним елементом рослинного угрупування (рясність 20-25%). Крім цих видів значне покриття

таких видів як *Vaccinium myrtillus* L., *Rhodococcum vitisideae* (L.) Avtor., *Potentilla erecta* (L.) Rausch . Із 30 видів: 5 – злакових, 20 – різnotрав'я, 4 види осок і ситників, 1 – мох. Грунт дерново-буровоземний на елювії – делювії щільних порід, що є характерним і на околицях м. Рахова. Дерновий горизонт ґрунту – 21-24 см. Переходний горизонт на глибині 65-73 см переходить в елювій корінних порід. Вміст гумусу 3,6-4,8%, відносно висока кислотність (рН 4,3). Гідролітична кислотність 20,1 мг – екв/100 гр. ґрунту. Вміст N – 284 мг, обмінного P – 1,1 мг, Ca – 9,8 мг, Mg – 10,3, Al – 35,7 мг на 100 гр ґрунту.

Гора Піп-Іван можливо сама висока точка в Карпатах, де зростає арніка гірська (1800 м н.р.м.). Невелика популяція недалеко від кордону з Румунією, зростає майже в справжніх природніх умовах (на цій території не виписують худобу і не косять траву), на східному боці схилу (крутізна 33°). Проективне покриття набагато менше, ніж в попередніх популяціях, проективна густота травостою 75-85%. Арніка гірська разом з біловусом (домінант) складають флористичне ядро рослинного угрупування (45%). Набагато біднішим є і видовий склад: 28 видів судинних рослин. 5 із них відносяться до злакових; 19 – до різnotрав'я; 3 – до осок і ситників; 1 – до мохів. Грунт дерново-підзолистий. Гумусний шар розміщений на глибині 15-20 см, на глибині 60-65 см починається материнська порода. Грунт тут особливо піддається ерозії під впливом вітру та води. На деяких ділянках, особливо із східного боку зустрічаються скелі. Основні хімічні показники ґрунту: вміст гумусу 3,6-3,8%; pH – 3,8, гідролітична кислотність 20,0 мг. екв. на 100 гр. ґрунту; елементи мінерального живлення: N – 242 мг, P – 1,5 мг.; K – 15,4 мг; Ca – 11,3 мг; Mg – 15,1 мг; Al – 33,4 мг на 100 гр. ґрунту.

В Івано-Франківській області вивчали популяцію, яка знаходиться на горі Грофа (північно-східна сторона, крутізна 25°). Проективне покриття 90-95%. Арніка гірська (рясність 10-15%) є членом асоціації *Festucetum nardosum*. Костриця червона, біловус стиснутим і арніка гірська складають 55-60% загального покриття, відносно багатий видовий склад асоціації – 37 видів (9 злакових, 26 різnotрав'я, 3 осок і ситників, 1 – мохів).

Грунт тут дерново-буровоземний, гумус верхнього горизонту 4,4-5,0%, рН – 4,0, гідролігічна кислотність 19,5 мг екв/100 г ґрунту. Вміст основних елементів N – 410 мг, P – 1,7 мг, к – 16,6 мг, Ca – 14,1 мг, Mg – 15,8 мг, Al – 33,4 мг на 100 г ґрунту.

Аналізуючи геоботанічні описи вищевказаних асоціацій можемо припустити, що *A. montana* фітоценотично належить до певних, типових для неї формаций. В шістьох вивчених асоціаціях, де присутня арніка, нараховували 65 видів вищих рослин: один із них відноситься до мохоподібних, два – до відділу папоротеподібних, інші – до покритонасінних. в середньому в асоціаціях зустрічається 28-39 видів. Всього представлені рослин 25 родин. Найбільш багаточисленними серед них є родини складноцвітих (Asteraceae) і злакових (Poaceae), по 13 видів з кожної. По проективному покриттю злакові явно домінують в цих асоціаціях, не дивлячись на різноманітність і інших родин. Крім *A. montana* деякі види зустрічаються у всіх вивчених асоціаціях (*Nardus stricta*, *Anthoxanthum odoratum*, *Vaccinium myrtillus*, *Polytrichum commune*), або ж зустрічаються дуже часто (*Festuca heterophylla* Lam., *Potentilla erecta* (L.) Rausch.). Є також види, які зустрічаються тільки в деяких вивчених асоціаціях (*Centaurea nigriceps* Dobrocz, *Calamagrostis villosa* J. F. Gmel.). Зустрічається також вид, який слід охороняти (*Gentiana acaulis* L.).

Щоб більш точно уявити фітоценотичну приуроченість *A. montana* розглянемо коротко основні формaciї лук Карпат, в яких цей вид зустрічається (Таб. 2.1.2.):

а) формaciя костриці червоної (*Festuceta rubrae*). Одна з найпоширеніших формаций гірського лісового поясу. Субдомінантами таких формаций можуть бути *Nardus stricta* L., *Agrostis tenuis* Sibth., з якими костриця утворив відповідні асоціації, висота травостою 35-60 см. Другий ярус утворює різnotрав'я. Арніка гірська в такій формaciї при умові сінокосіння має можливість для нормального розвитку і розмноження. На території Закарпаття присутність арніка у формaciї костриці червоної спостерігається не дуже часто (г. Пожижевська, Свидовецький хребет) по відношенню до інших, але на території Івано-Франківської

та Львівської областей Ю. Й. Кобів (1992) описує такі асоціації Festucetum rubrae (м. Сколе), Festucetum agrostidosum (с. Осмолода), Festucetum nardosum (с.м.т. Ворохта);

Таблиця 2.1.2.
**Класифікація рослинних угрупувань з участю
арники гірської в Карпатах.**

ТИП	ПІДТИП	ФОРМАЦІЯ	АСОЦІАЦІЯ	СУБАСОЦІАЦІЯ
Травянистої рослинності <i>Herbose</i>			<i>Festucetum rubrae</i>	
	Низькозлакових лук <i>Prata parvigraminosa</i>	Костриці червоної <i>Festuceta rubrae</i>	Біловусовий костричник <i>Festucetum nardosum</i>	<i>Festuca rubra+</i> <i>Nardus stricta+</i> <i>Arnica montana</i>
			Мітличний костричник <i>Festucetum agrostidosum</i>	<i>Festuca rubra+</i> <i>Agrostis tenuis+</i> <i>Nardus stricta</i>
		Костриці лучної <i>Festuceta pratensis</i>	Трясучковий костричник <i>Festucetum brizosum</i>	<i>Festuca pratensis+</i> <i>Briza media+</i> <i>Agrostis tenuis</i>
		Пахучої трави <i>Anthoxantheta odorati</i>	Костричний пахучотравних <i>Anthoxan-theum festucosum</i>	<i>Anthoxanthum odoratum+</i> <i>Festuca pratensis+</i> <i>Nardus stricta</i>
		Мітлиці тонкої <i>Agrostideta tenuis</i>	Костричної мітлиці <i>Agrostidetum festucosum</i>	<i>Agrostis tenuis+</i> <i>Festuca rubra+</i> <i>Anthoxanthum odoratum</i>
		Кунничника волохатової <i>Calamagrostiteda villosae</i>	Костричний кунничник <i>Calamagrostideum festucosum</i>	

Продовження табл. 2.1.2.

		Біловуса стис- нутово <i>Nardeta strictae</i>	Молінієвий біловусник <i>Nardetum molinosum</i>	
		Арніковий біловусник <i>Nardetum arnicosum</i>	<i>Nardus stricta+</i> <i>Arnica montana+</i> <i>Vaccinium myrtillus</i>	
		Арніки гір- ської <i>Arnicetum montane</i>	Біловусовий арнічник <i>Arnicetum nardosum</i>	<i>Arnica montana+</i> <i>Nardus stricta+</i> <i>Festuca rubra</i>
Круп- новлако- вих лук <i>Prata magnop- graminosa</i>	Щучника дер- нистого <i>Deschampsia caespitosa</i>	Мітличний щучник <i>Deschampsia caespitosa</i>	<i>Deschampsia caespitosa+</i> <i>Agrostis tenuis+</i> <i>Festuca pratensis</i>	

б) формація костриці лучної (*Festuceta pratensis*). Поширені настільки ж як і костриця червона на луках передгір'я і верхнього лісового поясу. Густий травостій менш сприятливий для арніки. У триярусному угрупуванні значний процент різントрав'я. Арніка гірська найчастіше спостерігається в асоціаціях, де субдомінантами є костриця червона (*Festuca rubra L.*) та трясунка середня (*Briza media L.*);

в) формація пахучої трави звичайної (*Anthoxantheta odorati*) зустрічається на висоті 500-1800 м (там, де і арніка гірська). Основну масу різних асоціацій складають злакові, причому угрупування відрізняються за видовим складом. В описаній вами асоціації (*Anthoxanthetum festucosum*) субдомінантами виступають костриця лучна та біловус стиснутий. У другому ярусі переважають *Potentilla erecta* (L.), Rausch., *Thymus pulegioides* L., *Polygala comosa* Schkuhr., *Lotus corniculatus* L. Ряснота арніки гірської тут невелика, в середньому 5...10 (15) пагонів на м².

г) формація мітлиці тонкої (*Agrostideta tenuis*) утворює невисокий досить густий травостій. У ролі співдомінантів виступають: костриця червона, пахуча трава, біловус стиснутий та інші, з якими мітлиця утворює асоціації. Проективне

покриття арніки гірської в таких асоціаціях невелике, хоча вид не в пригніченому стані. Асоціації з участию арніки гірської *Calamagrostideum festucosum* та *Nardetum moliniosum* Ю.Й. Кобів (1992) описує в альпійському поясі Чорногори та біля с. Лоєва (Івано-Франківська область) відповідно;

д) формація біловуса стиснутого (*Nardeta strictae*) розвивається на місці багатьох лучних формацій під впливом дерново-утворюючого процесу, як завершальна стадія розвитку лук на місці вирубаніх лісів (Луки Карпат, 1981). Арніка гірська найчастіше зустрічається в такій формациї і утворює з біловусом асоціацію *Nardetum arnicosum*. Можливо в таких асоціаціях арніка найкраще себе почувас, так як в умовах місцевростання біловус не може витіснити арніку як і інших своїх конкурентів. Тому в таких у групуваннях найбільша численність арніки гірської на одиницю площині (85-170 пагонів на m^2). Крім арніки гірської субдомінантами можуть бути костриця червона, мітлиця тонка, пахуча трава, в асоціації яких рідко входить арніка гірська;

е) формація арніки гірської (*Arnicetum montane*) характерна тільки для Карпат. Як конкурентна рослина арніка гірська може пригнічувати ріст і розвиток біловуса. Разом з біловусом субдомінантом виступає ще костриця червона (*Arnica montana* + *Nardus stricta* + *Festuca rubra*). В таких у групуваннях численність арніки в середньому 40-70 пагонів на m^2 ;

є) формація щучника дернистого (*Deschamsieta caespitosae*). З домінуванням щучника дернистого (довжина його досягає до 150 см) зустрічаються високозлакові угрупування. Травостій густий чотирярусний. Серед злакових і тут зустрічаються костриця лучна і червона, мітлиця тонка, трясунка середня та інші. Арніка гірська найчастіше входить в угрупування, які щучник дернистий утворює з субдомінантом *Agrostis tenuis* Sibth. (*Deschamsietum agrostidosum*). У таких асоціаціях в зв'язку з наявністю високого травостою (75-95 см) вона арніка в пригніченому положенні і проявляє невисоку життездатність. Фенотипічно рослини також відрізняються від осіб виду, які ростуть на злакових луках із злаками середньої висоти. Як видно в таблиці 2.1.2. арніка гірська в Карпатах входить в асоціації, утворені переважно злаковими і має відносно широку

фітоценотичну амплітуду. Основними домінантами і субдомінантами таких асоціацій є: *Nardus stricta* L., *Festuca rubra* L. s. str., *Festuca pratensis* Huds., *Agrostis tenuis* Sibth., *Anthoxanthum odoratum* L., *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv., *Briza redia* auct p. р. та інші. Кількісне співвідношення субдомінантів може мінятися, утворюючи різні асоціації. Тому, крім описаних (на основі дослідження 43 місцевостань), можливим є проростання арніки гірської в інших угрупуваннях.

Аналіз ґрунтів місцевостань дав нам можливість з'ясувати відношення арніки гірської до ґрунтів, як до абіотичного фактору. Приуроченість виду до різних едафотипів вказується також і різними авторами. Основні типи ґрунтів, на яких зустрічається арніка гірська в Карпатах, це типічні гірські лучні ґрунти: дерново-підзолисті, лучно-буrozемні та дерново-буrozемні.

Дерново-підзолисті ґрунти, на яких в основному проростають особини популяцій I і V, кислі ґрунти, слабо забезпечені основними, рухомими поживними речовинами. Мають гумусний горизонт глибиною до 30 см (зернисто-грудкової структури). За механічним складом середньо-глинкові. Такі ґрунти мають непогану аерацію та проникність для водогінів.

Лучно-буrozемний ґрунт зверху покриває неглибокий шар (8-12 см) оторфованої дернини, нижче якого знаходяться темно-сіруватий гумусовий горизонт. Переходний горизонт (пухкий, вологий, бурий дрібногоріхуватий, із значним вмістом уламків гірської породи) досягає глибини 40-60 см. Гумусність в межах 7-11%, кислотність висока (рН 3,7-4,2). Відносно добре забезпечені азотом, слабше фосфором і калієм.

Дерново-буrozемні ґрунти гірських лук характеризуються більш товстим (15-20 см) дерновим горизонтом, який сформувався під дією лучної рослинності на буrozемному ґрунті. Переходний сіро-бурий горизонт (55-75 см) має горіхувату структуру і поступово переходить з елювій корінних порід. Вміст гумусу з більшості випадків 4-6%, але інколи досягає і більше 7-9%, рН 3,9-4,4.

Розглянемо зведені в таблицю основні фізико-хімічні дані, які характеризують ґрунти, де росте арніка гірська (таб. 2.1.3). Аналізи проводилися з проб, взятих з глибини 5-40 см, де розташована основна маса коренів арніки гірської. Різниця показників,

взятих з різних горизонтів, не перевищує 15-20%. Як бачимо з таблиці, арніка дає перевагу ґрунтам, які посередньо забезпечені гумусом (3,4-9%). Але гумус все ж таки не має такий безпосередній вплив, як інші хімічні компоненти ґрунту, першим з яких є pH ґрунту. Наші дані теж підтверджують, що арніка гірська росте на кислих ґрунтах (pH=3,8-4,3). На кислий ґрунт вказують і інші ацидофільні види (*Vaccinium myrtillus L.*, *Polytrichum commune*), які теж відносяться до групи R1 (індикатори кислих ґрунтів) (Walter, 1960). Типовою ознакою кислих ґрунтів є те, що вони менш забезпечені доступними елементами мінерального живлення, як макросолями, так і деякими мікросолями (Культиасов, 1982).

Таблиця 2.1.3.
Фізико-хімічна характеристика ґрунтів, на яких росте арніка гірська (в середньому на глибині 5-40 см)

Фізико-хімічні показники	ґрунт						Сер. в популяціях	Xmin-Xmax		
	Дерново-буровоземний		Дерново-підзолистий		Лучно-буровоземний					
	популяція									
	II	IV	VI	I	V	III				
Гумус, %	3,8-4,6	3,6-4,8	4,4-5,0	3,4-3,6	3,6-3,8	8,9-9,3	4,6-5,2	3,4-9,3		
pH	4,1	4,3	4,0	3,9	3,8	3,9	4,0	3,8-4,3		
Гідролітична кислотність (мг. екв. на 100 гр. ґрунту)	19,4	20,1	19,5	18,5	20,0	19,3	19,5	18,5-20,1		
Рухомий алюміній (мг. екв. на 100 гр. ґрунту)	28,5	35,7	33,4	24,3	32,3	31,3	30,9	24,3-35,7		
Рухомий фосфор (мг. екв. на 100 гр. ґрунту)	1,2	1,1	1,7	1,8	1,5	1,8	1,5	1,1-1,8		
Обмінний калій (мг. екв. на 100 гр. ґрунту)	9,6	8,9	16,6	9,4	15,4	17,3	12,9	9,4-17,3		
Обмінний кальцій (мг. екв. на 100 гр. ґрунту)	16,3	9,8	14,1	13,4	11,3	13,6	13,0	9,8-16,3		
Обмінний магній (мг. екв. на 100 гр. ґрунту)	14,1	10,3	15,6	12,1	15,1	16,3	13,9	10,3-16,3		
Валовий азот (мг. екв. на 100 гр. ґрунту)	240	284	310	180	242	482	306	180-482		

Це характерно і для вивчених нами ґрунтів, які відносно забезпечені азотом, але менше фосфором і калієм. Характерним для арніки є також кальцефобія, як і для біловуса, з яким зона найчастіше зустрічається в рослинних угрупуваннях. Деякі види, які ростуть на кислих ґрунтах, також толерантні до наявності вільних іонів заліза, алюмінію, марганцю. Присутність цих елементів кальцефіли переносять погано. Наявність рухомого алюмінію зв'язана з обмінною кислотністю. Тому, враховуючи, що арніка гірська росте на ґрунтах pH яких нижче 5, то особлива чутливість до іонів Al не проявляється і взагалі лугові рослини переносять його неодинаково (Работнов, 1974).

Таким чином, по відношенню до родючості ґрунту арніка гірська близьча до мезотрофних видів, а по відношенню до засоленості ґрунту глікофіт (до 0,5%). Важливе значення має також механічний склад ґрунту. Арніка проростає переважно на легких пухких ґрунтах з хорошою аерацією. Ґрунт має бути свіжим, навіть вологим, що вказує на належність арніки гірської до літньозелених багаторічних трав'янистих мезофітів. У формaciях з арнікою часто зустрічаються також види психрофіти: *Nardus stricta*, *Anthoxanthum odoratum*.

Своєрідним є відношення рослини і до температури. Її корінь чутливий до перегрівання та пересихання ґрунту, тому для арніки оптимальний вологий мікроклімат, який на рівні прикореневої розетки забезпечують мохи, та нещільне задерніння. Наявність волосків на поверхні листка також зменшує транспірацію рослини (мікротерм – мезотерм).

Нормальний розвиток та формування генеративних органів відбувається тільки при задовільному освітленні (геліофіт). Очевидно і вегетативні рослини погано переносять освітлення. Як показали наші спостереження, рослини здатні нормально розвиватися, якщо вони частково освічується протягом 5-6 годин. Цікаво, що такі екологічні фактори, як крутизна та експозиція схилу не мають особливого значення для арніки гірської.

Із вищевказаних випливає, що арніка гірська є досить вибагливою до життєвих умов, в зв'язку з чим екологічна амплітуда

виду не дуже широка, можливо це і зумовлює її просторову розсіяність в гірському поясі Закарпаття.

2.2. Біоморфологічні особливості

2.2.1. Малий життєвий цикл і сезонний ритм розвитку. Арніка гірська по систематиці життєвих форм Раункіера (Raunkiaer, 1934) відноситься до гемікриптофітів (Чопик, 1976). У кінці вегетації більшість надземних вегетативних органів рослини відмирають, а бруньки відновлення зимують безпосередньо на рівні ґрунту під захистом відмерлих листків. Як і у багатьох розеточних гемікриптофітів бруньки під снігом добре переносять суворі зими. Слід відмітити, що саме до гемікриптофітів належить більшість лучних злаків та інших рослин (Двораковський, 1983). За думкою деяких вчених гемікриптофіти в еволюційному порядку відносно молоді (неоген) (Культиасов, 1982).



Фото 3-4. Відцвітання арніки гірської

Малий життєвий цикл арніки гірської починається з моменту виникнення недиференційованої меристеми, з якої формується монокарпічний пагін, і закінчується відмиранням надземних органів (метамер). Оскільки арніка в результаті галуження кореневища складається як з вегетативних так і з генеративних пагонів, то малий життєвий цикл такої рослини слід уявити як розвиток всіх цих пагонів протягом вегетаційного періоду (рис. 7). Малий життєвий цикл розвитку здійснюється протягом двох років. За перший рік у бруньці поновлення формуються зачатки асимілюючих листків. За другий рік утворюється квітконосний пагін. Рослина зацвітає у цей же рік.

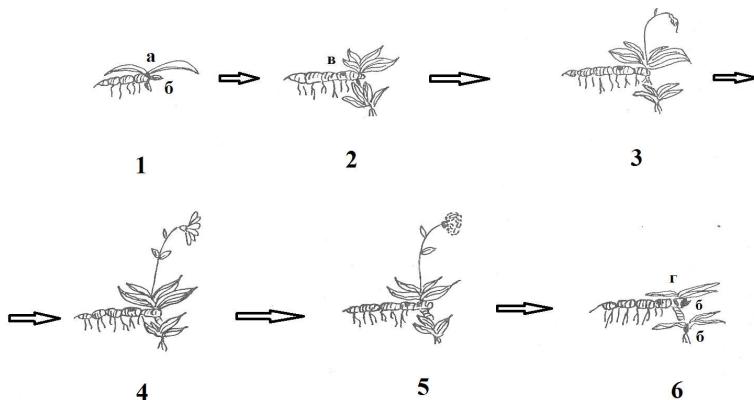


Рис. 7. Малий життєвий цикл арніки гірської

1 – розростання бруньки поновлення; 2 – утворення розетки; 3 – бутонізація; 4 – цвітіння; 5 – плодоношення; 6 – відмирання надземних пагонів (а – залишки вегетативних органів минулорічного пагона; б – бруньки поновлення в – рубець від відмерлого пагона; г -відмирання надземного пагона).

Бруньки поновлення, які утворюються восени (наприкінці вегетації), зразу починають проростати після танення снігу. Тому вегетаційний період починається здебільшого у другій половині березня – першій половині квітня і характеризується інтенсивним розвитком кореневої системи та формуванням прикореневої розетки.

Слід відмітити, що не всі бруньки розвиваються в квітконосний пагін, деякі з них відмирають. У квітконосний пагін, як правило, розвивається лише одна з них (перша верхня). Вегетативний період починається з появи перших асимілюючих листків у кінці березня – першій половині квітня. У цей же період інтенсивно розвиваються листки розетки. Середньодобовий приріст листків 0,7-0,9 см. В різних висотних поясах приріст листків і стебла неодинаковий: у лісовому поясі більший як у субальпійському (табл. 2.2.1). Значно впливають на ці показники також кліматичні умови (перш за все температура повітря). При більш високих температурах (теплі роки) листок і стебло значно швидше розвиваються і середньодобовий приріст досягає 1,1 та 2,3 см відповідно.



Фото 5-6. Плодоношення арніки гірської

Таблиця 2.2.1.

Середньодобовий приріст листків і стебла арніки гірської

Середньодобовий приріст	Роки спостереження					За 5 років	
	1989	1990	1991	1992	1993	$X_{\text{ср}}$	$X_{\min} - X_{\max}$
I. Бубен (950 м над р.м.)							
1. Листок	0,8	0,7	0,9	1,1	1,0	0,90	0,7-1,1
2. Стебло	1,8	1,5	1,9	2,1	2,2	1,90	1,5-2,2
II. Красна (1200 м над р.м.)							
1. Листок	0,7	0,6	0,7	0,9	0,8	0,74	0,6-0,9
2. Стебло	1,8	1,5	1,8	2,0	2,3	1,88	1,5-2,3
III. Піп-Іван (1800 м над р.м.)							
1. Листок	0,6	0,6	0,7	0,8	0,8	0,7	0,6-0,8
2. Стебло	1,7	1,6	1,9	2,0	2,1	1,86	1,6-2,1

Таблиця 2.2.2.

Фенологічні фази розвитку арніки гірської в популяціях, які розміщені в Карпатах у різних висотних поясах

Фенофази	Роки спостереження					За 5 років	
	1989	1990	1991	1992	1993	$X_{\text{ср}}$	$X_{\min} - X_{\max}$
1	2	3	4	5	6	7	8
I. Бубен (950 м над р.м.)							
1. Початок вегетації (ч.м.)	2.04	30.03	29.03	27.03	26.03	29.03	26.03-2.04
2. Тривалість фази (в днях)							
а) вегетація	23	25	24	20	22	23	20-25
б) бутонізація	47	48	49	45	46	47	45-49
в) цвітіння	45	46	41	39	42	43	39-46
г) плодоношення і обнасінення	53	54	52	55	53	53	52-55
д) закінчення вегетації	41	43	40	36	38	40	36-43

Продовження табл. 2.2.2.

3. Тривалість вегета- ційного періоду*	140	146	139	128	132	137	128-146
4. Тривалість відносного спокою	225	219	226	237	233	228	219-237
II. Красна (1200 м над р.м.)							
1. Початок вегетації (ч.м.)	10.04	18.04	14.04	4.04	2.04	10.04	2.04-18.04
2. Тривалість фази (в днях)							
а) вегетація	22	24	23	21	20	22	20-24
б) бутонізація	48	50	51	49	46	49	46-51
в) цвітіння	49	51	48	46	47	48	46-51
г) плодоношення і обнасінення	67	61	63	54	52	59	52-67
д) закінчення вегетації	34	39	41	30	30	35	30-41
3. Тривалість вегетаційного періоду	132	136	128	120	125	128	120-136
4. Тривалість відносного спокою	223	229	237	245	240	237	229-245
III. Піп-Іван (1800 м над р. м.)							
1. Початок вегетації (ч.м.)	30.04	2.05	1.05	27.04	25.04	29.04	25.04-2.05
2. Тривалість фази (в днях)							
а) вегетація	22	25	24	20	21	22	20-24
б) бутонізація	47	49	45	45	39	45	39-49
в) цвітіння	38	36	33	31	29	33	29-38
г) плодоношення і обнасінення	51	57	52	50	52	52	50-57
д) закінчення вегетації	35	38	30	27	29	32	27-38
3. Тривалість вегетаційного періоду	112	120	117	115	110	115	110-120
4. Тривалість відносного спокою	253	245	248	250	255	250	245-255

* Окремі фенофази перекриваються

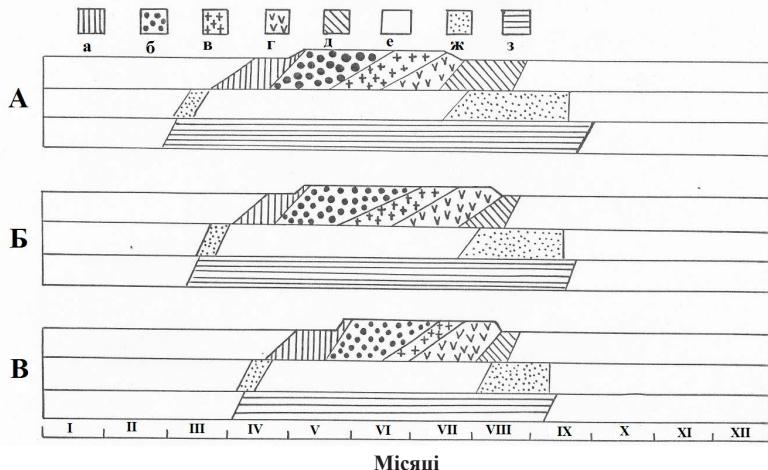


Рис. 8. Фенологічні спектри арніки гірської в Карпатах.

А – на висоті 500-900 м над р. моря; Б – на висоті 900-1200 м над р.м.; В – на висоті 1200-1800 м. над р.м. (субальпійський пояс). Ширина смуги відповідає проективній чисельності виду: а – вегетація; б – бутонізація; в – цвітіння; г – плодоношення, і обнасінення; д – закінчення вегетації відмирання надземної частинні е – період відносного покою; ж – підземний розвиток бруньки понавлення; з – розвиток кореневої системи

У лісовому поясі на висоті (500-900 м) вегетаційний період починається вже наприкінці березня, а на висоті 900-1200 м лише на початку квітня. В субальпійському поясі (1200-1800 м над р.м.) – ще пізніше (наприкінці квітня на початку травня). Аналіз фенологічних спектрів (рис. 8) показує, що і тривалість різних фенофаз неодинакова. Із збільшенням висоти зменшується тривалість фази закінчення вегетації. Фенологічні дослідження трьох популяцій, розміщених на різних висотах, показують, що на висоті 950 м тривалість вегетаційного періоду арніки гірської 128-146 діб, а тривалість відносного спокою 219-237 діб. В субальпійському поясі на висотах 1200-1800 м тривалість вегетаційного періоду значно менша (120-136 та 110-120 діб відповідно). Зате тут рослини більше знаходяться у стані відносного спокою (229-245 і 245-255 діб відповідно). Погода теж впливає на фенологічний розвиток рослини і не лише

на момент початку вегетаційного періоду, але і на тривалість майже всіх фенофаз. Це підтвердилося і нашими спостереженнями за тривалістю окремих фенофаз в залежності від погодних умов. У різні роки (спостереження велися протягом 5 років) тривалість окремих фенофаз може збільшуватись або зменшуватись на декілька діб у залежності від погодних умов. В більш теплі роки окрім фенофази скорочуються та й взагалі зменшується тривалість всього вегетаційного періоду. Вплив погоди особливо чітко відображається на фазах – бутонізація – плодоношення, їх різниця в різних роках може складати 7-10 діб.

2.2.2. Онтогенез та біоморфологічні ознаки вікових груп.

Онтогенез (або великий життєвий цикл) у рослин – це індивідуальний розвиток організму, який починається з розвитку заплідненої яйцеклітини і закінчується природнім відмирянням цілого організму. В основі онтогенезу лежить процес послідовної реалізації генетичної інформації. Але спадковий апарат визначає лише загальні напрямки морфогенетичних процесів, конкретне здійснення яких відбувається під впливом різних факторів (гормональна регуляція, умови зовнішнього середовища) в рамках спадково закріпленої норми реакції. При вегетативному розмноженні кореневищних рослин онтогенез починається з поділу соматичних клітин материнської рослини (клітини кореневища).

Онтогенез арніки гірської досліджувався різними авторами. Найбільший інтерес представляють роботи Ю. Й. Кобіва (1992а; 1992б). Автор досліджує не лише онтогенез, але й вікову структуру популяцій в Карпатах. Його дані були використані нами для порівняння.

Як у більшості багаторічних рослин, онтогенез арніки гірської складається з чотирьох періодів:

I. Латентний період. Насіння (se). У кошику наприкінці липня на початку серпня утворюються продовгуваті призматичні насіння (довжина 5...10 мм) з чубком шорстких волосків. Ці волоски відіграють важливу роль при розсіюванні і за допомогою вітру. Насіння, що обсипалося, можемо знайти наприкінці літа, на початку осені у підстилці із трав і моху, або ж на поверхні ґрунту. Маса 1000 насінин складає 1,3-1,55 гр.

ІІ. Прегенеративний період. Насіння, що висипалося, при сприятливих умовах, через 1-2 тижні починає проростати. У більшості випадків насіння перезимовує і проростає тільки весною після зникнення снігу. Проростки (Р) з короткими овальними сім'ядолями (4-6 мм). Бічні корені утворюються після того, як головний корінь досягає певної довжини (1,5-2 см). В ювенільніх (j) рослин вже можемо спостерігати розеточку із 2-3 пар листків (рис. 9). Головний корінь ще не визначений, бокові коріння вже добре розвинуті. Плагіотропний відгин гіпокотиля виражений. Тривалість фази 2-3 місяці.

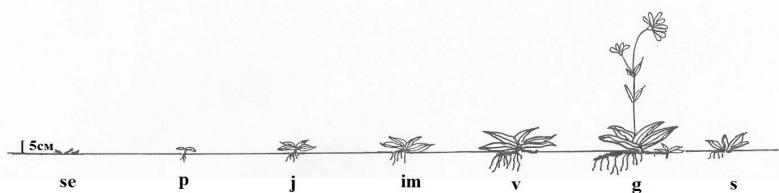


Рис. 9. Вікові стани арніки гірської

Se – насіння, р – проростки, j – ювенільні, im – іматурні, v – віргільні, g – генеративні, s – сенільні; розгалуженість кореневища не зображенена

З появою вираженого кореневища з багаточисельними додатковими коренями рослина відноситься до групи іматурних (im) особин. Розетку складає 4-5 пар листків. Довжина кореневища іматурних рослин може досягати 3,5-4 см в довжину. Тривалість іматурного стану в середньому один рік. Розгалуження кореневищ починається у віргінільних рослин. Наростання кореневища відбувається симподіально. Бокові точки росту дають початок кореневищам другого порядку, деякі літературні дані тривалість віргінільного періоду визначають як 3-5 років. За нашими даними цей період набагато коротший (1-3) і лише при дуже несприятливих умовах може складати більше.

ІІІ. Генеративний період наступає з моменту формування квітконосного пагона.

Генеративні (g) рослини в свою чергу поділяються на вікові підгрупи g_1 , g_2 , g_3 і кожна з них має свої особливості в онтогенетичному плані. Генеративна особина складається із декількох 1-2 (4) квітконосних пагонів і вегетативних розеток (5-15). У квітконосного пагона іде інтенсивне розгалуження кореневища в результаті того, що в основі квітконосу утворюється більше, 3-4 бруньок поновлення. У зв'язку з перегніванням кореневищ відбувається вегетативна партікуляція і утворюються дочірні партікули різних генеративних станів (віргінільного, генеративного, субсенільного). Через 15-25 років (в залежності від умов) центральна, стара частина клону поступово втрачає життєздатність.

IV. Постгенеративний період. Кореневище субсенільних (ss) рослин поступово втрачає здатність до розгалуження, число бруньок поновлення, коренів менше, щорічно зменшується річний приріст і товщина кореневища. Тривалість періоду 2-3 роки.

Сенільна (s) рослина не здатна розгалужуватися і через рік-два відмирає. Таким чином, *A. montana* відноситься до рослин з тривалим онтогенезом. Що стосується темпів розвитку, то характерним є повільне проходження прегенеративного періоду.

Якщо розглянути зміну біоморфологічних ознак у процесі онтогенезу (табл. 2.2.3), то слід відмітити, що вивчені кількісні ознаки найбільше значення набувають на генеративній стадії розвитку. Прегенеративний період характеризується поступовим збільшенням, постгенеративний – зменшенням цих морфометричних ознак. Особливо добре відображається це на середній площині одного листка розетки (рис. 10). Серед вікових підгруп генеративної стадії найбільші показники у середньовікових генеративних рослин, а у молодих (g_1) і старих (g_2) особин – менші (рис. 11).

Дані також відображають той факт, що у рослин, які ростуть у низинних гірських поясах біоморфологічні ознаки більші, ніж у рослин субальпійського поясу протягом всього онтогенезу, до цього питання ще повернемося при вивченій внутрішньовидової морфологічної мінливості. Цікаво однак відмітити, що

навіть значення такої ознаки, як кількість кошиків на рослині, змінюється протягом онтогенетичного розвитку в генеративному періоді, не дивлячись на те, що прояв ознаки очевидно має і генетичну основу.

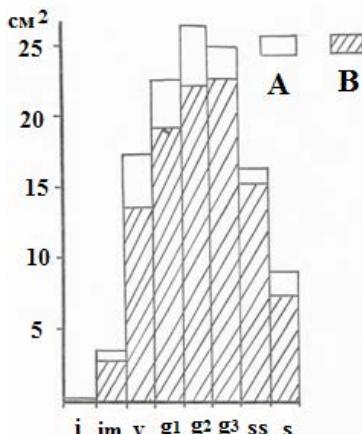


Рис.10. Зміна середньої площини листків прикореневої розетки арніки гірської в залежності від вікового стану;

A – популяція III (900 м над р.м.);
B – популяція V (1800 м над р.м.);

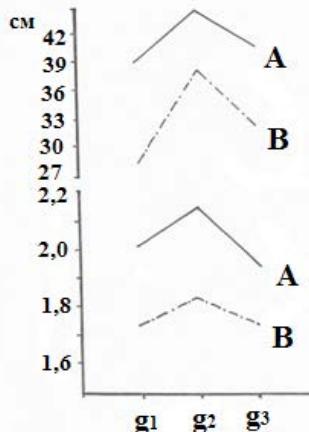


Рис.11. Зміна довжини генеративного пагону (зверху) та діаметра кошика (знизу) у генеративних рослин арніки гірської;

A – популяція III (900 м над р.м.);
B – популяція V (1800 м над р.м.);

Для *A. montana*, як і для багатьох багаторічних кореневищних рослин, характерною є поліваріантність онтогенезу (рис. 12). В основі цього, очевидно, лежить неспеціалізоване вегетативне розмноження – вегетативна партікуляція. Стари генеративні рослини можуть дати дочірні партікули, які відносяться до молодших вікових груп (v, g₁, g₂). При несприятливих умовах існування можливим є передчасний перехід віргінальної форми в субсенільну, обминувши передхідний генеративний період. Ці умови можуть перевести і молоду генеративну (g₁) в стару (g₃).

Таблиця 2.2.3.

Біоморфологічні ознаки арніки гірської в залежності

від вікового стану:
A – популяція III (900 м над р.м.) В – популяція V (1800 м над р.м.)

Вікова група	Вікова підгрупа	Листки прикоренової розетки		Довжина кореневища одного листка (см ²)	Довжина генеративного пагону	Кількість кошиків на рослину	Діаметр кошика
		кількість (шт.)	середня площа одного листка (см ²)				
Ювенільна	-	A	4,8±0,25	0,5±0,15	-	-	-
		Б	4,2±0,20	0,48±0,12	-	-	-
Імагітурна	-	A	6,4±0,48	3,8±0,22	3,4±0,20	-	-
		Б	6,1±0,31	2,9±0,17	2,8±0,13	-	-
Віргінільна	-	A	6,7±0,37	17,4±0,65	5,8±0,34	-	-
		Б	6,3±0,41	13,9±0,54	4,5±0,27	-	-
Генеративна	g ₁	A	6,8±0,31	22,3±1,2	8,7±0,33	39,4±1,3	2,5±0,12
		Б	6,4±0,24	19,1±1,1	8,1±0,30	27,4±1,1	2,1±0,10
g ₂	A		7,1±0,34	27,1±1,2	11,6±0,47	43,5±1,6	3,4±0,17
		Б	6,9±0,33	23,4±2,0	10,4±0,42	38,4±0,3	3,0±0,14
g ₃	A		6,3±0,30	25,2±1,0	9,2±0,44	40,4±1,4	2,7±0,11
		Б	6,0±0,27	23,1±0,9	8,0±0,37	31,3±1,2	2,3±0,09
Субсенильна	-	A	5,7±0,31	16,3±0,9	6,3±0,27	-	-
		Б	5,5±0,27	15,8±0,8	6,2±0,20	-	-
Сенильна	-	A	3,8±0,20	9,3±0,9	4,5±0,31	-	-
		Б	3,7±0,19	7,8±0,7	4,2±0,27	-	-

Слід нагадати, що в популяціях завжди можна знайти генеративні неквітучі рослини, і при відсутності оптимальних умов цвітіння може затримуватися на декілька років.

Відмирання субсенільних рослин (без переходу в сенільний стан) є характерним для високогірних популяцій, але не є виключним і для інших популяцій.

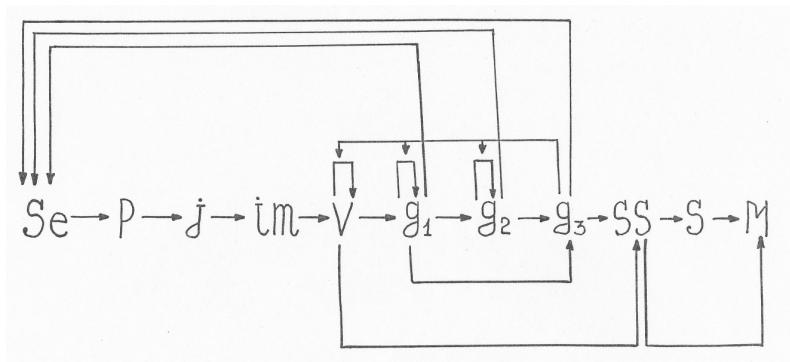


Рис. 12. Поліваріантність онтогенезу арніки гірської.

Позначення вікових станів відповідає рис. 9; М – відмирання.

2.2.3 Віковий склад і щільність популяцій. Вивчення вікового складу і щільності популяцій можуть дати цінні відомості про стан популяцій, а також перспективи її розвитку. На початку розглянемо віковий склад і щільність вивчених популяцій. Як бачимо з таблиці 2.2.4 в п'яти популяціях основну масу (55,56-64,33%) складають віргінільні рослини, де підтверджуєте, що у *A. montana* в основному домінує вегетативне розмноження, невисокий процент ювенільних (*j*) (0,41-1,63) і іматурних (*im*) (1,32-5,27) свідчить про те, що приживається невеликий процент проросших насінин (до 1%). В популяції *V*, яка зростає на висоті 1800 м, переважають генеративні рослини і значно більше субсенільних і сенільних рослин (рис. 13). Це перш за все можна пояснити тим, що в більш сурових умовах існування частина віргінільних осіб переходить в субсенільний стан. В цілому більшість вищезазначених популяцій слід віднести

до популяцій повночленного молодого нормального типу. Слід однак відмітити, що ці популяції проростають в низькозлакових ценозах в середніх екологічних умовах для монтанного елементу флори і не підлягають інтенсивному антропогенному впливу. Для того, щоб встановити вплив таких факторів на віковий склад, досліджували і інші популяції, які підлягають інтенсивному випасанню, сінокосу (табл. 2.2.5). Популяція, яка розміщена в південно-східному напрямку від с. Косівська-Поляна (1100 м над р.м., Nardetum arnicosum) наприклад, підлягає інтенсивному випасу худоби. Кількість особин тут значно менше по відношенню до сінокосних лук. Ювенільні та іматурні особини відсутні, але за рахунок вегетативної партікуляції кількість віргінільних особин виросла до 72,3%. Такі популяції по віковому спектру слід віднести до регресивного типу, так як генеративне розмноження подавлене, розмноження відбувається вегетативним шляхом.

Таблиця 2.2.4.
Віковий склад та щільність шістьох вивчених
популяцій арніки гірської

№ П/П	Популяція	Віковий склад в %						Кількість особин на м ²
		j	im	v	g	ss	s	
I	Бубен (950 м над р.м.); сінокіс	1,63	5,27	59,90	26,18	4,36	2,63	19,6
II	Красна (1200 м над р.м.); сінокіс	1,45	4,04	64,33	24,64	3,98	1,52	11,4
III	Синевірська Поляна (900 м над р.м.); сінокіс	0,48	2,04	55,76	37,29	3,04	1,01	13,6
IV	Думен (1000 м над р.м.)	0,91	2,12	57,52	35,01	2,76	1,64	24,3
V	Піп-Іван (1800 м над р.м.)	1,25	4,16	33,32	56,73	3,33	1,6	9,8
VI	Грофа (1040 м над р.м.)	0,41	1,32	55,56	38,21	2,84	1,63	10,6

Значну частину складають субсенільні і сенільні особини (13%). Низька щільність особин і відсутність j+im рослин характерна і для популяцій високозлакових некошених лук. Наприклад, в популяції біля с. Луги (Рахівський р-н; формація мучника дернистого 1100 м над р.м.) щільність популяцій

складає всього 6,2 особин на м². Однак на сінокосних високозлакових луках уже з'являється приріст (j+im) і кількість особин на м² зростає.

Таблиця 2.2.5.
Віковий склад та щільність популяції *A. montana* в різних умовах

Популяція	Віковий склад в %						Кількість особин на м ²
	j	im	v	g	ss	s	
Низькозлакові луки, пасовище	-	-	72,3	14,7	7,5	5,4	8,7
Бисокозлакові луки, некошені	-	-	71,2	21,3	4,6	2,9	6,2
кошені	1,1	2,0	63,5	25,6	5,1	2,7	9,1

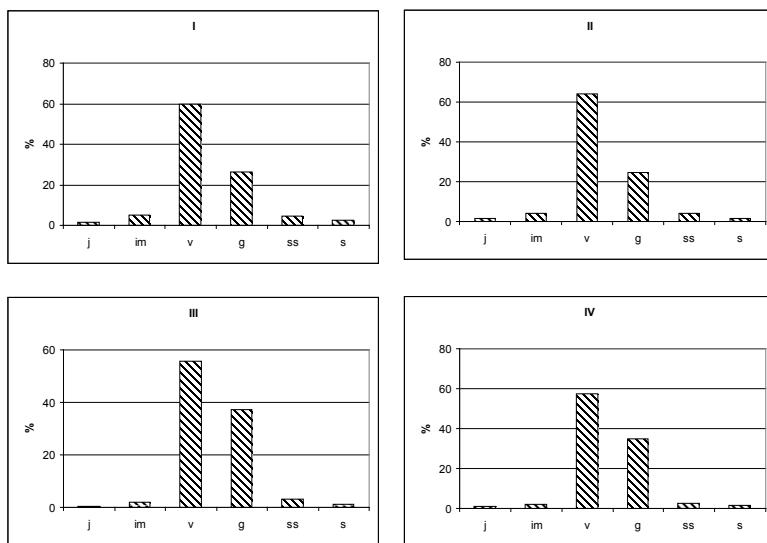
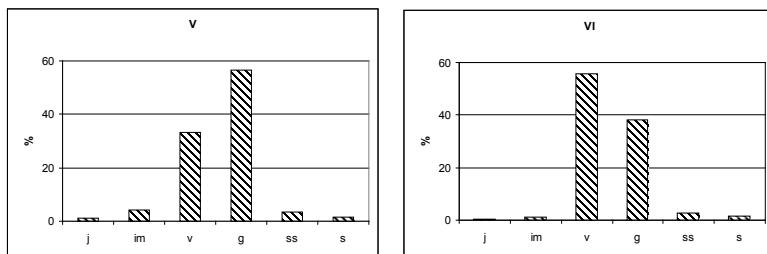


Рис. 13. Віковий склад популяцій арніки гірської.

Позначення популяцій (I-VI) відповідають табл. 2.2.4.



Продовження рис. 13.

Вплив умов зростання на фітотомасу особин різних вікових груп нами не вивчався, але за даними Ю. Й. Кобів (1992 а) цей показник більший у популяції низькозлакових асоціацій (заповідник, свіжий сінокіс). По стратегії життя популяції A. m. відноситься до екотопічних патієнтів (SL), які чисельність підтримують біля нижньої межі, стреси переживають у стані спокою (Малиновський, 1991)

2.3. Репродуктивна біологія

2.3.1. Вегетативне розмноження. Більшість авторів, які вивчали біологію A. montana прийшли до висновку, що у цієї рослини переважає вегетативне розмноження, за допомогою якого розширяє свої зарослі, а також захоплює нові ділянки (Івашин, 1960; Пенкаускене, 1974; Парфенau, 1988). У цього виду неспеціалізоване вегетативне розмноження – вегетативна парткуляція. Цей процес в нормальних умовах відбувається у старих генеративних особин (g₃). Більш старі частини кореневища перегнивають і внаслідок цього можуть утворитися парткули різних вікових груп (v, g, ss). Як виняток інколи подібне явище спостерігається і у середньогенеративних особин (g₂). Зовсім інший характер вимушеної вегетативного розмноження. В природі часто відбувається пошкодження, розчленування розгалуженого кореневища внаслідок витоптування худобою або риття кабанів. У такому випадку, якщо точка

відновлення не пошкоджена, ділянки кореневища продовжують самостійний розвиток. Кореневища віргінільних особин, які виникли в результаті вегетативного розмноження відрізняються від особин, які поступово розвивалися минуочи ювенільну, іматурну стадії. Вегетативне розмноження в різних популяціях неодинакове. В популяціях повночленних молодих нормального типу вегетативне відновлення складає в середньому 93,8%. Однак найбільше значення вегетативного відновлення в популяціях регресивного типу (до 100%), де розмноження відбувається виключно вегетативним шляхом.

2.3.2. Насіннєва продуктивність. Не дивлячись на те, що у *A. montana* переважає вегетативне розмноження над генеративним, вивчення насіннєвої продуктивності дає можливість зробити висновки про біологію виду, її ценотичну роль в різних екологічних умовах. Особливо велике значення має цей показник, якщо мова йде про аненохорну рослину, плоди якої можуть розповсюджуватися на достатньо великі відстані, використовуючи повітряні течії.

Проведений аналіз насіннєвої продуктивності протягом чотирьох років (1990-1993) дав нам можливість встановити потенційну (ПНП) і фактичну (ФНП) насіннєву продуктивність в різних висотних поясах, а також визначити відсоток обнасінення (ВО). Результати досліджень представлени в таблиці 2.3.1. Слід відмітити, що дані приведені для рослин, які можуть утворювати декілька генеративних пагонів з 1-3 (5) кошиками. Як видно із таблиці, із збільшенням висоти над рівнем моря зменшується ПНП і ФНП популяцій. Найбільше значення цих показників на висоті 900-1200 м, де вони і суттєво не відрізняються в різних популяціях. Це пояснюється тим, до в гірсько-лісовому поясі більш оптимальні екологічні умови для насіннєвої продуктивності. Низькі ПНП і ФНП в субальпійському поясі пояснюються екологічними умовами, порушенням запилення або відсутністю запилювачів. Виходячи з даних, в лісовому поясі відсоток обнасінення *A. montana*, високий (60%). Значно нижчий, але ще в межах хорошого (30-60%), в субальпійському

Таблиця 2.3.1.

Насіннєва продуктивність арники гірської

Популяцій	Рік	ПНІП						ФНІП	ПО%
		спостережень	\bar{X}	$S\bar{x}$	V%	ліміти	\bar{X}	$S\bar{x}$	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Синевірська	1990	355,6	13,8	19,40	68-415	329,9	13,3	20,15	45-351
Поляна, 900 м над. р. м.	1991	334,2	13,7	20,49	67-404	304,3	13,2	21,33	40-346
	1992	326,3	13,5	20,68	63-392	298,7	12,9	21,59	36-350
	1993	349,4	13,7	19,60	67-413	318,4	13,1	21,57	42-349
Бубен, 950 м над. р. м.	1990	398,7	15,6	19,56	68-419	344,1	15,1	21,94	44-369
	1991	372,4	14,4	19,33	66-407	332,7	14,3	21,49	39-367
	1992	382,3	14,8	19,35	69-420	341,9	14,4	21,05	42-356
	1993	391,4	15,0	19,16	71-413	336,8	14,9	22,11	40-372
Думен, 1000 м над. р. м.	1990	322,1	12,8	19,86	67-420	288,2	12,6	21,85	48-341
	1991	318,3	12,6	19,79	63-403	287,4	12,3	21,34	46-340
	1992	317,4	12,2	19,21	61-401	286,2	11,8	20,61	41-328
	1993	319,6	12,6	19,71	64-410	282,5	12,2	21,59	44-332
Грофа, 1040 м над. р. м.	1990	337,8	14,8	21,9	61-388	298,3	13,9	23,29	47-312
	1991	332,8	13,1	19,68	58-377	303,5	12,7	20,92	42-309
	1992	314,8	13,0	20,64	54-413	290,9	12,3	21,14	43-318
	1993	333,2	14,4	21,60	58-375	297,5	13,1	22,01	45-337
Красна, 1200 м над. р. м.	1990	316,3	12,1	19,12	65-381	296,3	11,8	19,91	41-337
	1991	309,4	11,9	19,23	65-378	278,4	11,7	21,01	38-321
	1992	296,5	11,8	19,89	63-374	267,3	11,8	22,07	38-338
	1993	311,4	12,0	19,26	66-382	281,4	11,9	21,14	43-331
Піп-Іван, 1800 м над. р. м.	1990	126,2	5,4	21,39	34-216	43,3	3,9	42,11	19-136
	1991	112,4	5,2	23,13	33-216	39,4	3,7	46,95	17-128
	1992	109,3	5,0	22,87	27-205	38,0	3,6	47,36	9-112
	1993	121,4	5,3	21,82	31-210	42,3	3,8	44,91	16-130

поясі. ПНП і ФНП у різні роки одинаково змінюються в різних популяціях, цього не можемо сказати про ВО.

Можливо це пояснюється тим, що якщо на перші два показники в основному впливають екологічні умови, зв'язані з погодою, то на ВО впливають демографічні зміни в популяціях запилювачів (мова йде про ентомофільну рослину). Щоб більш чітко уявити насінневу продуктивність в залежності від екологічних факторів порівнямо три популяції, але з врахуванням генеративних пагонів і корзинок на особин і насіннєву продуктивність на m^2 . Також порівнямо насіннєву продуктивність центральних і бокових суцвіть (табл. 2.3.2).

Число генеративних пагонів і корзинок більше у осіб, які проростають в популяції лісового поясу. Аналогічна тенденція спостерігається по відношенню насіннєвої продуктивності на m^2 . Однак найменше значення цей показник має в популяції, де домінантом є щучник дущистий. Тут низька насіннєва продуктивність на одиницю площини спостерігається внаслідок низької щільності особин на m^2 в тому числі і генеративних.

Таблиця 2.3.2.

Насіннєва продуктивність арніки гірської в різних умовах

Популяції	Число генера-тивних пагонів на осо-бу, шт.	Число корзи-нок на генер. пагін, шт.	Насін-нева про-ductiv-ність на m^2	Центральне суцвіття		Бокові суцвіття	
				К-сть насін. зачат-ків, на m^2	К-сть насін-ня, на m^2	К-сть насін. зачат-ків, на m^2	К-сть насін-ня, на m^2
Бубен (Nardetum arnicosum)	2,8	1,24	1991,6	123,4	107,9	94,3	82,3
Піп-Іван (Nardetum arnicosum)	1,8	1,1	906,2	98,1	36,4	63,5	23,2
Луги (Deschampsia caespitosa)	2,1	1,4	401,8	117,5	67,5	90,3	50,83

Що стосується продуктивності центральних і бокових суцвіть, то в центральних суцвіттях на 5-20% більше насіннєвих зачатків і насіння, ніж у бокових. У рослин субальпійського поясу більше насіннєвих зачатків у центральному суцвітті, ніж у рослин лісового поясу.

Дослідження, які проводились з метою встановлення насіннєвої продуктивності у різних генеративних підгруп (g_1 ; g_2 ; g_3), показали, що цей показник найбільший у середньогенеративних осіб. Це відображається не тільки на ПСП і ФСП, але й на таких показниках, як кількість генеративних пагонів, корзинок, насіннєвих зачатків і т.д.

Між ПСП і ФСП спостерігається тісний кореляційний взаємозв'язок ($r=0,9929$).

2.3.3. Накопичення життездатних насінин в ґрунті, схожість і проростання насіння. Зрілі, повністю сформовані насіння злегка притримуються на квітколожі і при першому ж значному вітрі попадають у повітряні потоки. Завдяки тому, що на одному кінці насіння знаходиться чубок з одного ряду шорстких волосків, воно, використовуючи різні повітряні течії, може поширюватися на достатньо великі відстані. Так, наприклад, на території, зайнятій безпосередньо даними популяціями, залишається в середньому 31,4-62,5% дозрілих насінин. На відстані 250-300 м від краю цієї території можна знайти 17,8-24,3% насінин, а інші 13,4-30,8% віднесено вітром значно даліше. Слід відмітити, що на розповсюдження насіння впливає не тільки напрямок віtru, але й крутизна і експозиція схилу, а також природні перешкоди, обумовлені місцевістю і рослинністю.

По рівню накопичення життездатних насінин у ґрунті, вивчені популяції слід віднести до популяцій, у складі яких завжди присутні в значній кількості життездатні насіння. Саме такі популяції характерні для більшості патентів. У них спроможність накопичувати життездатні насіння в ґрунті добре поєднується з вегетативним розмноженням.

Перед тим, як приступити до вивчення проростання насіння коротко розглянемо деякі біометричні показники насіння, яке утворюється в різних популяціях (табл. 2.3.3).

Таблиця 2.3.3.

**Біометричні показники насіння арніки гірської
(в дужках вказана висота над рівнем моря)**

Популяція	Вага 1000 насінин, в гр.				Довжина сім'янки (мм)							
	Центрального кошика		Бокового кошика		Центрального кошика		Бокового кошика					
	\bar{x}	$S\bar{x}$	V, %	\bar{x}	$S\bar{x}$	V, %	\bar{x}	$S\bar{x}$	V, %			
Синевірська П о л я н а (900)	1,496	0,073	44,39	1,462	0,067	22,91	8,62	0,47	27,26	8,13	0,43	26,44
Бубен (950)	1,550	0,076	24,51	1,482	0,068	22,94	8,76	0,49	28,13	8,42	0,46	27,64
Д у м е н (1000)	1,479	0,068	22,98	1,450	0,064	22,06	8,14	0,49	26,81	8,09	0,40	26,43
Г р о ф а (1040)	1,349	0,063	23,35	1,328	0,064	22,96	7,39	0,40	27,10	7,28	0,39	26,58
К р а с н а (1200)	1,383	0,063	22,77	1,366	0,062	22,69	7,51	0,41	27,29	7,36	0,37	25,13
П іп - І ван (1800)	1,287	0,058	22,53	1,268	0,052	20,50	7,16	0,36	25,14	7,02	0,35	24,92

Слід відмітити, що вивчались особини, що перебували в середньогенеративній стадії (як було відмічено, у них найбільш виражені генеративні ознаки). Якщо порівняти середні показники по масі 1000 насіння (25 проб), то видно, що ця ознака максимальне значення має в перших двох популяціях, які ростуть на висоті 900-950 м над рівнем моря і найменше в шостій популяції субальпійського поясу. В бокових кошиках середня маса 1000 насіння менша, ніж в центральних. Вищевказаная закономірність характерна і для другої ознаки (довжина сім'янки). Варіабельність як першої, так і другої ознаки більш виражена у насіння центрального кошика, причому друга ознака більш варіабельна по відношенню до першої. Можливо це зв'язано з тим, що сім'ядолі неоднаково заповнюють насіннєву шкірку (в межах 1/2-2/3 частин), на що вказують і інші автори (Мальцева, 1959). Порівнюючи коефіцієнт варіації в різних популяціях, розміщених в більш високих поясах, можна відмітити, що цей показник менший по відношенню до низинних. Сильні вітри, характерні для високих полонин, проводять відбір насіння, залишаючи найбільш підходячі по біометричним показникам для розмноження. Наші дані по вивченю біометричних показників сходяться також з даними інших авторів (Комендар, Гамор, 1977).

Проростання насіння а природних умовах починається через 8-15 днів після обнасінення, що відбувається при попаданні на вологу підстилку відмерлих рослин. Однак проростає небагато (до 31%) насіння, а інше насіння перезимовує. Весною після таяння снігу проростає друга частина насіння (15-19%). Непропросі поступово втрачають схожість і через декілька годин повністю відмирають. На процент проростання впливає багато факторів: висота та густота травостою, погодні умови під час проростання, задернення ґрунту. Методом висівання по 1000 насіння на пробні ділянки в різних популяціях встановили, що при оптимальних умовах проростає до 64,6% насінин. Однак слід відмітити, що навіть у цих умовах не всі проростки приживаються, що залежить з першу чергу від рівня задернення ґрунту.

Щоб отримати більш повну уяву про життєздатність і життєвість насіння, польову схожість порівнювали з лабораторною (табл. 2.3.4). Схожість насіння – один із основних показників життєздатності. Він має кількісний характер, незважаючи на те,

що в більш широкому розумінні життєздатність – це здатність насіння проростати незалежно від конкретних умов (Ижик, 1976). Деякі автори заперечують існування прямого зв'язку між лабораторною і польовою схожістю насіння (Филимонов, 1961; Bradnock, 1970). Однак у більшості рослин (у культурних також) спостерігається залежність цих двох показників. Існування двох протилежних теорій очевидно пов'язане з тим, що здатність до приростання в лабораторних умовах (тобто без впливу біотичних та абіотичних факторів, які можуть проявити як стимулюючий так і пригнічуючий ефект) має видоспецифічний характер, закріплений в процесі еволюції. Тому, якщо в одних видів польовий схожість залежить від лабораторної схожості, то в інших видів ця залежність може не спостерігатися. Дослід, проведений з використанням насінин шести вивчених популяцій показав, що у арніки гірської між лабораторною та польовою схожістю спостерігається взаємозв'язок. Різниця цих показників у різних популяціях змінюється в межах 9,3-12,2%, тобто лабораторна схожість настільки перевищує польову. Це очевидно пояснюється тим, що в лабораторних умовах все насіння перебуває в одинакових умовах проростання. Середня різниця в різні роки суттєво не змінюється.

Якщо порівняти схожість насіння центральних і бокових кошиків, то бачимо, що центральні кошки дають насіння з більшою схожістю. Як відмічалось в огляді літератури, це вже спостерігалось і іншими авторами (Пенкаускене, 1962). Цікаво тільки відмітити, що така різниця схожості насіння центральної і бокових кошиків одинаково проявляється як в лабораторних, так і в польових умовах.

Більш високі показники схожості у популяцій, які розміщені на висоті 900-1200 метрів над р. моря. По відношенню до п'ятої популяції (1800 м над р. моря) у них схожість насіння в окремі роки може бути більшою на 7-20%. Однак слід відмітити, що схожість насіння окремих популяцій в різні роки суттєво на змінююється. Погоди і умові більше впливають на насіннєву продуктивність, ніж на якісні показники насіння.

Динаміку схожості вивчали в лабораторних умовах. Цей показник пов'язаний із зміною фізіологічної активності і

спокою насіння і вказує на активність проростання в сезонному біоритмі популяцій. В основі фізіологічних процесів, які регулюють біоритми організмів, знаходяться складні гормонально – біохімічні процеси, які майже однаково відбуваються як в лабораторних, так і в природних умовах.

Дослідження почали проводити в липні 1991 року із свіжо-заготовленими насіннями популяції Бубен. Протягом двох років щомісяця висаджували по 500 насінин (5 партій по 100 шт.). Результати представлені на рис. 14.

Насіння арніки починає проростати через тиждень-півтора. Процес проростання в хронології часу характеризують такі показники як кількість діб від початку висівання до початку проростання і тривалість проростання після появи перших проростків. Ці два показники взаємоз'язані і першій з них характеризується більш високою мінливістю. Із збільшенням віку насіння збільшується і час, який проходить до появи проростків. Це може бути зв'язане із сповільненням фізіологічно-біохімічних процесів, які виводять насіння із стану спокою.

Таблиця 2.3.4.
Залежність польової схожості (А) від лабораторної (Б)
у арніки гірської

Популяція		Схожість насіння центрального кошика, %			Схожість насіння бокових кошиків, %		
		1991	1992	1993	1991	1992	1993
I. Бубен, 950 м над р.м.	A	64,6	62,5	63,8	48,8	45,6	46,1
	B	45,9	73,9	75,3	59,7	56,4	57,0
II. Красна, 1200 м над р.м.	A	58,7	54,3	57,5	43,0	44,1	42,1
	B	70,8	66,3	69,7	54,3	55,5	53,3
III. Синевірська Поляна, 900 м над р.м.	A	61,1	58,8	60,8	46,2	44,3	48,2
	B	72,6	69,9	72,2	56,4	54,3	58,5
IV. Думен, 1000 м над р.м.	A	58,3	53,4	63,1	43,4	40,8	42,7
	B	70,5	65,6	75,3	54,7	52,6	54,4
V. Піп-Іван, 1800 м над р.м.	A	48,3	44,1	44,4	33,2	31,8	32,8
	B	59,1	54,8	55,2	42,5	41,3	43,2
VI. Грофа, 1040 м над р.м.	A	54,7	51,6	52,8	40,1	39,6	41,3
	B	66,1	62,8	64,1	50,2	50,0	51,9
Середня різниця між А і Б		11,55	11,45	11,56	10,52	10,72	10,68

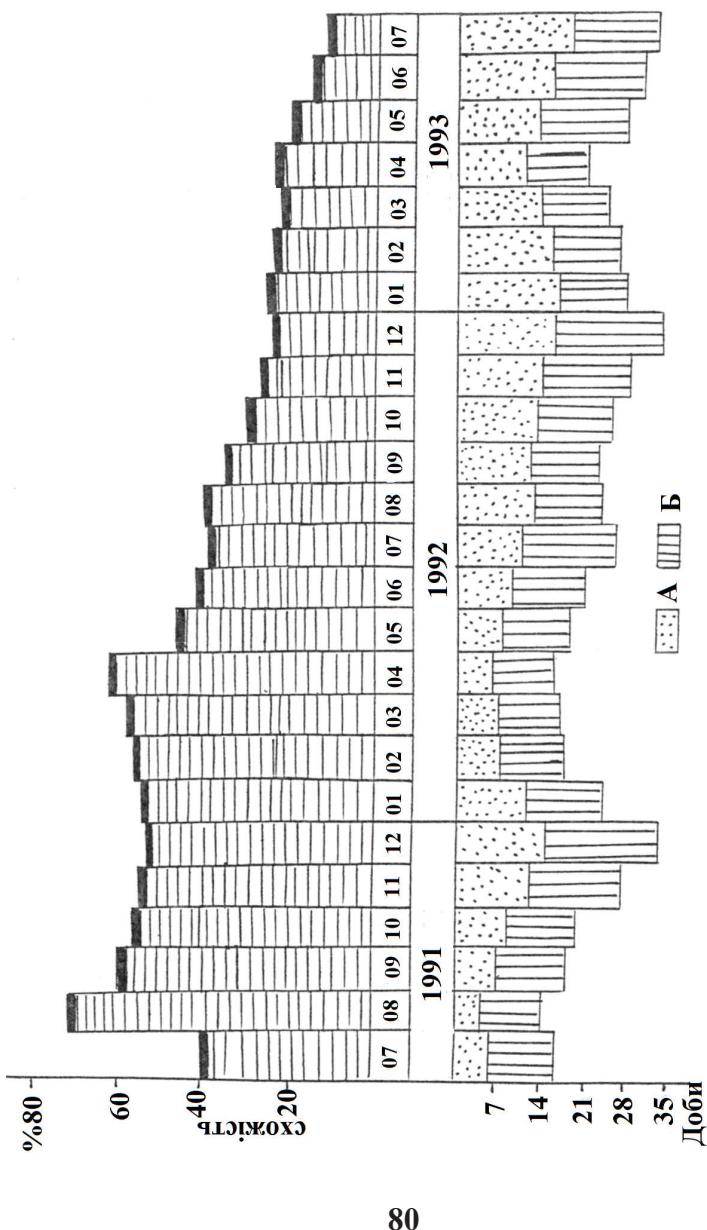


Рис. 14. Динаміка схожості насіння аріїки гірської в лабораторних умовах (07.1991-07.1993).

А – кількість діб до початку проростання; Б – тривалість проростання.

Насіння, висіяні в день збору, почало проростати через 6 діб, але його схожість складала лише 40%. Схожість насіння, висіянного в серпні, вже складала 73% і проростання насіння почалося на день раніше. У наступних партій схожість знижується і досягає мінімального значення (52%) в грудні. Після цього знову збільшується схожість і другий пік схожості спостерігається в березні-квітні (63%). В дальнішому схожість поступово знижується.

Таким чином проростання залежить від часу посіву. Для арніки схожість насіння в лабораторних умовах досягає максимального значення, якщо його висівають в серпні-вересні першого року або в березні-квітні наступного року після збору. В цих періодах воно і раніше починає проростати і тривалість проростання значно менша. У цілому між процентом схожості і тривалістю проростання спостерігається зворотній зв'язок.

Наш дослід підтверджує, що у арніки активність проростання змінюється протягом року. Це генетично детермінований процес, який виробився протягом еволюції у більшості рослин помірного клімату, в яких спостерігається осінньо-весняне проростання насіння.

Втрата проценту схожості насіння арніки при збереженні насіння залежить від часу збору. На прикладі Е. А. Пенкаускене (1962) вивчаючи біологію *A. montana* вказує, що після дозрівання схожість насіння складає 10%, а через 6 місяців 50-60%. Через 12 років він, вивчаючи особливості біології насіння вже відмічає, що насіння протягом 6 місяців зберігають високу схожість (86,7-89,7), а тільки через 2 роки цей показник знижується до 53,7%, а через 5 років повністю втрачается (Пенкаускене, 1974).

Наши дані (рис. 15) підтверджують те припущення автора, що насіння досить швидко втрачають схожість при відносно оптимальних умовах збереження (влогість 65-70%; температура 18-20°C). Через 24 місяці схожість складає приблизно 18,7%, через 36 місяців – 12,1%, а через 48 місяців насіння практично втрачає схожість (1,22% схожості).

Ось чому необхідно насіннєвий банк повністю відновлювати свіже зібраним насінням один раз в 3 роки. Зовсім нову перспективу відкриває збереження насіння при абсолютно низьких температурах. Отримані перші дані, які свідчать про те, що при збереженні в рідкому азоті схожість насіння зменшується лише на 11,8% за 12 місяців. Однак, враховуючи економічні сторони кріоконсервування, такий метод може бути використаний лише для збереження виключно цінних генотипів.

При вивчені впливу зовнішніх факторів на схожість насіння арніки, спочатку досліджувалі вплив гіберелінової кислоти на проростання. Паралельно з ботанічними дослідженнями почали вивчати мікроклональне розмноження арніки, і необхідно було знайти речовину, яка б ефективно стимулювала проростання насіння.

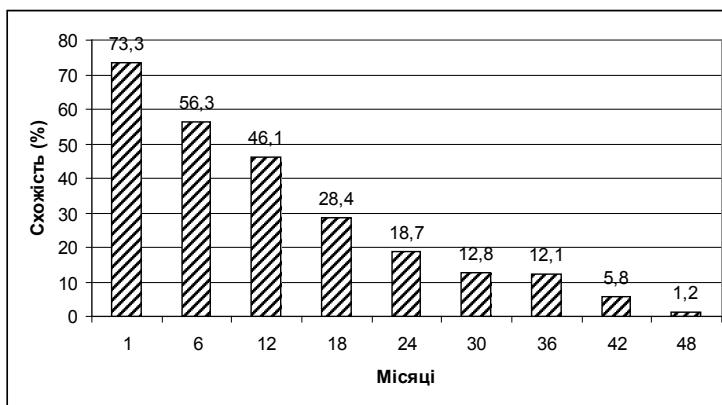


Рис. 15. Зміна схожості насіння арніки гірської при збереженні.

Вплив гібереліну на насіння відмічали вже багато авторів. Цей фітогормон може замінити температурний фактор проростання або ж мати стимулюючий ефект для проростання світлоочутливих насінин різних видів (Полевої, 1982). Вплив гібереліну на біохімічні процеси багатосторонній (Лебедев, 1978), однак відомо, що концентрація цієї речовини при проростанні насінин багатьох видів рослин суттєво збільшується.

Метою нашого досліду було знайти оптимальну концентрацію гібереліну, при якому проростає найбільша кількість насіння. Для цього приготували шкалу концентрацій від 10 до 120 мг/л гібереліну. Вплив кожного розчину вивчала на основі схожості 1000 насінин (10 партій по 100 насінин).

Як показують наші дані, оптимальна концентрація гібереліну 70 мг/л (Арпа та ін., 1991). При обробці насіння такою концентрацією воно починає проростати через 5-6 днів, а його схожість складає в середньому 93,8% (90-96%). Значний стимулюючий ефект гібереліну проявляється вже при концентрації 50 мг/л (рис. 16), концентрація 80 мг/л ще має позитивний вплив, а вже більш високі концентрації приводять до зниження схожості насінин.

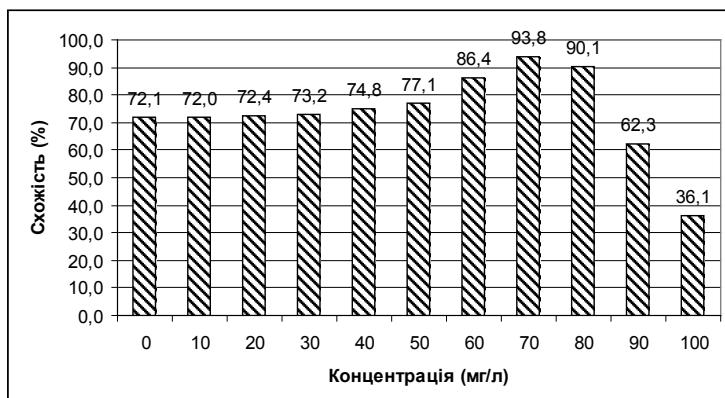


Рис 16. Вплив гібереліну на схожість насіння арніки гірської.

Гіберелін проявляє стимулюючий ефект навіть на старе насіння. Проведено дослід з двохрічним насінням арніки, який показав, що його схожість під впливом гібереліну суттєво не змінюється, але воно значноскоріше починає проростати (через 7-8 днів після обробки, в той час, як без гібереліну проростання починається через 17-18 днів).

Встановити стимулюючий вплив інших речовин (обробка розчинами H_2O_2 , H_3BO_3 , Na_2Mo_4 , $KCrO_7$) на схожість насіння

арніки не вдаюся. Розчин вітамінів В₁+В₆+РР в концентраціях 1 мг/л із кожного збільшує схожість лише на 6-8%.

Проросше насіння, оброблене гібереліном, після висаджування у ґрунт продовжує нормальний розвиток. Аномальні явища в морфогенезі сіянців (видовження міжвузлів) під впливом цієї речовини не спостерігали.

В зв'язку з нищевказаним цілком доцільно застосувати гіберелін для збільшення схожості і прискорення проростання насіння арніки.

2.3.4. Комахи, запилювачі арніки гірської. Арніка гірська – ентомофільна рослина. Цвітіння її припадає саме на середину літа, коли в природі спостерігається активний період життедіяльності більшості комах, з яких багато можуть виконувати роль запилювача. Для вивчення запилюючих комах використовували спеціальні пастки. Вони дали можливість зібрати комах, які часто відвідують суцвіття арніки. Матеріал для визначення був заготовлений в двох популяціях (Бубен, Красна) в липні 1992 року. У визначені комах велику допомогу надали доценти кафедри ентомології УжДУ І. І. Бокотей та В. А. Добей.

В таблиці 2.3.5 вказані види, які часто зустрічаються на суцвіттях арніки (кількість особин на 50 суцвітті) (Определитель насекомых, 1948, 1978-1986).

Як показано в таблиці 2.3.5, під час цвітіння на суцвіттях арніки перебуває 2-3 комахи. Більшість із вищевказаних комах може виступати в ролі запилювача. Сумніви викликає лише роль скритоголова бронзового, який є в основному хижаком, але не можна однозначно виключити можливість того, що він є і запилювачем арніки. Муха Trypeta arnicivora Low. відкладає яйця у квіткові бруньки, личинки розвиваються всередині квітків у квітколожі і живляться внутрішніми частинами квітки.

Слід відмітити, що чисельність представників різних видів протягом дня може значно змінюватися. Різні комахи проявляють активність в різний час протягом дня.

Таблица 2.3.5.
Запилювачі арніки гірської

№ П/П	Види комах	Кількість особин на 50 суцвіть	
		полонина Бубен	полонина Красна
1.	<i>Argynnис selene Schiff.</i> Перламутрівка звичайна	4	3
2.	<i>Argyresthia conjugella L.</i>	18	21
3.	<i>Bombus terrestris L.</i> Джміль земляний	6	4
4.	<i>Cryptoscephalus aureolus Suffr.</i> Скритоголов бронзовий	2	-
5.	<i>Erebia ligea L.</i> Бархотниця	2	2
6.	<i>Myathropa florea F.</i> Дзюрчалка міатропа	6	8
7.	<i>Panopra communis L.</i> Скорпіониця звичайна	3	1
8.	<i>Trupeta arnicivora Low.</i>	84	72
Загальна кількість комах на 50 суцвіть		125	114

Досліди проводили до обіду (1000-1100), коли активність комах найбільша. Можливо, роль в процесі запилення мають і інші комахи, які не потрапили в нашу колекцію.

Між запилювачами двох популяцій суттєвої різниці не виявили. Навіть чисельність різних видів значно не відрізняється. Це, очевидно пояснюється тим, що вони достатньо поширені види в гірському поясі Карпат.

Що стосується можливості переносу генетичної інформації між популяціями цими комахами, то можна припустити, що це реально в межах 3-5 км. На більші відстані (15-20 км) перенос пилку практично не можливо, навіть враховуючи сильні гірські повітряні потоки. Також дуже низька імовірність того, що насіння, яке утворюється з такого перехрестного запилення, після проростання приживається.

Таким чином, комахи можуть бути перенощиками генетичної інформації між близькими популяціями, але враховуючи

еколого-географічні перешкоди, більш віддалені популяції на нашу думку ізольовані одна від одної.

2.4. Внутрішньовидова мінливість

2.4.1. Мінливість морфометричних параметрів. Морфологічна мінливість кожного виду характеризується мінливістю різних альтернативних ознак, які детерміновані генотипом рослини, але їх пряв в значній мірі залежить від дії зовнішніх факторів. Більшість морфологічних ознак має кількісний характер (кількісні ознаки), що дає можливість проаналізувати їх за допомогою математичної статистики.

При вивченні морфологічної мінливості арніки гірської намагались вибрати такі ознаки виду, які по можливості дають повну характеристику зовнішньої форми, а також вихід лікарської сировини. Ці ознаки слідуючі: 1) кількість листків розетки (асимілюючі, не враховуючи старі відмерлі листки); 2) довжина листків; 3) ширина листків; 4) фітомаса листків розетки; 5) кількість листків генеративного пагону, а також їх; 6) довжина; 7) ширина; 8) фітомаса; 9) висота генеративного пагону. Кошик вивчали за такими параметрами: 10) кількість; 11) діаметр; 12) фітомаса.

Результати вимірювань і статистичної обробки даних приведені в таблицях 1-6 додатку. Середнє арифметичне значення, стандартне відхилення і діапазон мінливості окремо графічно зображені на рис. 17.

Основним показником, який дає найбільше інформації про мінливість ознак, є коефіцієнт варіації. Цей коефіцієнт слугить відносною мірою фенотипічної кількісної мінливості, і вказує, яку частину складає (у відсотках) стандартне відхилення від середнього арифметичного.

Коефіцієнт також необхідний дія порівняння різних ознак (Гуляев, Мальченко, 1983; Голда, 1984). Ступінь мінливості ознак прийняті по Г. Ф. Лакіну (1990): $V < 10\%$ – слабий; $V = 11-25\%$ – середній; $V > 25\%$ – значний. Слід однак відмітити, що по Г. Н. Зайцеву (1973) $V > 20\%$ вже вважається високим рівнем мінливості.

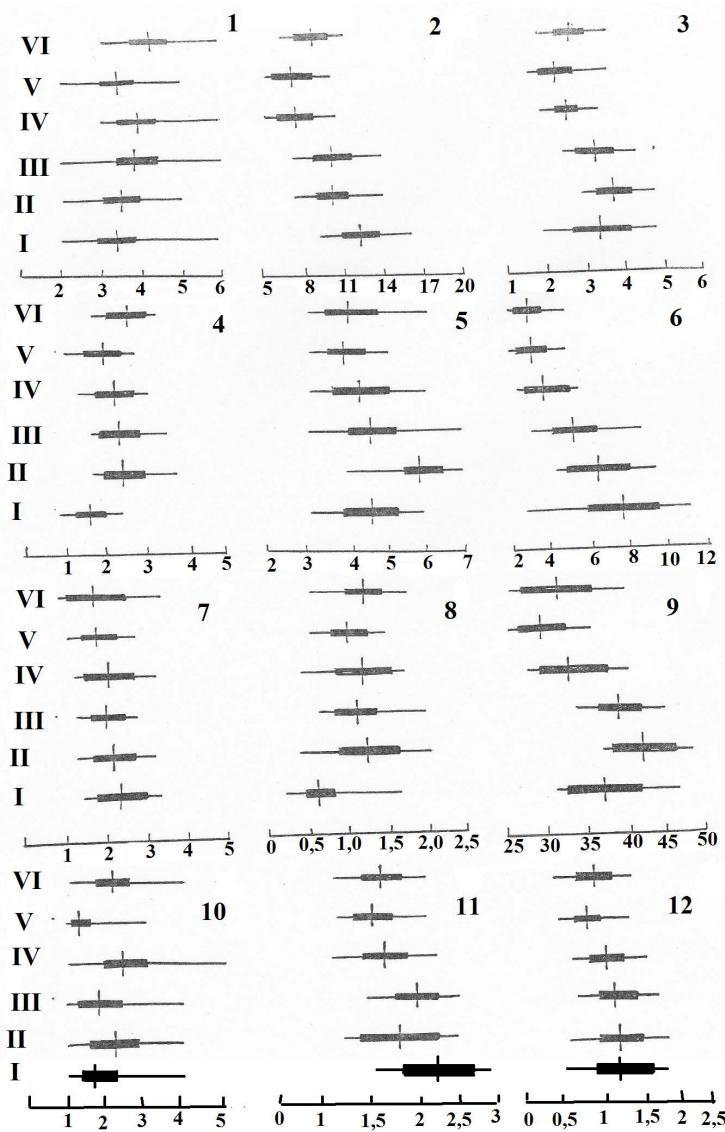
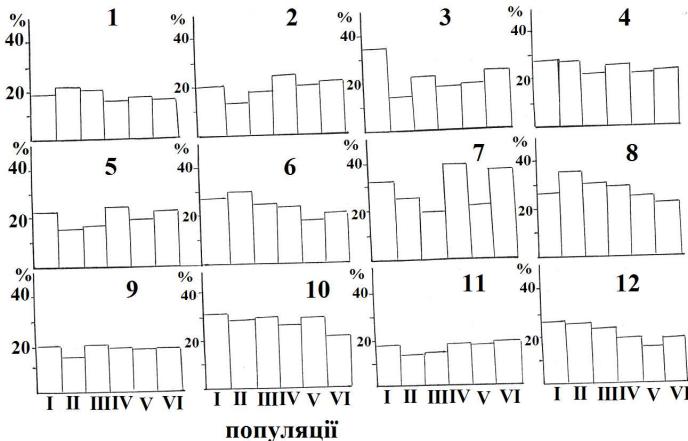


Рис. 17. Морфологічна мінливість арніки гірської

Найбільш варіабельні ознаки арніки:

- a) ширина листків генеративного пагону: $V=25,23-39,91\%$ (в популяціях I, II, IV, VI);
- б) фітомаса листків генеративного пагону: $V=25,86-36,58\%$ (в популяціях I-IV);
- в) кількість кошиків: $V=26,75-31,46\%$ (в популяціях I-V);
- г) фітомаса листків розетки: $V=26,90-27,95\%$ (в популяціях I, II, IV). Найменш варіабельні ознаки – діаметр кошика та висота генеративного пагону. В середньому в шістьох популяціях 29,16% всіх коефіцієнтів варіації мають високі значення ($V>25\%$), а інші – середнє значення. Де свідчить про мінливість морфометричних ознак виду.

Коефіцієнти варіації однієї ознаки в різних популяціях можуть значно відрізнятися, в той час як інші ознаки по числовому значенню суттєво не змінюються. Особливо помітно це при графічному зображення (рис. 18). Деякі ознаки (наприклад, фітомаса листків розетки) мають відносно одинаковий коефіцієнт варіації у всіх популяціях, а цей же показник ширини листків розетки змінюється в значній мірі.



*Рис. 18. Графічне зображення коефіцієнтів варіації вивчених ознак арніки гірської
(Ознаки 1-12 як в таблицях 1-6 додатку)*

У першій популяції 7 ознак має високий рівень коефіцієнту варіації, у другій популяції – 6 ознак, а в четвертій – 4. Показник точності (Р) в більшості випадків задовільний, але інколи для більш варіабельних ознак, точність в межах 6,14-7,98% ($P > 6\%$). Збільшили вибірку (що знижує значення Р) вважали непотрібним, враховуючи охорону природних ресурсів виду.

Вивчаючи кореляційну залежність морфологічних ознак, ми склали кореляційну матрицю для кожної популяції (табл. 7-12 додатку), для перевірки достовірності отриманих коефіцієнтів кореляції проводили аналіз з допомогою критерію стюдента при різних рівнях. В даному випадку, при $n=25$ ($t_{st}=2,07-2,81-3,77$) достовірна кореляційне відношення спостерігається вище $r=0,4$ ($t_\phi=2,093$). Аналогічно різним кореляційним відношенням відповідають різні рівні значимості і якщо: $r=0,5$ - $t_\phi=2,76$; $r=0,6-t_\phi=3,59$; $r=0,7-t_\phi=4,7$. На основі цього були виділені такі рівні кореляційних зв'язків: 0,4-0,6 – помірний; 0,6-0,7 – помітна; від 0,7 до 1,0 – висока ступінь тісноти зв'язку. Структура кореляційних зв'язків між морфологічними ознаками представлена на рис. 19.

У всіх вивчених популяціях спостерігається кореляційний зв'язок між ознаками: а) кількістю і шириною листків генеративного пагону (5-7); б) довжиною і шириною листків генеративного пагону (6-7). У більшості популяцій спостерігається зв'язок між ознаками; в) кількістю і фітомасою листків розетки (1-4); г) довжиною і шириною листків розетки (2-3); д) довжиною листків розетки і висотою генеративного пагону (2-9); е) шириною листків розетки і фітомасою кошика (3-12); є) довжиною і фітомасою листків генеративного пагону (6-8); ж) шириною і фітомасою листків генеративного пагону (7-8).

За допомогою Z-перетворення оцінювали різницю між коефіцієнтами кореляції різних популяцій. Достовірна різниця мін популяція мі I і II складав 13,63%, I-IV – 9,09%, II-IV – 7,57%.

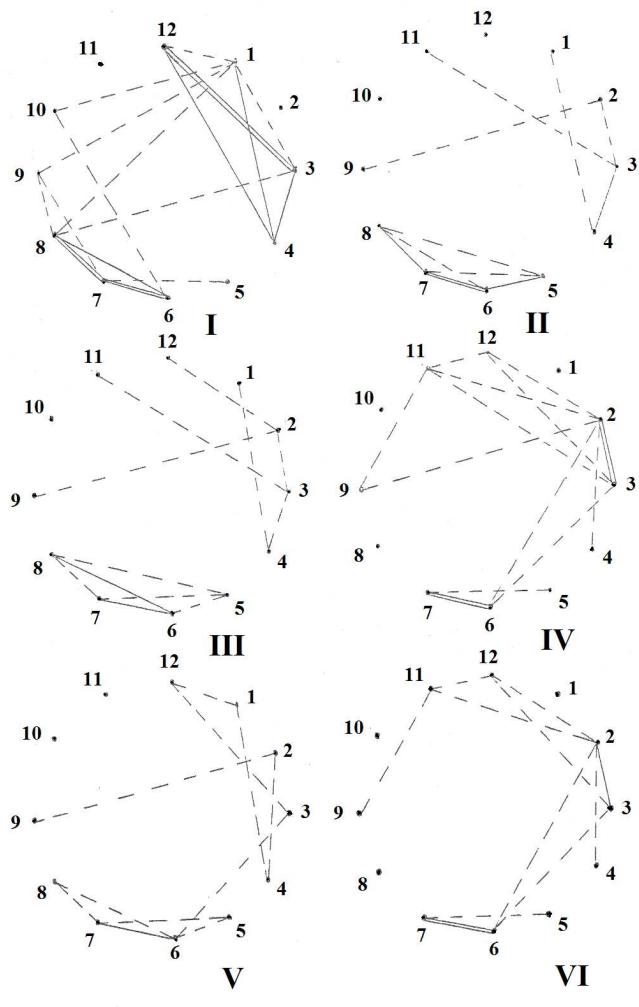


Рис. 19. Кореляційні зв'язки між морфометричними ознаками арніки гірської (ознаки та популяції як в таблицях 1-12 додатку).

а – $r=0,4-0,6$; в – $r=0,6-0,7$; с – $r=0,7-1,0$

2.4.2. Накопичення біологічно активних речовин.

Поскільки мова йде про лікарську рослину, нас зацікавило накопичення біологічно активних речовин в рослині. Слід відмітити, що одним із основних завдань в селекції лікарських рослин є виведення нових цінних генотипів, які містять *більше* активних речовин. Тому вивчення біохімічних показників популяцій можна вважати першим етапом при виборі вихідних батьківських форм для селекції. Із різних речовин, які є в арніці, нас зацікавили дві групи діючих речовин: флавоноїди і ефірні олії. За думкою деяких авторів завдяки цим речовинам арніка має широкий спектр дії. Методи кількісного визначення даних речовин на сьогоднішній день добре розроблені і не потребують використання складної апаратури. Недоліком використаних методів є те, що для аналізу необхідно мати певну кількість сировини, тому неможливо було проведення аналізу суцвіть окремих рослин. Не дивлячись на це, нами отримані дані про накопичення цих речовин в суцвіттях різних популяцій.

В таблиці 2.4.1 показано накопичення флавоноїдів у шістьох вивчених популяціях протягом трьох років. Як підтверджують дані, вміст флавоноїдів щорічно змінюється і ця різниця в середньому в популяціях може складати 2,2-10,7%. Різниця може бути пов'язана як з погодними умовами, а також з тим, що в різні роки цвітуть не одні і ті ж самі рослини.

Цікавим є також, що в рослинах одних популяцій більше флавоноїдів, ніж у рослин інших популяцій. Так, наприклад, в суцвіттях, зібраних в популяції Бубен в середньому міститься флавоноїдів на 42,5% більше, ніж в суцвіттях популяції Піп-Іван. Існує гіпотеза, за якою флавоноїди відіграють роль своєрідного фільтру, який захищає тканини від шкідливої дії ультрафіолетового проміння. Враховуючи це, можна припустити, що флавоноїдів буде більше в суцвіттях рослин тих популяцій, які довше перебувають під впливом сонця (більше сонячних годин), а не в тих, які перебувають під впливом більш інтенсивного ультрафіолетового випромінювання (в популяції високих гір).

Таблиця 2.4.1.

Накопичення флавоноїдів (в %) у суцвіттях арніки гірської

Популяція	Роки спостережень								
	1991			1992			1993		
	\bar{X}	$S\bar{x}$	P, %	\bar{X}	$S\bar{x}$	P, %	\bar{X}	$S\bar{x}$	P, %
Бубен	0,387	0,010	2,58	0,324	0,009	2,78	0,361	0,008	2,21
Красна	0,374	0,012	3,20	0,310	0,008	2,58	0,352	0,008	2,27
Синевірська Поляна	0,341	0,007	2,05	2,90	0,006	2,07	0,371	0,009	2,42
Думен	0,274	0,008	2,92	0,263	0,006	2,28	0,317	0,008	2,52
Піп-Іван	0,214	0,004	1,87	0,203	0,004	1,97	0,198	0,003	1,51
Грофа	0,281	0,008	2,85	0,317	0,008	2,52	0,311	0,009	2,89

Не дивлячись на те, що середня величина показника концентрації флавоноїдів виведена на основі 15 аналізів, показник точності (P) – хороший – від 1,51 до 3,20%. Це свідчить про те, що варіабельність біохімічних показників менш виражена. Літературні дані про вміст флавоноїдів в суцвіттях арніки дещо розбіжні. Деякі автори (Костенникова та ін., 1985) визначили до 0,881% флавоноїдів. Наши дані найбільш подібні до даних А. Вейела (Weyel, 1989), який визначав у середньому 0,19–0,36% флавоноїдів у суцвіттях арніки.

Ефірні олії містяться як в суцвіттях, так і в кореневищах арніки. Це дало можливість визначити вміст ефірних олій в даних органах і встановити між ними кореляційну залежність.

Як показано на рис. 20, у вивчених популяціях вміст ефірних олій у суцвіттях складає 0,157 – 0,244%, а в кореневищах 0,510 – 0,863%. Найбільший вміст олій в популяціях I, III, IV, а найменший в популяції V.

Проведений кореляційний аналіз показує, що накопичення ефірних олій у суцвіттях залежить від вмісту цих речовин в кореневищах ($r = 0,803$; $t = 5,08 > 3$).

Між вмістом флавоноїдів і ефірних олій не вдалося встановити достовірне кореляційне відношення.

На основі отриманих даних можна зробити попередній висновок про те, що вміст біологічно активних речовин залежить від генетичної структури популяцій, а також від впливу

деяких екологічних факторів (у першу чергу температури і освітлення). Висота над рівнем моря, на нашу думку відіграє другорядну роль. На висоті 900-1200 м є оптимальні умови для накопичення цих речовин.

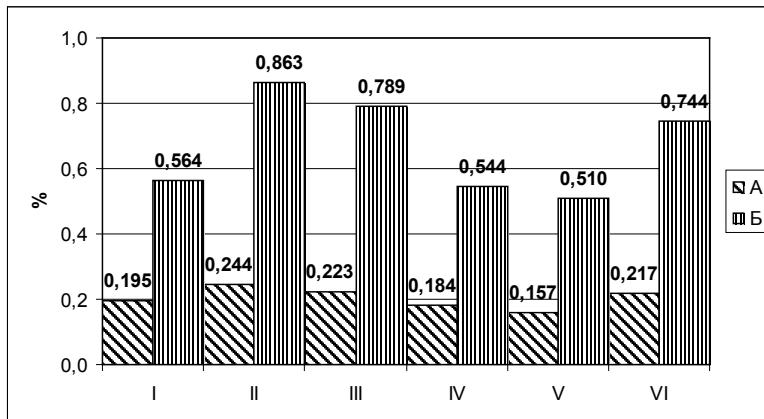


Рис. 20. Процентний вміст ефірних олій в суцвіттях (А) та кореневищах (Б) арніки гірської.
Популяції I-VI як в таблиці 2.3.4.

2.4.3. Фенетична різноманітність і спорідненість популяцій. Генетику арніки гірської в Українських Карпатах детально вивчав Ю. Й. Кобів (1993). Його робота допомогла нам систематизувати наші дані про фенетику рослин і вказала на новий підхід щодо фенетичного аналізу популяцій, які вивчалися. У своїй статті він дає аналіз на основі 14 пар фенів. Із них нами вивчались 8 пар фенів;

А – наявність / відсутність розетки. Деякі автори вважають, що наявність чи відсутність розетки – це ознака, яка залежить від умов існування. Наприклад, у високотрав'яних асоціаціях, де розетка затінена, вона втрачає асимілюючу функцію і відмирає. Її роль беруть на себе значно збільшенні листки генеративного пагону. Але, як підтверджують і наші дані, у межах однієї популяції існують і розеточні і безрозеточні форми, а це означає, що ознака, очевидно, генетично детермінована (рис. 1. додатку).

Б – тупий-гострий кінчик розеточних листків. Форма листка арніки, як вже відмічалось, дуже варіабельна в зв'язку з тим, що різне співвідношення довжини і ширини. Перехідні форми за ознакою форми листка не можуть бути виділені у вигляді окремих фенів. Що стосується кінчика листової пластинки, то тут добре відокремлюються загострений та тупий кінчики.

В – симетричне-асиметричне розміщення листків генеративного пагону. Даний фен особливо чітко помітний у рослин, які мають лише одне центральне суцвіття (рис. 1. б-е, додаток), хоч він характерний і для рослин з галуженням квітконосу. У деяких рослин листки розміщені виключно симетрично.

Г – розвинені і нерозвинені листки генеративного пагону. Рослини із слаборозвиненими листками на генеративному пагоні, як правило, мають добре розвинену прикореневу розетку.

Д – відсутність-наявність нерозвинених суцвіть. Недорозвинуті суцвіття спостерігаються у пазухах листків, генеративного пагону (рис. I. д, додаток). Розвиток цих суцвіть інколи починається після відцвітання центральної корзинки. Вони, як правило, утворюють короткий квітконос і корзинки, які значно менші по діаметру, ніж центральна.

Е – багато кошиків – один кошик на генеративному пагоні (фото 7-8). Припускаємо, що ця ознака генетично детермінована, але проявляється на 2-3 рік цвітіння, молоді особи, які зацвітають перший рік, з основному мають генеративний пагін з одним суцвіттям.

Є – симетричне-асиметричне розгалуження квітконоса (фото 9-10). Симетричне розгалуження спостерігається у двох-трьох та п'яти квіткових форм (рис. 2. в, д, ж, додаток). Асиметричне розгалуження спостерігається у двох-, трьох- та чотирьох квіткових форм (рис. 2. г, е, є, додаток).

Ж – нерозгалуженість-розгалуженість квітконосу у нижній його частині. Внаслідок розгалуження можуть утворитися форми симетричні та асиметричні (рис. 2. а, б, додаток).

Частоту фенів визначали по формулі

$$A=n:N$$

де n – число особин з феном A ,

N – загальна кількість особин.



Фото 7-8. Один кошик – багато кошиків у арніки гірської



Фото 9-10. Розгалуження квітконосів у арніки гірської

Результати представлені в таблиці 3.4.2.

З досліджуваних фенів найвищу середню частоту має фен А, а найменшу – фен Е.

Показники внутрішньої популяційної різноманітності високі у всіх досліджуваних популяціях (1,677-1,815), що говорить про гетерогенність популяцій.

Таблиця 2.4.2.
Частота фенів у популяціях арніки гірської
 (популяція I-VI, як в таблиці 2.3.4)

ФЕН	ПОПУЛЯЦІЇ						Середня частота тріяпляння фенів
	I	II	III	IV	V	VI	
A	0,964	1,000	0,975	1,000	1,000	1,000	0,989
Б	0,615	0,541	0,687	0,586	0,745	0,741	0,652
В	0,682	0,714	0,664	0,782	0,612	0,756	0,701
Г	0,825	0,647	0,713	0,682	0,795	0,317	0,663
Д	0,713	0,684	0,751	0,691	0,643	0,442	0,654
Е	0,611	0,713	0,813	0,741	0,851	0,587	0,719
Є	0,381	0,413	0,651	0,596	0,819	0,517	0,562
Ж	0,876	0,812	0,943	0,749	0,968	0,813	0,860
Показник внутрішньо-по- пуляційної різ- номанітності	1,815	1,803	1,756	1,746	1,677	1,760	

Коефіцієнт фенетичної подібності визначали по формулі:

$$I = I_{ab} / I_a I_b$$

де $I_{ab} = a_1 b_1 + \dots + a_n b_n$;

$$I_a = a_1^2 + \dots + a_n^2;$$

$$I_b = b_1^2 + \dots + b_n^2;$$

$a_1 \dots a_n$ – частота різних фенів у одній популяції,

$b_1 \dots b_n$ – частота фенів у іншій популяції.

Результати представлені у таблиці 2.4.3.

Таблиця 2. 4.3.

Коефіцієнт фенетичної подібності популяцій арніки гірської

Популяції	I	II	III	IV	V	VI
I	-	0,993	0,986	0,987	0,974	0,961
II		-	0,991	0,995	0,978	0,970
III			-	0,997	0,995	0,969
IV				-	0,985	0,970
V					-	0,961
VI						-

Як показано в таблиці, коефіцієнт фенетичної подібності вивчених популяцій дуже великий. Це можна пояснити слідуючими:

- а) досліджували невелику кількість пар-фенів;
- б) можливо, досліджували саме ті фени, які у вивчених популяціях зустрічаються приблизно з одинаковою частотою;
- в) можно припустити, що теперішні популяції є залишками однієї великої популяції, яка займала значну територію. У цій великій популяції здійснювався обмін генетичною інформацією.

2.4.4. Вивчення каріології. У чотирьох популяціях (Бубен, Красна, Синевір, Піп-Іван) вивчали хромосомний набір A.montana. Дані наших досліджень (Nagy, Nikolaychuk, 1993) співпадають з давнimi інших авторів (Парфенау, та ін., 1975), за якими у арніки число хромосом $2n=38$, із яких: 13 – метацентричних, 5 – субметацентричних і 1 – акроцентрична. Розміри хромосом (загальна довжина, відношення короткого плеча до загальної довжини) незначно відрізняються у різних популяціях, однак, щоб зробити заключний висновок про каріотипічну мінливість необхідно вивчати більше популяцій. Також доцільним вважаємо дальніше дослідження поліплоїдних форм, які випадково зустрічаються.

2.4.5. Систематичне положення. За системою магноліофітів (Тахтаджян, 1987) рід Арніка слід віднести до триби Heliantheae. Інші автори (Pinkas, Torgk, 1989) вважають, що на основі хемотаксономічних досліджень неможливо вирішити

питання, до якої триби відноситься рід (Heliantheae чи Senecioneae).

2.4.6. Походження і еволюція. Якщо прийняти теорію американських вчених (Downie, Denford, 1988), згідно якої рід Arnica походить від Protoarnica, розміщеної на арктичній та субарктичній областях Північної Америки, то це відбувалося наприкінці крейди, приблизно 70 млн. років тому. Тоді ще Північноамериканська та Європейська частини суші не відокремились. Цим пояснюється чому рід поширений саме на цих континентах.

РОЗДІЛ 3.

РОЗРОБКА ОСНОВ КЛОНАЛЬНОГО МІКРОРОЗМОЖЕННЯ

Мікроклональне розмноження є дуже перспективним методом для розмноження рідкісних та цінних рослин, особливо тих, які мають тривале проходження прегенеративного періоду. Суть методу полягає у масовому вегетативному розмноженні рослин в стерильних умовах на поживних середовищах, які містять всі необхідні компоненти для розвитку (мікро-, макросолі, вітаміни). Керування процесом поділу та диференціації клітин здійснюється, в основному, за допомогою фітогормовів. Вихід посадкового матеріалу залежить від здатності даного виду утворювати певну кількість точок росту. Інколи при цьому отримують посадкового матеріалу на десятки тисяч більше, ніж при вегетативному розмноженні. Одержання посадкового матеріалу -безперервний процес, який не залежить від сезонної ритміки рослин та тривалості періоду вегетації. Досліди також показують, що метод дає можливість вирощувати рослини, минаючи ювенільну фазу розвитку (Бельчгазі та ін., 1994)

Сам процес мікроклонального розмноження складається з трьох етапів: а) відбір, стерилізація та перенесення експлантів на поживне середовище; б) утворення додаткових пагонів для розмноження; в) утворення коренів та висадка у ґрунт (Debergh, Maene, 1981; Houghes, 1981). Найпростіший спосіб отримання рослин – активація меристем. При цьому слід враховувати фази активного росту і спокою рослин, від чого залежить успішність переведення в культуру (Robb, 1957; Wright, Alderson, 1980). При культивуванні потрібно враховувати не лише склад середовища, але і такі другорядні фактори як температура та освітлення (Хасси, 1987).

На теперішній час в основному розроблені наукові основи мікроклонального розмноження рослин і даний метод знайшов широке використання на практиці (Бутенко, 1962, 1986; Висоцкий, 1986; Глеба, Сытник, 1984; Калинин та ін., 1980;

Катаєва, 1981; Катаєва, Бутенко, 1983; Кордюм та ін., 1980; Попов, Черкасов, 1986; Linsmaier, Skoog, 1965; Wenzel, Foroughi-Wehr, 1984). Є також багато праць, які дають загальні рекомендації з приводу культивування рослин (Биотехнология растений: культура клеток, 1989; Биотехнология: принципы и применение, 1988).

У 1989 році Д. М. Глеба та В. А. Ступницький опублікували статтю про клональне мікророзмноження вищих рослин. Вони вказують на оптимальні концентрації фітогормонів для культивування арніки сахалінської та арніки гірської (НОК – 0,3 мг/л; гіберелін – 2 мг/л, тіамін – 1 мг/л).

Продовжуючі дослідження в даному напрямку нами розроблені основні умови культивування арніки гірської (Ніколайчук та ін., 1992, 1994, 1995; Надь, 1992; Nagy, 1992).

3.1. Підбір середовища для культивування рослин в умовах *in vitro*

На поживне середовище Мурасіге-Скуга (Murashige, Skoog, 1962) проростки пересаджувала в фазі двох сім'ядоль, після стерилізації в 10%-у розчині хлораміну (20 сек.) і 70% – у етиловому спирті. Експланрати культивували при температурі 20-22° С, освітлююча їх додатково люмінесцентними хвильми протягом 14 годин.

В середовище Мурасіге-Скуга (МС) входять компоненти, концентрацію яких автори рекомендують індивідуально підбирати для кожного виду (вітаміни, фітогормони, сахарозу і т.д.). Тому визначення концентрацій даних компонентів було першим завданням.

Щоб збільшити кількість точок росту і утворення додаткових пагонів необхідно було встановити оптимальну концентрацію цитокінінів – фітогормонів, які знімають апікальне домінування. З цією метою використовували бензиламінопурін (БАП) та кінетин. Рослини (по 25 особин) були висаджені на середовище з різною концентрацією цитокінінів від 0,05 до 10 мг/л. Стимулюючий ефект дані фітогормони починають проявляти в концентрації 0,1-0,5 мг/л. Через 30 днів проводили облік, який

показав, що максимальна кількість точок росту утворюється при концентрації БАП – 2 мг/л і кінетину – 3 мг/л (рис. 21а). Така концентрація аналогічно впливає і на довжину мікрочеренків (рис. 21б). Слід відмітити, що утворення точок росту прямопропорційно залежить від часу культивування (тривалості дії цитокінінів) і на 45 день може досягти 15 точок росту, але за цей час поживне середовище вже настільки забруднюється продуктами життєдіяльності, що це значно зменшує життєздатність мікроживців. Тому пересаджувати рослини з БАП-у на НОК краще у фазі 7-8 точок росту, тобто після 30 днів культивування.

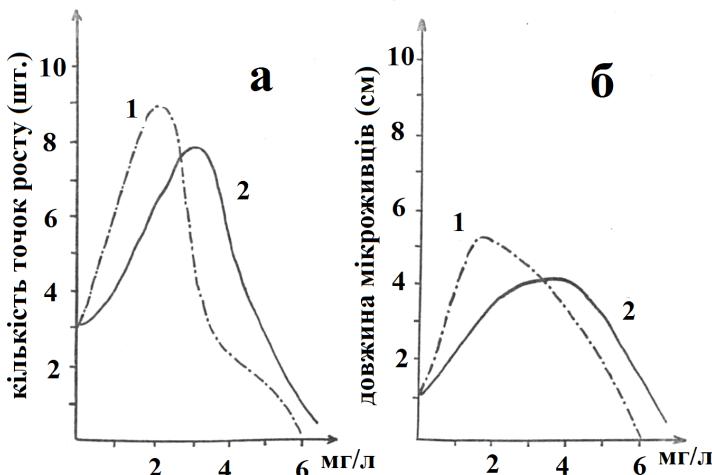


Рис. 21. Вплив цитокінінів на утворення точок росту (а) та середню довжину мікрочеренків (б) арніки гірської (1 – БАП; 2 – кінетин).

При вивчені процесу укорінення мікроживців на середовище з ауксинами досліджували вплив таких фітогормонів як: НОК (нафтилоцтова кислота), ІОК (індолилоцтова кислота), 2,4-Д (дихлорфенокси-оцтова кислота). Для НОК спостерігається максимальна дія при концентрації 0,5-1,5 мг/л (рис. 22).

Така концентрація аналогічно впливає і на довжину коренів. Більш високі концентрації (3 мг/л) гальмують ростові процеси. ІОК найбільш стимулює коренеутворення при концентраціях 1 і 4 мг/л (4,9-4,8 – коренів відповідно). На довжину коренів найкраще впливають концентрації 2,3-2,6 мг/л. Використовувати більш високі концентрації (5 мг/л та більше) неефективно.

Дихлорфеноцтова кислота стимулює коренеутворення в малих концентраціях (0,1-0,5 мг/л), а при збільшенні концентрації до 1 мг/л коренеутворення припиняється.

Із вітамінів у склад середовища МС входять тіамін (0,1 мг/л) піридоксин та нікотинова кислота (по 0,5 мг/л) (табл. 14 додатку). Методом тестування по спеціальній шкалі концентрацій було встановлено, що для арніки краще використовувати вищевказані вітаміни в концентраціях: тіамін – 0,5 мг/л; пірідоксин та нікотинову молоту по 1 мг/л. До середовища додавали також аскорбінову кислоту (1 мг/л).

Використання вітамінів у вищевказаних концентраціях значно підвищує інтенсивність розвитку, життєздатність і позитивно впливає на збільшення фітомаси мікроживців. Інтенсивність накопичення зеленої маси однак більше залежить від вмісту азотних сполук.

Якщо збільшити концентрацію NH_4NO_3 та KNO_3 до 1950 і 2050 мг/л відповідно, то приріст зеленої фітомаси мікроживців складає в середньому 11,3-11,5%. Це вказує на те, що забезпечення азотом як у культурі, так і в польових умовах є необхідною умовою для нормального росту арніки гірської.

Зміна концентрації більшості мікросолей не дали значного позитивного ефекту. Тільки збільшення H_3BO_3 з 6,2 на 8,3 мг/л за нашими даними є доцільним. Значні зміни (20-50%) в концентрації мікросолей викликають хлороз і пригнічують ріст рослин.

Сахароза – як енергетичне джерело процесів росту, основну дію проявляє після пересадки мікроживців на поживне середовище. Як показують наші дані, зменшення концентрації сахарози до 20-25 мг/л особливо не впливає на інтенсивність розвитку.

Агар використовували в концентрації 6-7 мг/л, едамін не додавали в середовище, а інозіт зменшили до 50 мг/л.

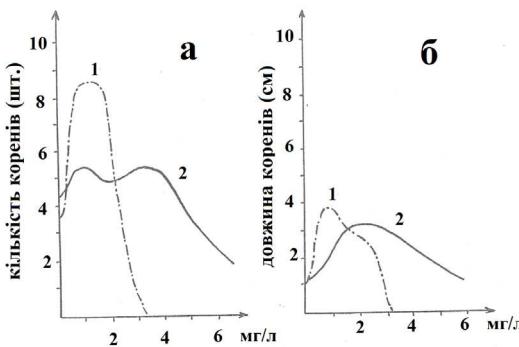


Рис. 22. Вплив ауксинів на утворення коренів (а) та середню довжину коренів (б) арніки гірської (1 – НОК; 2 – ІОК)

Якщо порівняти ріст і розвиток мікроживців на стандартному та модифікованому середовищі МС, то бачимо, що всі досліджувані параметри мікроживців мають більш високе значення на модифікованому середовищі: а) під впливом оптимальної концентрації цитокінінів вдалося значно підвищити коефіцієнт розмноження (на 40-60%); б) на модифікованому середовищі значно краще укорінюються мікроживці (на 20-40%); в) загальна фітомаса мікроживців збільшилась в середньому на 42%.

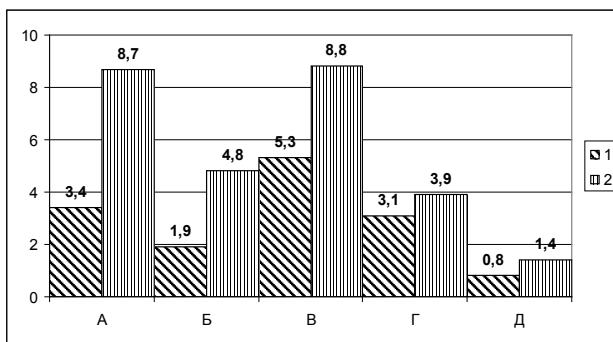


Рис. 23. Розвиток арніки гірської на стандартному (1) та модифікованому (2) середовищі МС.

Досліджувані параметри: А – кількість точок росту (шт.);

Б – довжина мікроживців (см); В – кількість коренів (шт.);

Г – довжина коренів (см); Д – загальна фітомаса (г).

Статистичний аналіз даних (табл. 3.1.1) та оцінка різниці середніх за критерієм Стюдента (для рівночисельних вибірок $n=25$) підтверджують нашу гіпотезу ($t_{\phi}=5,33-20,07; \quad 2,02-3,55$).

Таблиця 3.1.1.

Основні параметри розвитку на модифікованому середовищі МС

Досліджувані параметри мікроживців	Середовище МС			Модифіковане середовище		
	X	Sx	P, %	X	Sx	P, %
Кількість точок росту (шт.)	3,4	0,11	3,23	8,7	0,24	2,76
Довжина мікроживців (см)	1,9	0,06	3,16	4,8	0,12	2,50
Кількість коренів (шт.)	5,3	0,13	2,41	8,8	0,23	2,61
Довжина коренів (см)	3,1	0,09	2,90	3,9	0,12	3,52
Загальна фітомаса (г)	0,8	0,03	3,75	1,4	0,05	3,57

3.2. Особливості розвитку в умовах *in vitro*

У мікроживців, які були пересаджені на середовище з цито-кінінами, через 5-6 днів починається утворення бокових пагонів. Через 20-30 днів вони видовжуються і утворюють малий кущ мікроживців (фото 11), які повністю заповнюють поверхню середовища. У дальшому такий кущ необхідно розділити та пересаджувати знову на БАП або на НОК. Слід відмітити, що дуже довго (більше 45-50 днів) культивувати на БАП-і не доцільно, тому що пересадка на НОК різко підвищує інтенсивність розвитку та життєздатність живців. У зв'язку з цим пересадку найкраща проводити за схемою: БАП-БАП-НОК-БАП-БАП-НОК... або БАП-НОК-БАП-НОК...



Фото 11. Утворення бокових вагонів у арніки гірської на середовищі з цитокінінами



Фото 12. Утворення коренів у арніки гірської на середовищі з ауксинами

Після пересадки на середовище з ауксинам починається коренеутворення (фото 12). Слід відмітити, що не лише коротка верхня меристема, але і мікроживці завдовжки 2-3 см теж добре розвиваються після пересадки. На 30-35 день культивування корені досягають довжини 3-4 см і мікроживці можна адаптувати до польових умов.

Культивування краще проводити від осені до весни. Де пов'язано з тим, що при температурі 25°C та вище у багатьох рослин починається утворення калюсу. У літній період, незважаючи на стерилізацію в культуру часто попадають спори мікроорганізмів.

Після того, як було розроблено модифіковане середовище МС досліджували розвиток рослин різних популяцій в умовах *in vitro* (табл. 3.2.1). Як показують дані, між досліджуваними параметрами спостерігається різниця, якщо посадковий матеріал походить з різних популяцій. Де свідчить про те, що здатність до розвитку в умовах *in vitro* в певній мірі генетично детермінована. Всередині популяцій спостерігаються генотипи, які добре розвиваються в культурі, тому метою селекційної роботи може бути розмноження таких генотипів.

Таблиця 3.2.1.
Розвиток рослин різних популяцій арніки гірської
на модифікованому середовищі МС (n=25)

Популяції	Кількість точок росту			Кількість коренів (шт.)		
	\bar{x}	$S\bar{x}$	P, %	\bar{x}	$S\bar{x}$	P, %
Бубен	8,8	0,26	2,95	8,7	0,27	3,10
Красна	8,7	0,24	2,76	8,8	0,23	2,61
Синевірська Поляна	7,8	0,18	2,31	7,3	0,16	2,19
Думен	8,4	0,20	2,38	8,3	0,18	2,17
Піп-Іван	6,3	0,14	2,22	6,0	0,13	2,16
Грофа	7,2	0,17	2,36	7,4	0,17	2,29
Серед. в популяціях	7,86	-	-	7,75	-	-

3.3. Оптимізація процесу адаптації до умов *in vivo*

Процес адаптації до польових умов з фізіологічної точки зору слід розглядати як своєрідний ”стрес” для рослини. Після довгочасного перебування на поживному середовищі, де мікроживці повністю забезпечувались всім необхідними елементами, рослинам потрібно пристосуватись до самостійного живлення та синтезу біохімічних речовин.

Мікроживці перед висадкою у ґрунт мають відносно добре розвинену кореневу систему. Але така коренева система дуже чутлива до пересихання. Адаптацію мікроживців проводили двома способами. Перший можна назвати методом поступової адаптації і він складається з трьох етапів. На першому етапі рослини пересаджуюмо на середовище без фітогормонів і сахарози. Це дає можливість рослині почати саморегуляцію ростових процесів та використовувати енергію власних продуктів фотосинтезу. На такому середовищі рослини культивуємо 7-10 днів. Перед другим етапом є дуже ефективним витримувати мікроживці в дистильованій воді протягом 10-24 годин. Па другому етапі рослини пересаджуються у торф’яні горшечки. Горшечки заповнювали торфом і піском по 3 частині і по одній частині перегною та цеоліту.

Дуже ефективним є також використання дернового або лісового ґрунту. На даному етапі, щоб зменшити транспірацію, горшечки закривали поліетиленовою плівкою і кожний другий день поливали рослини. Другий етап триває в середньому 10-14 днів (фото 13-14). Пересадка у ґрунт здійснюється разом з торф’яними горшечками.

Поліетиленову плівку знімали з горшечків за 3-4 дні до висадки (перший день на 2-3 години, на другий день на 4-6 годин, на третій день – на 6-8 годин). Після висадки у польові умови перші дні рослини бажано захищати від безпосереднього впливу сонячних променів (наприклад, зробити тимчасове штучне затінення). Перші два дні рослини необхідно поливати щодня, а потім раз в тиждень. Першим методом досягається високий процент приживання (75-85%).



Фото 13-14. Арніка гірська після висадки у суміш торф-пісок.

Другий метод застосовується для висадки рослин на місця, де не можливо здійснювати контроль за ними і своєчасний полив (в природних умовах, в горах). Метод полягає у висадці рослин у ґрунт (у спеціальні змочені, наповнені торфом і дерновим ґрунтом (1:4) ямочки). Дерен та травостій тут забезпечує відносно вологу атмосферу на поверхні ґрунту, чим можна пояснити приживання певного процента рослин. Перед висадкою у такий ґрунт рослини необхідно також перенести із середовища МС у дистильовану воду, у якій їх можна зберігати протягом 1-2 діб. Процент приживання при використанні другого методу невеликий від 27% до 39%, але, як показують досліди, рослини, які прижилися, добре розвиваються і на наступний рік інколи зацвітають.

Що стосується розвитку адаптованих рослин у ботанічному саді, то основна проблема полягає в тому, що для нормального розвитку кореневища необхідний ґрунт з хорошиою аерацією. В низинних регіонах Закарпаття, де можливо проводити культивування на буровземно-підзолистих ґрунтах, необхідно здійснювати систематичне розпушування та прополювання ґрунту.

Сприятливо впливає на розвиток арніки невисокий травостій. Його можуть складати різні види, в тому числі і культурні лікарські рослини (наприклад меліса).

БІОЛОГІЯ АРНІКИ ГІРСЬКОЇ В УМОВАХ КУЛЬТУРИ

Розробка мікроклонального розмноження арніки гірської дала багато посадкового матеріалу, використовуючи який, можна було дослідити поведінку виду в культурі. Проблема частково освітлена у деяких статтях, які вийшли за цей період (Надь, 1993; Надь, Ніколайчук, 1993; Ніколайчук, Надь, 1993, 1994).

4.1. Способи введення в культуру

Крім адаптованих мікроживців, в культуру вводили рослини методом розділення і пересадки кореневища. Якщо кореневище закривати на 4-5 днів поліетиленовою плівкою, то листки прикореневої розетки відсихають і точка поновлення інтенсивно розвивається. Утворюються молоді листки, які за 30-40 днів розвиваються в молоду розетку.

Ефективним способом розмноження є також проростання насіння. Для цього потрібно попередньо обробити насіння розчином гібереліну (протягом 24-36 годин). У дальнішому насіння (ще до проростання) висаджуємо в ґрунт або в горшечки з торфом. У другому випадку адаптацію проводимо як у клональних рослин, тобто певний час витримуємо проросле насіння в тепличних умовах.

4.2. Особливості біології в культурі

4.2.1. Сезонний ритм розвитку представляє особливий інтерес. Це пов'язано з тим, що в низинних регіонах, де середньомісячна температура значно вища, як у гірському поясі і внаслідок цього скорійше починається і швидше проходить період вегетації рослин.

Середньодобовий приріст рослин в умовах культури (ботсад, околиця Ужгорода, 200 м над рівнем моря) значно більший, ніж у рослин в природних популяціях,. Приріст листків за добу складає в середньому 1,2 см, а приріст стебла – 2,3 см.

Вегетація починається (за період з 1991 по 1994 рр.) в середині березня, тобто на 2-3 тижні раніше, ніж на Г. Бубен. Значно скорочуються також тривалість окремих фенофаз: тривалість фази вегетації складає 18 діб; бутонізації – 36; цвітіння – 43. Після плодоношення іде більш тривале закінчена вегетації і відмірання надземної частини (57 діб). У травні арніка вже цвіте, а в червні вже практично відцвітає. Загальна тривалість вегетаційного періоду 170 днів. Слід відмітити, що в природі окремі фенофази перекриваються, а в культурі більш різкий перехід між окремими фазами і рослини як би одночасно проходять окремі фенфази.

4.2.2. Насіннева продуктивність. Насінневу продуктивність рослини в культурі досліджували в культурі протягом трьох років (1991-1993). Як показують дані таблиці 4.2.1., насіннева продуктивність в культурі менша, ніж у природних популяціях. Рослини були введені в культуру з популяції Бубен. Враховуючи число генеративних пагонів на особину та число кошиків на генеративний пагін, було встановлено, що у рослин, які ростуть у ботанічному саду в середньому на 15% менше насінневих зачатків, ніж у рослин природних популяцій. В культурі також меншим є і ПО, що, можна пояснити скороченням фази цвітіння і відсутністю природних опилювачів.

Таблиця 4.2.1.
Насіннева продуктивність арніки гірської в культурі
(200 м над рівнем моря)

Рік спостереження	ПНП				ФНП				ПО, %
	\bar{X}	$S\bar{x}$	V, %	ліміти	\bar{X}	$S\bar{x}$	V, %	ліміти	
1991	162,7	5,41	16,62	59-214	142,3	5,06	17,78	47-186	87,46
1992	189,3	7,32	19,33	58-242	131,4	4,82	18,34	43-208	69,41
1993	192,3	7,41	19,26	63-246	148,2	5,19	17,51	49-217	77,06

4.2.3. Морфометрична мінливість. В умовах культури порівнювали морфометричну мінливість у рослин, які були одержані методом клонального мікророзмноження, а також рослин, отриманих з пророслого насіння. Для вимірювань були використані трьохрічні рослини (введені в культуру ще в 1990 році). Статистична обробка даних ($n=25$) дає можливість зробити слідуючі висновки (табл. 4.2.2):

- а) у рослин, які були одержані методом мікроклонального розмноження, варіювання ознак значно менше ($V_1-V_2 = 6,0-13,1$), ніж у рослин, одержаних проростанням насіння, незважаючи на те, що ці рослини мали спільне походження (популяція Бубен);
- б) середні значення досліджуваних параметрів значно менші, ніж у рослин, які зростають у природних умовах;
- в) коефіцієнти варіації значно менші у рослин, які ростуть в культурі. Це, очевидно, є наслідком того, що в несприятливих умовах генотип не може проявлятися в такій мірі, як в більш сприятливих умовах;
- г) виходячи з того, що більшість кількісних ознак мають полігенний характер, можемо зробити висновок, що мікроклональне розмноження є ефективним методом розмноження цінних генотипів рослин;
- д) на морфометричні показники впливає скорочення окремих фенофаз, оскільки темпи розвитку рослин та складні фізіологічно-біохімічні процеси, що їх обумовлюють генетично детерміновані, але проявляються під впливом зовнішніх факторів;
- е) між морфометричними параметрами рослин одного клону, які були висаджені в різні умови (Г. Бубен та ботсад), різниця складає 12-17%, незважаючи на те, що за коефіцієнтом варіації вони суттєво не відрізняються.

4.2.4. Накопичення біологічно активних речовин. В умовах культури стало можливим досліджувати вплив деяких факторів (наприклад освітлення) на вміст біологічно активних речовин в арніці. Для цього рослини були висаджені в двох місцях: у нормальному освітлених та в частково затінених. Проведений аналіз в 1989-1993 роках дав наступні результати (табл. 4.2.3):

Таблиця 4.2.2.

Морфометричні параметри арникі гірської в умовах культури

Параметри	Рослинин, одержані методом клонального мікророзмноження					Рослинин, одержані проростаним насіння					
	\bar{X}	$S\bar{x}$	$V, \%$	t	$P, \%$	\bar{X}	$S\bar{x}$	$V, \%$	t	$P, \%$	$ V_1 - V_2 $
Розетка											
1. Кількість листків (шт.)	3,8	0,093	12,3	40,8	2,46	3,6	0,136	18,9	26,4	3,78	6,6
2. Довжина листків (см)	5,8	0,117	10,1	49,5	2,02	6,2	0,265	21,4	23,3	4,28	11,3
3. Плірина листків (см)	1,9	0,050	13,4	38,0	2,68	2,4	0,126	26,5	19,0	5,28	13,1
4. Фрітомаса листків (г)	0,9	0,020	11,6	45,1	2,32	1,2	0,054	22,3	22,2	4,46	10,7
Генеративний пагін											
5. Кількість листків (шт.)	4,3	0,092	10,8	46,7	2,16	4,1	0,158	19,3	25,9	3,86	8,5
6. Довжина листків (см)	3,2	0,069	10,7	46,3	2,14	2,8	0,120	21,6	23,3	4,32	10,9
7. Ширина листків (см)	2,1	0,054	12,9	38,9	2,58	1,6	0,079	24,9	20,2	4,98	12,0
8. Фрітомаса листків (г)	0,4	0,009	11,3	44,4	2,26	0,3	0,012	20,9	25,0	4,18	9,6
9. Висота ген. пагону (см)	29,4	0,570	9,7	51,0	1,94	28,3	0,888	15,7	31,9	3,14	6,0
Колік											
10. Кількість (шт.)	1,1	0,029	13,2	37,9	2,64	1,1	0,053	24,1	20,7	4,82	10,9
11. Діаметр (см)	1,7	0,031	9,3	54,8	1,86	1,8	0,051	14,2	35,3	2,84	7,5
12. Фрітомаса (г)	0,8	0,016	10,1	50,0	2,02	0,9	0,039	21,8	23,1	4,36	11,7

а) при нормальному освітленні вміст біологічно активних речовин в культурі суттєво не змінюється;

б) у рослин, які ростуть у частково затінених місцях накопичується менше флавоноїдів та ефірних олій порівняно з рослинами, які ростуть у добре освітлених місцях;

в) в умовах культури теж спостерігається кореляційний зв'язок між вмістом ефірних олій кореневища та суцвіть;

г) порівнюючи дані біохімічного аналізу рослин одного клону, можна зробити висновок, що в середині виду спостерігається певна біохімічна диференціація. Вплив екологічних факторів відбувається через певні біохімічні процеси, які контролюються генотипом рослин. Тому абіотичні фактори можуть проявити свою дію лише в певних межах.

Таблиця 4.2.3.
**Накопичення біологічно активних речовин з арніці гірської
 в умовах культури**
 (А – при нормальному освітленні; Б – в тіні)

Місце та умови зростання		Суцвіття						Кореневище		
		Ефірні олії, %			Ефірні олії, %			Ефірні олії, %		
		\bar{X}	$S\bar{x}$	P, %	\bar{X}	$S\bar{x}$	P, %	\bar{X}	$S\bar{x}$	P, %
Рослини одного клону (ботсад):	A	0,349	0,006	1,72	0,178	0,003	1,68	0,487	0,012	2,46
	B	0,201	0,004	1,99	0,083	0,002	2,40	0,312	0,009	2,88
Не клоноваві рослина ботсад):	A	0,358	0,010	2,79	0,231	0,008	3,46	0,521	0,018	3,45
	B	0,219	0,008	3,65	0,101	0,005	4,95	0,291	0,013	4,46
Рослини одного клону (Г. Бубен):	A	0,352	0,007	1,99	0,189	0,004	2,11	0,502	0,011	2,19

4.2.5. Нестійкість арніки в культурі та можливі шляхи вирішення проблеми. Причини нестійкості арніки в культурі за нашими даними наступні:

а) не всі рослини одинаково можуть адаптуватись до різких змін екологічних умов. Необхідно проводити селекційний добір

рослин, які краще ростуть в умовах культури та розмножувати їх шляхом клонального мікророзмноження;

б) арніка дуже чутлива до механічного та хімічного складу ґрунту, у важкому ґрунті кореневище не може добре розвиватися і внаслідок поганої аерації загниває;

в) трав'янисто-моховий покрив іа рівні прикореневої розетки значно зменшує транспірацію листків у більш жаркому періоді доби. Відсутність такого покриву приводить до завчасного пересихання рослини. Цьому можна запобігти своєчасним поливанням.

Виходячи з вищевказаного, культуру необхідно поступово поповнювати молодими рослинами. Мабуть і з врахуванням додаткових витрат (часткова зміна складу ґрунту, поливання) культивування буде більш доцільним, як знищення природних популяцій.

Другим способом вирішення проблеми може бути культивування рослин в місцях, де екологічні умови сприятливі для виду. Такий метод економічно більш вигідно.

РОЗДІЛ 5.

ОХОРОНА, РАЦІОНАЛЬНЕ ВИКОРИСТАННЯ ТА ВІДТВОРЕННЯ ПРИРОДНИХ ПОПУЛЯЦІЙ

Основною причиною значного скорочення природних запасів арніки в 70-80-х роках була непланова, надмірна заготівля лікарської сировини. Державний план колишнього СРСР з фармацевтичної промисловості передбачав щорічну заготівлю декількох тонн арніки. Місцеві жителі також багато знають про цілющі властивості цієї рослини і збирають сировину для домашньої аптеки.

Більш принциповим повинен бути підхід до проблеми заборони сінокосу до фази обнасінення арніки. Несприятливий вплив на популяції має і випас худоби на луках. Слід відмітити, що основна завдана шкода полягає у витоптуванні худобою кореневищ і роздавлюванні при цьому бруньок поновлення.

Не можем однозначно погоджуватись з думкою авторів, які вважають, що сінокосіння добре впливає на стан арніка в цено-зах. При сінокосінні зрізається верхній травостій, це сприяє більшому освітленню листків прикореневої розетки, але, разом з тим, при цьому зрізається частина листків прикореневої розетки, що негативно впливає на процес накопичення запасних речовин.

Недоцільним вважаємо також спалювання сухого травостою восени з метою підвищення якості трави на наступний рік. При цьому частіше виживають рослини, які мають міцний довгий корінь, а це, як правило, не найкращі кормові рослини. Травостій після спалювання відновлюється через декілька років. Арніка на таких місцях починає відновлюватись і цвісти фактично на другий рік, а перший рік розетки утворюють тільки 15-20% рослин.

Виходячи із вищевказаного та біоекологічних особливостей *A. montana*, охорону та відновлення природних популяцій рекомендуємо проводити за такою схемою:

1. Обмежувати випас худоби на території природних популяцій, проводити сінокосіння тільки після відцвітання арніки.

2. Обмежувати, контролювати заготівлю суцвіття як лікарської сировини і проводити в залежності від стану популяцій.
3. Вивчити можливості створення штучних ценозів у гірських районах на вологих, слабокислих ґрунтах.
4. Створити лабораторію для клонального мікророзмноження рослин. В лабораторії є можливість вивчити процес мікроклонального розмноження і інших цінних лікарських рослин.
5. Продовжити розробку основ кріозбереження генетичного матеріалу виду.
6. Почати селекційну роботу з метою одержання рослин, які б можна було успішно культивувати і у низинних районах.

ОСНОВНІ ВИСНОВКИ І ПРАКТИЧНІ РЕКОМЕНДАЦІЇ

1. Враховуючі демографічні зміни в популяціях арніки в межах східнокарпатського ареалу за останні 50 – 60 рокі (тенденція зменшення природних зарослей в Закарпатті за період 1970-1990 рр. складає 60%), можно зробити висновок, що вид чутливий до різких змін абіотичних факторів та антропогенної дії. Скорочення чисельності зменшує генетичну різноманітність і в результаті адапційний потенціал популяцій.
2. У своєму природному середовищі існування (у горах на висоті 600-1200 м над р.м.) вид проявляє високу життєвість. Завдяки міцному кореневищу з багатьма бруньками відновлення рослини добре переносять несприятливі періоди року. Розвиток вегетативних органів і генеративне розмноження охоплює майже весь вегетативний період гірського поясу.
3. Так як у арніки гірської переважає вегетативне розмноження, то у більшості вивчених популяцій значну частину складають віргінільні особини.
4. Не дивлячись на те, що вид характеризується відносно високими показниками потенційної і фактичної насіннєвої продуктивності і в популяціях майже постійно присутнє життєздатне насіння – генеративне відновлення складає невелику частину по відношенню до вегетативного.

Можливо, це пов'язано з тим, що проростки погано приживаються.

5. Насіння арніки швидко втрачає схожість при збереженні. Ось чому один раз на 3 роки насіннєвий банк потрібно відновлювати свіжозібраним насінням. Обробка насіння розчином гіберелінової кислоти може бути використана на практиці для збільшення схожості і для стимуляції розвитку молодих рослин.
6. Висока варіабельність морфометричних ознак у всіх вивчених популяціях і високий коефіцієнт фенетичної подібності популяцій свідчить про те, що їх генетичний склад суттєво не відрізняється і можливо теперішні популяції походять від однієї загальної популяції.
7. У суцвіттях рослин, які зростають у різних популяціях, неоднаково накопичуються біологічно активні речовини, це обумовлено генотипом рослин і такими екологічними факторами, як освітлення і температура.
8. Розроблений метод мікроклонального розмноження виду можна з успіхом використовувати для створення промислових культур, а також для відновлення природних запасів.
9. При вирощуванні арніки гірської в низинному регіоні необхідно через 3-4 роки поновлювати культуру молодими саджанцями. Паралельно необхідно також проводити індивідуальний відбір найкращих форм, які можна адаптувати до умов низинних регіонів.
10. Для збереження генофонду необхідно посилити контроль за станом природних популяцій, створити банк насіння популяцій, методом клонального мікророзмноження щорічно створювати велику кількість мікроживців, які у дальнішому висаджувати у природні умови. У гірських районах на слабокислих вологих ґрунтах створити штучні ценози, які б можна було використати для заготовівлі лікарської сировини. У ботанічних садах створити і підтримувати культуру з метою відбору рослин, які б можна було адаптувати до екологічних умов низинних районів.

ЛІТЕРАТУРА

1. Аксельрод Д.М., Бережинская В.В. Культура арник и значение для медицинской практики//Мед.пром.СССР.-1958.-№2.-С.19-22
2. Аксельрод Д.М., Никонов Г.К., Турова А.Д. Арника горная. – М: Медгизд, 1955. – 18 с.
3. Арпа П.С., Николайчук В.И., Куртін Н.П., Нодь Б. Б., Яловская Г.Й. Влияние гибберелина на проростание арники горной (*Arnica montana L.*) //Наукові розробки молодик вчених: Сб.тез.докл. VI науч.конф.молодых: ученых и специалистов. -Ужгород, 1991. – С.105–106.
4. Белгазі В.І., Ніколайчук В.І., Білик П.П. Лабораторний практикум з біотехнології вищих рослин.-Ужгород: УжДУ,1994.-42 с.
5. Біотехнологія. Принципы и применение: Пер. с англ./Под ред. Хиггинса И., Беста Д., Джонса Дж.-М.: Мир, 1988. – 480 с.
6. Біотехнологія растений: культура клеток/Пер. с англ. В.І.Нъегрука. – М.: Агропромиздат, 1989. – 280 с.
7. Борисова Н.А. К определению запасов лекарственного растительного сырья//Тр.ЛХФИ,17. В кн.: Вопр. фармакол.,ч.2.-1965.
8. Борисова Н.А. Методические указания по учету запасов и составлению карт распространения лекарственных растений. – Л.: Изд-во ЛХФИ, -1961.
9. Борисова Н.Я., Шретер А.И. К методике учета и картирования ресурсов лекарственных растений//Раст.ресурсы. – 1966. -Т. 2, № 2. – С.63-70.
10. Ботанико-фармакогностический словарь/Под ред. Блиновой К.Ф. и Яковлева Г.П. – М.: Высшая школа, 1990. – 272 с.
11. Бутенко Р.Г. Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. – М.: Наука, 1962. – 272 с.
12. Бутенко Р.Г. Клеточные технологии для получения экономически важных веществ растительного происхождения//Культура клеток растений и биотехнология. – М.: Наука, 1986.
13. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений//Ботан.журн. – 1974. – Т.49, № 6. – С.826-831.
14. Вайнагий И.В. Продуктивность цветков и семян *Arnica montana L.* в Украинских Карпатах//Растит.ресурсы. – 1985. – Т.21, № 3. – С.266-277.
15. Ванярка Л.И. Характеристика типичных местообитаний арники горной в Украинских Карпатах//Тр. 6 конф.мол.ученых ВН ИН лекарств.раст. – М., 1984. – С.13-17.

16. Вахромеева М.Г., Павлов В.Н. Растения Красной Книги СССР. –М.: Педагогика, 1990. – 71 с.
17. Висоцкий В.А. Клональное микроразложение растений//Культура клеток растений и биотехнологии. – М.: Наука, 1986.-С.91-102.
18. Георгиевский В. П., Комисаренко Н.Р., Дмитрук С.Е. Биологически активные вещества лекарственных растений. – Новосибирск: Наука, 1990. – 330 с.
19. Глеба Д.М., Ступницкий В.Л. Разработка научных основ клонального микроразмножения высших растений//Охрана, изуч. и обогащ.раст.мира. – К.: КГУ, 1989. – Вып. 16. – С.66-70.
20. Глеба Ю.Ю., Сытник К.М. Клеточная инженерия растений. – К.: Наукова думка, 1984. – 160 с.
21. Голда Д.М. Мутационная и модификационная изменчивость// Общая и молекулярная генетика. Практикум. – К.: Вища школа, 1984-С.52-67
22. Глотов А.В., Животинский А.В., Хованов А.А. Хромов-Борисов. Биометрия. – Л.: ЛГУ, 1982. – 310 с.
23. Гречин И.П., Кауричев И.С., Никольский Н.Н., Панов Н.П., Поддубный Н.Н. Практикум до почвоведению.- М.:Колос,1964.–424 с.
24. Гуляев Г.В., Мальченко В.В. Словарь терминов по генетике, цитологии, селекции, семеноводству и семеноведению. – М.: Россельхозиздат, 1983. – 240 с.
25. Данилук М.М. Кліматичні умови області//Природні багатства Закарпаття. – Ужгород, 1987. – С.50-67.
26. Двораковский М.С. Экология растений.-М.: Высш.шк. 1983.-192 с.
27. Деревинская Т.И., Сивоглаз Л.Н. Урожайность арники горной в растительных сообществах Украинских Карпат. Экспресс информация. – М.: ВИНТИ, 1987. – Вып. II. – с.7-11.
28. Дудченко Л.Г., Козыков А.С., Кривенко В.В. Пряноароматические и пряновкусовые растения. Справочник. – К.: Наукова думка, 1989. – 304 с.
29. Дяконов В.П. Применение персональных ЭВМ и программирование на Бейсик. – М. 1989.
30. Жукова П.Г. Кариология некоторых видов Compositae в Полярно-Альпийском ботаническом саду//Бот. журн. – 1964. – Т. 49, № II. – С.1656-1659.
31. Заверуха Б.В. Про друге видання "Червоної книги" України// Укр.бот.журн.-1992. – Т.49, №3. – С.72-80.
32. Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов, математическая статистика в экспериментальной ботанике.-М.: Наука,1973.-256 с.

33. Ивашин Д. С. Семенное и вегетативное возобновление *Arnica montana* L. и *Gentiana lutea* в Украинских Карпатах//Бот. журн. – 1960. – Т.45, № 27. – С.1039-1044.
34. Ивашин Д.С. О распространении арники горной и горечавки желтой в Украинских Карпатах//Бот.журн.-1956.-Т.41,№2.-С.257-267.
35. Ивашин Д.С., Катина З.Ф., Рыбачук И.З., Бутенко Л.Т., Иванов В.С., Никольская Л.С. Лекарственные растения Украины. -К., 1978.
36. Ижик Н.К. Полевая схожесть семян. – К.: Урожай, 1976.-200 с.
37. Калинин Ф.Л., Сарницкая В.В., Полищук В.Е. Методы культуры тканей в физиологии и биохимии растений. – К.: Наукова думка, 1980. – 488 с.
38. Катаева Н.В. Гормональная регуляция микроклонального размножения. Регуляция роста и развития растений//Тез.докл. і. І Всесоюз. конф. – М., 1981. – С.150-151.
39. Катаева Н.В., Бутенко Р. Г. Клональное микроразмножение растений. – М.: Наука, 1983. – 98 с.
40. Катина З.Ф. Род Арника (Арніка) – *Arnica* L./Определитель высших растений Украины. – К.: Наукова думка, 1987. – С.342.
41. Кобів Ю.Й. Екологія та популяційно-онтогенетичні особливості *Arnica montana* L. (Asteraceae) в Українських Карпатах//Укр. бот. журн. – 1992а. – Т.49, №3. – С.46-51.
42. Кобів Ю.Й. Структура популяцій *Arnica montana* L. в Українських Карпатах//Тези допов. IX з'їзду УБТ.-К.,1992б.-С.137-138.
43. Кобів Ю.Й. Фенетична різноманітність і спорідненість популяцій *Arnica montana* L. в Українських Карпатах//Укр.бот.журн.- 1993.-Т.50, № 4,
44. Комендрар В.І. Лікарські рослини Карпат.-Ужгород: Карпати, 1971. – 247 с.
45. Комендрар В.І. Проблеми охорони фітогенофонду Карпат//Укр. бот. журн. – 1988а. – Т.45, №I. – С.1-6.
46. Комендрар В.І., Гамор Ф.Д. Поширення та еколо-біологічні особливості арніки гірської (*Arnica montana* L.) в Українських Карпатах//Укр.бот.журн.-1977.-Т.34, № 3./- С.281-285.
47. Комендрар В.І., Дубанич М.В., Чернекі Й.М., Бедей М.І., Манівчук Ю.В. Товт Е.С. Поширення, запаси та раціональне використання деяких лікарських рослин Закарпатської області// Укр.бот.журн. – 1975. – Т.32, №3. – С.307-311.
48. Комендрар В.І., Крічфалушій В.В., Шманова І.В. та ін. Вирощування екологічно чистих культур лікарських рослин в умовах Закарпаття//Проблеми агропромислового комплексу Карпат. -В.Бакта, 1993. – Вип. 2. – С.107-112

49. Комендар В.І., Фдор С.С., Вайнагій І.В. Рослини, що охороняються//Природні багатства Закарпаття. – Ужгород: Карпати, 1978. – С.270–283.
50. Комп'ютерна біометрія/Под ред. В.Н.Носова.-М.: МГУ, 1990.- 232с.
51. Кондратенко Ю.К. Введение в культуру арники горной//Аптечн. дело. – 1953. – Т.2, № 2. – С.51-56.
52. Кордюм Е.Л., Недуха Е.М., Сидorenko П.Г. Структурно-функциональная характеристика растительной клетки, в процессах дифференцировки в дедифференцировки.-К.: Наук, думка, 1980. – 112 с.
53. Костенникова З.П., Панова Г.А. Оценка качества настойки арники по биологически активным веществам//Фармация. – 1984. -Т.33, № 1. – С.72-74.
54. Костенникова З.П., Панова Г.А., Долотенкова Р.Н. Спектрофотометрическое определение флавоноидов в цветных арниках//Фармация. – 1985. – Т.34, № 2. – с.51-53.
55. Котуков Г.Н. Лекарственные и эфиромасличные культуры. Справочник. – К.: Наук, думка, 1964. – 171 с.
56. Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений.-2-е изд., перераб. и доп.-Т.2. – М., 1984. – С.70-71.
57. Кричфалущий В.В., Комендар В.И. Биоэкология редких видов растений. – Львов: Свит, 1990. – 180 с.
58. Крічфалушій В.В., Мезев-Крічфалушій Г.М, Популяційна біологія рослин. – Ужгород: УжДУ, 1994. – 80 с.
59. Крылов А.А., Марченко В. А., Максютина Н.П., Мамчур Ф.И. Фитотерапия в комплексном лечении заболеваний внутренних органов.-К.: Здоровья, 1991, – 240 с.
60. Крылова И.А., Шретер А.И. Методические указания по изучению дикорастущих лекарственных растений. -М.: Изд-во ВИЛР, 1971.
61. Культиасов И.М. Экология растений. – М.: МГУ, 1982. – 384 с.
62. Ладынина Е.А., Морозова Р.С. Фитотерапия.-Л.: Медицина, 1987. – 208 с.
63. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
64. Лебедев С.И. Физиология растений. – К.: Вища школа, 1978.-440 с.
65. Лекарственные растения. Справочное пособие/Под ред. Гринкевича И. – М.: Высшая школа, 1992. – 398 с.
66. Лікарські рослини: Енциклопедичний довідник/Відп. ред. А.М. Гродзівський. – К.: УРЕ, 1991. – 544 с.
67. Луки Карпат. Довідник. – Ужгород: Карпати, 1981. – 252 с.

68. Малиновский А.К. Монтанный элемент флры Украинских Карпат.-К.: Наукова думка, 1991. – 240 с.
69. Мальцева М.В. Семеноведение//Основы сортоводно-семенного дела по лекарственным культурам. – М., 1959. – С.208-262.
70. Мамчур Ф. И. Фитотерапия в урологии. Киев: Здоровя ,1983.109 с.
71. Марчишин С.М., Комисаренко Н.Ф. Компоненты *Arnica montana* L. и *Arnica foliosa* Nutt.//ХИМ.природ.соед.-1981.-№ 5.-С.662.
72. Машковский М.Д. Лекарственные средства: В 2-х томах. Т.2. -10-е изд.стер. – М.: Медицина, 1987. – с.87.
73. Михайленко Е.Т., Радзинский В.Е., Захаров К.А. Лекарственные растения в акушерстве и гинекологии.-К.: Здоров'я, 1987.-192 с.
74. Надь Б.Б. Перспективы микроклонального размножения редких в исчезающих видах лекарственных растений Карпат//Актуальные проблемы физиологии растений и генетики. Тез.докл.конф. молодых ученых. – К., 1992. – С.133.
75. Надь Б.Б. Генетико-фізіологічні основи адаптації зникаючих лікарських рослин Карпат//Тез. доп. 47-ї наук.конф. УжДУ (сер. біол.). – Ужгород, 1993. – с.24.
76. Надь Б.Б., Ніколайчук В.І. Можливості промислового вирощування рідкісних видів лікарських рослин//Наукові розробки агропромислового комплексу: Матеріали конф. молодих вчених і спеціалістів. – Нижні Ворота, 1993. – с.60.
77. Ніколайчук В.І., Арпа П.С., Надь Б.Б., Куртін Н.П., Яловська Г.Й., Шполарич Я.М., Литко М.М. Порівняння морфологічних параметрів і генетичних особливостей високогірної популяції *Arnica montana* L. полонини "Красна" із кращими її клонами однорічної селекції//Тез.докл. VI съезда Укр. об-ва генетиков и селекционеров им. Н.И.Вавилова. – К., 1992. – Т.Ш. – С.35-36.
78. Ніколайчук В.І., Арпа П.С., Надь Б.Б., Куртін Н.П., Яловська Г.Й. Перспективи мікроклонального розмноження різних популяцій арніки гірської, вивчення можливостей розширення її ареалу//Наук. вісник Ужгород.ун-ту. сер. Біол.-Ужгород, 1994.-Вип.І.-С.32-34.
79. Ніколайчук В.І., Арпа П.С., Яловська Г.Й.. Куртін Н.П., Надь Б.Б. Особливості онтогенезу арніки гірської в культурі *in vitro* та можливості її інтродукції у низинному поясі//Изучение онтогенеза интродуцированных видов природных флор в ботанических садах. – К., 1992. – С.123-124.
80. Ніколайчук В.І., Надь Б.Б. Малий практикум з генетики з основами селекції. – Ужгород: УжДУ, 1992. – 143 с.

81. Ніколайчук В.І., Надь Б.Б. Проблема акліматизації арніки гірської до більш сухого клімату низьких регіонів//Тези доп. II з'їзду Укр.т-ва фізіол.рослин.-К.,1993.-Т.ІІ.-С.22-23.
82. Ніколайчук В.І., Надь Б.Б. Вплив зовнішніх факторів на вміст біологічно-активних речовин в арніці гірській//Тези доповідей 48-ї наук.конф.УжДУ (сер.біол.). – Ужгород, 1994.-С.40.
83. Ніколайчук В.І., Надь Б.Б., Куртин Н.П. Деякі результати клонального мікророзмноження арніки гірської//Наук.вісник Ужгород. держ.ун-ту. Сер.Біол. – Ужгород, 1995. – № 2. – С.81-83.
84. Определитель высших растений Україні/Отв.ред. Ю. Н. Прокудин.-К.: Наукова думка, 1987. – 546 с.
85. Определитель насекомых европейской части СССР/Под ред.С.П.Тарбинского и Н.Н.Плавильщикова.-М.-Л.: Сельхозизв, 1948.-1128. с.
86. Определитель насекомых европейской части СССР. – Л.: Наука, 1978-1986. – Т.3-4. – 935 с.
87. Остапчук И.Ф. Фитотерапия сердечно-сосудистых заболеваний. -К.: УСС, 1991, – 22 с.
88. Охрана и оптимизация окружающей среды/Под ред. Лаптева А.А. -К. Лыбидь, 1990. – 256 с.
89. Парфенов В.И. Обусловленность распространения и адаптация видов растений на границах ареалов. – Минск, 1980.-205 с.
90. Парфенau В.І., Блажевіч Р.Ю., Семяренка Л.В. Узроставая структура і асаблівасці самападтывания цэнапапуляций купальніку горнага *Arenaria montana* L. у Беларусі//Весці АН БССР. Сер. біол. – К., 1988. – №4 – С.6-11.
91. Парфенau В.Х., Дэмітрыева С.А., Семяренка Л.В. Кариалагічнае вывучэнне некаторых відау, якія растуть на межах ареала//Весці АН БССР. Сер.біол.навук. – 1975. – В 2. – С.5-14.
92. Парфенов В.И., Козловская Н.В., Симонович Л.Г. Эколого-географическое изучение популяций *Arenaria montana* L. в Беларусии// Ботаника. Исслед. – Минск, 1970. – Вып. 12. – С.30-43.
93. Пенкаускене Э.А. Биология цветения арники горной/Бот.журн.-1962. – Т.47, № 5. – С.710–713.
94. Пенкаускене Э.А. Биология арники горной, 1.. Плодоношение и произвольное размножение в различных экологических условиях//Liet- TSR Moskau Akad.darbai, Тр.АН ЛИТ.ССР.-1974а.-В. №4(68) .-С.21-28
95. Пенкаускене Э.А. Биология арники горной. 2. Некоторые особенности биологии семян/Там само.-1974б.-В.№68).-С.15-20.
96. Пенкаускене Э.А. О местообитании и биологии арники горной в Литовской ССР//Охрана среды и рациональное использование

- растительных ресурсов. – М.: Наука, 1976. – С.79.
97. Пенкаускене Э. Распространение и морфологические особенности арники горной (*Arnica montana* L.) в литовской ССР//Прибалт. Флора и ее историография. – Вильнюс, 1984. – С.102-103.
98. Полевой В.В. Фитогормоны. – Л.: ЛГУ, 1982. – 248 с.
99. Попов О.П. Лікарські рослини в народній медицині. – К.: Здоров'я, 1970. – 312 с.
100. Попов Ю.Г., Черкасов О.А. Изучение факторов, влияющих на клonalное размножение растений семейства амариллисовых// Культура клеток растений и биотехнология. – М.: Наука, 1986.- 114 с.
101. Плохинский Н.А. Математические методы в биологии.-М.: МГУ, 1978. – 266 с.
102. Пирнпур А.А. Программирование на современных алгоритмических языках. – М.: Наука, 1990. – 384 с.
103. Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии//Пробл. ботаники. -М.-Л., 1950а. -Вып .1.-С.465-483.
104. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах//Тр.Ботан.ин-та АН СССР. Сер.3. Геоботаника. – 1950б. – Вып.6. – С.7-204.
105. Работнов Т.А. Растительные общества//Жизнь растений в дуговых ценозах, Тр.БН АН СССР. Сер.3. Геоботаника.- 1955,-С.19-75.
106. Работнов Т.А. Луговедение. – М.: МГУ, 1974. – 384 с.
107. Растительные лекарственные средства/Под ред. Н.П.Максютиной.-К.: Здоров'я, 1985. – 280 с.
108. Редкие и исчезающие растения и животные Украины. Справочник/ Под ред. К.М.Сытника.-К.: Наукова думка,1988. – С.101-102.
109. Салтыков А.И., Семашко Г.А. Программирование для всех. – М.: Наука, 1986. – 176 с.
110. Сидорович Е.А., Моисеева А.Б. Популяция арники горной в (*Arnica montana* L.) в Березинском заповеднике//Интродукция растений. – Минск: Наук. и тех. – 1976. – С.74-80.
111. Соболевская К.А. Интродукция растений, как путь сохранения и воспроизводства полезных видов природной флоры/Бюл.Глав. бот. сада АН СССР. – 1975. – Вып.95. -С.29-34.
112. Скрипчинский В.В. Пути и методы сохранения генофонда редких и исчезающих видов местной флоры//Там само. – С.35-42.
113. Тахтаджян А. Система магнолиофитов.-Л.: .Наука, 1987.-439 с.
114. Товстуха С.С. Фітотерапія. – К.: Здоров'я, 1991. – 304 с.
115. Филимонов М.А. Семена кормовых растений и их биологические

- свойства. – М.: Сельхозиздат, 1961. – 190 с.
116. Фодор С.С. Доповнення до флори Закарпаття, що підлягає охороні// Про охорону природи Карпат.-Ужгород: Карпати,1973.-С.98-114.
 117. Харченко М.С., Сила В.У., Володарський Л.Й. Лікарські рослини і їх застосування в народній медицині.-К.: Здоров'я,1971. -336 с.
 118. Хасси Г. Размножение сельскохозяйственных культур *in vitro* // Биотехнология сельскохозяйственных растений/Пер. с англ. В.И.Негрука. – М.: Агропромиздат, 1987.-С.105-133.
 119. Хорология флоры Украины. – К.: Наукова думка,1986. – 269 с.
 120. Хромосомные числа цветковых растений/Под ред. Федорова Ал.А.- Л.: Наука, 1969. – 927 с.
 121. Червона книга Української РСР/Під ред. Ситника К.М. – К.: Наукова думка, 1980. – 504 с.
 122. Червона книга України. Рослинний світ/ за ред. Я.П. Дідуха – К.: Глобалконсалтинг, 2009.– 900 с.
 123. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР/Под ред. Тахтаджяна А.Л. – Л.: Наука, 1990. – 507 с.
 124. Чопик В.І. Рідкісні рослини України.-К.: Наук.думка,1970.-188 с.
 125. Чопик В.І. Високогірна флора Українських Карпат, – К.: Наук. думка, 1976. – 268 с.
 126. Чопик В.І. Рід Арніка – *Arnica L.* //Визначник рослин Українських Карпат. – К.: Наук.думка, 1977. – с.302.
 127. Шеляг-Сосонко Ю.Р. До питання про індивідуальну охорону рослин на Україні//Укр. бот. журн. -1973. -Т.30, №2.-С. 220-227.
 128. Шеляг-Сосонко Ю.Р., Андриенко Т.Л., Краснова А.Н., Морозюк С.С. Определитель основных растений кормовых угодий Украинской ССР. – К., 1980. – С.71.
 129. Шпиленя С.Е., Иванов С.И. Азбука природы//Лекарственные растения. – М.: Знание, 1989. – 224 с.
 130. Яковлев Г.П., Челомбитько В.А. Ботаника. – М.: Высшая школа. 1990. – 367 с.
 131. Ярошенко П.Д. Геоботаника. – М.: Просвещение, 1969. – 200 с.
 132. Afzelius K. Embryologische und cytologische Studien in *Senecio* und verwandten Gattungen//Acta Horti Bergiani. – 1924. -vol.8, N 7. – P.123-219.
 133. Afzelius K. Apomoxis in der Gattung *Arnica*//Svensk Bot.Tidskr. – 1936. – vol.30, N 3. – P.572-579.
 134. Berger F. Handbuch der Drogenkunde. Band 1. – Wien: W.Maudring verlag, 1949. – S.219-223.
 135. Bourdillat B. Etude phytochimique et biologique de l'*Arnica*: *A. montana* L. (Asteraceae). Mise en évidence d'un principe actif : l'hispiduline/These Doctoral, Université Paris VI, Specialitet

- pharmacologie moleculaire et cellulairo. –Paris, 1986.
136. Böcher T.W., Larsen K. Chromosome studies on some European flowering plants//Bot.Tidskr. – vol.52, N 2. 1955.- p.125-131.
 137. Bradnock W.T., Matthews S. Assessing field emergense potential of wrinkledseeded peas//Hort.Res. – 1970.-vol.10,N 1.-P.50-58.
 138. Braun-Blanguet J. Pflanzensociologie Grunndzugo der Vegetationskunde//3. Aufl. Wien-New-York (1. aufl. 1928, 2. aufl. 1951).-1964.
 139. Bylinska E., Kusiak T., Masluk A., Sarosiek J. Populacje Arnica montana L.//Acta Univ.wratise. Pr.bot., Stud. ekol. rosl. wyzszy Dolnego slaska. Cz.1.-1985, – K 28. – P. 27-54.
 140. Calrera Angel L. Sobrela presencis del genera Arnica (Compositae) en la Argentina//Daswinians.-1980.-Vol.22,N 4.-P.587-589.
 141. Cappelletti R.M Studies in plant morphology by schanning electron microscopy and applications to plant species of pharmeceutical interest. Inflorescences of Arnica montana L. subsp. montana//Atti Acad.naz.Lincei.Rend.Cl .sci.fis., mat. e natur. – 1978(1979) – vol.65, N 6. – P.335-337.
 142. Darlington C.D., Wylie A.P. Chromosome atlas of flowering plants. – 1955
 143. Debergh P.C., Maene L.J. A scheme for commercial propagation of ornamental plants by tissue culture//Scientia Horticulture. – 1981. – 14. – P.335-345.
 144. Delabays N., Mange Nathalie. La culture d'Arnica nontana L.: aspects agronomiques et phytosanatories//Rev. suisse viticolt, abrobicult. et horticolt. – 1991-Vol.23, N 5. – P.313-319.
 145. Downie S.R., Denford K.E. The flavonoids of Arnica frigida and A.louiseana (Asteraceae)//Can. J. Bot. – 1986. – Vol.64, N 11.P.2748-2752.
 146. Downie S.R., Denford K.E. The biosystematics of Arnica fulgens and A. sororia (Asteraceae) //Can. J. Bot. – 1987. – Vol.65, N 3. – P.559-570.
 147. Downie S.R., Denford K.E., Taxonomy of Arnica (Asteraceae) subgenus Arctica//Rhodora. – 1988. – Vol.90, N 863. -P.245-275.
 148. Dress William J. Notes on the cultivated Compositae. 2. Arnica// Baileya. – 1958. – Vol.6, N 4. – P. 195-198.
 149. Ebert M., Merfort T., Willuhn G. Plavonoid distribution in Arnica subgenera Montana and Austromontana//Phitochemistry .-1988. – Vol.27, N 12. – P.3849-3851.
 150. Engell Kirsfern. Embryological investigations in Arnica alpina from Grenland//Bot. tidsskr. – 1970. – vol .65, N 3. -P. 225-244.
 151. Esdorn I. Untersuschen an Arnica montana L. Pie Lebensdauer ihres saatgutes una ihre Anbaubedingungen//Die deutsche Heilplanze. –

1940. – 6(1). – S.20-24.
152. Favarger C. Notes de caryologie alpine, II./Bull. Soc. Neuchâtel. Sci, Net. – 1975. – P.133-169.
153. Fischler G. Die Bedeutungen der Poliploide für die Verbreitung der Angiospermen, erläutert an den arten Schleswig-Holsteins Bit Ausblicken auf andere Plorengebeite//Bot. Jahrb. – 1934. – 67. – P. 1-36.
154. Fischer W. Berg-Wohlverleich oder Arnica (Geschützte Pflanzenarten 10.) //Naturschutzarb. – Berlin und Brandenburg, 1974. – Vol. 10, N 1. – P.7-10.
155. Friedrich H. Isquercitrin and Astragalin als Inhaltstoffe der Blüten von Arnica montana L./Naturwissenschaften. -1962. – Bd.49, N 23. – S.541-542.
156. Gaia, azaz Földanya/Szerk. Norman Mters./Természetbúvár. -1991. XLVI évf. – 4 sz. – 4-5 old.
157. Haubner N. Die Heilpflanze Arnica montana L. und ihre spezielle Anbauprobleme//Diplomarbeit Universität Erlangen.-1989. – 125 s.
158. Hohenstatter E. Natürliches Vorkommenund Kulturmöglichkeit von Arnica montana L. auf Hochmoor//Bayerische Landwirtschafte Jahrbuch. – 1956, – 33. – S.371-379.
159. Houghes K.W. Ornamental species//Cloning agricultural Crops via in vitro Techniques, ed.B.V.Conger. – 1981. – p.5-50.
160. Joung D.R. Comparison of intraspecific variations in the reproduction and phytosynthesis of an understory herb Arnica cordifolia//Amer. J. Bot. – 1983. – Vol.70, N 5. – P.728-734.
161. Joung D.R., Smith W.K. Influence of sunflecks in the temperature and water relations of two subalpine understory congeners//Oecologia. – 1979. – vol.43, N 2. – P.195-205.
162. Joung D.R., Smith W.K. Influence of sunlight on photosynthesis, water relations and leaf structure in the understory species Arnica cornifolia//Ecology. – 1980. – Vol.61, N 6. – P. 1380-1390.
163. Kating H. Seidel F. Anbauversuche mit Arnica- Arten//Planta med. – 1967. – 15 – S.420-429.
164. Kerekes J. Gyógynövénytermesztés. – Budapest: Mg.K, 1969. – 310 old.
165. Knapp R. Über die natürliche verbreitung von Arnica montana L. und ihre Entwicklungsmöglichkeit auf verschiedenten Boden//Bericht Deutsche Botanische Gesellschaf t. – 1953. – 66. – S.168-179.
166. Komendár V.I. Program és tudományos kísértek a ritka növények tanulmányozásában//Bot. Közlem. 79.kötet 1.füzet -1992. – 41-45. old.
167. Kósá G.F., Gyurkó G. Havasi virágok. – Budapest: Móra, 1984. – 58

old.

168. Leung A.I. *Encyclopedis of common naturel ingerdiente used in food, drugs and cosmetics*. – New York: John Wiley, 1980.
169. Lindauerová T., Malariková Z. Adatok a *Senecio erucifolius L.*, *S.nemorensis L.*, *Erechthites hieraciiflora (L.) Raf.*, *Ligularia cliforum Maxim.*, és *Arnica montana L.* citológiai viszonyaihoz//Bot. közl. – 1972. – vol.59, N 1. – 31-32 old.
170. Linsmaier E.M., Skoog F. Organic growth factor requirements of tobacco tissue cultures//*Physiol. plant.* – 1965. – Vol.18.-p.100-127.
171. Maguire B. *Arnica L.* – *Brittonia*, 1943. – Vol.4. – P.386-510.
172. Merfort J. Methylated Flavanoids from *Arnica montana* and *Arnica chamissonis*//*Planta med.* – 1984. – N 1. – P. 107-108.
173. Merfort I. Flavonoide aus *Arnica montana* und *Arnica chamissonis*//*Planta med.* – 1985. – N 2. – P.136-138.
174. Merfort I. Acetylated and other flavanoid glycosides from *Arnica chamissonis*//*Phytochemistry*. – 1988. – Vol.27, N 10. – P.3281-3284.
175. Merfort I., Wendisch D. Plavanoide glicoside aus *Arnica montana* und *Arnica chamissonis*//*Planta med.* – 1987. – N 5. – P. 434-437.
176. Murashige T., Skoog F. A revised medium, for rapid growth and bioassays with tobacco tissue culture//*Physiol. Plant.* -1962. – 15. – P.473-497.
177. Muresanu V., Simionovici M., Botes A. Cercetari farmacodinamice asupra inlocuitorior de secara cornuta//*Farmacia (Romin.)*. – 1958. – Vol.6, N 3, – S.251-257.
178. Nagy B. A természetes populációk komplex tanulmányozásának szerepe Kárpátalja ritka gyógynövényeinek megőrzésében// Magyarok szerepe a világ természettudományos és műszaki haladásában – Budapest, 1992. – 92-93 old.
179. Nagy B., Nikolaychuk V. Karyological researches of *Arnica montana* L. species on the Transcarpathian territory//Proceedings of the 13 th European workshop on the cell nucleus. -Balatonaligs, 1993. – P.77.
180. Pabreiter C.M. Merfort I., Willuhn G. Plavanoide of *Arnica sachalinensis*, sulgenus *Andropurpurea*//*Biochem. Syst. and Ecol.* – 1990. – Vol.18, – N 1. – P.17-18.
181. Penkauskiené E. Kalnines arnikos (*Arnica montana L.*) biologiniai savumai ir sukul turimimo Leitovos TSR salygomis galimumai//Liet TSR Moksly Akad. darbai, Тр.АН Лит.- 1962. -B 1 (27). – P.87-104.
182. Perry N.B., Burgess E.J., Rodríguez Gutián M.A., Romero Franco R., López Mosquera E., Smallfield B.M., Joyce N.I., Littlejohn R.P.. Sesquiterpene lactones in *Arnica montana*: helenalin and dihydrohelenalin chemotypes in Spain. *Planta Med.*75(6),, 2009. 10-17s.
183. Pinchon T.M., Pinkas M. La genre *Arnica*/Plant med. et phytother. –

1988. – Vol.22, N 2. – P.124-156.
184. Pinkas M., Torck M. Classification des Arnica: Heliantheae ore senecioneae? Rôle chimiotaxonomique dea flavanoide//Plant. med. et phytother. – 1989. – 23. – P.136-158.
 185. Poplawski J., Holub M., Samek Z., Herout V. Arnicolides-sesquiterpenio lactones from the leaves of *Arnica montana* L.// Collection czechoslov. Chem. Commun. – 1971. – Vol .36. – P.2189-2199.
 186. Rápoti J., Romvári V. Gyógyító növények. – Budapest: Medicina, 1972. – 423 old.
 187. Raunkiaer C. Life forms of plants and statistical plant geography. – New York, 1934.
 188. Robb S.H. The culture of excised tissue from bulb scales of *Limium speciosum*//Journal of Experimental Botany. – 1957. -Vol.8. – P.348-352.
 189. Rohweder H. Versuch zur Erfassung der meagenmässigen Bedeckuag des Darss und Zingst mit Polyploiden Pflanzen. Ein beitrag zur Bedeutung der polyploide bei der Eroberung nauer Lebensräume// *Planta*. – Vol.27, N4. 1937.- P.501-549.
 190. Rothmaler W. Exkursionsflora-Altas der Gefäßflanzen. – Berlin: volk und wissen, 1988. – 504 s.
 191. Ruzicka J. Rozsireni *Arnica montana* L., *Soldanella montana* Mikan, *Leucojum vernum* L. a *Calamagrostis villosa* (Chaix) Gmel. na ceskomoravské vysocine/Preslia. – 1968. – Vol.40, N 2. – P.200-216.
 192. Starlaey G.B. Arnica in the wild and in cultivation in British Columbia//Davidsonia. – 1980. – Vol.11, N2. – P.25-33.
 193. Swiatek L., Góra J. Kwasy fenolowe w kwiatostanach *Arnica montana* L. i *Calendula officinalis* L./Herba polonica. -1978. – vol.24, N 4. – S. 187-192.
 194. Vörös könyv/Magyarországon kipusztult és veszélyeztetett növény és állatfajok – Budapest: Akadémiai kiadó., 1990. – 360 old.
 195. Walter H. Grundlagen der Pflanzenverbreitung. Bd.1//Standortlehre (analitisch-ökologische Geobotanik). – Stuttgart, 1960
 196. Wenzel G., Foroughi-Wehr B. Anther culture of *Solanum tuberosum*// Cell culture and somatis cell genetics of plants. -1984. – 1. – P.311-327.
 197. Westhaus R.G., Willuhn G. Neue sesquiterpenlactone aus den Blüten von *Arnica parryi*//Arch. Pharssi –1989 –Vol.322, N 10. – 752 p.
 198. Weyel A. Verbesserung des Domesticationeigenschaften von Wildpflanzen-populationen und selektierten Genotypen von *Arnica montana* L. //Diss.Justus-Liebig-Universität Giessen.-1989-136 s
 199. Willuhn G., Junior I., Kresken J., Pretzsch G., Vendisch G. Sesquiterpenlactone aus *Arnica chamissonis* IV. 1,2. Ivalin and andere sesquiterpenlactone aus den Blütenkörbchen der subspecies

- genuina//*Planta med.* – 1985. – 3. – P.398-401.
200. Willuhn G., Röttger P.M., Matthieson U. Helenalin- und 11,13-dihydrohelenalinester aus Blüten von *Arnica montana*// *Planta med.* – 1983. – Vol.49, N 4. – P. 226-231.
201. Willuhn G., Röttger P.M., Wendisch D. 6-O-Isolutyryl-tetrahydrohelenalin aus Blüten von *Arnica montana*//*Planta med.* – 1984. – N 1. – P.35-37.
202. Wolf S.J. Cytogeographicae studies in the genus *Arnica* (Compositae: senecioneae) I//*Amer. J. Bot.* – 1980. – Vol.67,N 3. – P.300-308. .
203. Wolf S.J., Denford K.E. Plavanoïd variation in *Arnica cordifolia*: an apomictic polyploid complex//*Biochem. Syst. and Ecol.* – 1983. – Vol.11, N 2. – P.111-114.
204. Wolf S.J., Denford K.E. Taxonomy of *Arnica* (Compositae) subgenus Austromontana//*Rhodora*–1984.-Vol.86, N 847.-P.39-309.
205. Wright N.A., Alderson P.C. The growth of tulip tissues in vitro//*Acta Holticulturae.* – 1980.-109. -P.263-270.

ДОДАТКИ

Таблиця 1

Морфометричні параметри арніки гірської (популяція Бубен)

№ П/П	Параметр	\bar{X}	$S\bar{x}$	V, %	t	P, %
Листки розетки						
1.	Кількість (шт.)	3,41	0,13	19,06	26,23	3,81
2.	Довжина (см)	12,10	0,51	21,07	23,72	4,21
3.	Ширина (см)	3,27	0,23	35,18	14,22	7,50
4.	Фітомаса (г)	1,61	0,09	27,95	17,87	5,81
Генеративний пагін						
5.	Кількість листків (шт.)	4,58	0,21	22,90	21,80	4,58
6.	Довжина листків (см)	7,54	0,41	27,18	18,37	5,43
7.	Ширина листків (см)	2,4	0,16	33,32	15,00	6,67
8.	Фітомаса листків (г)	0,58	0,03	25,86	16,02	5,17
9.	Висота генеративного пагону (см)	37,21	1,41	18,95	26,39	3,79
Кошик						
10.	Кількість (шт.)	1,43	0,09	31,46	15,88	6,29
11.	Діаметр (см)	2,23	0,08	17,93	27,87	3,58
12.	Фітомаса (г)	1,14	0,06	26,31	19,01	5,26

Таблиця 2

Морфометричні параметри арніки гірської (популяція Красна)

№ П/П	Параметр	\bar{X}	$S\bar{x}$	V, %	t	P, %
Листки розетки						
1.	Кількість (шт.)	3,51	0,15	21,36	23,40	4,27
2.	Довжина (см)	10,67	0,32	14,99	33,34	2,99
3.	Ширина (см)	3,68	0,11	14,94	33,45	2,98
4.	Фітомаса (г)	2,34	0,13	27,77	18,00	4,92
Генеративний пагін						
5.	Кількість листків (шт.)	5,08	0,15	14,76	33,86	2,95
6.	Довжина листків (см)	6,31	0,37	29,31	17,04	5,86
7.	Ширина листків (см)	2,18	0,11	25,23	19,82	5,04
8.	Фітомаса листків (г)	1,23	0,09	36,58	13,67	7,31
9.	Висота генеративного пагону, (см)	42,3	1,28	15,13	33,05	3,02
Кошик						
10.	Кількість (шт.)	2,12	0,12	28,30	17,67	5,66
11.	Діаметр (см)	2,11	0,06	14,21	35,17	2,84
12.	Фітомаса (г)	1,34	0,07	26,11	19,14	5,22

Таблиця 3

**Морфометричні параметри арніки гірської
(популяція Синевірська Поляна)**

№ П/П	Параметр	\bar{X}	$S\bar{x}$	V, %	t	P, %
Листки розетки						
1.	Кількість (шт.)	3,81	0,16	20,98	23,80	4,21
2.	Довжина (см)	10,42	0,37	17,75	28,16	3,55
3.	Ширина (см)	3,18	0,14	22,03	22,71	4,44
4.	Фітомаса (г)	2,24	0,10	22,32	22,41	4,46
Генеративний пагін						
5.	Кількість листків (шт.)	4,61	0,14	15,18	32,93	3,04
6.	Довжина листків (см)	5,81	0,28	24,10	20,74	4,82
7.	Ширина листків (см)	2,06	0,08	19,42	25,75	3,87
8.	Фітомаса листків (г)	1,14	0,07	30,70	17,29	6,14
9.	Висота генеративного пагону, (см)	38,91	1,49	19,15	26,12	3,82
Кошик						
10.	Кількість (шт.)	1,86	0,11	29,57	16,90	5,90
11.	Діаметр (см)	2,03	0,06	14,76	33,83	2,95
12.	Фітомаса (г)	1,30	0,06	23,07	21,67	4,62

Таблиця 4

**Морфометричні параметри арніки гірської
(популяція Думен)**

№ П/П	Параметр	\bar{X}	$S\bar{x}$	V, %	t	P, %
Листки розетки						
1.	Кількість (шт.)	3,87	0,12	15,50	32,25	3,12
2.	Довжина (см)	7,10	0,35	24,65	20,29	4,92
3.	Ширина (см)	2,45	0,09	18,36	27,21	3,67
4.	Фітомаса (г)	2,23	0,12	26,90	18,58	5,38
Генеративний пагін						
5.	Кількість листків (шт.)	4,32	0,21	24,31	20,56	4,86
6.	Довжина листків (см)	3,82	0,18	23,55	21,22	4,71
7.	Ширина листків (см)	2,13	0,17	39,91	12,53	7,98
8.	Фітомаса листків (г)	1,17	0,07	29,91	16,71	5,97
9.	Висота генеративного пагону, (см)	32,41	1,22	18,81	26,57	3,75
Кошик						
10.	Кількість (шт.)	2,43	0,13	26,75	18,69	5,35
11.	Діаметр (см)	1,95	0,07	17,95	27,85	3,59
12.	Фітомаса (г)	1,02	0,04	19,61	25,50	3,92

Таблиця 5

**Морфометричні параметри арніки гірської
(популяція Піп-Іван)**

№ П/П	Параметр	\bar{X}	$S\bar{x}$	V, %	t	P, %
Листки розетки						
1.	Кількість (шт.)	3,43	0,12	17,49	28,59	3,49
2.	Довжина (см)	6,87	0,28	20,38	24,53	4,08
3.	Ширина (см)	2,14	0,08	18,69	26,75	3,73
4.	Фітомаса (г)	1,98	0,09	22,72	22,01	4,54
Генеративний пагін						
5.	Кількість листків (шт.)	3,87	0,15	19,38	25,80	3,88
6.	Довжина листків (см)	3,21	0,11	17,13	29,18	3,43
7.	Ширина листків (см)	1,78	0,08	22,47	22,25	4,49
8.	Фітомаса листків (г)	1,02	0,05	24,51	20,41	4,90
9.	Висота генеративного пагону, (см)	28,81	0,97	16,83	29,70	3,36
Кошик						
10.	Кількість (шт.)	1,20	0,07	29,17	17,14	5,82
11.	Діаметр (см)	1,71	0,06	17,54	28,51	3,50
12.	Фітомаса (г)	0,98	0,03	15,31	32,65	3,06

Таблиця 6

**Морфометричні параметри арніки гірської
(популяція Грофа)**

№ П/П	Параметр	\bar{X}	$S\bar{x}$	V, %	t	P, %
Листки розетки						
1.	Кількість (шт.)	4,20	0,14	16,65	30,01	3,34
2.	Довжина (см)	8,41	0,36	21,40	23,36	4,28
3.	Ширина (см)	2,61	0,13	24,90	20,07	4,98
4.	Фітомаса (г)	2,47	0,12	24,29	20,58	4,86
Генеративний пагін						
5.	Кількість листків (шт.)	3,98	0,18	22,61	22,12	4,51
6.	Довжина листків (см)	3,17	0,13	20,50	24,38	4,10
7.	Ширина листків (см)	1,86	0,14	37,63	13,29	7,51
8.	Фітомаса листків (г)	1,12	0,05	22,32	22,41	4,45
9.	Висота генеративного пагону, (см)	30,81	1,17	18,99	25,64	3,80
Кошик						
10.	Кількість (шт.)	2,10	0,09	21,43	23,34	4,29
11.	Діаметр (см)	1,83	0,07	19,13	26,14	3,82
12.	Фітомаса (г)	1,03	0,04	19,41	25,75	3,88

Таблиця 7

Кореляційна матриця ознак арніки грецької
(популяція Бубен)

Ознака	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1		0,036	0,412	0,609	-0,020	-0,221	-0,104	0,221	0,190	-0,021	-0,040	0,493
2			0,264	0,273	0,171	0,330	0,380	0,407	0,472	0,431	0,017	0,291
3				0,602	0,161	0,102	0,359	0,561	0,302	0,241	0,342	0,731
4					-0,081	0,237	0,241	0,357	0,331	0,243	0,101	0,657
5						0,391	0,492	0,210	0,096	0,109	0,010	-0,213
6							0,790	0,583	0,351	0,510	0,188	0,132
7								0,704	0,462	0,375	0,321	0,351
8									0,431	0,323	0,191	0,621
9										0,252	0,012	0,223
10											0,251	0,055
11												0,362
12												

Таблиця 8

**Кореляційна матриця ознак артикулі грецької
(популяція Красна)**

Ознака	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	-0,299	0,008	0,462	-0,276	-0,532	-0,546	-0,187	-0,205	0,164	-0,004	-0,002	
2		0,520	0,372	-0,146	0,300	0,195	-0,086	0,555	-0,146	0,299	0,376	
3			0,684	0,268	-0,002	0,035	-0,053	0,223	0,182	0,536	0,269	
4				-0,403	-0,408	-0,406	-0,449	0,268	0,369	0,346	-0,030	
5					0,624	0,546	0,560	-0,106	-0,311	-0,268	0,088	
6						0,901	0,562	0,174	-0,131	-0,029	0,304	
7							0,653	0,134	0,184	0,142	0,212	
8								-0,163	-0,212	0,057	0,086	
9									0,181	0,304	0,116	
10										0,162	0,062	
11											0,212	
12												

Таблиця 9

Кореляційна матриця ознак арифметики грецької
 (популяція Синевірська Поляна)

Ознака	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1		-0,213	0,134	0,412	-0,043	-0,213	-0,341	0,014	-0,136	0,220	0,008	-0,043
2			0,415	0,391	-0,012	0,298	-0,014	0,049	0,567	-0,133	0,193	0,413
3				0,496	0,117	0,013	0,042	-0,042	0,093	0,214	0,431	0,197
4					-0,231	-0,141	-0,351	-0,413	0,291	0,341	0,277	0,081
5						0,431	0,533	0,414	-0,081	0,309	0,009	0,044
6							0,654	0,631	0,213	-0,114	0,037	0,211
7								0,431	0,093	0,214	0,086	0,114
8									-0,201	-0,134	0,054	0,041
9										0,214	0,144	0,211
10											0,081	0,091
11												0,235
12												

Таблиця 10

Кореляційна матриця ознак арніки гірської
 (популяція Думен)

Ознака	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	-0,095	-0,109	0,057	-0,342	-0,262	-0,237	-0,157	0,080	0,107	-0,007	-0,141	
2		0,757	0,571	0,166	0,451	0,070	0,190	0,401	0,073	0,464	0,496	
3			0,301	0,318	0,546	0,347	0,058	0,179	0,168	0,423	0,513	
4				0,012	0,041	-0,193	0,390	0,237	-0,211	0,082	-0,016	
5					0,258	0,431	0,178	-0,170	0,365	0,221	0,341	
6						0,768	0,076	0,213	0,218	0,259	0,326	
7							-0,058	-0,009	0,357	0,228	0,066	
8								0,112	-0,219	-0,371	-0,238	
9									-0,210	0,421	-0,123	
10										0,283	0,138	
11											0,442	
12												

Таблиця 11

Кореляційна матриця ознак арифметики грецької
 (популяція Піп-Іван)

Ознака	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1		0,132	0,403	0,132	-0,134	-0,213	-0,014	0,131	-0,432	0,156	0,409	
2		0,213	0,412	0,174	0,134	-0,042	0,231	0,431	0,211	0,081	0,311	
3			0,314	0,195	0,410	0,213	-0,011	0,214	0,221	0,341	0,403	
4				0,023	0,134	-0,311	0,201	0,048	-0,113	0,062	-0,141	
5					0,403	0,501	0,309	0,015	-0,241	-0,004	0,321	
6						0,642	0,410	0,302	-0,110	0,007	0,191	
7							0,401	0,013	0,169	-0,014	0,137	
8								-0,143	0,014	0,039	0,056	
9									0,319	0,241	0,311	
10										0,083	0,341	
11											0,218	
12												

Таблиця 12

Кореляційна матриця ознак арніки гірської
 (популяція Грофа)

Ознака	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	-0,071	0,043	0,072	-0,154	-0,031	-0,213	0,018	0,082	0,109	0,071	-0,031	
2		0,651	0,501	0,201	0,421	0,043	0,103	0,374	0,042	0,451	0,415	
3			0,210	0,173	0,516	0,304	0,210	0,143	0,04	0,371	0,504	
4				0,007	0,134	-0,012	0,218	0,149	0,071	0,079	-0,043	
5					0,198	0,413	0,116	-0,237	0,281	0,176	0,311	
6						0,712	-0,016	0,210	0,144	0,311	0,267	
7							0,012	-0,011	0,291	0,274	0,123	
8								0,210	-0,194	-0,384	-0,097	
9									-0,197	0,416	0,013	
10										0,312	0,113	
11											0,402	
12												

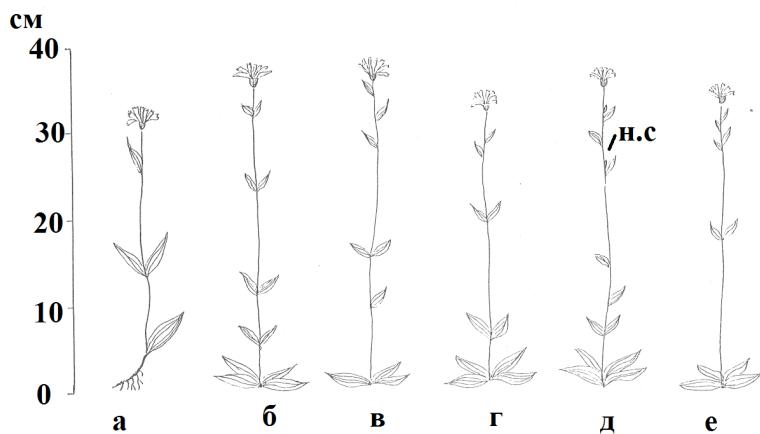
Таблиця 13

Метеорологічні дані деяких метеостанцій Закарпатської області
 (середні дані за 20 років, 1973-1993)

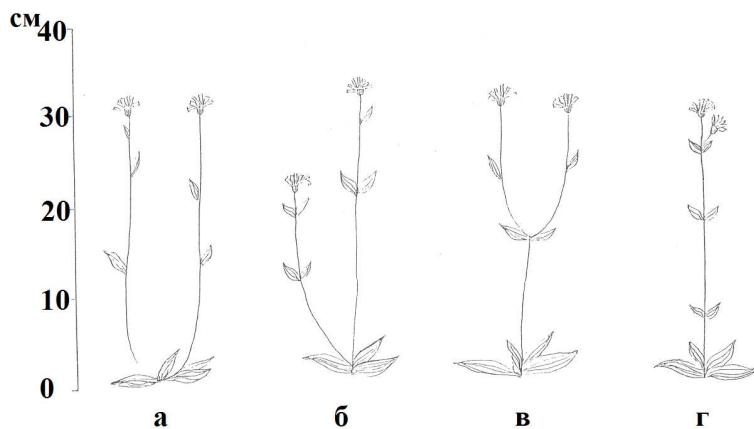
Станції	Висота, м	Місяці												Рік	
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII		
Ужгород	115	а	-3,1	-0,7	4,8	10,0	15,6	18,4	20,5	19,7	15,5	9,7	4,9	0,1	9,6
		б	57	52	50	54	66	95	81	82	65	67	64	67	800
Великий Березиний	209	а	-4,1	-2,7	3,1	8,9	13,9	16,9	19,2	18,2	14,0	9,1	3,7	-1,2	8,2
		б	61	63	53	58	76	102	99	83	68	68	76	72	879
Рахів	433	а	-4,8	-3,2	2,0	7,8	13,1	16,0	18,0	17,1	13,1	8,4	2,4	-2,1	7,3
		б	72	77	82	85	105	144	133	112	92	98	100	95	1195
Міжгір'я	456	а	-5,6	-4,0	1,4	6,2	12,6	15,4	17,0	16,1	12,1	7,3	2,2	-2,5	6,5
		б	69	74	80	85	105	144	134	123	107	119	113	83	1236
Синевірська Поляна	772	а	-5,0	-5,5	-1,0	3,5	9,3	12,3	14,5	13,3	10,0	5,8	0,3	-3,7	4,4
		б	76	81	88	98	120	171	161	148	119	135	124	86	1407

а – середні місячні річні температури повітря (°C),

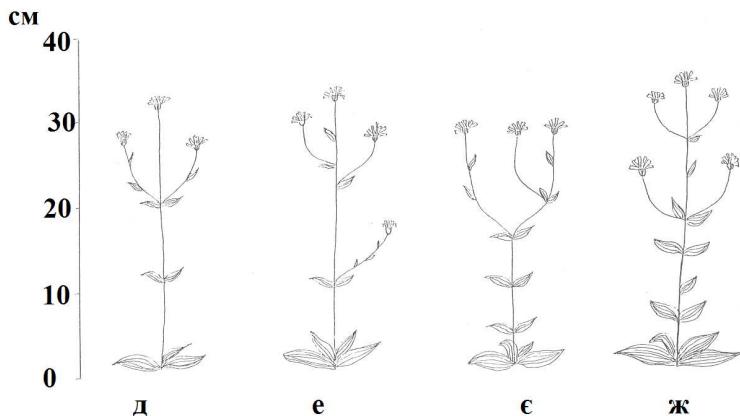
б – середні місячні річні суми опадів (мм) (по М. М. Даниліок, 1987).



*Рис. 1. Розміщення листків у одноквіткових форм
генеративного пагону арніки гірської
(Н.с. – нерозвинене суцвіття)*



*Рис. 2. Галуження квітконоса у багатоквіткових форм
арніки гірської*



Продовження рис. 2.

Таблиця 14

Середовище Мурасіге-Скуга (Muraschige – Skoog, 1962)

Компоненти	Концентрація, мг/л
KNO_3	1900
KH_2PO_4	170
NH_4NO_3	1650
$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	370
$\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	440
H_3BO_3	6,2
$\text{MnSO}_4 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	22,3
$\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	27,8
$\text{Na}_2\text{EDTA} \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	37,3
$\text{CoCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$	0,025
$\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$	0,025
$\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	8,6
$\text{Na}_2\text{MO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	0,25
KI	0,83
Едамін	1000
Інозит	100
Сахароза	30000
Гліцин	2,0
Тіамін HCl	0,1
Піридоксин HCl	0,5
Нікотинова к-та	0,5
Індомілоцтова кислота (ІОК)	2,0
Кінетин	0,2

pH – 5,8

Таблиця 15

Перелік основних місць зростання арніки гірської в Закарпатті

Географічне положення	Умови зростання*	В скількох місцях	Загальна площа заростів, га
1	2	3	4
Велико-Березнянський р-н			
1) г. Бубен (с. Гусне)	а	1	30
Іршавський р-н			
2) г. Бужара	б	1	3
Міжгірський р-н			
3) с. Вучково	а	1	3
4) Ізковське лісництво	а	2	3,5
5) Верхнє Бистровська ліс-во	-	6	20
6) Лопушанське ліс-во	а	3	3
7) г. Чорна Ріпа (с. Присліп)	а	1	70
8) г. Стريمба	б	1	1
9) пол. Красна	а	1	3
10) Колочавське ліс-во	б	6	44
11) г. Квасний Верх	в	1	1
12) г. Тапеш	б	1	1
13) с. Синевірська Поляна	а	2	54
14) г. Озерянка	б	1	2
15) Ок. с. Стрипальня	б	11	30
Рахівський р-н			
16) Богадське ліс-во	а	3	14
17) г. Терентин	а	1	1
18) г. Лисина	а	1	2
19) г. Менчул	а	1	1
20) г. Піп-Іван	б	1	0,2
21) Квасівське ліс-во	а	3	15,1
22) Ок. сел. Ясіня	а	2	10
23) Ок. с. Кобилецька Поляна	а	5	12,5
24) Ок. с. Касівська Поляна	г	3	5
25) Ок. с. Луги	а	1	0,7
26) Ок. м. Рахів	г	1	3,7
27) г. Думен	а	1	1,5
28) с. Чорна Тиса	-	2	2
Всього		63	337,2

* а – сінокіс

б – гірські луки

в – лісова поляна

г – пасовищко

Таблиця 16

Сучасна таксономична картка арніки гірської (база даних ITIS)

Taxonomic Hierarchy	
Kingdom	<u>Plantae</u> – plantes, Planta, Vegetal, plants
Subkingdom	<u>Viridaeplatae</u> – green plants
Infrakingdom	<u>Streptophyta</u> – land plants
Division	<u>Tracheophyta</u> – vascular plants, tracheophytes
Subdivision	<u>Spermatophytina</u> – spermatophytes, seed plants, phanérogames
Infradivision	<u>Angiospermae</u> – flowering plants, angiosperms, plantas com flor, angiosperma, plantes à fleurs, angiospermes, plantes à fruits
Class	<u>Magnoliopsida</u>
Superorder	<u>Asteranae</u>
Order	<u>Asterales</u>
Family	<u>Asteraceae</u> – sunflowers, tournesols
Genus	<u>Arnica</u> L. – arnica
Species	Arnica montana L. – mountain arnica

(http://www.itis.gov/servlet/SingleRpt/SingleRpt?search_topic=TSN&search_value=505925)

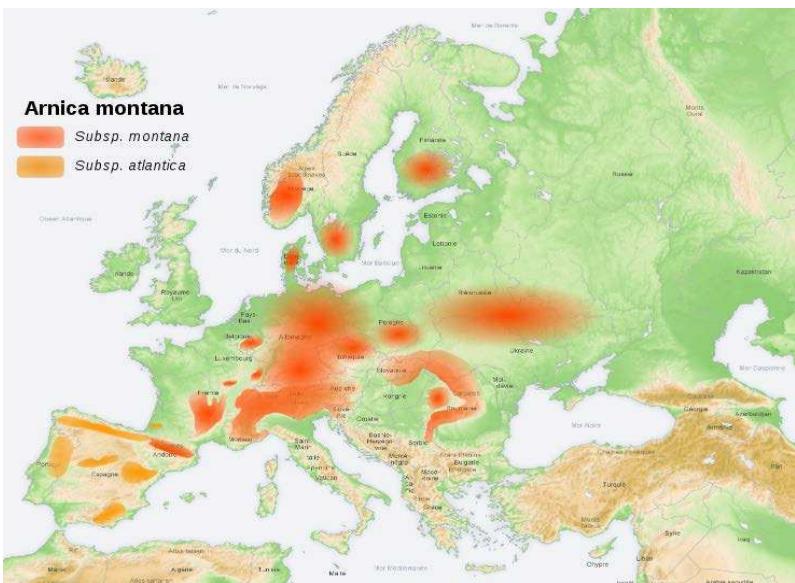


Рис. 3. Поширення арніки гірської
[\(http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/5/5d/Location_of_Arnica_montana.svg\)](http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/5/5d/Location_of_Arnica_montana.svg)

Таблиця 17

Види роду *Arnica*

- *Arnica acaulis* (Walt.) B.S.P.
- *Arnica alpina* (L.) Olin – сінонім *Arnica angustifolia* subsp. *alpina*
- *Arnica amplexicaulis* Nutt. – сінонім *Arnica lanceolata* subsp. *amplexicaulis*
- *Arnica angustifolia* Vahl
 - *Arnica angustifolia* subsp. *alpina* (L.) I. K. Ferguson
 - *Arnica angustifolia* subsp. *tomentosa* Downie & Denford
- *Arnica cernua* T.J. Howell
- *Arnica chamissonis* Less.
 - *Arnica chamissonis* subsp. *foliosa* (Nutt.) Maguire
- *Arnica cordifolia* Hook.
- *Arnica dealbata* Baldwin – раніше *Whitneya dealbata*
- *Arnica discoidea* Benth.
- *Arnica × diversifolia* Greene (pro sp.)
- *Arnica frigida* C.A. Mey. ex Iljin – сінонім *Arnica griscomii* subsp. *frigida*
- *Arnica fulgens* Pursh
- *Arnica × gracilis* Rydb. – гібрид *A. latifolia* and *A. cordifolia*
- *Arnica griscomii* Fernald
 - *Arnica griscomii* subsp. *frigida* (C. A. Mey. ex Iljin) S. J. Wolf
 - *Arnica griscomii* subsp. *griscomii*
- *Arnica lanceolata* Nutt.
 - *Arnica lanceolata* subsp. *amplexicaulis* (Nutt.) Gruezo & Denford
 - *Arnica lanceolata* subsp. *lanceolata* Gruezo & Denford
- *Arnica latifolia* Bong.
- *Arnica lessingii* (Torr. & Gray) Greene
 - *Arnica lessingii* subsp. *lessingii*
 - *Arnica lessingii* subsp. *norbergii* Hult. & Maguire
- *Arnica lonchophylla* Greene
 - *Arnica lonchophylla* subsp. *arnoglossa* (Greene) Maguire
 - *Arnica lonchophylla* subsp. *lonchophylla*
- *Arnica longifolia* D.C. Eat.
- *Arnica louiseana* Farr

- *Arnica mallotopus* – раніше *Mallotopus japonicus*
- *Arnica mollis* Hook.
- *Arnica montana* L.
- *Arnica nevadensis* Gray
- *Arnica ovata* Greene
- *Arnica parryi* Gray
- *Arnica rydbergii* Greene
- *Arnica sachalinensis* (Regel) A. Gray
- *Arnica sororia* Greene
- *Arnica spathulata* Greene
- *Arnica unalaschcensis* Less.
- *Arnica venosa* Hall
- *Arnica viscosa* Gray

(<http://en.wikipedia.org/wiki/Arnica>)

Наукове видання

НАДЬ Бейла Бейлович

**Біоекологічні та біотехнологічні основи збереження
генофонду *Arnica montana* L. в Закарпатті**

Монографія

*Видання перше
Українською мовою*

*Відповідальні за випуск:
ОРОС І. та СІКУРА Й.*

Підписано до друку 06.05.2014.
Папір офсетний. Формат 60x84/16.
Умовн. друк. арк. 8,7. Тираж 300. Зам. 11.

Видавництво TIMPANI
Свідоцтво про державну реєстрацію видавців від 15.04.2003 р.
Серія ДК, № 1327

Друк ТОВ «Папірус-Ф»
88000, м. Ужгород,
вул. Лермонтова, 25