

УКРАЇНСЬКИЙ ТОМ 72 • 2 • 2015

БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ

UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL

НАУКОВИЙ ЖУРНАЛ • ЗАСНОВАНИЙ 1921 р. • ВИХОДИТЬ ОДИН РАЗ НА ДВА МІСЯЦІ • КИЇВ

З М І С Т

Геоботаніка, екологія, охорона рослинного світу

- Устименко П.М., Дубина Д.В. Кодекс фітоценотаксономічної номенклатури України (проект) 103
- Небесний В.Б., Гродзинська Г.А. Оцінка техногенного забруднення м. Києва за спектральними відбивними характеристиками листків *Tilia cordata* (Tiliaceae) 116

Судинні рослини: систематика, географія, флора

- Льїнська А.П. Спектри морфологічних ознак *Brassicaceae* s. l.: суцвіття, квітка 122
- Вантюх І.В. Моніторинг ресурсів *Arnica montana* (Asteraceae) на території Українських Карпат 135

Флористичні знахідки

- Тарєєв А.С., Гелота В.П. Нова знахідка *Betula obscura* (Betulaceae) на території Центрального Полісся України . . . 144

Спорові рослини та гриби

- Леонт'єв Д.В. Перспективи створення філогенетичної системи міксоміцетів (*Muxogastrea*) 147
- Капець Н.В., Плескач Л.Ю., Попова Л.П., Федоренко Н.М., Літовинська А.В., Шершова Н.В., Кондратюк С.Я. Нові для України та рідкісні види лишайників і ліхенофільних грибів 156

Фізіологія, анатомія, біохімія, клітинна та молекулярна біологія рослин

- Васюк В.А., Веденичова Н.П., Косаківська І.В. Цитокініни та гібереліноподібні речовини в онтогенезі *Equisetum arvense* 164

Козеко Л.Є., Овчаренко Ю.В. Динаміка структурно-функціональної адаптації <i>Sium latifolium</i> (<i>Apiaceae</i>) до затоплення кореневої системи	172
Булавін І.В. Анатомія та ультраструктура коренів <i>Arabidopsis thaliana</i> в культурі <i>in vitro</i> під впливом кліностагування	180

Ювілейні дати

Кондратюк С.Я. Всесвітньо знаний ліхенолог (до 80-річчя відомого словацького ліхенолога доктора Івана Пішута)	186
---	-----

Рецензії та новини літератури

Слюсаренко О.М. Екологія грибів. Рецензія: Г.Л. Антоняк, З.І. Калинець-Мамчур, І.О. Дудка, Н.О. Бабич, Н.Є. Панас. Екологія грибів. – Львів, 2013. – 628 с.	188
Придюк М.П. Гриби України. Рецензія: М.М. Сухомлин, В.В. Джаган / Гриби України: Атлас-довідник / За ред. В.П. Гелюти. – Київ: КМ Publishing, 2013. – 224 с.: іл.	191
Кучер О.О. «Environmental & Socio-economic Studies» – новий польський англomовний журнал	192

Хроніка

Шиян Н.М. Наукова конференція, присвячена французькому ботаніку Ж.Е. Жіліберу (25 – 26 вересня 2014 р., м. Варшава, Польща)	194
Кондратюк С.Я. Центральноевропейські лишайники – суміш біогеографічних елементів. Міжнародний ліхенологічний семінар (17 березня 2015 р., м. Братислава, Словаччина).	196

ОГОЛОШЕННЯ

КОНФЕРЕНЦІЯ «АКТУАЛЬНІ ПРОБЛЕМИ БОТАНІКИ ТА ЕКОЛОГІЇ»

15–20 вересня 2015 р. в Полтаві на базі Полтавського національного педагогічного університету імені В.Г. Короленка відбудеться **Міжнародна конференція молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології»**

Організатори конференції:

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України, Полтавський національний педагогічний університет імені В.Г. Короленка, Регіональний ландшафтний парк «Нижньоворсклянський», Регіональний ландшафтний парк «Диканський», Полтавський краєзнавчий музей імені Василя Кричевського

Організаційний комітет

Голова оргкомітету: чл.-кор. НАН України Є.Л. Кордюм

Співголова: д-р пед. наук, проф. М.В. Гриньова

Секретаріат: М.О. Зикова, д-р пед. наук В.В. Оніпко, д-р біол. наук Л.Д. Орлова, д-р біол. наук С.В. Гапон, д-р біол. наук Н.О. Смоляр

Секції конференції, куратори

1. Альгологія, бріологія, ліхенологія та мікологія (канд. біол. наук О. Райда, канд. біол. наук О. Білоус)
2. Систематика та флористика судинних рослин (канд. біол. наук О. Безсмертна, канд. біол. наук О. Перегрим)
3. Екологія рослин та фітоценологія (канд. біол. наук М. Перегрим, канд. біол. наук А. Мосякін)
4. Експериментальна ботаніка (канд. біол. наук О. Поліщук, канд. біол. наук О. Клименко)
5. Дендрологія, інтродукція рослин та ландшафтна архітектура (канд. біол. наук А. Бабицький, канд. біол. наук Ю. Кругляк)

Робочі мови конференції: українська, російська, англійська

Форми участі: очна (усна доповідь та постерна доповідь), заочна

Контактна інформація: електронна адреса конференції botany-center@ukr.net

Офіційний сайт конференції www.botany-center.kiev.ua



<http://dx.doi.org/10.15407/ukrbotj72.02.103>

П.М. УСТИМЕНКО, Д.В. ДУБИНА

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України

вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01601, Україна

geobot@ukr.net

КОДЕКС ФІТОЦЕНОТАКСОНОМІЧНОЇ НОМЕНКЛАТУРИ УКРАЇНИ (проект)

Устименко П.М., Дубина Д.В. Кодекс фітоценотаксономічної номенклатури України (проект). – Укр. ботан. журн. – 2015. – 72(2): 103–115.

Автори обґрунтовують проект Кодексу фітоценотаксономічної номенклатури. Відзначається, що нині в дослідженні рослинності багатьма українськими ботаніками використовується еколого-фітоценотичний (домінантний) підхід. Вказується, що досі відсутній усталений метод назв синтаксонів, що призводить до численних помилок у їх написанні та трактуванні. Автори підкреслюють: щоб уникнути подальшої плутанини, досягти простоти і коректності у застосуванні синтаксономічних назв, україній потрібна стабільність номенклатури. Така стабільність можлива лише за однакового використання загальноприйнятих номенклатурних правил, сформульованих у Кодексі. У статті коротко висвітлюється історія питання. Пропонований авторами проект Кодексу фітоценотаксономічної номенклатури побудований за зразком проекту Всеросійського кодексу фітоценологічної номенклатури (Neshataev, 2001) з урахуванням традицій вітчизняної класифікації рослинності і синтаксономічної номенклатури української геоботанічної школи. У Кодексі сформульовані номенклатурні правила єдиної класифікаційної системи рослинності України, запропонованої на домінуючих засадах. В основу проекту Кодексу покладені принципи, які застосовуються в усіх кодексах біологічних номенклатур. Структура Кодексу складається з Преамбули, де викладені загальні положення його змісту, і чотирьох частин. У першій частині ("Визначення") дано дефініції термінів, що трапляються в тексті. У другій частині ("Принципи") наведено 8 принципів, на яких ґрунтується система фітоценотичної номенклатури. Третя частина ("Правила і поради") є центральною у проекті, вона складається з 13 глав і 36 статей. Тут обґрунтовуються умови дійсної публікації назв, питання типифікації і пріоритету, утворення назв і правопис синтаксонів, відкидання назв і виправлення помилок у назвах і їхня зміна, цитування прізвищ авторів, компетенції Номенклатурної комісії. У четвертій частині ("Положення для змін Кодексу") викладено підстави для внесення змін до Кодексу.

К л ю ч о в і с л о в а: кодекс, фітоценотаксономічна номенклатура, синтаксони, принципи, домінуютня класифікація

Вступ

Необхідність публікації «Кодексу...»* зумовлена

* **Від редактора.** Стаття друкується в авторській редакції з метою її широкого обговорення. Запропонований П.М. Устименком та Д.В. Дубиною проект "Кодексу фітоценотаксономічної номенклатури України" викликав неоднозначну дискусію вже на стадії рецензування та редагування рукопису. Зокрема, рецензенти та деякі члени редколегії "Українського ботанічного журналу" висловлювали думку про недоцільність розробки та навіть публікації цього проекту. Домінуютня класифікація рослинності, на відміну від флористичної системи класифікації, не має усталеної та загальноприйнятої кодифікації, існують лише проекти рекомендаційного характеру (наприклад, згаданий у статті проект В.Ю. Нешатаєва), які до того ж не є міжнародними, а обмежені однією країною. Викликає сумнів доцільність прийняття

використанням багатьма українськими ботаніками еколого-ценотичного (домінуютнього) підходу в дослідженні рослинності. Для розвитку цього підходу багато зробили Є.М. Лавренко, Ю.Д. Кле-

саме Кодексу, а не певних методичних рекомендацій, а також, можливо, надмірна деталізація та регуляція номенклатурних дій. Деякі статті запропонованого проекту Кодексу повторюють відповідні положення "Міжнародного кодексу номенклатури водоростей, грибів та рослин" (до 2012 р. – "Міжнародний кодекс ботанічної номенклатури"), хоча засади цих номенклатурних систем значно різняться. Проте автори мають право на оприлюднення своєї концепції з метою її подальшого обговорення і конструктивної критики. Час покаже, чи матиме цей проект продовження, чи використовуватиметься "Кодекс..." у запропонованому чи зміненому вигляді в Україні та за її межами. Редколегія запрошує фахівців долучитися до цієї дискусії.

© П.М. УСТИМЕНКО, Д.В. ДУБИНА, 2015

опов, Г.І. Білик, Є.М. Брадїс, Д.Я. Афанасьєв, Ф.О. Гринь, Ю.Р. Шеляг-Сосонко, С.М. Стойко, Я.П. Дїдух, Д.В. Дубина, С.Ю. Попович та чимало інших науковцїв. На засадах домінантного підходу вирішувалися і нині вирішуються багато теоретичних питань фітоценології, динаміки рослинності та її антропогенної трансформації, геоботанічного районування та картування, синфітосозології тощо. Із застосуванням цього методу досліджень видані чотиритомник рослинності України (Afanasyev, 1968; Bradis, Bachurina, 1969; Roslynnist URSR, 1971; Roslynnist URSR, 1973; Shelyag-Sosonko et al., 1982), десятки монографій, розроблена карта рослинності України та опубліковано багато інших узагальнювальних наукових праць. Зазначимо, що на засадах домінантного підходу побудована й «Зелена книга України» (Zelena knyha Ukrainy, 2009) – офіційний державний документ. Певний науковий інтерес до нього також зумовлений багатьма дискусійними питаннями, зокрема щодо обсягів виділених за еколого-флористичним підходом синтаксонів і їх постійних ревізій. Він також пов'язаний із суттєвим ускладненням, особливо за останні 10–15 років, методичних підходів, інколи не підтверджених чіткістю цілей, спрямованих на розв'язання питань синтаксономії. Останні потребують значних витрат часу, а отримані результати часто виходять за обсяги вимог, необхідних для розв'язання наукових завдань, зокрема в галузі ботанічного ресурсознавства, синфітосозології, лісознавства, паркознавства тощо. Нині еколого-фітоценологічний напрям розвивається шляхом деталізації існуючих схем, їхнього перегляду й опрацювання нових. В Україні спостерігається тенденція наводити, зокрема в дисертаційних роботах, дві класифікаційні схеми, розроблені на еколого-ценологічних та еколого-флористичних засадах. Нерідко вміщені у багатьох публікаціях схеми домінантної класифікації не позбавлені формальних недоліків, зокрема щодо назв синтаксонів. Це певною мірою зумовлено також відсутністю "Кодексу фітоцено-таксономічної номенклатури".

Щоб уникнути подальшої плутанини і забезпечити простоту та коректність застосування синтаксономічних назв, конче потрібна стабільність номенклатури. Такої стабільності можна досягти лише за умови застосування загальноприйнятих номенклатурних правил.

Сьогодні потрібні зручні та достатньо гнучкі методичні прийоми стосовно назв синтаксонів. Ще

на III Всесоюзній нараді з класифікації рослинності (Ленінград, 1971), де сформульовані нові завдання з розвитку цього важливого розділу геоботаніки, наголошувалося на необхідності створення «кодексу номенклатури єдиної загальної класифікаційної системи рослинності» (Rezolyutsiya III Vsesoyuznogo, 1972). Підкреслювалося, що її розробка важлива для впорядкування класифікаційних процедур і сформованих одиниць, а також є необхідною умовою написання на цій основі монографічних праць із синтаксономії рослинності (Neshataev, 2001a, б).

Кодекс фітоцено-таксономічної номенклатури — це той документ, який визначає порядок виділення нових синтаксонів, їхніх найменувань і внесення змін до назв. Його метою є точні правила творення назв і вимога обов'язкового документування синтаксонів повними геоботанічними описами. Синтаксон, описаний за вимогами Кодексу, є валідним, тобто законним, і визнається фітоценологами.

На жаль, планомірної та системної роботи в цьому важливому напрямку так і не було здійснено. Цей, здавалося б, недругорядний аспект геоботаніки надовго перестав бути об'єктом серйозних обговорень. Лише одна ініціативна спроба узагальнити накопичений досвід і сформулювати номенклатурні правила на основі домінантного підходу завершилася проектом Всесоюзного кодексу фітоценологічної номенклатури (Neshataev, 1989). Опублікована невеликим накладом, ця робота тоді не отримала широкого обговорення і належної оцінки.

Вважається, що однією з нинішніх суттєвих переваг системи Браун-Бланке над домінантною є наявність офіційного Кодексу фітосоціологічної номенклатури Міжнародної фітосоціологічної асоціації дослідників (Barkman et al., 1986; Weber et al., 2000). Один із принципів, закладених у цьому Кодексі, полягає в тому, що його правила застосовуються лише до синтаксонів, виділених за флористико-соціологічними критеріями, і не поширюються на інші системи класифікації рослинності. Таким чином, цей Кодекс не може використовуватися для назв синтаксонів, виділених на основі еколого-фітоценологічного методу класифікації рослинності, що розвивається в Україні від початку XX ст. Детальний аналіз становлення класифікації рослинності України й аналіз її синтаксонів наведено в колективній монографії «Продромус растительности Украины» (Prodromus rastitelnosti Ukrainy, 1991). У ній на основі розроб-

КОДЕКС ФІТОЦЕНОТАКСОНОМІЧНОЇ НОМЕНКЛАТУРИ

ПРЕАМБУЛА

1. Класифікація рослинності, яка ґрунтується на комплексі ознак рослинних угруповань (життєві форми; фітоценотична роль видів, що виявляється в певному синузальному складі фітоценозу, життєвості, рясності та є наслідком певних взаємовідносин з іншими видами, що реалізується в умовах певного екосередовища; постійні види), потребує точної та простої системи номенклатури. Система номенклатури охоплює, з одного боку, терміни, які визначають ранг синтаксономічних груп або одиниць, а з другого — наукові назви, що присвоюються окремим синтаксонам для встановлення їхнього рангу. Цей Кодекс має на меті запропонувати усталений метод найменування синтаксонів та уникнути помилкових назв, відкинути такі назви, які можуть призвести до плутанини. Інші міркування, зокрема відображення в назві тих чи інших властивостей угруповань, граматична правильність і милозвучність назв, рівень вживаності і т. п., незважаючи на їхню важливість, є другорядними.

2. Основа системи фітоценотичної номенклатури ґрунтується на принципах, наведених у Частина І Кодексу.

3. Детально розроблені положення Кодексу поділяються на правила, викладені в статтях, і поради. Наводяться приклади для пояснення правил чи порад.

4. Завдання правил — упорядкування номенклатури, яка застосовувалася раніше, і забезпечення цього порядку надалі. Назви, що суперечать запропонованим правилам, не можуть бути збережені.

5. У порадах розглядаються допоміжні питання, їхнє завдання — досягнення більшої різноманітності та ясності, особливо щодо номенклатури, яка створюватиметься в подальшому. Назви, що суперечать висловленій пораді, не можуть бути знехтувані тільки на цій підставі, але вони не є прикладами для наслідування.

6. Положення, які регулюють порядок змін цього Кодексу, наведені в його завершальній частині.

7. Правила та поради застосовуються для назв рослинних угруповань (фітоценозів), які розуміють як закономірно повторювану сукупність рос-

леної уніфікованої номенклатури асоціацій із дотриманням єдиних принципів, семантичних традицій і латинської граматики наведено 348 формацій рослинності України. Виняткове різноманіття типів рослинності та велика кількість ценозоутворювачів, як вияв багатства і розмаїття природних умов України, відображені в тисячах асоціацій різного походження, поширення та флористичної насиченості. Це угруповання космополітів і локальних ендемів, типові та раритетні, які мають суцільні та диз'юнктивні ареали, корінні та похідні. У 2009 р. назви асоціацій латинською й українською мовами юридично узаконені виданням «Зеленої книги України» як офіційного державного документа (Zelena knyha Ukrainy, 2009).

У 2001 р. в Російській Федерації, після узагальнення накопиченого досвіду від часу опублікування першого проекту Кодексу (1989 р.), зроблено спробу сформулювати номенклатурні правила у вигляді проекту Всеросійського кодексу фітоценологічної номенклатури ((Neshataev, 2001). Його структура та зміст суттєво вдосконалені. Основою цього документа стали принципи, що застосовуються в усіх кодексах біологічних номенклатур (Dzheffri, 1960). Він розроблений за аналогією з Міжнародним кодексом ботанічної номенклатури (Mezhdunarodnyu..., 1974; Mezhdunarodnyu..., 1993) і Кодексом фітосоціологічної номенклатури (Barkman et al., 1986; Weber et al., 2000).

Пропонований проект Кодексу фітоценотаксономічної номенклатури України розроблений за зразком проекту Всеросійського кодексу фітоценологічної номенклатури (Neshataev, 2001b) з урахуванням традицій вітчизняної класифікації рослинності та синтаксономічної номенклатури української геоботанічної школи (Afanasiev et al., 1956; Sheliah-Sosonko, 1974; Popovych, 2002; та ін.). Зокрема, на сучасному етапі розвитку номенклатури фітоценозів у вітчизняній фітоценології одна з основних передумов — це трактування асоціації саме як назви, а не її короткої характеристики. Основним критерієм у назві асоціації є наявність головного домінанта в ярусі. Для трав'яних типів рослинності в назві асоціації вказується один (два) види, для деревних і чагарникових — по одному в кожному ярусі. З огляду на специфіку мохового та лишайникового покривів у багатьох фітоценозах у назві асоціації відображається родова назва. Для видів подаються їхні повні бінарні назви (Prodromus..., 1991; Zelena knyha..., 2009).

лин одного чи багатьох поколінь, організованих взаємовідносинами у певну, історично вироблену, достатньо постійну форму, здатну до саморегуляції та відновлення.

8. Підставою для зміни назви можуть бути тільки нові дані та матеріали відповідних геоботанічних досліджень або необхідність відмовитися від назв, що суперечать правилам.

Частина I. Визначення

Визначення I. – Синтаксон

Під терміном «синтаксон» у цьому Кодексі розуміємо візуалізовану форму фітоценозу чи сукупність фітоценозів, які мають встановлений класифікаційний чи ординаційний ранг.

Визначення II. – Ієрархія рангів

Ієрархічна система синтаксонів, яка регулюється цим Кодексом, ґрунтується на рангах. Ранги синтаксонів у висхідному порядку такі: варіант асоціації (*varians associatio*), субасоціація (*subassociatio*), асоціація (*associatio*), група асоціацій (*grex associationum*), клас асоціацій (*classus associationum*), субформація (*subformatio*), формація (*formatio*), група формацій (*grex formatium*), клас формацій (*classus formatium*), тип рослинності (*typus vegetationis*), клас типів рослинності (*classus typus vegetationis*)

Кожен окремий фітоценоз розглядається як такий, що належить до ряду синтаксонів послідовно супідрядних рангів. Головні ранги синтаксонів – асоціація, формація, тип рослинності. Варіант асоціації та субасоціація належать до системи внутрішньо асоціаційних таксономічних одиниць.

Зазначені синтаксономічні одиниці трактуються так. **Варіант** асоціації об'єднує фітоценози, пов'язані з різними екологічними умовами. Наприклад, ділянки звичайнодубового лісу звичайноліщиново–звичайнояглицевого на плакорах та в заплавах річок. **Субасоціація** об'єднує фітоценози зі спільними співконфекторами або субконфекторами. **Асоціація** – сукупність однорідних фітоценозів із властивим їм флористичним складом, схожою синузальною структурою й однорідними факторами середовища, що визначають фітоценотичні властивості ценоелементів, ценопопуляцій і ценозів та їхні взаємозв'язки. **Група асоціацій** об'єднує асоціації з одним і тим самим домінантом основного ярусу та близькими в екологічному й біоморфологічному аспектах субдомінантами або

домінантами другорядних ярусів. Наприклад, до однієї групи лісових асоціацій належать асоціації, ярус підліску яких утворений конфектором одного і того ж виду та екологічно й генетично близькими конфекторами трав'яного ярусу зі спільними (абсолютно та відносно) постійними видами. **Клас асоціацій** об'єднує групи асоціацій, подібні за домінантами основних ярусів і відмінні за складом підлеглих ярусів. Наприклад, клас лісових асоціацій об'єднує групи асоціацій, деревний ярус фітоценозів яких сформований одним і тим самим едифікатором та конфектором чагарникового ярусу. **Субформація** об'єднує класи асоціацій з одними і тими ж едифікатором і субедифікатором. Наприклад, у лісах деревний ярус утворений однаковими едифікатором і субедифікатором. **Формація** – сукупність споріднених субформацій, асоціації яких подібні за домінантами основних ярусів й едифікатором, що належить до одного виду. **Група формацій** об'єднує формації, едифікаторний ярус яких складений едифікаторами, що належать до одного роду, однієї біоморфи і близькі за ареалом. **Клас формацій** об'єднує групи формацій за ознакою спорідненості їхніх едифікаторів. **Тип рослинності** – сукупність однорідних за походженням, схожих за будовою і функціями рослинних угруповань вищого рангу (класів формацій), домінантні види яких належать до однієї життєвої форми. **Клас типів** – сукупність різнорідних за походженням типів рослинності, тобто угруповань вищого рангу, схожих лише морфологічно, тобто вони належать до однієї життєвої форми.

Крім того, можуть вживатися особливі синтаксони, що об'єднують асоціації різних формацій на основі їхньої подібності за підлеглими ярусами: цикли (*cyclus*) і група циклів (*grex cyclus*).

П и м і т к а: синтаксон «цикл» застосовується в тому самому сенсі, що й асоціації-близнюки (Slovar botanicheskikh terminov, 1984).

Визначення III. – Домінант і домінування

Домінантами є види рослин, які переважають у фітоценозі. Не більше одного виду на кожний ступінь вертикального угруповання утворює основну масу рослинного покриву і визначає його найважливіші особливості. Домінанти поділяють на едифікатори (вид-домінант, що відіграє основну роль у створенні біосередовища в екосистемі та формуванні структури фітоценозу) і конфектори (домінанти підлеглих ярусів).

Домінантність, домінування – сформована у процесі біоценогенезу здатність деяких видів займати в угрупованнях провідне становище з переважанням впливу на формування в них фітоценотичного середовища. Домінантність виду є функцією ступеня його участі в угрупованні (маса органічної речовини, кількість особин, проективне покриття, трапляння тощо) і стійкості рясності (Yakubenko et al., 2010).

Визначення IV. – Ефективна публікація

Ефективною вважається публікація, яка відповідає вимогам ст. 1. Кодексу. Неefективно опубліковані назви згідно з цим Кодексом розглядатимуться як "неопубліковані назви".

Визначення V. – Валідна публікація

Валідною (дійсною) вважається публікація назв, що відповідає вимогам ст. ст. 2–5 Кодексу.

Невалідно опубліковані назви за цим Кодексом розглядатимуться як "неопубліковані назви".

Визначення VI. – Легітимність назв

Легітимними (законними) є назви, які валідно опубліковані та чия форма при цьому задовольняє приписи ст. ст. 8–15, ст. ст. 21–26 Кодексу. Оригінальна форма легітимної назви підлягає відповідному виправленню, якщо вона неприйнятна з міркувань ст. ст. 27–30. Нелегітимними (незаконними) є валідно опубліковані назви, чия форма при цьому не задовольняє приписи ст. ст. 8–15, ст. ст. 21–26 Кодексу, а також назви, оголошені незаконними Номенклатурною комісією згідно зі ст. 35 Кодексу.

Визначення VII. – Елемент синтаксона

Елементами синтаксонів нижчого рангу (асоціація, субасоціація, варіант) є конкретні геоботанічні описи рослинних угруповань. Елементами синтаксонів рангом вище асоціації вважаються підлеглі їм синтаксони.

Визначення VIII. – Номенклатурний тип

Номенклатурний тип (тип назви синтаксона) – це той елемент синтаксона, за яким на постійній основі закріплюється його назва.

Голотип є елементом, встановленим як номенклатурний тип автором в оригінальному діагнозі або єдиним елементом, опублікованим чи процитованим у ньому. **Лектотип** є номенклатурним типом, який вибраний із кількох елементів, опублікованих і/чи процитованих в оригінальному діагнозі в тому випадку, коли жоден із цих елементів не вказаний як голотип. **Неотип** є елементом, обраним як номенклатурний тип, якщо не існує ні голотипу, ні елемента, придатного для обрання за лектотип.

Визначення IX. – Омоніми

Омоніми – це валідно опубліковані назви ідентичного написання, засновані на різних номенклатурних типах.

Визначення X. – Синоніми

Синоніми є назвою одного і того рангу, що позначають один і той самий синтаксон чи синтаксони, поєднані ідентично, незалежно від їхньої позиції в системі.

Визначення XI. – Посилання на авторство

У Кодексі поняття "посилання на авторство" відповідає згадці прізвища (прізвищ) автора (авторів), котрі валідно опублікували або валідизували назву (назви) синтаксонів, за якою (якими) вказано рік валідної публікації або валідизації.

Частина II. ПРИНЦИПИ

Принцип I.

Правила даного Кодексу застосовуються до назв синтаксонів. Будь-які інші рослинні одиниці або системи не підпадають під дію Кодексу, їхні назви ніяк не впливають на вживання назв синтаксонів.

Кодекс регулює назви синтаксонів.

Принцип II.

Фітоценотична номенклатура незалежна від фітосоціологічної номенклатури, що регулює назви синтаксонів, виділених за флористико-соціологічними критеріями.

Принцип III.

Застосування назви синтаксона визначається за допомогою його номенклатурного типу (типу назви).

Принцип IV.

Назва синтаксона трактується як його найменш вживання, а не як коротка характеристика.

Принцип V.

Номенклатура синтаксонів ґрунтується на пріоритеті в оприлюдненні, діагнозі синтаксона, ефективності публікації.

Принцип VI.

Кожен синтаксон із властивими йому характеристикою, положенням і рангом може мати лише одну правильну назву, яка відповідає критеріям.

Принцип VII.

Асоціація є засадничим рангом в ієрархічній системі. Її назва – дзеркало і лаконічний діагноз угруповання.

Принцип VIII.

Номенклатурні правила мають зворотну силу, якщо не обумовлено інше.

Частина III. ПРАВИЛА ТА ПОРАДИ

Глава I. Назви синтаксонів (загальні положення)

Стаття 1.

1.1. Оприлюднення назви синтаксона ефективного лише тоді, коли він вжитий у монографічних, періодичних та інших друкованих й електронних виданнях. Друковані праці мають розсилатися у провідні бібліотеки України, доступні для більшості ботаніків.

П р и м і т к а: депоновані рукописи не прирівнюються до друкованих видань.

1.2. Датою ефективної публікації є число місяця, від якого друковане видання стало доступним для широкого кола читачів.

Порада 1а. Варто уникати оприлюднення нових назв у виносках, покажчиках, вступях, резюме і рецензіях.

Глава II. Умови дійсної публікації назв

Стаття 2.

2.1. Оприлюднення назви синтаксона є дійсним, якщо назва:

а) опублікована ефективно;
б) має форму, яка відповідає положенням глав VI–IX;

в) супроводжується оригінальним достатнім діагнозом чи точним на нього посиланням, ефективно опублікованим раніше, тобто вказані ознаки, що відрізняють цей синтаксон від інших;

П р и м і т к а: бібліографічні помилки у посиланні (наприклад, неточно вказаний номер тому чи сторінки) не позбавляють публікацію валідності.

г) для назв асоціацій, субасоціацій, варіантів асоціацій діагноз супроводжується хоча б одним описом конкретної ділянки з наведенням кількісних співвідношень видів чи посиланням на раніше ефективно оприлюднений опис; для назв, опублікованих до моменту легалізації Кодексу, це може замінюватися синоптичним описом;

г) для назв синтаксонів, що за рангом вищі від асоціації, діагноз супроводжується посиланням хоча б на один підлеглий синтаксон головного рангу, назву якого вже оприлюднено;

д) вказано ранг синтаксона прямо чи опосередковано (за допомогою відповідних суфіксів);

е) назва синтаксона утворена від наукових назв рослин;

є) назви видів, від яких утворено назву синтаксона, вказані в оригінальному діагнозі;

ж) від моменту легалізації Кодексу зазначається номенклатурний тип синтаксона.

Порада 2а. Дійсно оприлюднювати назву синтаксона не слід шляхом посилання на опис чи діагнози в раритетних, малодоступних і давніх виданнях.

Порада 2б. Публікуючи назви асоціацій і синтаксонів нижчих рангів, бажано наводити не менше 10 описів пробних площ із вказівкою їхніх розмірів, місця розташування і дати опису.

Порада 2в. Авторам слід уникати вживання назв, раніше некоректно оприлюднених для іншого синтаксона.

Порада 2г. Нову назву синтаксона згадують як нову лише раз.

Порада 2г. У діагнозах необхідно вказувати авторів латинських назв видів рослин.

Стаття 3.

3.1. Якщо назва синтаксона не дійсна відповідно до пункту "г" ст. 2, то подальше оприлюднення синтаксона підлеглому рангу не валідизує його.

Глава III. Типифікація

Стаття 4.

4.1. Застосування назв усіх синтаксонів визначається за номенклатурними типами (типами назв).

4.2. Номенклатурний тип є тим елементом синтаксона, за яким на постійній основі закріплюється його найменування. Номенклатурний тип – це обов'язково типовий (найхарактерніший) чи найпоширеніший елемент синтаксона.

4.3. Номенклатурним типом асоціації та підлеглих їй синтаксонів є ефективно опублікований геоботанічний опис, для якого постійно вказується назва синтаксона.

4.4. Номенклатурним типом будь-якого синтаксона, рангом від групи асоціацій до формації, а також циклу та групи циклів, є асоціація.

4.5. Номенклатурним типом будь-якого синтаксона, рангом від групи формацій до типу рослинності, є формація.

4.6. Номенклатурним типом будь-якого синтаксона, рангом вищим від типу рослинності, є тип рослинності.

4.7. Якщо дійсно оприлюднена лише назва головного синтаксона із вказівкою його типу, то з

подальшим виділенням додаткових підлеглих йому синтаксонів тип головного синтаксона автоматично стає типом підлеглих, коли, згідно з діагнозом додаткового синтаксона, він включає цей тип.

4.8. Опис – номенклатурний тип – не має змінюватися чи доповнюватися після першої публікації.

4.9. Якщо автором у першому дійсному оприлюдненні назви вказано синтаксон як найтипівіший чи центральний для вищого синтаксона, то він є його типом, навіть коли номенклатурний тип при цьому прямо не вказаний.

Приклад: для групи асоціацій *Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)* вказують як центральну асоціацію *Pinetum (sylvestris) vaccinosum (myrtilli)*. Відповідно, ця асоціація є типом вищезазначеної групи асоціацій.

Стаття 5.

5.1. Голотип – це той опис чи синтаксон, який автор використав або вказав як номенклатурний тип. Поки існує голотип, він автоматично встановлює застосування відповідної назви. Якщо автор навів лише один опис чи тільки один синтаксон, то він автоматично стає голотипом.

5.2. Якщо автор сам не вказав голотип, але навів декілька описів чи вказав декілька синтаксонів підлеглого рангу, то один із них необхідно обрати як лектотип. Слід дотримуватися першого дійсно опублікованого обраного лектотипу.

Примітка: лектотип – елемент, обраний як номенклатурний тип із оригінального матеріалу не автором першоопису, а наступним дослідником (якщо в першоописі автор не позначив голотип або ж через втрату голотипу).

5.3. Якщо автором не вказано тип синтаксона, рангом вище від асоціації, але його назва збігається з назвою підлеглого синтаксона, за винятком суфіксів, то лектотипом цього синтаксона є підлеглий синтаксон.

5.4. У випадку, коли оригінальний діагноз асоціації чи підлеглих їй синтаксонів не містить детального опису або посилання на нього, а супроводжується лише синоптичним описом, необхідно встановити неотип. Неотипом назви може бути лише опис, дійсно опублікований під цією назвою. Слід послуговуватися номенклатурним типом доти, доки відсутній увесь матеріал, за яким було обґрунтовано назву синтаксона. Потрібно дотримуватися першого опублікованого неотипу, якщо не доведено, що він заснований на помилковій інтерпретації оригінального діагнозу.

Порада 5а. Якщо один чи декілька описів або синтаксонів введені через поділ або виправлення до інших синтаксонів, то лектотип має визначатися серед описів чи синтаксонів, які залишилися таким чином, щоби зберегти сучасне вживання назви.

Порада 5б. Бажано, щоб неотипом став згодом опублікований опис із використаних автором під час складання синоптичного опису.

Глава IV. Пріоритет

Стаття 6.

6.1. Кожен синтаксон, який характеризується певними межами, положенням у системі, описом і рангом, може мати лише одну правильну назву.

6.2. Назва синтаксона є законною, якщо вона ефективно та дійсно оприлюднена, і його діагноз передбачає внесення типу назви до цього синтаксона.

6.3. Для будь-якого синтаксона правильною є найперша його законна назва в ранзі, визначеному за датою дійсного оприлюднення відповідно до Правил.

6.4. Датою дійсного оприлюднення назви синтаксона вважається та, за якою виконано останню умову дійсного опублікування.

Стаття 7.

7.1. За дійсним Кодексом назва синтаксона не має жодного статусу, якщо вона не була дійсно оприлюднена.

Глава V. Назви синтаксонів рангу формації та вищого

Стаття 8.

8.1 Назва формації може утворюватися:

а) з назви одного чи двох домінуючих видів (родів);

Приклад: *Querceta roboris, Schoeneto (ferruginei)–Hypneta*.

б) через виникнення омонімів, із комбінації назви виду (роду) і слова, що характеризує екотип;

Приклад: *Pineto (sylvestris)–Sphagneta oligotrophicae, Pineto (sylvestris)–Sphagneta mesotrophicae*.

в) з комбінації назви виду (роду) і слова, яке характеризує типологічну приналежність.

Приклад: *Festuceta valesiacaе pratensae, Festuceta valesiacaе stepposae, Alneta glutinosae sylvaticaе, Alneta glutinosae palustrae*.

Примітка: в назвах синтаксонів нижчого рангу слово, що характеризує типологічну приналежність, опускається.

8.2. Якщо назва формації утворена з назви одного виду, то до кореня родової назви виду замість закінчення додається суфікс «-*eta*». Завжди потрібно наводити видовий епітет у родовому відмінку.

Приклад: *Pineta sylvestris*, *Lemneta minoris*, *Stipeta capillatae*, *Festuceta pratensis*.

8.3. Якщо назва формації складається з назв двох видів, які належать до різних родів, то родова назва виду, що стоїть першим, має суфікс «-*eto*», за ним у дужках йде видова назва в родовому відмінку, а далі – родова назва другого виду з суфіксом «-*eta*» і видовий епітет другого виду також у дужках у родовому відмінку чи назва роду. Між назвами двох видів ставиться тире без пробілів.

Приклад: *Phragmiteto (australis)–Sphagneta (cuspidati)*, *Pineto (mugi)–Sphagneta*.

8.4. Види, з яких утворено назву формації, мають бути в типовому описі.

8.5. Українська назва формації конструюється словосполученням видової та родової назв, починаючи з видової назви.

Приклад: **формація звичайнодубова, формація лучнокострицева.**

П р и м і т к а: обрана форма назви формації, на відміну від прийнятих раніше для окремих типів рослинності (зокрема лісової), пояснюється складнішими латинськими назвами формацій для інших типів рослинності (див. ст. ст. 8.1; 8.3).

Стаття 9.

9.1. Назва синтаксонів, рангом вище групи формацій, утворюється з назв формацій, які є номенклатурними типами для цих синтаксонів, шляхом заміни суфікса «-*eta*» родової назви на суфікс "-*etion*" без видової назви.

Приклад: *Pinetion*, *Festucetion*, *Stipetion*.

9.2. Назва синтаксонів, рангом вище групи формацій, утворюється з назви споріднених біоморф чи екобіоморф.

Приклад: клас формацій *Sylvae aciculares* (хвойні ліси), *Steppeae genuina* (справжні степи), *Pratae paludosa* (болотисті луки), тип рослинності *Sylvae* (ліси), *Pratae* (луки).

Глава VI. Назва синтаксонів рангу між асоціацією та формацією

Стаття 10.

10.1. Назва асоціацій і синтаксонів рангу між асоціацією та формацією – це бінарні комбінації, які складаються з назви формації й епітета, утвореного з назв одного-двох видів або особливих

прикметників, що характеризують структурні чи еколого-біоморфологічні особливості угруповань синтаксона.

10.2. На першому місці у бінарній назві асоціації стоїть назва формації, в якій суфікс «-*eta*» замінюється на суфікс «-*etum*», у решти синтаксонів рангу між асоціацією та формацією суфікс «-*eta*» зберігається. Для монодомінантних субформацій, назви яких збігаються з назвами формацій, вживається суфікс «-*eeta*».

Приклад: формація *Querceta roboris*, субформація *Querceeta roboris*.

10.3. Епітет (друга частина бінарної назви) може містити:

а) слово, утворене з родового кореня назви виду, з додаванням замість закінчення суфікса, відповідно до рангу синтаксона, в дужках вживається видовий епітет у родовому відмінку;

Приклад: асоціація *Fagetum (sylvaticae) mercurialidosum (perennis)*, група асоціацій *Querceta (roboris) caricosa (pilosae)*.

б) слово, утворене з кореня родової назви виду додаванням замість закінчення суфікса «-*oso*», супроводжуване видовим епітетом у родовому відмінку в дужках і сполучене з ним за допомогою тире слово, утворене з назви іншого виду за правилами пункту «а» і також супроводжуване в дужках видовим епітетом у родовому відмінку;

Приклад: *Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)–caricosum (pilosae)*.

в) родова назва виду, супроводжувана видовим епітетом у родовому відмінку в дужках, і родова назва з'єднуються тире з відповідним рангу синтаксона суфіксом.

Приклад: асоціація *Pinetum (sylvestris) vaccinoso (myrtilli)–hylocomiosum*.

г) прикметник із суфіксом, відповідним рангу, який характеризує екоумови, біоморфологічний склад, фізіономію угруповань синтаксона.

Приклад: група асоціацій *Fageta (sylvaticae) sparsiherbosa*, асоціація *Caricetum (acutae) purum*.

10.4. Видові епітети беруться в дужки.

Приклад: *Stipetum (capillatae) caricosum (humilis)*.

Стаття 11.

11.1. Суфікси, вживані в другій частині назв для позначення рангу синтаксона: асоціація – «-*osum*», група асоціацій – «-*osa*», клас асоціацій – «-*iosa*».

Приклад: асоціація *Quercetum (petraeae) cornoso (maris)–caricosum (brevicollis)*, група асо-

ціації *Querceta (petraeae) cornoso (maris)–caricosa (brevicollis)*, клас асоціації *Querceta (petraeae) corniosa (maris)*, *Querceta (roboris) coryliosa (avellanae)*.

Стаття 12.

12.1. Види біоморфи, за якими дається назва синтаксона, мають обов'язково бути в типовому описі.

Порада 12а. Називати синтаксони слід за головними доміантними видами кожного з ярусів.

12.2. В українському варіанті назви асоціації є бінарною комбінацією, яка складається з назви формації й епітета, утвореного з назв одного-двох видів, при цьому назва співдомінанта ставиться на першому місці, а через тире – назва доміанта.

Приклад: асоціація **валіськокострицево–волосистоковилова**, асоціація **водяногоріхово–жовтогличикова**.

Для назв лісових асоціацій наводяться доміантні всіх наявних ярусів; після назви видів деревостану в назву вводиться слово «ліс».

Приклад: асоціація **звичайнодубовий ліс татарськокленово–волосистоосоковий**, асоціація **звичайнодубово–звичайнососновий ліс ламкокрушиново–звичайночорнищевий**.

Глава VII. Назви субасоціацій і їхніх варіантів

Стаття 13.

13.1. Назва субасоціації складається з назви асоціації, до якої вона входить, й епітета, поєднаних скороченням слова «**subass.**».

13.2. Епітет може утворюватися від назви одного виду, який трапляється в типовому описі і є співконфектором або субконфектором.

Приклад: *Pinetum (sylvestris) sphagnosum (fusci)* subass. *sphagnosum (rubelli)*.

13.3. Назва субасоціації утворюється від назви виду з додаванням до його кореня замість закінчення суфікса «**-osum**», а видовий епітет у дужках дається в родовому відмінку.

Приклад: *Carpinetum (betuli) stellariosum (holostaeae)* subass. *galeodolosum (lutei)*.

Стаття 14.

14.1. Назва варіанта складається з назви субасоціації, до якої він входить, й епітета, поєднаних скороченням слова «**var.**». Для асоціацій, що не поділені на субасоціації і, відповідно, складаються з однієї субасоціації, назву субасоціації можна опустити, а за назвою асоціації йде назва варіанта. Ос-

танній може утворюватися від назви, що характеризує екологію, біоморфологічний склад, фізіологію чи географічне поширення варіанта асоціації.

Приклад: *Pinetum (sylvestris) sphagnosum (fusci)* subass. *sphagnosum (rubelli)* var. *turfosum*; *Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)-aegopodiosum (podagrariae)* var. *inundatosum*.

14.2. Епітети для позначення варіантів конструюються за тими самими правилами, що й епітети для субасоціацій (ст. 13).

Глава VIII. Назви циклів і групи циклів

Стаття 15.

15.1. Назви циклів і групи циклів утворюються з другої частини бінарної назви асоціації, яка є номенклатурним типом циклу, за допомогою суфікса відповідного рангу синтаксона.

15.2. Для групи циклів вживається суфікс «**-osa**», для циклів – суфікс «**-osum**».

Приклад: групи циклів – *Oxalidoso*, циклів – *Oxalidosum*.

Глава IX. Вибір назв за умови синтаксономічних змін

Стаття 16.

16.1. У разі поділу синтаксона на два і більше без зміни їхнього рангу один із новоутворених синтаксонів зберігає стару назву. Стара назва дається синтаксону, що містить номенклатурний тип поділеного синтаксона.

Стаття 17.

17.1. У випадку об'єднання двох синтаксонів одного рангу новий синтаксон отримує назву того, який був дійсно оприлюднений раніше. Не допускаються назви, утворені з двох назв об'єднаних синтаксонів. Якщо об'єднуються синтаксони, оприлюднені водночас, то у виборі назви наслідують автора, який уперше об'єднав ці синтаксони, зберігши одну зі старих назв, але з такими обмеженнями: перевага віддається тій назві, в опублікуванні якої наведено хоча б один конкретний, а не синоптичний опис.

Стаття 18.

18.1. У разі перенесення синтаксона з однієї формації до іншої чи зміни назви формації, згідно з правилами, друга частина бінарного синтаксона зберігається, якщо це не призводить до появи омоніма.

18.2. Якщо в разі перенесення синтаксона з однієї формації до іншої без зміни його рангу чи у випадку зміни назви формації збереження другої частини бінарної назви спричинює утворення омоніма, необхідно дати нову назву (помен novum), обґрунтовану за типом попередньої назви.

18.3. У разі перенесення синтаксона, що містить номенклатурний тип формації, до іншої формації відбувається об'єднання двох синтаксонів за правилами ст. 17.

Порада 18а. Якщо дається нова назва відповідно до пункту 2 ст. 18, то варто вводити до другої частини бінарної назви ті назви виду, з яких утворено назву синтаксона, що його позиція змінюється.

Стаття 19.

19.1. У разі перенесення субасоціації з однієї асоціації до іншої, варіанта — з однієї субасоціації до іншої, без зміни їхнього рангу або зі зміною назви асоціації чи субасоціації (у випадку варіанта) зберігається епітет субасоціації чи варіанта, якщо це не призводить до виникнення омонімів.

19.2. У разі утворення омоніма в результаті збереження епітета субасоціації або варіанта конструюється нова назва (помен novum), заснована на типі попередньої назви.

19.3. У випадку перенесення субасоціації або варіанта, який містить номенклатурний тип асоціації, об'єднуються два синтаксони за правилами ст. 17.

Стаття 20.

20.1. У разі зміни рангу синтаксона номенклатурним типом нового синтаксона стає тип синтаксона, ранг якого змінюється.

20.2. Якщо зі зміною рангу синтаксона водночас об'єднуються синтаксони, застосовується ст. 17.

20.3. Коли зі зміною рангу синтаксона водночас відбувається його поділ, використовується ст. 16.

20.4. У разі зниження рангу формації до нижчих рангів нова назва синтаксонів доповнюється другою частиною бінарної назви і відповідним новому рангу суфіксом. Аналогічно і щодо зниження рангу групи, класу формацій, типу рослинності, класу типів рослинності.

20.5. У разі підвищення рангу синтаксона до формації і вище нова назва конструюється з назв формацій із відповідним новому рангу суфіксом.

Глава X. Відкидання назв та епітетів

Стаття 21.

21.1. Законна назва чи епітет не можуть відкидатися лише через те, що:

а) немилозвучні;

б) інші назви чи епітети прийнятніші або відоміші;

в) недостатньо відображають ті чи інші особливості угруповань.

Стаття 22.

22.1. Законна назва або епітет не можуть відкидатися чи змінюватися, якщо за номенклатурними правилами ідіосистематики змінено назви видів, за якими вони названі, за винятком випадків, передбачених ст.ст. 24 і 25.

Приклад: *Carpinetum (betuli) galeobdolosum (lutei)*. Нині пріоритетна назва домінанта травостою *Galeobdolon luteum* — *Lamium galeobdolon*, проте назва асоціації зберігається.

22.2. Незаконна назва з часом може стати законною, зокрема зі зміною діагнозу синтаксона.

Стаття 23.

23.1. Назва незаконна і її слід відкинути, якщо вона є пізнім омонімом, тобто пишеться так, як вказано в пунктах 2–6 ст. 23, або ж так само, як і назва, раніше дійсно оприлюднена для синтаксонів того самого рангу, але заснована на іншому типі. Навіть якщо більш ранній омонім є незаконним чи розглядається як синонім, пізній омонім слід відхилити. Якщо назви синтаксонів утворені з назв різних видів одного роду, а видові епітети не наведені, то вони не є омонімами. Такі назви мають доповнюватися видовими епітетами.

23.2. Орфографічні варіанти однієї і тієї ж назви розглядаються як омоніми, якщо вони ґрунтуються на різних типових описах.

Приклад: *Molinieta coerulei* і *Molinieta caerulei*.

23.3. Назви, засновані на різних типових описах і сконструйовані з номенклатурних синонімів видів, є омонімами.

Приклад: *Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)–asperulosum (odorati)* і *Quercetum (roboris) coryloso (avellanae)–galiosum (odorati)*.

23.4. Якщо одна назва дана за бінарною назвою виду, а друга — за видовим епітетом того самого виду, ці назви є омонімами, за умови, що вони засновані на різних типових описах.

Приклад: *Pinetum (sylvestris) myrtillosum* і *Pinetum (sylvestris) vaccinosum (myrtilli)*.

23.5. Коли бінарні комбінації відрізняються лише порядком слів у другій частині назви, ці назви – омоніми, якщо вони ґрунтуються на різних типових описах.

Приклад: *Pinetum (sylvestris) hylacomioso-cladinosum* і *Pinetum (sylvestris) cladinoso-hylacomiosum*.

23.6. Коли з діагнозу синтаксона впливає, що його назви утворені від однакових за видовим складом груп видів, назви є омонімами, якщо вони сформовані з різних типових описів.

Приклад: *Pinetum (sylvestris) fruticoso-sphagnosum* і *Pinetum (sylvestris) vaccinoso (myrtilli)-sphagnosum* – омоніми, оскільки назви *fruticoso* і *vaccinoso (myrtilli)* утворені від назв тієї самої екологічної групи болотних чагарничків.

Стаття 24.

24.1. Якщо є омоніми або синоніми, дійсно оприлюднені одночасно, то у виборі назви наслідують того автора, який першим зробив цей вибір чи першим згадав одну з цих назв, але з такими обмеженнями: перевага надається тій назві, яка в первинній публікації супроводжувалася хоча б одним конкретним, а не синоптичним описом.

Стаття 25.

25.1. Якщо назва тривалий час вживалася некоректно і є постійним джерелом помилок і нечіткостей (*nomen ambiguum*), тобто застосовується для синтаксона, який не включає його тип, її може усунути тільки спеціальна Номенклатурна комісія і саме вона дає нову назву, засновану на тому ж типовому описі.

Стаття 26.

26.1. Назву асоціації, субасоціації або варіанта слід відкинути, якщо його типовий опис настільки неповний або належить до комплексу угруповань, що його введення до певної асоціації неможливе (*nomen dubium*). Ця назва є незаконною.

Приклад: *Pinetum graminosum*.

26.2. Якщо назва асоціації *nomen dubium* (сумнівна), то назви синтаксонів, для яких ця асоціація є типом, також стають незаконними і їх слід відкинути.

26.3. У випадку *nomen dubium* назва, дана для синтаксона того самого рангу з тим же діагнозом і

тими ж межами, ґрунтується на іншому типі і є не новою назвою, а назвою нового синтаксона.

Глава XI. Виправлення помилок у назвах та їхні зміни

Стаття 27.

27.1. Назви синтаксонів змінюються тільки згідно зі ст. ст. 27–30. Дозволяється додавати до назви видові епітети відповідно до ст. ст. 8, 10, 13. Коли змінюється назва, номенклатурний тип залишається незмінним. Дата зміненої назви – дата її дійсного оприлюднення.

Стаття 28.

28.1. Слід виправляти орфографічні помилки, допущені автором назви: помилки у назвах видів, за якими названо синтаксон, а також у суфіксах і відмінкових закінченнях.

Стаття 29.

29.1. Якщо доведено, що синтаксон названий за видом, неправильно визначеним автором, то назву виду, який входить до назви синтаксона, слід замінити на правильну. Якщо при цьому виникає омонім, то застосовується ст. 24.

Глава XII. Посилання на авторство

Стаття 30.

30.1. Щоб забезпечити точне і вичерпне позначення назви синтаксона, необхідно посилатися на прізвище автора (авторів), які вперше валідно опублікували або валідизували цю назву, разом із вказівкою року валідної публікації чи валідизації.

Порада 30а. У всіх публікаціях назву синтаксона варто супроводжувати посиланням на його авторство хоча б один раз.

Порада 30б. У посиланнях на авторство прізвище (прізвища) автора (авторів) можна наводити за скороченою формою, якщо це не спричинює двозначності.

Порада 30в. У цитуванні назв, оприлюднених спільно двома авторами, слід вказувати обидва прізвища; якщо більше двох авторів, то варто обмежитися прізвищем першого з них і словами "та ін., і др., et al."

Стаття 31.

31.1. У разі зміни в описі синтаксона, що не спричинює його вилучення з номенклатурного типу, а також доповнення або зміни його діагностичних ознак, первинне посилання на авторство цього синтаксона залишається незмінним доти, доки незмінна його коректна назва.

Стаття 32.

32.1. У випадку виправлення орфографічних помилок, як і усунення омонімії, прізвище автора та рік внесення ним виправлень не вказуються.

32.2. У разі виправлення таксономічних помилок прізвище автора, що змінив назву, і рік ефективної публікації виправлення ставиться після первинного посилання на авторство і поєднується скороченням "corr" (correxit).

Стаття 33.

33.1. У назвах, опублікованих за порядком визнаної заміни (помеп повит, див. ст. ст. 18–20), первинне посилання на авторство береться в дужки і міститься перед посиланням на авторство нової назви.

Глава XIII. Номенклатурна комісія

Стаття 34.

34.1. До компетенції Номенклатурної комісії входять питання найменування синтаксонів у випадках, спеціально обумовлених у цьому Кодексі, розробка і подання проектів змін до Кодексу.

Стаття 35.

35.1. Номенклатурна комісія створюється рішенням пленарного засідання секції геоботаніки Делегатського з'їзду Українського ботанічного товариства з членів товариства, які керуються в своїй роботі цим Кодексом.

Частина IV. ПОЛОЖЕННЯ ДЛЯ ЗМІН ДО КОДЕКСУ

Положення I

Кодекс може змінюватися за рішенням пленарного засідання секції геоботаніки Делегатського з'їзду Українського ботанічного товариства.

Автори щиро вдячні доктору біологічних наук, проф. С.Ю. Поповичу за слушні зауваження, поради і доповнення до тексту статті.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Afanasyev D.Ia., 1968. — К.: Nauk. dumka. — 255 p. [Афанасьев Д.Я. Рослинність УРСР. Природні луки. — К.: Nauk. dumka, 1968. — 255 с.]
- Afanasyev D.Ia., Bilyk H.I., Bradis Ie.M., Hryn F.O., 1956. — Ukr. botan. zhurn. — 13 (4). — P. 63–82 [Афанасьев Д.Я., Білик Г.І., Брадїс Є.М., Гринь Ф.О. Класифікація рослинності Української РСР // Укр. ботан. журн. — 1956. — 13(4). — С. 63–82].
- Barkman J.J., Moravec J., Rauschert S. Code of phytosociological nomenclature // Vegetatio. — 1986. — 67 (3). — P. 145–158.

- Bradis Ie.M., Bachurina H.F., 1969. — К.: Nauk. dumka. — 242 p. [Брадїс Є.М., Бачурїна Г.Ф. Рослинність УРСР. Болота УРСР. — К.: Nauk. dumka, 1969. — 242 с.]
- Dzheffri Ch., 1980. — М.: Мир. — 120 p. [Джеффри Ч. Биологическая номенклатура. — М.: Мир, 1980. — 120 с.]
- Mezhdunarodnyy kodeks botanicheskoy nomenklatury, 1974. — L.: Nauka. — 270 p. [Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый Одиннадцатым международным ботаническим конгрессом. — Сизтл, 1969. — Л.: Наука, 1974. — 270 с.]
- Mezhdunarodnyy kodeks botanicheskoy nomenklatury, 1996. — SPb.: BIN RAN, Mir i semya-95. — 191 p. [Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый Пятнадцатым международным ботаническим конгрессом. — Иокогама, 1993 / Пер. с англ. Т.В. Егоровой, В.Н. Гладковой. — СПб.: БИН РАН, Мир и семья-95, 1996. — 191 с.]
- Neshataev V.Yu., 1989. — L.: VBO. — 22 p. [Нешатаев В.Ю. Проект Всесоюзного кодекса фитоценологической номенклатуры. — Л.: ВБО, 1989. — 22 с.]
- Neshataev Yu. N., 2001a. — Rastitelnost Rossii. — № 1. — P. 57–61. [Нешатаев Ю.Н. О некоторых задачах и методах классификации растительности // Растительность России. — 2001a. — № 1. — С. 57–61].
- Neshataev V.Yu., 2001b. — Rastitelnost Rossii. — №1. — P. 62–70. [Нешатаев В.Ю. Проект Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры // Растительность России. — 2001b. — № 1. — С. 62–70].
- Popovych S.Iu., 2002. — К.: Akadempriodyuka. — 228 p. [Попович С.Ю. Синфитосоэология лесів України. — К.: Академперіодика, 2002. — 228 с.]
- Prodromus rastitelnosti Ukrainy, 1989. — Kiev: Nauk. dumka. — 272 p. [Продромус растительности Украины / Ю.Р. Шеляг-Сосонко, Я.П. Дидух, Д.В. Дубына и др.; отв. ред. К.А. Малиновский / АН УССР: Ин-т ботаники им. Н.Г. Холодного. — Киев: Nauk. dumka, 1991. — 272 с.]
- Rezolyutsiya III Vsesoyuznogo soveschaniya, 1972. — L.: Nauka. — 8 p. [Резолюция III Всесоюзного совещания по классификации растительности (Ленинград, 19–22 октября, 1971 г.). — Л.: Наука, 1972. — 8 с.]
- Roslynnist URSS, 1971. — К.: Nauk. dumka. — 460 p. [Рослинність УРСР. Ліси. — К.: Nauk. dumka, 1971. — 460 с.]
- Roslynnist URSS, 1973. — К.: Nauk. dumka. — 428 p. [Рослинність УРСР. Степи, кам'яністі відслонення, піски УРСР. — К.: Nauk. dumka, 1973. — 428 с.]
- Sheliah-Sosonko Iu.R., 1974. — К.: Nauk. dumka. — 240 p. [Шеляг-Сосонко Ю.Р. Ліси формації дуба звичайного на території України та їх еволюція. — К.: Nauk. dumka, 1974. — 240 с.]
- Shelyag-Sosonko Yu.R., Osychnyuk V.V., Agndrienko T.L., 1982. — Kiev: Nauk. dumka. — 286 p. [Шеляг-Сосонко Ю.Р., Осычнюк В.В., Андриенко Т.Л. География растительного покрова Украины. — Киев: Nauk. dumka, 1982. — 286 с.]
- Slovar botanicheskikh terminov, 1984. — Kiev: Nauk. dumka. — 308 p. [Словарь ботанических терминов / Под общ. ред. И.А. Дудки. — Киев: Nauk. dumka, 1984. — 308 с.]

Weber H.T., Moravevec J., Theurillat J.-P. International Cijl of Phytosociological Nomenclatur. 3RD ED. – 2000. – J. Veg. Sci. 11. P. 739–768.

Yakubenko V.Ie., Popovych S.Iu., Hryhoriuk I.P., Melnychuk M.D., 2010. – К.: Fitosotsiotsentr. – 420 p. [Якубенко В.Є., Попович С.Ю., Григорюк І.П., Мельничук М.Д. Геоботаніка: тлумачний словник: Навч. посібник. – К.: Фітосоціоцентр, 2010. – 420 с.].

Zelena knyha Ukrainy, 2009. – К.: Alterpres. – 448 p. [Зелена книга України / За заг. ред. чл.-кор. НАН України Я.П. Дідуха – К.: Альтерпрес, 2009. – 448 с.].

Рекомендує до друку Надійшла 02.04.2015 р.
С.Л. Мосякін

Устименко П.М., Дубына Д.В. Кодекс фитоценотаксономической номенклатуры Украины (проект). – Укр. ботан. журн. – 2015. – 72(2): 103–115.

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

Авторы обосновывают проект Кодекса фитоценотаксономической номенклатуры. Отмечается, что в настоящее время при проведении исследований растительности многими украинскими ботаниками используется эколого-фитоценотический (доминантный) подход. Указывается, что до сих пор отсутствует устойчивый метод названий синтаксонов, что приводит к многочисленным ошибкам в написании и трактовке названий синтаксонов. Во избежание последующей путаницы и обеспечения простоты и корректности применения синтаксономических названий крайне нужна стабильность номенклатуры. Такой стабильности можно достичь лишь при одинаковом применении общепринятых номенклатурных правил, сформулированных в Кодексе. В статье кратко освещается история вопроса. Предлагаемый авторами проект Кодекса фитоценотаксономической номенклатуры построен по образцу проекта Всероссийского кодекса фитоценологической номенклатуры (Neshataev, 2001) с учетом традиций отечественной классификации растительности и синтаксономической номенклатуры украинской геоботанической школы. В Кодексе сформулированы номенклатурные правила единой классификационной системы растительности Украины, базирующиеся на доминантных принципах. В основу проекта Кодекса положены принципы, применяемые во всех кодексах биологических номенклатур. Структура Кодекса состоит из Преамбулы, где изложены общие положения относительно его содержания, и четырех частей. В первой части ("Определения") даны дефиниции терминов, встречающихся в тексте. Во второй части ("Принципы") изложены 8 принципов, на которых основывается система фитоценологической номенклатуры. Третья часть ("Правила и советы") является центральной, она состоит из 13 глав и 36 статей. Здесь обосновываются условия действительной публикации

названий, вопросы типификации и приоритета, образование названий и правописание синтаксонов, отклонение названий и исправление ошибок в них, а также внесение изменений, цитирование фамилий авторов, компетенции Номенклатурной комиссии. В четвертой части ("Положения по изменению Кодекса") изложены основания для внесения изменений в Кодекс.

Ключевые слова: кодекс, фитоценотаксономическая номенклатура, синтаксоны, принципы, доминантная классификация.

Ustyimenko P.M., Dubyna D.V. The Code of Phytocoenological Nomenclature of Ukraine (draft). – Ukr. Bot. J. – 2015. – 72(2): 103–115.

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

The authors substantiate publication of the draft version of the Code of Phytocoenological Nomenclature of Ukraine. It is pointed out that at present many Ukrainian botanists use ecology-phytocoenotic (dominant) approach in vegetation studies. However, there is no consistency in the usage of syntaxonomic names, which results in numerous errors in spelling and interpretation of the names of syntaxa. The authors emphasize that in order to avoid confusion and to provide simple and correct application of syntaxonomic names, the nomenclatural stability is crucial. Such stability could be achieved only under uniform application of conventional nomenclatural rules formulated in the Code. The article provides a brief history of the issue. A draft of the Code of Phytocoenological Nomenclature of Ukraine is proposed by the authors using as a pattern the All-Russian Code of Phytocoenological Nomenclature (Neshataev, 2001), taking into account traditions of the national classification of vegetation and syntaxonomic nomenclature of the Ukrainian geobotanical school. In the Code there have been formulated the nomenclatural rules of a unified classification system of Ukraine's vegetation on dominant bases. The principles applied in other codes of biological nomenclature are taken as a basis of the draft. The Code structure consists of the Preamble with general provisions, and four parts. The first part, «Definitions», presents term definitions occurring in the text. In the second part, «Principles», there are eight principles, which form the basis of phytocoenotic nomenclature. The third part, «Rules and Recommendations», is the central one and consists of 13 chapters and 36 articles. Here the conditions of valid name publication, typification and priority, name formation and syntaxa orthography, rejection of names and error correction in names and their change, citation of authors' names, competence of the Nomenclature Commission are justified. The fourth part, «Provisions on Changes of the Code», provides statements on the modifications to the Code.

Key words: Code, phytocoenological nomenclature, syntaxa, principles, dominant classification.

В.Б. НЕБЕСНИЙ¹, Г.А. ГРОДЗИНСЬКА²

¹Інститут еволюційної екології НАН України
вул. акад. Лебедева, 37, м. Київ, 03143, Україна
nebvit@gmail.com

²Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01601, Україна
agrodz@ukr.net

ОЦІНКА ТЕХНОГЕННОГО ЗАБРУДНЕННЯ м. КИЄВА ЗА СПЕКТРАЛЬНИМИ ВІДБИВНИМИ ХАРАКТЕРИСТИКАМИ ЛИСТКІВ *TILIA CORDATA* (*TILIACEAE*)

Небесний В.Б., Гродзинська Г.А. Оцінка техногенного забруднення м. Києва за спектральними відбивними характеристиками листків *Tilia cordata* (*Tiliaceae*). – Укр. ботан. журн. – 2015. – 72(2): 116–121.

Для комплексної оцінки техногенного забруднення м. Києва використовували спектрофотометричний метод вимірювання відбивних характеристик листків біоіндикаторного виду *Tilia cordata* Mill. Як найбільш інформативний показник, що визначає стан рослини (за ступенем пригнічення фотосинтезу), обраний індекс стресу (зворотний вегетаційний індекс). Дослідження відбивних характеристик понад 500 листків *Tilia cordata* з 17 локалітетів 7 адміністративних районів м. Києва дали змогу визначити тенденцію зростання індексу стресу за градієнтом інтенсивності транспортного потоку. На основі отриманих результатів рекомендовано застосування даного методу для екологічного моніторингу якості довкілля, оперативного оцінювання екологічних змін в урбоекосистемах.

Ключові слова: *Tilia cordata*, урбоекосистеми, техногенне забруднення, індекс стресу

Вступ

Урбанізовані території вирізняються своєрідністю екологічних факторів, комплексом техногенних впливів, що призводять до суттєвої трансформації довкілля. Рослини вважаються надійними індикаторами забруднення навколишнього природного середовища токсичними речовинами, оскільки вони змушені адаптуватися до стресу шляхом фізіолого-біохімічних та анатомо-морфологічних перебудов організму. Фіксація й оцінка цих змін, які можуть реєструватися вже на ранніх стадіях деградації, дають достовірну картину умов місцезростання рослин і віддзеркалюють стан міського середовища (Nikolaevskii, 1999; Maidebura, 2006; Lutsyshyn, 2010; Didukh, 2012). Упродовж останніх десятиліть посилення впливу негативних факторів, характерних для урбанізованих територій, спричиняє ослаблення рослинності, передчасне старіння, зниження її продуктивності, ураження хворобами, шкідниками і, насамкінець, загибель насаджень.

Кількість екологічно чистих зон і парків як у межах міської смуги, так і на прилеглих територіях, невпинно зменшується, і вони набувають дедалі більшої цінності (Andreeva, 2006).

Найпоширенішими та найнебезпечнішими для екологічного стану ґрунтів і вод урбанізованих територій є забруднення їх важкими металами. Відомо, що насичення ґрунту солями важких металів нерідко призводить до загибелі рослинних угруповань (Artamonov, 1986). Наслідком забруднення атмосферного повітря та ґрунту є зміна пігментного складу рослин, що, в свою чергу, проявляється в змінах оптичних властивостей (Andreeva, 2006 b). При цьому також змінюються спектральні відбивні характеристики рослинності, що дає змогу використовувати їх з метою біоіндикації рівнів техногенного забруднення. Комплексний аналіз змін цих параметрів може слугувати основою для розробки дистанційних методів діагностики стану урбоекосистем (Andreeva, 2006b; Andreeva, 2007).

Низкою дослідників доведено існування залежності між зміною оптичних параметрів зелених рослин і їхнім фізіологічним станом. Зокрема встановлено, що спектральні коефіцієнти відбиття зелених листків корелюють із рівнем їх фотосинтетичної активності (Kondratev, 1982; Levanchuk, 2005). Оскільки процес фотосинтезу дуже чутливо реагує на вплив факторів зовнішнього середовища, за зміною його інтенсивності можна визначити реакцію рослин на стресори, зокрема на забруднення повітря (Andreev, 2013; Khavaninzadeh et al., 2014).

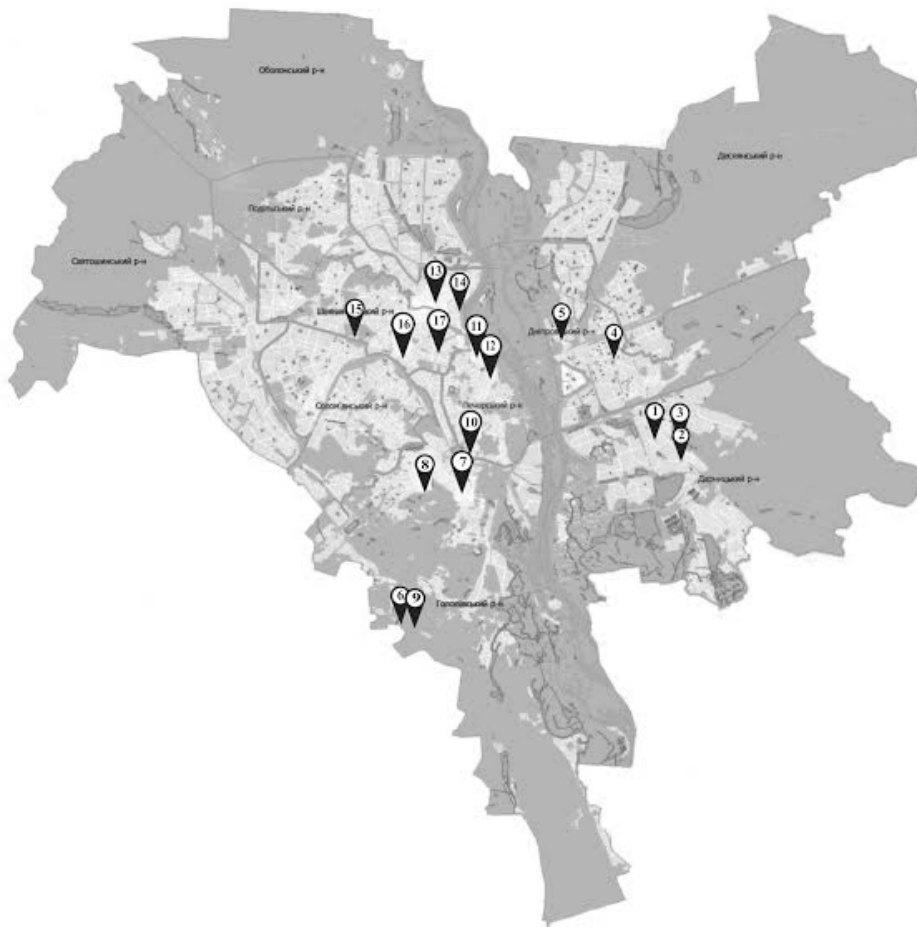


Рис. 1. Схема відбору проб у м. Києві (2014 р.):

Дарницький р-н – (1) вул. архітектора Вербицького, 6; (2) Харківське шосе, 180/21; (3) Харківське шосе, 129;

Деснянський р-н – (4) вул. Магнітогорська, 1 (ВАТ «Хімволокно»);

Дніпровський р-н – (5) вул. Луначарського;

Голосіївський р-н – (6) вул. Метрологічна, 4–12; (7) проспект Науки, 32; (8) проспект Голосіївський, 88; (9) Парк-пам'ятка садово-паркового мистецтва «Феофанія»;

Печерський р-н – (10) бульвар Дружби народів; (11) вул. Грушевського, 6; (12) Маріїнський парк;

Подільський р-н – (13) вул. Верхній Вал, 4–6; (14) вул. Набережно-Хрещатицька, 35 і вул. Хорива, 50;

Шевченківський р-н – (15) парк ім. О.С. Пушкіна; (16) проспект Перемоги, 4; (17) вул. Хрещатик (ріг вул. Прорізної).

Fig.1. Sampling sites in Kyiv (2014)

Symbols indicate:

Darnitskiy district – (1) Arkhitektor Verbytskyi St., 6; (2) Kharkiv Highway 180/21 ; (3) Kharkiv Highway, 129 ;

Desnyanskiy district – (4) Magnitogorska St., 1 (JSC"Khimvolokno");

Dniprovskiy district – (5) Lunacharsky St.;

Holosiivskiy district – (6) Metrologichna St., 4–12; (7) Nauki Ave., 32; (8) Holosiivskiy Ave., 88; (9) Park Feofania;

Pecherskiy district – (10) Druzhby Narodiv Blvd.; (11) Grushevskogo St., 6; (12) Mariinsky Park ;

Podilskiy district – (13) Verkhniy Val St., 4–6; (14) Naberezhno-Khreshchatytska St., 35; Khoryva St., 50;

Shevchenkivskiy district – (15) Pushkin park; (16) Peremogi Ave., 4 ; (17) Khreshchatyk St.(at the corner of Prorizna St.)

Метою нашого дослідження була оцінка стану біоіндикаторного виду — *Tilia cordata* Mill., що зростає в межах м. Києва, за аналізом зміни спектральних відбивних характеристик її листа.

Об'єкти та методи дослідження

Ми дослідили понад 500 зразків листків *T. cordata* з 17 локалітетів (із різним ступенем антропогенного і техногенного забруднення) в межах м. Києва (рис.1).

Для комплексної оцінки техногенного впливу застосували спектрофотометричний метод, заснований на вимірюванні біологічних реакцій рослин (Levanchuk, 2005). З метою реєстрації цих реакцій використовували польовий фотометр ПФ-8, принцип роботи якого полягає у здатності досліджуваних об'єктів вибірково відбивати променеву енергію в характерних ділянках спектра. Спектральні діапазони фотометра підібрані таким чином, щоби вони відповідали основним фізіологічним процесам, які відбуваються в рослинах (Surin, 1998).

Як найбільш інформативний показник ми обрали індекс стресу (зворотний вегетаційний індекс), що характеризує стан рослини та визначає ступінь пригнічення фотосинтезу. Загалом нині відомо близько 160 варіантів вегетаційних індексів (Cherapanov, 2009). Їх обирають експериментально (емпіричним шляхом), виходячи з відомих особливостей кривих спектральної відбивної здатності рослинності та ґрунтів. Розрахунок більшої частини вегетаційних індексів ґрунтується на кількох найстабільніших (які не залежать від інших факторів) ділянках кривої спектральної відбивної здатності рослин. На червону зону спектра (0,62–0,75 мкм) припадає максимум поглинання сонячної радіації хлорофілом, у зеленій зоні (0,55 мкм) відбиття пов'язане з пігментним складом листка, у ближній інфрачервоній (0,75–1,30 мкм) фіксується максимальне відбиття енергії клітинною структурою листка. А.С. Черепанов і О.Г. Дружиніна (Cherapanov, Druzhinina, 2009) відзначають, що висока фотосинтетична активність (пов'язана, як правило, зі збільшенням фітомаси) призводить до нижчих коефіцієнтів відбиття у червоній зоні спектра і до більших значень у ближній інфрачервоній. Як відомо, співвідношення цих показників уможливорює чітке відокремлення рослинності від інших природних об'єктів (Motohka et al., 2010).

Спектральні коефіцієнти відбиття (СКВ) листків *T. cordata* вимірювались у зеленій – R1 (551,9 нм), червоній – R2 (656,8 нм) та ближній інфрачервоній – R3 (802,0 нм) зонах спектра. Вимірюваний коефіцієнт відбиття в зазначених спектральних діапазонах коливався в межах від 0 до 1. Наведена гранична відносна похибка вимірювань становила близько 2,3 %. На основі виконаних вимірювань ми розраховували індекс стресу за формулою $IC=R1/R3$, який чисельно характеризує ступінь пригнічення рослин (Surin, 2011).

Результати досліджень та їх обговорення

Обраний нами індекс стресу (IC), з одного боку, є індикатором стану рослини, а з другого – слугує мірою антропогенного навантаження на рослини і, відповідно, на середовище їхнього існування. Цей показник особливо зручний для дослідження комплексного антропогенного впливу (забруднення ґрунту й атмосфери) на екосистему. За низьких значень IC продуктивність фотосинтезу вища і, відповідно, кращим є стан екосистеми загалом.

Для проведення моніторингу ми обрали місця збору зразків із різною передбачуваною інтенсивністю антропогенного навантаження. Наші дослідження показали, що місцезростання з інтенсивним транспортним навантаженням (проспект Науки, проспект Перемоги, вул. Набережно-Хрещатицька, Голосіївський проспект), а також вул. Грушевського (під час лютневих подій 2014 р. тут у докільця викидалися продукти згорання автомобільних шин) належать до зони сильного забруднення. Індекси стресу там перебували в межах від 0,230 до 0,240 (рис. 2).

Зона середнього забруднення була розділена на дві підзони, до першої з яких ми віднесли вул. Метрологічну, вул. Верхній Вал, Харківське шосе (вздовж магістралі) та парк імені О.С. Пушкіна зі значеннями індексу стресу від 0,215 до 0,219. Зауважимо, що до проведення вимірювань зазначений парк ми розглядали як зону з потенційно слабким антропогенним навантаженням. Проте отримані дані свідчать про суттєвий вплив на стан обраного біоіндикатора (*T. cordata*) близького розташування досліджуваного об'єкта до проспекта Перемоги та промзони заводу «Більшовик» (значення IC – 0,216).

Для другої підзони – бульвар Дружби народів, вул. Хрещатик, Маріїнський парк, вул. Луначарського, вул. архітектора Вербицького – індекс стресу був у діапазоні 0,187 – 0,201.

Слабкий рівень антропогенного навантаження виявлений на Харківському шосе (відстань від траси – 20 м, у дворі житлового будинку), вул. Магнітогорській і в парку-пам'ятці садово-паркового мистецтва (ППСПМ) «Феофанія»: тут значення IC коливалися від 0,137 до 0,167.

Таким чином, результати проведеного дослідження спектральних відбивних характеристик біоіндикаторного виду *Tilia cordata* виявили тенденцію до зростання індексу стресу за градієнтом інтенсивності транспортного потоку в м. Києві.

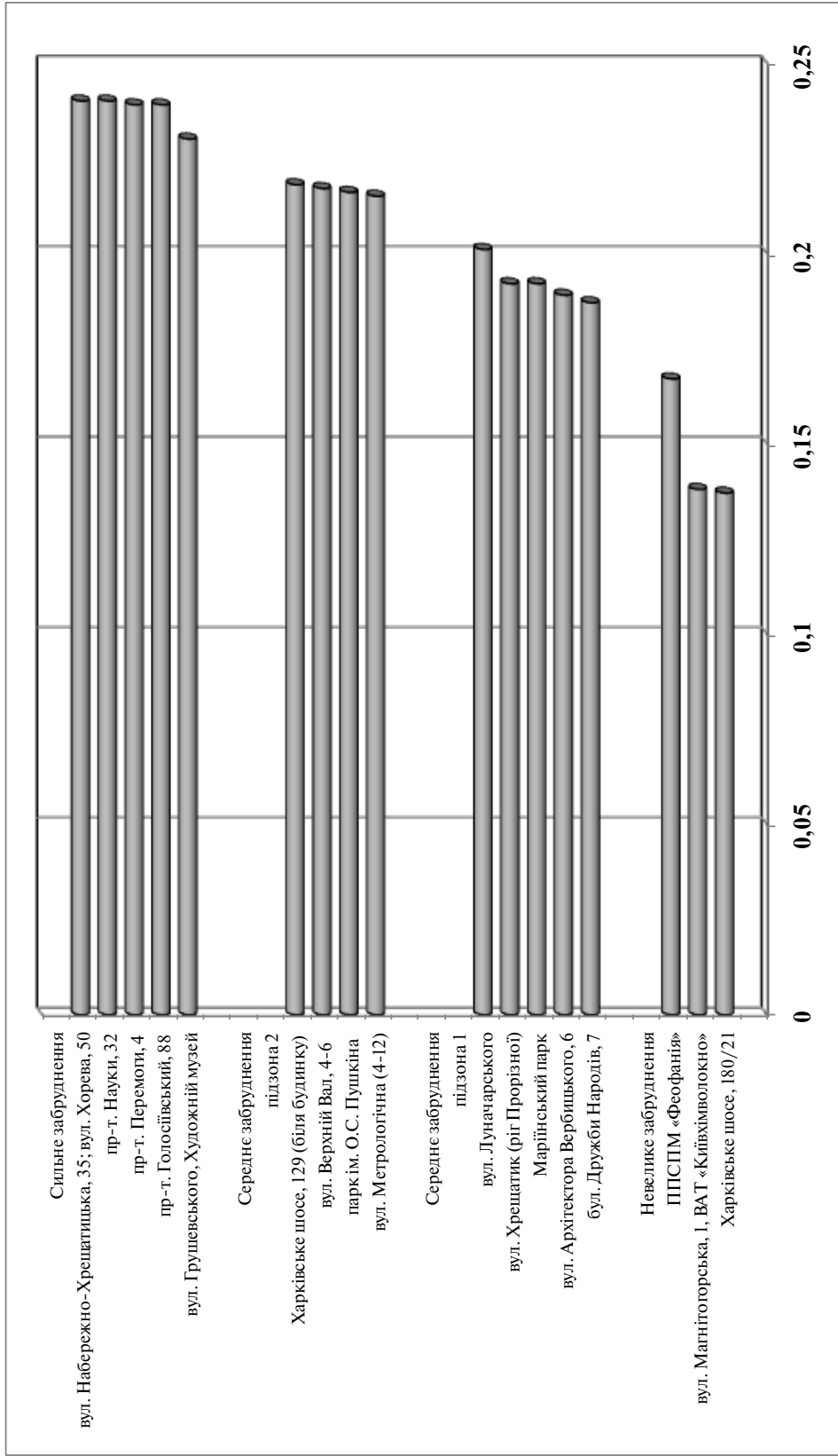


Рис. 2. Зонування техногенного навантаження м. Києва за індексом стресу (2014 р.)
 Fig. 2. Anthropogenic pressure zoning of Kyiv by a stress index (2014)

Отже, біоіндикація стану довкілля за спектральними характеристиками листків *T. cordata* є інноваційним перспективним методом (*in situ*) контролю за станом довкілля.

Висновки

1. Дослідження спектральних відбивних характеристик біоіндикаторного виду *Tilia cordata* уможливило виявлення тенденції зростання індексу стресу за градієнтом інтенсивності транспортного потоку в м. Києві.
2. Використання методу дає можливість на основі оптичних вимірювань фіксувати і вивчати стадійність реакцій рослин на дію природних та антропогенних стресорів, діагностувати адаптаційну фазу, фазу порушеної стійкості та фазу незворотних змін, кожній із яких притаманні свої фізіологічні механізми пригнічення та закономірності накопичення полютантів.
3. Отримані результати дають підстави рекомендувати метод визначення індексу стресу рослин для екологічного моніторингу якості довкілля, можливості оперативно оцінювати екологічні зміни та своєчасно реагувати на негативні техногенні впливи.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Andreeva A.V., Buznikov A.A., Timofeev A.A., Alekseeva-Popova N.V., Beliaeva A.I.*, 2006. – *Sovremen. problemy distantsion. zondirovaniia Zemli iz Kosmosa: Fiz. osnovy, metody i tekhnol. monitoringa okruzhaiushchei sredy, potencialno opasnykh iavlenii i obektov.* – Вып. 3. – 2. – P. 265–270 [*Андреева А.В., Бузников А.А., Тимофеев А.А., Алексеева-Попова Н.В., Беляева А.И.* Оценка экологического состояния окружающей среды по спектрам отражения индикаторных видов растительности // *Современ. проблемы дистанцион. зондирования Земли из Космоса: Физ. основы, методы и технол. мониторинга окружающей среды, потенциально опасных явлений и объектов.* – 2006. – Вып. 3. – Т. 2. – С. 265–270].
- Andreeva A.V., Buznikov A.A., Timofeev A.A., Skriabin S.V.*, 2006. – *Izv. SPbGETU «LETI».* – Вып.1.– P. 31–38 [*Андреева А.В., Бузников А.А., Тимофеев А.А., Скрябин С.В.* Спектральные исследования техногенной нагрузки на растительность мегаполисов // *Изв. СПбГЭТУ «ЛЭТИ».* – 2006. – Вып.1. – С. 31–38].
- Andreeva A.V., Buznikov A.A., Skriabin S.V., Timofeev A.A., Alekseeva-Popova N.V., Beliaeva A.I.*, 2007. – *Sovremen. problemy distantsionnogo zondirovaniia Zemli iz Kosmosa.* – Вып. 4. – 2. – P. 175–182 [*Андреева А.В., Бузников А.А., Скрябин С.В., Тимофеев А.А., Алексеева-Попова Н.В., Беляева А.И.* Исследование характера изменения оптических характеристик растительности под воздействием тяжелых металлов для разработки метода дистанционной диагностики загрязнения // *Современ. проблемы дистанцион. зондирования Земли из Космоса.* – 2007. – Вып. 4. – Т. 2. – С. 175–182].
- Andreev D.N.*, 2013. – *Biodiagnostika v ekol. otcenke pochv i sopredelnykh sred. Tez. dokl. Mezhdunar. konf. (4–6 fevralia 2013, Moskva).* – P. 12 [*Андреев Д.Н.* Биоиндикация состояния окружающей среды по флуоресценции хлорофилла хвои сосны обыкновенной // *Биодиагностика в экол. оценке почв и сопредельных сред: Тез. докл. Междунар. конф. (4–6 февраля 2013 г., г. Москва).* – С. 12].
- Artamonov V.I.*, 1986. – М.: Наука. – 86 p. [*Артамонов В.И.* Растения и чистота природной среды. – М.: Наука, 1986. – 86 с.].
- Cherepanov A.S., Druzhinina E.G.*, 2009. – *Geomatika.* – № 3. – P. 28–32 [*Черепанов А.С., Дружинина Е.Г.* Спектральные свойства растительности и вегетационные индексы // *Геоматика.* – 2009. – № 3. – С. 28–32].
- Didukh Ya.P.*, 2012. – К.: Nauk. dumka. – 344 p. [*Дідух Я.П.* Основы біоіндикації. – К.: Наук. думка, 2012. – 344 с.].
- Khavaninzadeh A.R., Veroustraete F., Buytaert J.A.N., Samson R.* Leaf injury symptoms of *Tilia* sp. as an indicator of urban habitat quality // *Ecol. indicators.* – 2014. – 41. – P. 58–64.
- Kondratev K.Ia., Fedchenko P.P.*, 1982. – Л.: Gidrometeoizdat. – 216 p. [*Кондратьев К.Я., Федченко П.П.* Спектральная отражательная способность и распознавание растительности. – Л.: Гидрометеоздат, 1982. – 216 с.].
- Levanchuk A.V., Kopytenkova O.I., Nekhoroshev A.S., Gaiko I.I.*, 2005. – *Uspekhi sovremen. estestvoznaniia.* – № 9. – P. 59–61 [*Леванчук А.В., Копытенкова О.И., Нехорошев А.С., Гайко И.И.* Метод контроля качества среды обитания в мегаполисе // *Успехи современ. естествознания.* – 2005. – № 9. – С. 59–61].
- Lutsyshyn O.H., Radchenko V.H., Palapa N.V., Yavorovskiy P.P.*, 2010. – *Dop. NAN Ukrainy.* – № 6. – P. 180–187 [*Луцишин О.Г., Радченко В.Г., Палапа Н.В., Яворовський П.П.* Макроморфологічні зміни реакції-відповіді рослинних організмів деревних вуличних насаджень Київського мегаполіса при стресовому рівні техногенного забруднення // *Доп. НАН України.* – 2010. – № 6. – С. 180–187].
- Maidebura I.S.*, 2006. – *Vliianie zagriazneniia vozdushnogo basseina goroda Kaliningrada na anatomo-morfologicheskie i biokhimicheskie pokazateli drevesnykh rastenii: Avtoref. dis... kand. biol. nauk.* – Kaliningrad. – 22 p. [*Майдебуря И.С.* Влияние загрязнения воздушного бассейна города Калининграда на анатомо-морфологические и биохимические показатели древесных растений: Автореф. дис... канд. биол. наук. – Калининград, 2006. – 22 с.].
- Motohka T., Nasahara K.N., Oguma H., Tsuchida S.* Applicability of Green-Red Vegetation Index for remote sensing of vegetation phenology // *Remote Sensing.* – 2010. – 2. – P. 2369–2387.

Nikolaevskii V.S., 1999. — М.: MGUL. — 193 p. [*Николаевский В.С.* Экологическая оценка загрязнения среды и состояние наземных экосистем методами фитоиндикаций. — М.: МГУЛ, 1999. — 193 с.].

Surin V.G., 1998. — Issled. Zemli iz Kosmosa. — № 4. — P. 38–44 [*Сурин В.Г.* Метод полевой прецизионной фотометрии для интерпретации геохимических аномалий // Исслед. Земли из Космоса. — 1998. — № 4. — С. 38–44].

Surin V.G., 2011. — Agrofizika. — № 2. — P. 39–49 [*Сурин В.Г.* Активные оптические тестеры для информационного обеспечения точного земледелия, точного животноводства и экологической безопасности // Агрофизика. — 2011. — № 2. — С. 39–49].

Рекомендує до друку
О.К. Золотарьова

Надійшла 17.02.2015 р.

Небесный В.Б.¹, Гродзинская А.А.² **Оценка техногенного загрязнения г. Киева по спектральным отражательным характеристикам листьев *Tilia cordata* (Tiliaceae).** — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(2): 116–121.

¹Институт эволюционной экологии НАН Украины, г. Киев

²Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

Для комплексной оценки техногенного загрязнения г. Киева использовали спектрофотометрический метод измерения отражательных характеристик листьев биоиндикаторного вида *Tilia cordata* Mill. Как наиболее информативный показатель, определяющий состояние растения (по степени угнетения фотосинтеза), был выбран индекс стресса (обратный вегетационный индекс). Исследования отражательных характеристик бо-

лее 500 листовых пластинок *T. cordata* из 17 локалитетов семи административных районов г. Киева позволили выявить тенденцию к увеличению индекса стресса по градиенту интенсивности транспортного потока. На основе полученных результатов рекомендуется использование данного метода для экологического мониторинга качества среды, оперативной оценки актуальных экологических изменений в урбоэкосистемах.

Ключевые слова: *Tilia cordata*, урбоэкосистемы, техногенное загрязнение, индекс стресса.

Nebesnyi V.B.¹, Grodzynska G.A.² **An assessment of industrial pollution of Kyiv with the spectral reflection of *Tilia cordata* (Tiliaceae) leaves.** — Ukr. Bot. J. — 2015. — 72(2): 116–121.

¹Institute for Evolutionary Ecology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

²M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

Complex estimation of industrial pollution in Kyiv using spectrophotometric method for measuring the reflection characteristics of leaves of a bioindicator species, *Tilia cordata* Mill., was held. As the most informative indicator that determines the state of the plant (by inhibition of the photosynthesis), we selected the index of stress (reverse vegetation index). Studies on reflective characteristics of more than 500 leaves of *T. cordata* from 17 habitats in 7 administrative districts of Kyiv has revealed a trend of increasing index of stress along the gradient of traffic intensity. On the base of obtained results it is recommended to use this method for monitoring of environmental quality and rapid assessment of current environmental changes in urban ecosystems.

Key words: *Tilia cordata*, urban ecosystem, industrial pollution, index of stress.



<http://dx.doi.org/10.15407/ukrbotj72.02.122>

А.П. ЛЬЇНСЬКА

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01601, Україна

СПЕКТРИ МОРФОЛОГІЧНИХ ОЗНАК *BRASSICACEAE* S. L.: СУЦВІТТЯ, КВІТКА

Льїнська А.П. Спектри морфологічних ознак Brassicaceae s. l.: суцвіття, квітка. – Укр. ботан. журн. – 2015. – 72(2): 122–134.

Досліджені спектри морфологічних ознак суцвіття та квітки рослин трьох близькоспоріднених родин – *Capparaceae*, *Cleomaceae* та *Brassicaceae* s. str. або *Brassicaceae* s. l. (альтернативна точка зору). Основна увага приділена таким ознакам суцвіття: тип, характер галуження, кількість квіток в одному суцвітті, наявність (відсутність) приквіток. Для аналізу будови квітки використані здебільшого такі ознаки: тип симетрії, форма і тривалість існування чашолистків, форма, характер розвитку та розмір пелюсток, особливості будови квіткаложа та нектарних структур, конструкція андроцею, будова й особливості розвитку гінцею, характер цвітіння та запилення квітки. З'ясовано, що в усіх трьох родинках однаковим є тип суцвіття – китиця. Провідними напрямками еволюційної трансформації китиці *Brassicaceae* s. l. були редукція до однієї квітки та полімеризація – збільшення кількості квіток в одному суцвітті. Обидва модули морфологічної зміни китиці спостерігаються як у *Cleomaceae*, так і в *Brassicaceae* s. str. Припускається, що збіднення китиці є наслідком адаптації рослин до аридних і криофільних умов існування. Розвиток інтеркалярних і брактеозних суцвіть, дуже характерних для *Cleomaceae* і рідкісних – для *Brassicaceae* s. str., у дослідженій групі родин є, мабуть, вторинним. Можна припустити, що впродовж еволюції зменшувалася пластичність структурних елементів квітки *Brassicaceae* s. l. та відбувалася їхня олігомеризація, що обумовило уніфікацію морфологічних ознак, яка найвизрашніша в *Brassicaceae* s. str. Різний перебіг цвітіння протягом доби (переважно вночі – в *Capparaceae*, здебільшого вдень – у *Brassicaceae* s. str. і в різний час доби – в *Cleomaceae*) спричинений, мабуть, вимогами до певних показників температурного режиму та вологості повітря, а також адаптацією до тих чи інших запилювачів. Для *Brassicaceae* s. l. найхарактерніші три способи запилення – перехресне, комбіноване та самозапилення. Перехресне запилення в кожній із трьох досліджених родин досягається розвитком неоднакових структурних елементів квітки: в каперцевих і клеомових воно забезпечується формуванням гінофора, андрофора або андрогінофора, а в хрестоцвітних – розвитком довгого стовпчика зав'язі.

Ключові слова: *Capparaceae*, *Cleomaceae*, *Brassicaceae*, морфологія, суцвіття, квітка, цвітіння, запилення

Вступ

Діапазони мінливості морфологічних ознак вегетативних органів рослин *Brassicaceae* s. l. нами вже досліджувалися (Піинська, 2015). З'ясовано, що для кожної із трьох близькоспоріднених родин, *Capparaceae* Juss., *Cleomaceae* Bercht. et J. Presl та *Brassicaceae* Juss. (або *Brassicaceae* s. l.), характерні широкі амплітуди варіювання морфологічних ознак вегетативних органів рослин, які частково перекриваються на рівні родин, а також, що типові та рідкісні ознаки кожної дослідженої родини не тотожні. Для частини видів *Brassicaceae* s. str., окрім того, виділений комплекс структурних ознак,

© А.П. ЛЬЇНСЬКА, 2015

які відсутні в двох інших родинках. Отримані дані уможливили окреслити вірогідні напрями морфологічної еволюції *Brassicaceae* s. l. і припустити, що основними факторами еволюційних структурних змін їхніх вегетативних органів були інтенсифікація росту й розвитку, редукційні процеси, а також відхилення від попереднього перебігу онтогенезу рослин, спричинені пристосуванням до сезонно-сухих умов тропіків і субтропіків (*Cleomaceae*) та континентального клімату помірної зони (*Brassicaceae* s. str.). В останній родині спостерігається більше ознак високої спеціалізації, порівняно з двома іншими родинками, що обумовлено, мабуть, розселенням хрестоцвітних не тільки в ксерофільні, а й у криофільні біотопи.

Мета цієї праці – визначити спектри основних морфологічних ознак суцвіття та квітки на рівні родин *Capparaceae*, *Cleomaceae* і *Brassicaceae* s. str. та з'ясувати головні модули їхніх структурних перебудов у хрестоцвітих за широкого і вузького трактування їхнього обсягу.

Об'єкти та методи дослідження

Об'єктами дослідження були види родин *Capparaceae*, *Cleomaceae* та *Brassicaceae*. Для порівняльного аналізу морфологічних ознак суцвіття та квітки (наведені в таблиці) використані літературні дані та матеріали гербарних колекцій, що зберігаються в Гербарії Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (КИ). Розглянуті також окремі біологічні особливості рослин, пов'язані з функціонуванням квіток досліджуваних родин.

Результати досліджень та їх обговорення

Суцвіття (див. таблицю). Для всіх трьох родин характерні термінальні, або піхвові китиці, які можуть бути дуже видовженими чи доволі короткими, зонтико- чи щиткоподібними, або аксиллярні поодинокі квітки з приквітками чи без них.

У родині *Capparaceae* переважають піхвові, часто щитко- або зонтикоподібні малоквіткові (2–10 квіток) китиці, щитки, майже зонтики або складні, волотеподібні суцвіття, що сформовані на основі симподіального галузнення, чи аксиллярні поодинокі квітки. Структура суцвіть у деяких, особливо багатовидових, родах може бути доволі різноманітною, як, наприклад, у роді *Capparis* L., що охоплює майже 250 видів (Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891; Fedorov, Artiushenko, 1979; Vasilchenko, 1981; Toelken, 1986; Zhang, Tucker, 2008 a, b; Cornejo, 2009; Takhtajan, 2009; Tucker, 2010). В інших, особливо оліготипних, структура суцвіть одноманітна. В роді *Cadaba* Forssk. (30 видів), наприклад, переважають термінальні китиці. Приквітки в каперецевих якщо розвинені, то дрібні й рано опадають або й зовсім відсутні. Взагалі в цій родині домінують аксиллярні й малоквіткові китиці. Невелика кількість квіток в одному суцвітті видів розглядуваної родини компенсується численними суцвіттями на одній рослині, що характерно для багатьох дерев і кущів, незалежно від їхньої таксономічної підпорядкованості.

Суцвіття клеомових зазвичай прості, вони термінальні або аксиллярні. Кількість квіток в одному суцвітті доволі варіабельна, але переважають багатоквіткові видовжені китиці, наприклад, у родах *Tarenaya* Raf., *Cleome* L. і *Cleomella* DC. Зрідка вісь суцвіття може бути дуже короткою, й тоді китиця нагадує голівку, як у пустельного *Oxystylis lutea* Torr. et Frém. Характерна особливість китиць цієї родини – розвиток простих листкоподібних або трійчато-листкоподібних приквіток, що в дуже небагатьох видів можуть бути відсутні (Pax, 1891; Kers, 2003; Zhang, Tucker, 2008b; Takhtajan, 2009; Tucker, 2010; Tucker, Vanderpool, 2010). Також у цій родині поширені інтеркалярні суцвіття, меристема яких декілька разів може трансформуватися з вегетативної в генеративну і навпаки (Fedorova, 2008; Endress, 2010). До найхарактерніших ознак суцвіть цієї родини можна віднести домінування термінальних або інтеркалярних китиць і розвиток виразних приквіток.

У хрестоцвітих суцвіття (китиці) зазвичай термінальні, прості, складні чи складені, видовжені або дуже короткі; у видів аридних місцезростань – часто різною мірою редуковані. Китиці можуть бути аксиллярні (наприклад, *Aurinia saxatilis* Desv. у флорі України) чи інтеркалярні (тільки *Heliophila* L.) або редуковані до однієї квітки. Приквітки в родині *Brassicaceae* s. str. не належать до дуже поширених і характерних ознак, на відміну від *Cleomaceae*. Вони розвиваються зазвичай спорадично й властиві найчастіше суцвіттям окремих видів різних родів, наприклад, *Kibera supina* (L.) Adans., *K. gallica* (Willd.) V.I. Dorof., *Barbarea bracteosa* Guss., *Sisymbrium confertum* Steven ex Turcz., *Malcolmia orsiniana* Ten., *Enarthrocarpus arcuatus* Labill., *E. lyratus* DC., *E. pterocarpus* DC. тощо (Bush, 1939; Kotov, 1979; Fedorov, Artiushenko, 1979; Ball, Heywood, Akeroyd, 1993; Dorofeev, 2003; Al-Shehbaz, 2010, 2012a, b). Отже, типове суцвіття хрестоцвітих – це термінальна, проста або складна, видовжена чи коротка та редукована китиця без приквіток.

Наведені дані показують, що основними напрямами структурної зміни суцвіть *Brassicaceae* s. l. були редукція китиць до однієї квітки, з одного боку, а з другого – полімеризація, тобто збільшення кількості квіток в одному суцвітті. Характерно, що обидва модули морфологічної еволюції суцвіття спостерігаються як у *Cleomaceae*, так і в *Brassica-*

Спектри основних морфологічних ознак суцвіття та квіток *Brassicaceae* s. l. (*Capparaceae*, *Cleomaceae*, *Brassicaceae* s. str.)*

<i>Capparaceae</i>	<i>Cleomaceae</i>	<i>Brassicaceae</i> s. str.
<i>Суцвіття</i>		
рацемозне, просте; аксиллярне, термінальне; малоквіткове (2–10 квіток) або квіткі поодинокі (рідко)	рацемозне, просте; термінальне, інтеркалярне, аксиллярне; багатоквіткове або квіткі поодинокі аксиллярні	рацемозне, просте, складне чи складене; термінальне, аксиллярне (рідко), інтеркалярне (тільки <i>Helioiphila</i>); мало-, багатоквіткове або квіткі поодинокі
<i>Приквітки</i>		
наявні (дрібні та рано опадають) чи відсутні	наявні (однолісті або трійчасті) чи відсутні (рідко)	відсутні чи розвинені (спорадично, дуже рідко)
<i>Квітки</i>		
великі (часто), дрібні (зрідка); актиноморфні, ледве зигоморфні (рідко, <i>Cadaba</i> , <i>Steriphoma</i> , <i>Crateva</i>); <i>чашечка</i> відкрита, закрита; інколи зрослолиста: двогуба чи у вигляді покривала (<i>Belencita</i>); <i>чашилистків</i> 4 або 2 чи 6–8; вільні або зрослі (інколи); мономорфні чи диморфні; залишаються або опадають (рідко, <i>Quadrilla incana</i>); <i>пелюсток</i> 4 або 2 чи 6; інколи відсутні	великі (часто), дрібні; зигоморфні, більш-менш актиноморфні (рідко, <i>Cleoserrata</i> , <i>Gynandropsis</i> , <i>Dipterygium</i>); <i>чашечка</i> відкрита, закрита; зрослолопатева чи зрослорозсічена; <i>чашилистків</i> 4 (переважно); вільні або частково зрослі (рідко); мономорфні чи диморфні (рідко); залишаються або опадають (рідко, <i>Isomeris</i>); <i>пелюсток</i> 4	дрібні; актиноморфні, зигоморфні (рідко, <i>Iberis</i> , <i>Teesdalia</i> , <i>Streptanthus</i> , <i>Pennellia</i>); <i>чашечка</i> відкрита, закрита; роздільнолиста; <i>чашилистків</i> 4; вільні або дуже зближені (дуже рідко); мономорфні чи диморфні; опадають або залишаються (рідко); <i>пелюсток</i> 4; інколи відсутні
<i>Квітколоже</i>		
видовжене або більш-менш конічне	видовжене або плоске	плоске або видовжене (рідко)
<i>Нектарні структури</i>		
<i>нектарний диск</i> відсутній або розвинений, екстрастамінальний; <i>нектарники</i> : рецептакулярні залозки, луски або вирости; відсутні чи розвинені	<i>нектарний диск</i> відсутній або розвинений, екстрастамінальний; <i>нектарники</i> : рецептакулярні залозисті луски або залозки; відсутні чи розвинені	<i>нектарний диск</i> відсутній; <i>нектарники</i> : рецептакулярні нектарні залозки, варіюють за кількістю, формою, розміром; дислоковані навколо основи тичинок; медіанні розвинені або ні
<i>Андроцей</i>		
<i>тичинок</i> 8–250 (<i>Capparis</i>), 1 (тільки <i>Dactylaena</i>), 6 (рідко); <i>тичинкові нитки</i> майже однакові за довжиною; тонкі, ниткоподібні; інколи стамінодіальні (частина)	<i>тичинок</i> 6–32 (110) або 4 чи 2; <i>тичинкові нитки</i> однакові або різні за довжиною; тонкі; вільні чи частково зрослі при основі або з гінофором (формують андрогінофор); інколи із стамінодіями (рідко, <i>Podandrogyne</i>)	<i>тичинок</i> 6, 8–24 (дуже рідко) або 4, 2; <i>тичинкові нитки</i> чотирицильні або рівні за довжиною (рідко, <i>Stanleya</i> , <i>Yinshania</i>), по 2 однакової довжини (рідко, <i>Caulanthus</i> , <i>Streptanthus</i>); вільні або медіанні, попарно зрослі повністю чи частково (<i>Dontostemon</i> , <i>Anchonium</i> , <i>Springia</i>); тонкі чи крилаті, з додатками або без них; частково стерильні (дуже рідко, <i>Diplotaxis viminea</i>)
<i>Андрофор</i>		
наявний або відсутній (часто)	наявний або відсутній	відсутній
<i>Гінофор</i>		
розвинений або відсутній (рідко)	розвинений різною мірою або відсутній (рідко, <i>Arivela</i>)	відсутній або розвинений (рідко)
<i>Гінецей</i>		
<i>карпел</i> 2, 4 або 10–12; <i>зав'язь</i> дво- і багатогнізда; <i>стовпчик</i> відсутній або розвинений (рідко); короткий; залишається при плодах; <i>приймочка</i> головчаста, дископодібна, крапкоподібна, 3-роздільна (рідко), 2-лопатева (<i>Atamisquea</i>); <i>насінні зачатки</i> кампілотропні, анатропні; один, декілька, багато	<i>карпел</i> 2; <i>зав'язь</i> одно- або двогнізда (<i>Oxystylis</i>); <i>стовпчик</i> відсутній (часто) або розвинений; короткий; залишається при плодах; <i>приймочка</i> головчаста, крапкоподібна, без лопатей; <i>насінні зачатки</i> анатропні; один, декілька, багато	<i>карпел</i> 2 (4 – як виняток); <i>зав'язь</i> дво-, одногнізда; <i>стовпчик</i> розвинений або відсутній; різної довжини; залишається при плодах або відпадає (рідко, <i>Litwinowia</i> , <i>Neslia</i>); <i>приймочка</i> головчаста, конічна, 2-лопатева (лопаті прямі, зближені, збіжні чи шипуваті, рідко); <i>насінні зачатки</i> анатропні, кампілотропні; один, декілька, багато
<i>Цвітіння</i>		
здебільшого нічне	денне, вечірне, нічне	здебільшого денне
<i>Запилення</i>		
алогамія (протогінія, протандрія), автогамія (рідко)	алогамія (протогінія, протандрія), автогамія (часто), клейстогамія (<i>Cleome aculeata</i>)	алогамія (протогінія або протандрія, рідко); автогамія факультативна (<i>Lepidium</i> та інші), облігатна (<i>Stenopetalum</i>), клейстогамія (рідко, <i>Geococcus pusillus</i> , <i>Subularia</i> , <i>Cardamine chenopodiifolia</i>)

* Авторство таксонів частково наведено в тексті, також його можна знайти в електронному довіднику на Інтернет-сторінці: «The International Plant Names Index» [<http://www.ipni.org/index.html>].

ceae s. str. В обох родинях недорозвиненість суцвіття властива, як правило, видам екстремальних екологічних (посушливим чи кріофільним), а інтенсивний розвиток – таким за сприятливих умов зростання, особливо за оптимального зволоження й помірних температур. Також в обох родинях можуть формуватися інтеркалярні китиці – більше поширені в клеомових і рідкісні – в хрестоцвітих.

Квітка (див. таблицю). Peter Endress (1992) назвав квітки каперецевих (*Capparaceae* s. l.) екологічно універсальними й естетично принадними («... ecologically versatile and aesthetically exciting») завдяки яскравим і різнобарвним віночкам та дуже своєрідному комбінуванню елементів їхньої структури. Розмір квіток варіює в усіх родинях, однак у каперецевих і клеомових доволі поширені великі квітки. У хрестоцвітих вони дрібні або надто дрібні, але спектр забарвлення їхніх віночків так само широкий, як і в двох інших родинях.

У усіх трьох родинях квітки зазвичай двостатеві, а функціонально одностатеві можуть спорадично формуватися в суцвіттях деяких видів досліджених родин (*Capparis herbacea* Willd., *Peritoma arborea* (Nutt. ex Torr. et A. Gray) Iltis, *Apophyllum anomalum* F. Muell., *Hirschfeldia incana* (L.) Lagr.-Foss., *Cardamine pratensis* L., *Pachycladon stellatum* (Allan) Heenan et A.D. Mitch., *Megacarpaea megalocarpa* (Fisch. ex DC.) Schischk. ex B. Fedtsch. тощо) (Thellung, 1919; Horovitz, Gallil, 1972; Endress, 1992; Kers, 2003; Heenan, 2012; Shakarishvili, Osishvili, 2013). Надзвичайно рідкісне явище в цих групах споріднених видів – дводомні рослини. У *Brassicaceae* – це тільки *Lepidium sisymbrioides* Hook. f., а в *Capparaceae* – *Apophyllum anomalum* (Pax, 1891; Prantl, 1891; Allen, 1998).

Для *Capparaceae* характерні актиноморфні квітки, ледве зигоморфні – спостерігаються в небагатьох видів (*Cadaba*, *Steriphoma* Spreng., *Crateva* L., окремі види *Capparis*). Такий тип симетрії квіток відрізняє каперецеві від клеомових, в яких, навпаки, дуже поширені квітки з однією віссю симетрії, а радіальносиметричні або майже такі притаманні видам тільки кількох родів (*Cleoserrata* Iltis, *Gynandropsis* DC., *Dipterygium* Decne.) (Endress, 1992, 1999, 2010; Hall, Sytsma, Iltis, 2002; Tucker, 2009, 2010; Tucker, Vanderpool, 2010). Хрестоцвіті за особливостями симетрії квітки споріднюються з каперецевими. У більшості з них вони також ак-

тиноморфні, лише видам приблизно десяти родів (*Iberis* L., *Pennellia* Nieuwl., *Streptanthus* Nutt., *Teesdalia* W.T. Aiton, *Noccaea* Moench та ін.) властиві квітки з однією віссю симетрії (зигоморфні) (Fedorov, Artiushenko, 1975; Kotov, 1979; Endress, 1992; Ball, Heywood, Akeroyd, 1993; Gómez, Perfectti, Camacho, 2006; Busch, Zachgo, 2007; Al-Shehbaz, 2012a, b; Busch et al., 2012; Savriama et al., 2012). Щоправда, в цій родині дуже часто наприкінці цвітіння пелюстки попарно зближуються, внаслідок чого віночки стають подібними до зигоморфних.

Отже, потенційна здатність формувати квітки з однією віссю симетрії (термінальна девіація) спостерігається в усіх трьох родинях (Takhtadzhian, 1964). Тільки в *Cleomaceae* зигоморфія належить до провідних ознак, а в *Capparaceae* і *Brassicaceae* s. str. – це рідкісна особливість небагатьох видів. З історичного погляду двобічносиметричні квітки походять від радіальносиметричних і в процесі еволюційного розвитку в покритонасінних виникали неодноразово (Sargent, 2004).

Чашечка в усіх трьох родинях може бути відкритою або закритою, зрослоистою (тільки *Capparaceae* та *Cleomaceae*) або роздільноистою. В усіх родинях основна кількість чашолистків однакова (чотири), але в каперецевих і клеомових зрідка їх менше (два) або більше (до восьми, сім у роді *Crateva*). Чашолистки можуть опадати або залишатися при плодах. У клеомових і каперецевих опадні чашолистки належать до рідкісних ознак (наприклад, *Cleomaceae*: *Cleome* (окремі види), *Isomeris* Nutt.; *Capparaceae*: *Atamisquea* Miers, *Quadrella incana* (Kunth) Iltis et Cornejo) (Toelken, 1986; Zhang, Tucker, 2008a, b; Cornejo, 2009; Takhtajan, 2009; Tucker, 2009, 2010; Tucker, Vanderpool, 2010). У хрестоцвітих, навпаки, вони найбільше поширені, а рідкісними є такі, що залишаються при плодах. Останні характерні для окремих видів неспоріднених родів (*Alyssum minutum* Schlecht. ex DC., *A. alyssoides* (L.) L., *Syrenia siliculosa* Andr. ex DC., *Smelowskia calycina* (Stephan ex Willd.) C.A. Mey.) (Bush, 1939; Kotov, 1979; Ball, Heywood, Akeroyd, 1993; тощо). У *Capparaceae*, порівняно з двома іншими родинями, структурні елементи чашечки й чашолистків відзначаються значно більшою варіабельністю, яка стосується їхніх форми, розміру, ступеня й характеру зростання, особливостей симетрії. Менш мінливі вони в клеомових, але та-

кож можуть бути мономорфні чи диморфні, зрослі чи вільні (Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891; Zhang, Tucker, 2008a, b; Cornejo, 2009; Tucker, 2009, 2010; Tucker, Vanderpool, 2010; Short, 2011). Чашолистки у хрестоцвітих достатньо одноманітні за будовою. У більшості видів вони вільні, опадні, але можуть бути моно- або диморфними, зокрема мішкоподібними при основі чи клубучкоподібними вгорі (Bush, 1939; Hedge, 1965; Hedge, Rechinger, 1968; Fedorov, Artiushenko, 1975; Kotov, 1979; Hegi, 1986; Ball, Heywood, Akeroyd, 1993; Al-Shehbaz, 2010, 2012a, b). З еволюційного погляду в *Brassicaceae* s. l. простежується доволі чітка тенденція до уніфікації структурних елементів чашечки, яка особливо виразна у хрестоцвітих. У всіх трьох родинях особливості структури чашечки й чашолисток, як правило, є родовими діагностичними ознаками.

Пелюстки квіток трьох розглянутих родин різноманітні за формою і розміром, інколи вони можуть бути рудиментарні або зовсім відсутні в каперцевих (наприклад, у родах *Cadaba*, *Maerua* Forssk., *Boscia* Lam., *Thylachium* DC.) і в хрестоцвітих (окремі види *Cardamine* L., *Nasturtium* W.T. Aiton, *Lepidium* L., *Capsella* Medik., *Coronopus* Zinn) (De Candolle, 1821; Bentham, Hooker, 1862; Prantl, 1891; Bush, 1939; Fedorov, Artiushenko, 1975; Kotov, 1979; Al-Shehbaz, 2010, 2012a, b). Останні властиві зазвичай багатьом самозапильним видам, незалежно від їхнього систематичного положення (Endress, 2010). Здебільшого пелюстки суцільні, але в поодиноких видів або родів вони надрізані (*Polanisia jamesii* (Torr. et A. Gray) Iltis, *Cleomaceae*), торочкуваті (рід *Schizopetalon* Sims) чи лінійні (рід *Stenopetalum* R. Br. ex DC.). Загальна еволюційна тенденція розвитку пелюсток у *Brassicaceae* s. l. – зменшення їхнього розміру, тобто рудиментація.

Квітколоже (див. таблицю) в досліджуваних родинях по-різному структуроване. В каперцевих і клеомових воно, як правило, видовжене або більш-менш конічне, внаслідок чого формується виразний андрофор, гінофор або андрогінофор, а в хрестоцвітих – зазвичай плоске, але, як виняток, може бути дещо видовженим (триба *Thelypodieae* Prantl, *Diplotaxis* DC. та ін.). Видовжені андрофор, гінофор та андрогінофор є своєрідним пристосуванням до перехресного запилення.

Нектарні структури (див. таблицю) належать до характерних ознак досліджуваних родин. Вони мо-

жуть бути у вигляді суцільного екстрастамінального диска, що спорадично розвивається в багатьох видів цих родин (відсутній у хрестоцвітих), суцільного кільця чи окремих рецептакулярних утворів, які в різних видів і родів мають неоднакові форми та вигляд (залозки, луски чи видовжені вирости квітколожа). В каперцевих нектарні структури наймінливіші, можуть бути у вигляді суцільного нектарного диска або окремих нектарників різних форми і ступеня розвитку. Подібної будови вони і в клеомових. Для хрестоцвітих характерні тільки рецептакулярні нектарні структури (суцільне кільце чи окремі медові залозки, які відзначаються різними числом, формою й розміром та дислоковані навколо основи тичинок (Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891; Prantl, 1891; Fedorov, Artiushenko, 1975; Zhang, Tucker, 2008a, b; Cornejo, 2009; Takhtajan, 2009; Al-Shehbaz, 2010, 2012a, b; Tucker, 2010; Tucker, Vanderpool, 2010). Відрізняє *Brassicaceae* s. str. від двох інших родин не тільки відсутність нектарного диска, а й значне зменшення розміру та кількості медових залозок, що характерно для багатьох видів.

Отже, можна припустити, що в процесі еволюційного розвитку *Brassicaceae* s. l. відбувалася поступова редукція нектарних структур – від нектарного диска до суцільного нектарного кільця й окремих залозок. Такий напрям змін обумовлений, мабуть, комплексом чинників, серед яких важливе значення мали функція привабливання запилювачів, екологічні та кліматичні умови існування видів, здатність останніх до самозапилення, перерозподіл органічного ресурсу в межах однієї особини, рудиментація квіток, а також полімеризація суцвіть.

Андроцей (див. таблицю) може мати андрофор або андрогінофор, тобто видовжене міжвузля осі квітки між віночком і гінецеєм (Takhtadzhian, 1966). Андрофор не властивий хрестоцвітим. У видів решти родин він також може не формуватися (наприклад, *Capparaceae*: *Capparis*, *Belencita* H. Karst., *Steriphoma* та ін.; *Cleomaceae*: *Cleome*, *Cleomella*, *Wislizenia* Engelm. тощо) або розвиватися і бути коротким (*Capparaceae*: *Crateva*, *Pteropetalum* Pax; *Cleomaceae*: *Roeperia* F. Muell.) чи довгим (*Capparaceae*: *Cladostemon* A. Braun et Vatke; *Cleomaceae*: *Pedicellaria* Schrank, *Isomeris*). Зрідка в двох останніх родинях тичинкові нитки можуть

зростається між собою і приростати до гінофора, тоді утворюється андрогінофор (*Cleomaceae*: *Peritoma* DC., *Roepertia*, *Gynandropsis*, *Cleome* p. p.; *Capparaceae*: *Capparicordis* Iltis et Cornejo, *Monilicarpa* Cornejo et Iltis).

У всіх родин андроцей формується в результаті функціонування чотирьох примордіїв. Зазвичай у *Cleomaceae* та *Brassicaceae*, а почасти і в *Capparaceae* два медіанні примордії діляться, внаслідок чого кількість тичинок збільшується до шести. Можуть ділитися й усі чотири примордії, тоді розвивається вісім або більше тичинок (у каперцевих — до 250). Частина з них здатна втрачати своє функціональне призначення і ставати стерильною (Takhtajan, 2009). У деяких видів фертильною залишається тільки одна тичинка (*Dactylaena* Schrad. ex Schult. f.) (Tucker, Vanderpool, 2010). Каперцеві та клеомові відзначаються розвитком тичинок із дуже довгими (як правило, довшими, ніж пелюстки), тонкими й нерозширеними нитками, які різко не відрізняються за довжиною. Тільки в окремих видів, наприклад, роду *Steriphoma*, спостерігаються чотирицильні тичинки або вони попарно мають різну довжину (*Cleome africana* Botsch. = *Siliquaria glandulosa* Forssk.) (Bentham, Hooker, 1862; Pax, 1891). Зазвичай усі тичинки вільні чи зростаються при основі або майже на половину своєї довжини (*Gynandropsis*).

За структурою андроцею хрестоцвіті чітко візняються від двох інших досліджуваних родин. Як зазначено вище, в них завжди відсутній андрофор, майже всі вони мають чотирицильні відносно короткі (зазвичай не перевищують довжини пелюсток) тичинки. Здебільшого латеральні тичинки відстають у розвитку від медіанних. Їхні нитки достатньо поліморфні й можуть бути тонкими, розширеними або з додатками при основі. Виняток становлять тільки види кількох родів, зокрема, *Megacarpaea polyandra* Benth. (18–24 тичинки), *Hormathophylla spinosa* (L.) P. Kupfer (0–10 тичинок), *Lepidium* (кількість тичинок редукована до двох чи чотирьох у *L. pinnatifidum* Ledeb.: латеральні відсутні, медіанних 2 або 4; у *L. ruderalis* L., *L. virginicum* L. та *L. densiflorum* Schrad. розвинені тільки 2 або 4 медіанні), *Coronopus* (інколи відсутні латеральні, а медіанні не розщеплені), *Cardamine* (*C. hirsuta* L., одна або обидві латеральні відсутні). Лише в окремих родах тичинки попарно (повністю

або частково) зростаються (*Dontostemon* Andr. ex C.A. Mey., *Anchonium* DC., *Springia* Van Heurck et Mull. Arg., *Vella* L., *Boleum* Desv.), мають однакову довжину (*Stanleya* Nutt., *Yinshania* Ma et Y.Z. Zhao) або формують три пари однакової довжини (*Caulanthus* S. Watson, *Streptanthus* Nutt.) чи стають стерильними (частково), як у *Diploaxis viminea* DC. (Bentham, Hooker, 1862; Prantl, 1891; Kotov, 1979; Mendez, Gomez, 2006).

Отже, в родин *Capparaceae* і *Cleomaceae* структура андроцею доволі мінлива; спостерігається, зокрема, як його полімеризація, так і редукція. У *Brassicaceae* s. str., навпаки, андроцей відзначається більшою одноманітністю будови, внаслідок чого хрестоцвіті чітко відрізняються від решти родин відсутністю андрофора й андрогінофора, великим переважанням чотирицильних тичинок (латеральні відстають у розвитку від медіанних) із доволі короткими нитками.

Загалом у процесі історичного розвитку *Brassicaceae* s. l. андроцей змінювався шляхом олігомеризації, стабілізації та спрощення його структури. Певний поліморфізм тичинкових ниток *Brassicaceae* s. str. можна вважати проявом термінальної пролонгації.

Гінецей (див. таблицю) в усіх родин може розташовуватися на гінофорі (карпофорі). Для родин *Capparaceae* і *Cleomaceae* — це доволі характерна і поширена ознака. Як правило, особливо в каперцевих, гінофор надто довгий — перевищує довжину тичинок. Тільки в окремих небагатьох родах клеомових він може бути дуже короткий або зовсім відсутній (*Dactylaena*, *Dipterygium*, *Cristatella* Nutt.). У хрестоцвітих гінофор спостерігається лише зрідка. Він характерний здебільшого для видів триби *Thelypodieae* Prantl. Окрім того, спорадично може формуватися в деяких інших родах, зокрема *Diploaxis*, *Brassica* L., *Lunaria* L. тощо. Взагалі карпофор у хрестоцвітих — це надто архаїчна ознака.

Вважається, що гінецей сформований двома примордіями в усіх родин (Pax, 1891; Bruckner, 2000; Takhtajan, 2009). Але необхідно зауважити, що його розвиток досліджувався тільки на окремих модельних об'єктах. У *Capparaceae* s. l. кількість примордіїв і, відповідно, — карпел, нестійка й може змінюватися від двох—чотирьох до 10–12. Інколи примордії утворюють суцільне кільце (Pax, 1891; Bruckner, 2000; Zhang, Tucker, 2008a, b;

Cornejo, 2009; Ittis et al., 2011). Карпели починають формуватися, як правило, в латеральній площині і тільки зрідка – в медіанній. В останньому випадку розташування стулок і плацент зміщується на 90° (Brückner, 2000). Плацентарні регіони диференціюються дуже рано, з різною швидкістю росту в різних видів. У деяких випадках (*Capparis*, *Podandrogyne* Ducke) їхній інтенсивний розвиток може пригнічувати ріст дорзальної частини майбутніх стулок. Коли, навпаки, інтенсивніше ростуть ділянки майбутніх стулок, тоді формуються карінальні приймочки (*Capparis*, *Maerua* Forssk.) (Brückner, 2000). На відміну від каперцевих, голівчасті приймочки клеомових утворюються переважно медіанними частинами примордію, внаслідок прискореного росту плацентарних ділянок, навіть тоді, коли бічні частини примордію спочатку розвиваються інтенсивніше, ніж медіанні (Brückner, 2000). Несправжня перетинка (septum) розвивається постгенітально і властива не всім каперцевим. Вона спостерігається в окремих видів роду *Capparis*, у *Cadaba indica* Lam., *Crateva religiosa* G. Forst., а також у родах *Steriphoma*, *Morisonia* L. та *Maerua* (Raghavan, Venkatasubban, 1941; Brückner, 2000; Takhtajan, 2009). Для клеомових вторинна (несправжня) перетинка не характерна (Takhtajan, 2009).

У *Brassicaceae* s. str. початкові етапи онтогенезу гінецею доволі одноманітні в більшості видів, на відміну від каперцевих (Smyth, Bowman, Meyerowitz, 1990; Sessions, 1997). Існують кілька концепцій, які інтерпретують характер його еволюції (Brückner, 2000). Припускають, що гінецей починає формуватися двома примордіями, розташованими в поперечній площині, або спочатку має вигляд кільцеподібної структури чи спершу розвиваються чотири первинні примордії (два медіанні та два латеральні), які пізніше з'єднуються й утворюють два центри росту (Payson, 1857; Alexander, 1952; Brückner, 2000). За результатами сучасних досліджень перших етапів онтогенезу гінецею на прикладі кількох модельних видів (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., *Cheiranthus cheiri* L. та *Brassica rapa* L.) з'ясовано, що спочатку він розвивається як відкрита циліндрична структура й тільки пізніше (на восьмій стадії) починають диференціювати чотири провідних пучки та дві плацентарні ділянки, на флангах яких згодом закладаються насінні

зачатки. Після цього (дев'ята і десята стадії розвитку) поступово формується стовпчик зав'язі й стають морфологічно чіткими стулки, плаценти та приймочка (Smyth, Bowman, Meyerowitz, 1990; Sessions, 1997). Несправжня перетинка зав'язі формується постгенітально в медіанній площині як результат розростання плацентарних ділянок (Brückner, 2000; Takhtajan, 2009). Якщо «циліндр» гінецею має виступи в медіанних частинах, то розвиваються комісуральні лопаті приймочок, а за відсутності таких виступів утворюються голівчасті приймочки (Smyth, Bowman, Meyerowitz, 1990; Sessions, Zambryski, 1995; Sessions, 1997). Гінецей димерикарпних плодів хрестоцвітих дещо відрізняється за характером онтогенетичного розвитку. На прикладі дослідження двох видів (*Cakile lanceolata* (Willd.) O.E. Schulz та *Erucaria erucarioides* Müll. Berol.) встановлено, що дистальний мерикарпій диференціюється вже на ранніх етапах онтогенезу, зокрема тоді, коли щілина циліндричного за формою гінецею починає закриватися, а пелюстки майже дорівнюють половині довжини зав'язі (Hall et al., 2006). Цей етап відповідає приблизно восьмій–дев'ятій стадіям розвитку гінецею за класифікаціями інших авторів (Smyth, Bowman, Meyerowitz, 1990; Sessions, 1997).

Зав'язь дво- або багатогнізда в каперцевих, зазвичай одногнізда – в клеомових (двогнізда тільки в *Wislizenia* та *Oxystylis* Torr. et Frém.). У хрестоцвітих вона також двогнізда або одногнізда внаслідок вторинних редуційних процесів (Pax, 1891; Zhang, Tucker, 2008a, b; Cornejo, 2009; Takhtajan, 2009; Ittis, Hall, Cochran, Sytsma, 2011). Стовпчик зав'язі (а пізніше – плоду) в каперцевих і клеомових часто не розвивається (приймочка сидяча) або він дуже короткий. Відсутність стовпчика в цих родині цілком зрозуміла, якщо врахувати, що їхні зав'язі розташовані на довгому гінофорі. Приймочки в цих двох родині доволі одноманітні, найчастіше голівчасті або крапкоподібні. Лише зрідка в каперцевих вони можуть бути дископодібними чи майже дволопатевиими (тільки в *Atamisquea*). У *Brassicaceae*, на відміну від решти родин, стовпчик зав'язі, як правило, добре розвинений, хоча є доволі багато видів, що мають сидячу й дуже різноманітну за формою приймочку. Тільки двом видам хрестоцвітих (*Neslia paniculata* (L.) Desv. і *Litwinowia*

tenuissima (Pall.) Woronow ex Pavlov) властиві опадні стовпчики (після дозрівання плодів).

Насінні зачатки всіх трьох родин належать до антропних або кампілотропних (найпоширеніший тип серед квіткових рослин) (Rodionova, 1982, 1992). У кожному гнізді зав'язі їх може бути по одному, декілька або багато. У видовжених великих плодах вони зазвичай численні, а в дрібних і коротких, у тому числі в стручечках хрестоцвітих, їх кілька або один. Каперцеві та клеомові відзначаються ще й своєрідним способом закладання насінних зачатків. За даними J.-B. Payet, у видів *Cleome* та *Polanisia* Raf. насінні зачатки формуються в два етапи: спочатку невелика їхня частина розвивається акропетально двома рядами, а пізніше поміж ними додатково «вкраплюється» ще певна їх кількість (Payet, 1857). У досліджених видів роду *Capparis* насінні зачатки спершу формуються на двох радіальних рядах плаценти, а згодом утворюється ще один чи кілька таких рядів, на яких яйцеклітини закладаються в доцентровому порядку. У хрестоцвітих закладання насінних зачатків доволі одноманітне – базально-апикальне, але в дистальному перикарпії вони вертикально орієнтовані, тобто інвертовані стосовно інших (Brückner, 2000; Hall et al., 2006).

Наведені дані свідчать, що в *Brassicaceae* s. l. еволюція гінецею супроводжувалася редукційними процесами. В усіх трьох родинях зменшувалася кількість насінних зачатків в одному гнізді, крім того, гнізда зав'язі скоротилися до одного (*Cleomaceae*, більшість видів) чи двох (переважно *Brassicaceae* s. str.). У більшості видів останньої родини гінофор не отримав подальшого розвитку. Поряд із цим у розвитку гінецею частини хрестоцвітих (триба *Brassicaceae*) з'явилася еволюційна новація – проліферація клітин мезокарпу, внаслідок чого сформувалися димерикарпні плоди, також у цій родині урізноманітнилися форма приймочки.

Отже, можна припустити, що в процесі історичного розвитку в *Brassicaceae* s. l. зменшувався ступінь еволюційної пластичності структурних елементів квітки, тобто відбувалася олігомеризація, і це призвело до уніфікації її морфологічних ознак, яка є найвиразнішою в *Brassicaceae* s. str.

Цвітіння (див. таблицю), як відомо, обумовлюється цілим комплексом чинників, які в досліджуваних родинях ще недостатньо вивчені. Однак

відомо, що деякі види каперцевих і клеомових у тропіках і субтропіках можуть цвісти впродовж усього року (наприклад, *Capparis mitchellii* Lindl., *C. umbonata* Lindl., *C. quiniflora* DC., *Wislizenia palmeri* A. Gray, *Cleome rutidosperma* DC., *C. viscosa* L. (Toelken, 1986; Tucker, Vanderpool, 2010; Short, 2011). Багато видів, особливо однорічних чи малорічних із багатоквітковими китицями, відзначаються тривалим цвітінням – від ранньої весни до пізньої осені (Keighery, 2002; Zhang, Tucker, 2008a, b; Tucker, Vanderpool, 2010). За межами субтропічної зони цвітіння рослин названих двох родин і хрестоцвітих приурочене до теплого періоду. На території України, наприклад, обидва види *Cleome* (*C. canescens* Stev. ex DC. та *C. donetzica* Tzvel.) цвітуть від червня до серпня, а *Tarenaya hassleriana* (Chodat) Iltis – від травня до вересня (Pińska, 2014).

Упродовж доби квітки каперцевих розкриваються здебільшого вночі, хоча є й такі, що цвітуть удень (наприклад, *Atamisquea emarginata* Miers ex Hook. et Arn.) (Medan, Ponessa, 2003; Iltis et al., 2011). Клеомові можуть цвісти вдень, увечері або вночі (Iltis et al., 2011). Але нічне цвітіння для них є рідкісним явищем, яке остаточно ще не досліджене (Cane, 2008). У хрестоцвітих переважає денне цвітіння, вночі розкриваються квітки тільки у видів *Matthiola* W.T. Aiton, *Hesperis* L. та ще кількох інших родів (Avetisian, 1981; Cane, 2008). Привертає увагу той факт, що ці види, як і такі *Cleomaceae*, мають залозисті структури (залозки або залозисті волоски). Описаний перебіг цвітіння впродовж доби обумовлений, мабуть, вимогами до певних показників температурного режиму і вологості повітря, а також адаптацією до тих чи інших запилювачів.

Запилення. В усіх трьох родинях провідну роль відіграє перехресне запилення, яке в самосумісних видах нерідко забезпечується дихогамією – протогінею (часто) або протандрією (зрідка). Самонесумісність більше характерна для каперцевих і хрестоцвітих. Такими є, наприклад, 85% видів роду *Capparis*, види *Crateva* (*Capparaceae*), а також *Brassica*, *Berberoa* DC., *Arabidopsis* Heynh., *Diplotaxis tenuifolia* (L.) DC., *Sobolewska sibirica* (Willd.) P.W. Ball тощо (*Brassicaceae*) (Al-Shehbaz, 1977; Avetisian, 1981; Vasilchenko, 1981; Snell, Aarssen, 2005; Nasrallah et al., 2007; Primo, Machado, 2009; Rea, Liu, Nasrallah, 2010; Kitashiba, Nasrallah, 2014). Серед клеомових також є алогамні види,

наприклад *Cleome glandulosa* Ruiz et Pav. ex DC. та *C. anomala* Kunth, але значна їхня частина схильна до автогамії (Cane, 2008). Перехресне запилення в різних родинх досягається розвитком неоднакових структурних елементів квітки. В каперцевих і клеомових – це формування видовженого гінофора або андрофора (віддаляє приймочку від пиляків), а в хрестоцвітих – розвиток довгого стовпчика зав'язі, завдяки чому на приймочку так само не потрапляє власний пилок (Prantl, 1891; Avetisian, 1981; Bianchi, Gibbs, 2000; Zhang, Tucker, 2008a, b; Primo, Machado, 2009). Лише зрідка спостерігається гетеростилія, наприклад, у видів *Fibigia*. В усіх родинх, особливо у рослин екстремальних екоотпів або однорічників, доволі поширена автогамія (Snell, Aarssen, 2005; Cane, 2008). Достатньо характерним є і комбіноване запилення, яке в хрестоцвітих забезпечується чотирисильним андроцеєм, а також неоднотимним дозріванням довгих і коротких тичинок: у кожній квітці спочатку розвиваються довгі тичинки, що забезпечують запилення «чужих» квіток, а потім видовжуються короткі, які «висипають» пилок на приймочку власної квітки. Рідкісною є клейстогамія – факультативна (окремі види *Lepidium*, *Cardamine chenopodiifolia* Pers., *Sinapis arvensis* L.) або облігатна (*Geococcus pusillus* J. Drumm. ex Harv., *Subularia aquatica* L.) (Avetisian, 1981). Тільки в окремих видів *Brassicaceae* спостерігається агамне запліднення (*Draba verna*, *Draba oligosperma* Hook., *Smelowskia calycina* (Stephan ex Willd.) C.A. Mey., в деяких видів *Boecheria* Å. Löve et D. Löve тощо) (Avetisian, 1981; Schranz et al., 2005; Sharbel et al., 2010). У родинх *Cleomaceae* та *Capparaceae* клейстогамія й апоміксис також є дуже рідкісними явищами. Здатність самозапилюватися в закритих квітках відома тільки для *Cleome aculeata* L. (Zapata, 2006), апоміксис – для *Capparis frondosa* Jacq. (Bianchi, Gibbs, 2000).

Отже, в процесі історичного розвитку в кожній із трьох родин (або в *Brassicaceae* s. l.) сформувалася така система запилення, в якій оптимально комбінуються перехресне та самозапилення, що запобігає глибокому інбридингу та водночас уможливує існування рослин того чи іншого виду в екстремальних умовах навколишнього середовища. Клейстогамія й апоміксис в усіх трьох досліджених родинх належать до рідкісних явищ, характерних для поодиноких видів.

Висновки

У всіх досліджених родинх однаковим є тип суцвіття – китиця. Основними напрямками структурної зміни китиці *Brassicaceae* s. l. були редукція до однієї квітки, з одного боку, а з другого – полімеризація, тобто збільшення кількості квіток в одному суцвітті. Обидва модуси морфологічної трансформації китиці відбувалися паралельно як у *Cleomaceae*, так і в *Brassicaceae* s. str. Збіднення китиць обумовлене, мабуть, адаптацією рослин до аридних чи криофільних умов існування. У дослідженій групі родин можна вважати вторинним розвиток інтеркалярних та брактеозних китиць – дуже характерних для *Cleomaceae* та рідкісних у *Brassicaceae* s. str.

Квітка *Brassicaceae* s. l. відзначається загалом доволі широким спектром морфологічних ознак, який охоплює різні її структурні елементи і сформувався на основі багатьох історичних тенденцій. Найпоширеніші (типові) та рідкісні структурні ознаки квітки кожної родини не є тотожними.

До спільних ознак квіток усіх трьох родин або хрестоцвітих у широкому обсязі можна віднести загальний план їхньої будови (тетрациклічність, андрогінність), паракарпний гінецей, анатропні або кампілотропні насінні зачатки, наявність нектарних структур. Квітки цих родин також об'єднує потенційна здатність до зигоморфності, але тільки в *Cleomaceae* така термінальна девіація отримує потужний розвиток. Інші морфологічні ознаки квітки зазнали певної трансформації.

Високий рівень пластичності структурних елементів квітки характерний для субтропічно-тропічної родини *Capparaceae*. У *Cleomaceae* та *Brassicaceae* s. str. спостерігається поступове його зменшення. Найбільших еволюційних змін зазнала квітка *Brassicaceae* s. str., що обумовлено, можливо, освоєнням хрестоцвітими регіонів із континентальним кліматом.

До основних еволюційно-морфологічних модусів квітки *Brassicaceae* s. l. можна віднести такі: термінальну девіацію (зигоморфні квітки, *Cleomaceae*), рудиментацію (розмір пелюсток, *Brassicaceae* s. str.), уніфікацію (структурні елементи чашечки, квітколожа, андроцей, *Brassicaceae* s. str.), редукцію (нектарні структури, кількість насінних зачатків в одному гнізді (всі родини); число гнізд зав'язі (одне в *Cleomaceae*; два у *Brassicaceae* s. str.), елімінацію

(гінофор, *Brassicaceae* s. str.), олігомеризацію та стабілізацію (андроцей, *Brassicaceae* s. str.), термінальну пролонгацію (поліморфізм тичинкових ниток і приймочок, *Brassicaceae* s. str.), еволюційну новацію (проліферація клітин мезокарпу, *Brassicaceae* s. str.).

Можна припустити, що впродовж еволюції зменшувалася пластичність структурних елементів квітки *Brassicaceae* s. l. та відбувалася їхня олігомеризація, що обумовили уніфікацію морфологічних ознак, яка є найвиразнішою у *Brassicaceae* s. str.

Різний перебіг цвітіння протягом доби – переважно вночі в *Capparaceae*, здебільшого вдень – у *Brassicaceae* s. str. і в різний час доби – в *Cleomaceae* – спричинений, мабуть, вимогами до певних показників температурного режиму і вологості повітря, а також адаптацією до тих чи інших запилювачів.

Для *Brassicaceae* s. l. найхарактерніші три способи запилення – перехресне, комбіноване та самозапилення. Перехресне запилення відіграє провідну роль в усіх родинях, але в кожній із них досягається розвитком неоднакових структурних елементів квітки. В каперцевих і клеомових алогамія забезпечується формуванням гінофора, андрофора або андрогінофора, а в хрестоцвітних – утворенням довгого стовпчика зав'язі. Комбіноване запилення (оптимальне поєднання ало- й автогамії) особливо характерне для *Brassicaceae* s. str., де довгі тичинки чотирисильного андроцею забезпечують перехресне, а короткі – самозапилення. Клейстогамія й апоміксис в усіх трьох досліджених родинях (або *Brassicaceae* s. l.) належать до рідкісних явищ.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Alexander I. Entwicklungsstudien an Blüten von Cruciferen und Papaveraceen // *Planta*. – 1952. – **41**(2). – P. 125–144.
- Allen R.B. Germination, growth, reproduction, and population structure of three subspecies of *Lepidium sisymbrioides* (*Brassicaceae*) with respect to taxon rarity // *New Zealand J. Bot.* – 1998. – **36**(3). – P. 439–452.
- Al-Shehbaz I.A. Protogyny in the *Cruciferae* // *Syst. Bot.* – 1977. – **2**(4). – P. 327–333.
- Al-Shehbaz I.A. Neotropical *Brassicaceae* // *Neotropikey – Interactive key and information resources for flowering plants of the Neotropics* / W. Milliken, B. Klitgard, A. Baracat (2009 onwards), 2012 a. <http://www.kew.org/science/tropamerica/neotropikey/families/Brassicaceae.htm>.
- Al-Shehbaz I.A. A generic and tribal synopsis of the *Brassicaceae* (*Cruciferae*) // *Taxon*. – 2012 b. – **61**(5). – P. 931–954.
- Al-Shehbaz I.A. et al. *Brassicaceae* Burnett // *Flora of North America north of Mexico* / FNA Edit. Comm. – N.Y.

- et al.: Oxford Univ. Press, 2010. – Vol. 7. – P. 224–746. <http://www.eFloras.org>.
- Avetisian V.E., 1981. – *Zhizn rastenii* / Pod red. A.L. Takhtadzhiana. – M.: Prosveshchenie. – T. 5(2). – P. 67–74 [*Аветисян В.Е.* Сем. *Brassicaceae* // *Жизнь растений* / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. – М.: Просвещение, 1981. – Т. 5(2). – С. 67–74].
- Ball P.W., Heywood V.H., Akeroyd J.R. *Cruciferae* // *Flora Europaea*. – Ed. 2 / Eds. T.G. Tutin, N.A. Burges, A.O. Chater, et al. – Cambridge: Univ. Press, 1993. – Vol. 1. – P. 313–417.
- Bentham G., Hooker J.D. *Genera plantarum*. – London: Reeve et Company, 1862. – Vol. 1. – 454 p.
- Bianchi M.B., Gibbs P.E. Late-acting self-incompatibility in *Capparis retusa* (*Capparaceae*), a species of Chaco woodland in NE Argentina // *Revista brasil. Bot.*, São Paulo. – 2000. – **23**(4). – P. 395–400.
- Brückner C. Clarification of the carpel number in *Papaverales*, *Capparales*, and *Berberidaceae* // *Bot. Rev.* – 2000. – **66**(2). – P. 155–307.
- Busch A., Horn S., Mühlhausen A., Mummenhoff K., Zachgo S. Corolla monosymmetry: evolution of a morphological novelty in the *Brassicaceae* family // *Mol. Biol. Evol.* – 2012. – **29**(4). – P. 1241–1254.
- Busch A., Zachgo S. Control of corolla monosymmetry in the *Brassicaceae*: *Iberis amara* // *Proc. Nat. Acad. Sci.* – 2007. – **104**(42). – P. 16714–16719.
- Bush N.A., 1939. – *Flora SSSR*. – M.; L.: Izd-vo AN SSSR. – Vol. 8. – P. 14–606 [*Буш Н.А.* Сем. Крестоцветные – *Cruciferae* Juss. // *Флора СССР*. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. – Т. 8. – С. 14–606].
- Cane J.H. Breeding biologies, seed production and species-rich bee guilds of *Cleome lutea* and *Cleome serrulata* (*Cleomaceae*) // *Pl. Spec. Biol.* – 2008. – **23**(3). – P. 152–158.
- Cornejo X. Neotropical *Capparaceae* // W. Milliken, B. Klitgard, and A. Baracat (2009 onwards). *Neotropikey – Interactive key and information resources for flowering plants of the Neotropics*, 2009. <http://www.kew.org/science/tropamerica/neotropikey/families/Capparaceae.htm>.
- De Candolle A.P. *Regni vegetabilis Systema naturale*. – Parisiis, 1821. – Vol. 2. – 745 p.
- Dorofeev V.I., 2003. – *Novosti sist. vyssh. rast.* – T. 35. – P. 109–114 [*Дорофеев В.И.* Обзор рода *Kibera* Adans. (*Moricandiinae*, *Brassicaceae*, *Cruciferae*) // *Новости сист. высш. раст.* – 2003. – Т. 35. – С. 109–114].
- Endress P.K. Evolution and floral diversity: the phylogenetic surroundings of *Arabidopsis* and *Antirrhinum* // *Int. J. Pl. Sci.* – 1992. – **153**(3). – P. 106–122.
- Endress P.K. Symmetry in flowers: diversity and evolution // *Int. J. Plant Sci.* – 1999. – **160**(6, Suppl.). – P. 3–23.
- Endress P.K. Disentangling confusions in inflorescence morphology: patterns and diversity of reproductive shoot ramification in angiosperms // *J. Syst. Evol.* – 2010. – **48**(4). – P. 225–239.

- Fedorov A.I., Artiushenko Z.T., 1975. — L.: Nauka. — 352 p. [Федоров А.И., Артиушенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. — Л.: Наука, 1975. — 352 с.]
- Fedorova T.A., 2008. — Vestn. Tversk. gos. un-ta. Ser. biol. i ekol. — Вып. 9. — P. 271–275 [Федорова Т.А. Структура генеративных побегов представителей семейства клеомовых (*Cleomaceae*) // Вестн. Тверск. гос. ун-та. Сер. биол. и экол. — 2008. — Вып. 9. — С. 271–275].
- Gómez J.M., Perfectti F., Camacho J.P.M. Natural selection on *Erysimum mediohispanicum* flower shape: insights into the evolution of zygomorphy // Amer. Nat. — 2006. — 168(4). — P. 532–545.
- Hall J.C., Sytsma K.J., Iltis H.H. Phylogeny of *Capparaceae* and *Brassicaceae* based on chloroplast sequence data // Amer. J. Bot. — 2002. — 89(11). — P. 1826–1842.
- Hall J.C., Tisdale T.E., Donohue K., Kramer E.M. Developmental basis of an anatomical novelty: heteroarthrocarpy in *Cakile lanceolata* and *Erucaria erucarioides* (*Brassicaceae*) // Int. J. Plant. Sci. — 2006. — 167(4). — P. 771–789.
- Hedge I. *Cruciferae* // Flora of Turkey / Ed. P.H. Davis. — Edinburgh: Univ. Press, 1965. — P. 248–495.
- Hedge I., Rechinger K.H. *Cruciferae* // Flora Iranica / K.H. Rechinger. — Graz: Acad. Druck- u. Verlagsanstalt, 1968. — P. 1–373.
- Heenan P.B. Gender dimorphism in *Pachycladon stellatum* (*Brassicaceae*) // N. Z. J. Bot. — 2012. — 50(1). — P. 77–81.
- Hegi G. Illustrierte Flora von Mittel-Europa. — [3 Aufl. Hrsg. W. Schultze-Motel]. — Berlin; Hamburg: Parey, 1986. — Bd. 4 (1). — 598 S.
- Horovitz A., Gallil I. Gynodioecism in East Mediterranean *Hirschfeldia incana* (*Cruciferae*) // Bot. Gaz. — 1972. — 133(2). — P. 127–131.
- Iltis H.H., 2014. — Ukr. botan. zhurn. — 71(1). — P. 29–35 [Ільїньська А.П. Родина *Cleomaceae* у флорі України // Укр. ботан. журн. — 2014. — 71(1). — С. 29–35].
- Iltis H.H., 2015. — Ukr. botan. zhurn. — 72(1). — P. 8–18 [Ільїньська А.П. Спектри морфологічних ознак *Brassicaceae* s. l.: вегетативні органи рослин // Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(1). — С. 8–18].
- Iltis H.H., Hall J.C., Cochrane T.S., Sytsma K.J. Studies in the *Cleomaceae*. I. On the separate recognition of *Capparaceae*, *Cleomaceae*, and *Brassicaceae* // Ann. Missouri Bot. Gard. — 2011. — 98(1). — P. 28–36.
- Keighery G.J. A new subspecies of *Cleome uncifera* (*Capparaceae*) from Western Australia // Nuytsia. — 2002. — 14(3). — P. 381–384.
- Kers L.E. *Capparaceae*. The families and genera of flowering plants / Eds. K. Kubitzki, C. Bayer. — Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2003. — Vol. 5. — P. 36–56.
- Kitashiba H., Nasrallah J.B. Self-incompatibility in *Brassicaceae* crops: lessons for interspecific incompatibility // Breed. Sci. — 2014. — 64(1). — P. 23–37.
- Kotov M.I., 1979. — Flora evrop. chasti SSSR. — L.: Nauka. — T. 4. — P. 30–148 [Котов М.И. Сем. *Brassicaceae* Burnett // Флора европ. части СССР. — Л.: Наука, 1979. — Т. 4. — С. 30–148].
- Medan D., Ponessa G. Movement-assisted dichogamy in *Atamisquea emarginata* (*Capparaceae*) // Pl. Syst. Evol. — 2003. — 236(3–4). — P. 195–205.
- Méndez M., Gómez J.M. Phenotypic gender in *Hormathophylla spinosa* (*Brassicaceae*), a perfect hermaphrodite with tetradynamous flowers, is variable // Pl. Syst. Evol. — 2006. — 262(3–4). — P. 225–237.
- Nasrallah J.B., Liu P., Sherman-Broyles S., Schmidt R., Nasrallah M.E. Epigenetic mechanisms for breakdown of self-incompatibility in interspecific hybrids // Genetics. — 2007. — 175(4). — P. 1965–1973.
- Pax F. *Capparidaceae* // Die natürlichen Pflanzenfamilien / Eds. A. Engler, K. Prantl. — Leipzig: Verlag von W. Engelmann, 1891. — Teil 3(Abt. 2). — S. 209–236.
- Payer J.-B. Traité d'organogenie Comparée de la Fleur: atlas. — Paris: Librairie de Victor Masson, 1857. — 154 tabl.
- Prantl K. *Cruciferae* // Die natürlichen Pflanzenfamilien / Eds. A. Engler, K. Prantl. — Leipzig: Verlag von W. Engelmann, 1891. — Teil 3(Abt. 2). — S. 145–206.
- Primo L.M., Machado I.C. A new case of late-acting self-incompatibility in *Capparis* L. (*Capparaceae*): *C. jacobinae* Moric. ex Eichler, an endemic andromonoecious species of the Caatinga, Pernambuco State, Brazil // Acta bot. bras. — 2009. — 23(3). — P. 764–768.
- Raghavan T.S., Venkatasubban K.R. Studies in the *Capparidaceae*. VI. Floral structure in *Crataeva religiosa* Forst., with special reference to the morphology of the carpel // Proc. Ind. Acad. Sci. B. — 1941. — 13(2). — P. 109–128.
- Rea A.C., Liu P., Nasrallah J.B. A transgenic self-incompatible *Arabidopsis thaliana* model for evolutionary and mechanistic studies of crucifer self-incompatibility // J. Experimental Bot. — 2010. — 61(7). — P. 1897–1906.
- Rodionova G.B., 1982. — Filogeniia vyssh. rast. — M.: Nauka, 1982. — P. 110–111 [Родионова Г.Б. Положение крестоцветных и родственных семейств в системе покрытосеменных по данным эмбриологии // Филология высш. раст. — М.: Наука, 1982. — С. 110–111].
- Rodionova G.B., 1992. — Sravnitelnaia anatomiiia semian / Pod red. A.L. Takhtadzhiana. — SPb.: Nauka. — T. 4. — P. 191–201 [Родионова Г.Б. Семейство *Brassicaceae* // Сравнительная анатомия семян / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. — СПб.: Наука, 1992. — Т. 4. — С. 191–201].
- Sargent R.S. Floral symmetry affects speciation rates in angiosperms // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. — 2004. — 271(1539). — P. 603–608.
- Savriama Y., Gómez J.M., Perfectti F., Klingenberg C.P. Geometric morphometrics of corolla shape: dissecting components of symmetric and asymmetric variation in *Erysimum mediohispanicum* (*Brassicaceae*) // New Phytol. — 2012. — 196(3). — P. 945–954.
- Schranz M.E., Dobeš Ch., Koch M.A., Mitchell-Olds T. Sexual reproduction, hybridization, apomixis, and polyploidization in the genus *Boechera* (*Brassicaceae*) Amer. J. Bot. — 2005. — 92(11). — P. 1797–1810.

- Sessions R.A. Arabidopsis (Brassicaceae) flower development and gynoecium patterning in wild type and Ettin mutants // Amer. J. Bot.* – 1997. – **84**(9). – P. 1179–1191.
- Sessions R.A., Zambryski P.C. Arabidopsis gynoecium structure in the wild type and in ettin mutants // Development.* – 1995. – **121**(5). – P. 1519–1532.
- Shakarishvili N., Osishvili L. Sexual phenotype of Capparis herbacea (Capparaceae) // Turk. J. Bot.* – 2013. – **37**(4). – P. 682–689.
- Sharbel T.F., Voigt M.-L., Corral J.M., Galla G., Kumlehn J., Klukas Ch., Schreiber F., Vogel H., Rotter B. Apomictic and sexual ovules of Boechera: display heterochronic global gene expression patterns // Plant Cell.* – 2010. – **22**(6). – P. 655–671.
- Short P.S. Capparaceae // Flora of the Darwin Region / Eds. P.S. Short, I.D. Cowie.* – 2011. – Vol. 1. – P. 1–24.
- Smyth D.R., Bowman J.L., Meyerowitz E.M. Early flower development in Arabidopsis // Plant Cell.* – 1990. – **2**(8). – P. 755–767.
- Snell R., Aarssen L.W. Life history traits in selfing versus outcrossing annuals: exploring the 'time-limitation' hypothesis for the fitness benefit of self-pollination // BMC Ecology.* – 2005. – **5**(2). – 14 p.
- Takhtadzhian A.L., 1964.* – М.; Л.: Наука. – 237 p. [*Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных.* – М.; Л.: Наука, 1964. – 237 с.].
- Takhtadzhian A.L., 1966.* – М.; Л.: Наука. – 611 p. [*Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений.* – М.; Л.: Наука, 1966. – 611 с.].
- Takhtajan A.L. Flowering plants.* – Springer Science + Business Media, 2009. – 906 p.
- Thellung A. Cruciferae / Hegi G. Illustrierte Flora von Mittel-Europa.* – München: J.F. Lehmanns Verlag, 1919. – Bd. **4**(1). – S. 51–482.
- Toelken H.R. Capparaceae // Flora of South Australia.* – Ed. 4 / Eds. J.P. Jwssop, H.R. Toelken. – Adelaide: South Australian Cover. Print. Division, 1986. – Vol. 1. – P. 373–375.
- Tucker G.C. Capparaceae // Flora of North America north of Mexico / FNA Edit. Comm.* – N.Y. etc.: Oxford Univ. Press, 2010. – Vol. 7. – P. 194–198.
- Tucker G.C. Neotropical Cleomaceae // W. Milliken, B. Klitgard, A. Baracat (2009 onwards). Neotropikey – Interactive key and information resources for flowering plants of the Neotropics, 2009.* <http://www.kew.org/science/tropamerica/neotropikey/families/Cleomaceae.htm>.
- Tucker G.C., Vanderpool S.S. Cleomaceae // Flora of North America north of Mexico / FNA Edit. Comm.* – N.Y. etc.: Oxford Univ. Press, 2010. – Vol. 7. – P. 199–223.
- Vasilchenko I.T., 1981.* – Zhizn rastenii / Pod red. A.L. Takhtadzhiana. – М.: Prosveshchenie. – Т. 5(2). – P. 64–67 [*Васильченко И.Т. Сем. Capparaceae // Жизнь растений / Под ред. А.Л. Тахтаджяна.* – М.: Просвещение, 1981. – Т. 5(2). – С. 64–67].
- Zapata T.R. Cleome L. (Capparaceae) en el Estado Aragua, Venezuela // Acta Bot. Venez.* – 2006. – **29**(2). – P. 315–334.
- Zhang M., Tucker G.C. Capparaceae // Flora of China / Eds. C.Y. Wu, P.H. Raven, D.Y. Hong.* – Beijing: Sci. Press, St. Louis: Missouri Bot. Gard. Press, 2008a. – Vol. 7. – P. 433–450.
- Zhang M., Tucker G.C. Cleomaceae // Flora of China / Eds. C.Y. Wu, P.H. Raven, D.Y. Hong.* – Beijing: Sci. Press, St. Louis: Missouri Bot. Gard. Press, 2008b. – Vol. 7. – P. 429–432.
- Zhou T.Y., Lu L.L., Yang G., Al-Shehbaz I.A. Brassicaceae (Cruciferae) // Flora of China. (Brassicaceae through Saxifragaceae) / Eds. Zh.G. Wu, P.H. Raven.* – Beijing: Sci. Press, St. Louis: Missouri Bot. Gard. Press, 2001. – Vol. 8. – P. 1–193.

Рекомендує до друку
П.І. Бурда

Надійшла 20. 03.2015 р.

Ильинская А.Ф. Спектры морфологических признаков *Brassicaceae* s. l.: соцветие, цветок. — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(2): 122–134.

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

Исследованы спектры морфологических признаков соцветия и цветка трех близкородственных семейств: *Capparaceae*, *Cleomaceae* и *Brassicaceae* s. str. или *Brassicaceae* s. l. (альтернативная точка зрения). Главное внимание уделено следующим признакам соцветия: тип, характер ветвления, количество цветков в одном соцветии, наличие (отсутствие) прицветников. Для анализа строения цветка использованы главным образом такие признаки: тип симметрии цветка, форма, характер роста и продолжительность существования чашелистиков, форма, особенности развития и размер лепестков, особенности строения цветоложа и нектарников, конструкция андроеца, строение и особенности развития гинецея, а также характер цветения и опыления цветков. Во всех трех семействах наблюдается одинаковый тип соцветия — кисть. Ведущими направлениями эволюционной трансформации кисти *Brassicaceae* s. l. были редукция до одного цветка, с одной стороны, и полимеризация (увеличение количества цветков в одном соцветии) — с другой. Оба модуса морфологического изменения кисти наблюдаются как в *Cleomaceae*, так и в *Brassicaceae* s. str. Предполагается, что обеднение кисти — это результат адаптации растений к аридным и криофильным условиям существования. Развитие интеркалярных и брактеозных кистей — очень характерных для *Cleomaceae* и редких — в *Brassicaceae* s. str. в исследуемой группе семейств имеет, вероятно, вторичное происхождение. Можно предположить, что в процессе эволюции уменьшалась пластичность структурных элементов цветка и происходила их олигомеризация, что обусловило унификацию морфологических признаков, наиболее выразительную в *Brassicaceae* s. str. Разный ход цветения в течение суток (преимущественно ночью в *Capparaceae*, в основном днем — в *Brassicaceae* s. str. и в разное время суток — в *Cleomaceae*) обусловленный, вероятно, потребностью в определенном температурном режиме и влажности воздуха, а также адаптацией к тем или другим опылителям. Для *Brassicaceae* s. l. наиболее характерны три способа опыления — перекрестное, комбинированное и самоопыление. Перекрестное опыление в каждом из трех семейств достигается развитием разных структурных элементов цветка: у каперецевых и клеомовых — посредством формирования гинофора, андрофора или андрогинифора, а у крестоцветных — развитием длинного столбика завязи.

Ключевые слова: *Capparaceae*, *Cleomaceae*, *Brassicaceae*, морфология, соцветие, цветок, цветение, опыление.

Ilyinska A.P. The range of the morphological features of *Brassicaceae* s. l.: inflorescence, flower. — Ukr. Bot. J. — 2015. — 72(2): 122–134.

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

The spectra of morphological features of the inflorescence and the flower of plants of three closely related families: *Capparaceae*, *Cleomaceae* and *Brassicaceae* s. str. or *Brassicaceae* s. l. (alternative view) are investigated. The main attention is paid to the following features of inflorescence: type, branching pattern, the number of flowers in one inflorescence, and the presence (absence) of the bracts. For analyzing the structure of the flower were used mostly features such as: symmetry type of flower, shape, growth pattern and duration of the sepals, shape, size and features of the petals, the structural features of the receptacle and nectaries, androecium construction, structure and features of the gynoecium, and the character of flowering and pollination of the flowers. It was established that in all three families observed the same type inflorescence — raceme. The main directions evolutionary transformation of the raceme of *Brassicaceae* s. l. were reduction to one flower on one hand, and polymerization (increased number of the flowers in an inflorescence), — on the other. Both modus morphological changes of the raceme observed in *Cleomaceae* as well as in *Brassicaceae* s. str. It is supposed that the depletion of the raceme is the result of adaptation of plants to arid and cryophilic conditions of existence. The development of intercalary and bracteate raceme — very typical for *Cleomaceae* and rare in the *Brassicaceae* s. str., in the study group of families is probably of secondary origin. Can assume that in the process of evolution the plasticity of the structural elements of the flowers decreased and occurred their oligomerization, which resulted in the unification of morphological features, the most expressive in the *Brassicaceae* s. str. Different course of the blooming across of the day (predominantly at night in *Capparaceae*, mostly during the day in *Brassicaceae* s. str. and at various times of the day in *Cleomaceae*) is caused by, probably, need of the specific temperature conditions and humidity, as well as adaptation to one or the other pollinators. For *Brassicaceae* s. l. the most typical are three ways of pollination: a cross, the combined and self-pollination. Cross-pollination in each of the three families is achieved by the development of various structural elements of the flower: in the Caper family and *Cleomaceae* it is ensured by forming ginofor, androfor or androginofor, and cruciferous — by development of the long stylus of the ovary.

Key words: *Capparaceae*, *Cleomaceae*, *Brassicaceae*, morphology, inflorescence, flower, flowering, pollination.

І.В. ВАНТЮХ

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01601, Україна
igorvan@mail.ru

МОНІТОРИНГ РЕСУРСІВ *ARNICA MONTANA* (ASTERACEAE) НА ТЕРИТОРІЇ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Вантюх І.В. Моніторинг ресурсів *Arnica montana* (Asteraceae) на території Українських Карпат.— Укр. ботан. журн.— 2015. — 72(2): 135–143.

Подано результати п'ятирічних спостережень за динамікою структури та ресурсною значущістю ценопопуляцій *Arnica montana* L. на семи моніторингових площах у різних регіонах Карпат. Вивчено вплив сінокосіння та пасовищного навантаження на стан і динаміку її ресурсів. Встановлено, що найбільш вираженим лімітуючим фактором для ресурсної значущості ценопопуляцій *A. montana* є пасовищне навантаження на її біотопи. В умовах обмеженого антропогенного навантаження зміни у віковій структурі популяцій *A. montana* та її ресурсній значущості відбуваються повільно і визначаються ступенем ценотичної конкуренції.

Ключові слова: *Arnica montana*, моніторинг, ресурси, антропогенний вплив

Вступ

З'ясування стану та тенденцій зміни ресурсів особливо цінних видів рослин в умовах трансформованого середовища — одне з головних завдань ботанічного ресурсознавства. Для забезпечення сталого використання природних фіторесурсів і їхнього збереження важливо дослідити залежність стану та динаміки популяцій і ресурсів сировинно цінних рослин від впливу негативних чинників (Kahmen, Roschlod, 2000; Hamilton et al., 2006).

Одним із найважливіших сировинних видів лікарських рослин Українських Карпат є *Arnica montana* L., яка широко використовується в народній та офіційній медицині країн Європи, зокрема в Україні. У зв'язку з посиленням тенденції до скорочення популяцій *A. montana* по всьому ареалу та складності її культивування цьому ендемічному європейському виду приділяється велика увага в різних країнах (Kathe et al., 2003; Kathe, 2006). Основною загрозою для популяцій *A. montana* в країнах Північної, Західної та Центральної Європи є надмірний антропогенний вплив на її оселища, зворотні масштабні демуаційні процеси, які супроводжуються заростанням вторинних лук лісовою або чагарниковою рослинністю, інсуляризація популяцій і фрагментація середовищ зростання, що збіднює генетичну різноманітність її популяцій, нерегульований збір сировини (Parolo et al., 2008; Kobiv, 2014). *Arnica montana* занесена до Червоного списку МСОП (Least Concern, LC) як вид, по-

пуляції котрого в дикій природі перебувають у стані низького рівня ризику «IUCN Red List» [<http://www.iucnredlist.org>]. До останнього видання «Червоної книги України» (2009) цей вид не занесено.

Завдання нашого дослідження — з'ясувати стан і динаміку розвитку популяцій та формування ресурсів *A. montana* за умов антропогенного навантаження чи за його відсутності в Українських Карпатах.

Об'єкти та методи досліджень

Матеріали зібрано під час польових досліджень протягом 2010–2014 рр. Облік і моніторинг ресурсів *A. montana* здійснювався з використанням загальноприйнятих методів ботанічного ресурсознавства (облікових площ і ділянок, а також модельних екземплярів (Minarchenko et al., 2008)). Для спостережень за динамікою популяцій і ресурсів *A. montana* в різних частинах Українських Карпат у 2010 р. було закладено сім постійних моніторингових площ у діапазоні висот 760–1200 м над р.м. (таблиця), на кожній із яких — по 10 (11) системно розмішених облікових ділянок, де щорічно реєстрували ресурсозначимі показники виду. Моніторингові площі заклали на відкритих схилах різної експозиції, крутизною 5–45 %, з урахуванням різного ступеня антропогенного навантаження на фітоценози та за його відсутності (таблиця). Дані про початок цвітіння *A. montana* та ступінь антропогенного навантаження на моніторингові площі отримували від працівників НПП «Синевир», Карпатського біосферного заповідника, а також безпосередньо від місцевого населення.

На кожній моніторинговій площі (МП) у перший рік її існування здійснювали повний геоботанічний опис, а потім щорічно оцінювали рясність її флористичного складу; на облікових ділянках визначали проективне покриття *A. montana*, чисельність і щільність особин різних вікових груп, висоту рослин, кількість пагонів і суцвіть на пагоні, щільність запасу сировини (суцвіть), аналізували особливості антропогенного навантаження на оселища. Для кількісних показників з'ясовували середнє арифметичне та його похибку. Достовірність відмінності середніх показників визначали за допомогою методів дисперсійного аналізу. Для кожної ценопопуляції оцінювали також повноту та симетричність онтогенетичних спектрів, а вікову структуру рослин *A. montana* визначали як проросток (*p*), ювенільний (*j*), іматурний (*im*), віргінійний (*v*), генеративний (*g*), субсенільний (*ss*) і сенільний (*s*) (Уганов, 1975; Работнов, 1988). Щільність запасу сировини встановлювали як добуток кількості суцвіть на середні показники маси одного суцвіття. Останні визначали як середнє 100 суцвіть, зібраних у 3-кратній повторності поза межами моніторингової площі. Зазначимо, що середні показники маси одного суцвіття на моніторингових площах майже не відрізнялися і становили $1,15 \pm 0,02$ г.

Результати досліджень і їх обговорення

На період початку моніторингу на МП №1 пасовишне навантаження зросло майже удвічі порівняно з 2009 р. Станом на 6 червня 2010 року ценопопуляція *A. montana* характеризувалася великою кількістю особин ($277/11$ м²), однак більшість із них були пошкоджені, частка генеративних особин незначна (таблиця), в окремих випадках складно було визначити їх на приналежність до певної вікової групи. Проективне покриття *A. montana* на моніторинговій площі в ущільненнях сягало 20 %, на відкритій ділянці – 3 %, у середньому воно становило близько 7 %. На більшості генеративних пагонів (70 %) було сформоване лише одне суцвіття.

Дигресивні зміни рослинного покриву та ценопопуляції *A. montana* на МП №1 особливо чітко виявилися у 2011 р., оскільки надмірне пасовишне навантаження впродовж літа минулого року призвело до загибелі багатьох особин виду. Кількість рослин *A. montana* на облікових ділянках зменши-

лася на 26 %, зокрема молодих і генеративних особин – більше ніж удвічі (таблиця).

Зниження пасовищного навантаження у 2011 р. позитивно позначилося на представленості та життєвості більшості видів різнотрав'я (станом на початок червня 2012 р.): зросло проективне покриття травостою, участь різнотрав'я в угрупованні, значно збільшилася кількість генеративних особин *A. montana* (таблиця). Упродовж 2013–2014 рр. пасовишне навантаження в межах моніторингової ділянки суттєво зменшилося, проективне покриття травостою збільшилося переважно за рахунок розростання різнотрав'я; збільшилася також кількість особин *A. montana*, особливо молодшої вікової групи та генеративних пагонів. Збільшилися розміри листків вегетативних розеток виду, що позитивно позначилося на проективному покритті. Кількість суцвіть на облікових ділянках зростає майже вдвічі порівняно з 2010 р. і в 5 разів – із 2011. Такі зміни можна пояснити посиленням використанням дорослими рослинами ресурсів середовища й активним спрямуванням їх на генеративне розмноження в умовах стресу, що властиве багатьом видам трав'янистих рослин. На облікових ділянках суттєво збільшилася кількість генеративних пагонів із трьома суцвіттями, хоча на багатьох пагонах повноцінно розвинулися лише по два суцвіття. За нашими спостереженнями, недорозвинені суцвіття на генеративних пагонах *A. montana* з'являються переважно за умов нестачі ресурсів середовища внаслідок пасовищного навантаження чи негативного впливу температурного режиму на початку вегетації. На моніторинговій площі відзначається тенденція відновлення рослинного покриву за умов зменшення пасовищного навантаження. Однак відновлення ценопопуляції *A. montana* відбувається, кількість особин молодшої вікової групи обмежена, активний розвиток конкурентоспроможних видів лімітує ресурси середовища, необхідні для їхнього розвитку (Куяк, 2007). Велика частка вегетативних особин *A. montana* на МП №1 може забезпечити реалізацію її ресурсної значущості впродовж тривалого періоду за умови обмеженого пасовищного навантаження або його відсутності.

На МП №2 наявне систематичне антропогенне навантаження (сінокосіння 1–2 рази на рік і неконтрольований збір суцвіть *A. montana*). На площі виявлено 30 видів рослин, найрясніші з яких – це *Festuca rubra* L. (40 %), *Nardus stricta* L. (10 %), *Vaccinium*

Стан популяції і ресурсів *Arctia montana* на моніторингових площах

Місцезнаходження та характеристика моніторингової площі	Тип і ступінь антропогенного навантаження	Рік дослідження	Проективне покриття <i>A. montana</i> , %	Щільність сировини, т/10 м ²	Віковий склад, %			Щільність дорослих особин ($V \cdot \bar{g} + S + SS$)
					$f + tm$	v	$S + SS$	
МП 1 Урочище «Гелезова», Закарпатська область, Міжгірський район, НПП «Синевир», 826 м над р.м., площа – 1 га	Випасання великої рогатої худоби (ВРХ) (25 голів ВРХ на 3 га – 2010 рр., 16 голів ВРХ на 3 га – 2011 р., 18 голів ВРХ на 3 га – 2012 р., 10 голів ВРХ на 3 га – 2013–2014 рр.)	2010	7	24,04	18,1	64,2	11,6	227
		2011	5	8,36	10,8	75,0	3,4	182
		2012	6	16,72	13,9	69,4	5,7	180
		2013	10	38,68	17,5	62,1	8,2	222
		2014	10	44,95	15,6	64,8	8,5	228
МП 2 Урочище «Рабачинка», Закарпатська область, Міжгірський район, НПП «Синевир», 760 м над р.м., площа – 0,9 га	Сінокіс два рази на рік (2010 – 2011 рр.), неконтрольована заготовля сушів (2012–2014 рр.)	2010	9	77,5	20,4	56,9	13,5	148
		2011	10	44,85	22,4	58,3	8,9	149
		2012	8	49,45	15,4	62,5	11,9	149
		2013	7	60,95	13,3	63,3	16,2	144
		2014	7	62,10	10,6	60,2	19,9	144
МП 3 «Синевирська поляна», Закарпатська область, Міжгірський район, НПП «Синевир», Синевирська поляна, 910 м над р.м., площа – 0,1 га	Сінокіс (один-два рази на рік)	2010	20	133,4	22,7	58,3	12,5	224
		2011	18	113,85	26,6	53,5	15,5	199
		2012	18	154,10	15,7	61,1	19,4	225
		2013	15	116,15	6,6	68,1	19,5	240
		2014	18	148,35	9,8	65,1	20,7	248
МП 4 Околиці с. Вільховатий, Закарпатська область, Рахівський район, 960 м над р.м., площа – 0,1 га	Випасання худоби (протягом 2010–2011 р., 15 голів ВРХ на 4 га). Сінокіс, неконтрольована заготовля сушів (2012–2014 рр.)	2010	7	31,05	15,1	64,1	7,1	130
		2011	3	11,50	7,1	66,3	6,1	91
		2012	8	25,30	8,1	64,0	10,8	102
		2013	10	33,35	13,8	59,3	11,5	112
		2014	11	31,05	15,3	57,7	11,8	122
МП 5 г. Шоймул Закарпатська область, Рахівський район, 1050 м над р.м., площа – 0,1 га, крутизна 45 %, західна експозиція	Сінокіс (один раз на рік)	2010	20	211,60	7,8	69,3	17,4	286
		2011	22	182,50	4,0	69,0	23	288
		2012	24	219,65	5,8	66,1	23,6	292
		2013	22	174,80	8,3	65,4	20,7	297
		2014	25	200,10	7,6	66,5	21,3	303
МП 6 г. Лісничка Чернівецька область, околиці с. Шнігіт Долішній, 1045 м над р.м., площа – 0,1 га, крутизна схилу 5 %	Випасання худоби (протягом 2010–2014 рр.; 2010 – 25 голів ВРХ/4га; 2011 – 17 голів ВРХ/4 га; 2012 – 18 голів ВРХ/4 га; 2013 – 22 голів ВРХ/4 га; 2014 – 24 голів ВРХ/1 га)	2010	7	46,00	14,9	64,5	7,6	214
		2011	7	41,40	19,3	57,7	6,8	189
		2012	5	23,00	13,6	61,0	5,6	184
		2013	5	9,20	14,7	58,3	3,8	180
		2014	5	17,35	11,3	55,2	5,4	180
МП 7 г. Томнатик Чернівецька область, околиці с. Шнігіт Долішній, 1200 м над р.м., площа – 0,1 га	Антропогенне навантаження відсутнє, спостерігається заростання луки ожиною та березами	2010	5	62,10	7,1	75,8	12,2	131
		2011	5	34,50	5,2	80,2	10,9	130
		2012	5	43,70	7,8	76,5	11,4	130
		2013	5	36,80	6,4	79,3	10,7	131
		2014	5	29,90	4,5	81,5	10,4	129

myrtilus L. (5 %) і *Potentilla erecta* (L.) Raeusch. (5 %); моховий ярус становить 10–15 %, зростають чотири молодих дерева *Picea abies* L. (три-чотирирічні). Проективне покриття трав'яно-чагарничкового ярусу варіює в межах 90–95 %. Ценопопуляція *A. montana* перебуває в задовільному стані. Базовий віковий спектр *A. montana* лівобічного типу з максимумом на віргінільній групі (таблиця). У базовому спектрі наявні всі онтогенетичні групи, віргінільні та молоді генеративні рослини становлять близько 77 % (таблиця).

Особливістю досліджуваної ценопопуляції *A. montana* є обмежена представленість генеративних і сенільних особин, що є закономірним для популяцій цього виду в сформованих фітоценозах за умов слабкого антропогенного навантаження. Генеративні пагони здебільшого мають по три і більше суцвіть, що свідчить про здатність дорослих особин *A. montana* максимально використовувати ресурси середовища при досягненні ними певної вікової категорії навіть за умов ценотичної конкуренції. Початок цвітіння *A. montana* майже щорічно припадає тут на 4–6 червня.

Результати спостережень за змінами стану ценопопуляції виду впродовж наступного періоду свідчать про поступове збільшення кількості генеративних особин (переважно за рахунок таких з одним суцвіттям), проте загальна кількість суцвіть і щільність запасу сировини на облікових ділянках станом на 2014 р. не досягла значень 2010 р. Антропогенне навантаження в межах моніторингової площі зменшилося (сінокосіння відбувається переважно 1 раз на початку плодоношення *A. montana*). Збільшення кількості генеративних особин відбулося, ймовірно, за рахунок переходу дорослих вегетативних у генеративну стадію. Суттєво зменшилася кількість і частка особин арніки молодшої вікової групи (*j +im*), що могло статися внаслідок зростання проективного покриття переважно за рахунок збільшення участі конкурентоспроможних видів (*Festuca rubra* (45 %), *Vaccinium myrtilus* (10 %)) і затінення *Picea abies*.

Зміни у віковій структурі *A. montana* та ресурсній значущості відбуваються повільно. За високих показників рясності конкурентних видів створюються екстремальні умови для генеративного розмноження *A. montana*, однак велика кількість особин вегетативної групи є важливим резервом для ре-

лізації ресурсної цінності ценопопуляції впродовж тривалого періоду.

Моніторингова площа №3 закладена за умов слабкого антропогенного навантаження (сінокосіння переважно один раз на рік). Угрупування характеризується багатим видовим різноманіттям (32 види судинних особин) за незначної участі злаків і високих показників проективного покриття (93 %). Найбільше тут представлені *A. montana* (20 %), *Hypochoeris radicata* L. (10 %), *Festuca rubra* (10 %), *Luzula luzuloides* (Lam.) Dandy & Wilmott (10 %), *Nardus stricta* (5 %), *Vaccinium myrtilus* (5 %). Добре виражений моховий покрив (10 %). Початок цвітіння *A. montana* настає на день-два пізніше, ніж на попередній моніторинговій площі, що може бути зумовлене розміщенням МП №3 на 150 м вище, ніж МП №2, хоча відстань між ними — лише кілька кілометрів.

Ценопопуляція *A. montana* характеризується високою рясністю і життєвістю, лівобічним спектром. Частка передгенеративних особин становить 81 % (таблиця). Частка генеративних особин низька (12,5 %); кількість пагонів із трьома і більше суцвіттями удвічі перевищує кількість таких з одним суцвіттям, що позитивно позначається на ресурсних показниках. Збір сировини *A. montana* тут незначний (для власних потреб), оскільки ділянка розміщена в межах приватного угіддя. Сінокосіння низькопродуктивне, тому здійснюється лише один раз, переважно в період масового цвітіння *A. montana*. Останнє є основним негативним чинником для розвитку ценопопуляції *A. montana*, тому що насіння не встигає визріти, а це загрожує її генеративному відновленню.

У 2011 р. тут мало зростає частка особин арніки наймолодшої групи та генеративних особин; на 5 % знизилася частка вегетативних і на 2 % — сенільних особин. Дещо збільшилася кількість генеративних особин із одним і трьома суцвіттями, але удвічі зменшилася з п'ятьма суцвіттями, тому кількість суцвіть загалом на облікових ділянках знизилася на 15 %. Такі зміни є в межах достовірної статистичної похибки, вони можуть бути зумовлені як внутрішньо популяційними чинниками, так і незначною зміною ценотичних і екологічних умов середовища.

Результати спостережень 2012 р. підтверджують флуктуаційний характер змін структури ценопопуляції *A. montana* за умов відсутності чітких індика-

торів, лімітуючих чи стимулюючих ці зміни за короткий проміжок часу. Відчутно збільшилася кількість генеративних особин *A. montana* (таблиця), насамперед за рахунок таких із одним суцвіттям. Особливістю ценопопуляції є збільшення кількості генеративних пагонів, у яких третє суцвіття недорозвинене (7 шт.), що спостерігалось тут і в наступні роки. Це може свідчити про неспроможність повної реалізації ресурсного потенціалу рослинами в умовах нестачі ресурсів.

Показники щільності запасу сировини у 2012 р. є найвищими за період спостереження – 15,4 г/м² проти 11,4 г/м² у 2011 р. Не виключено, що сплеск масового цвітіння арніки після періоду спокою є закономірним явищем, властивим багатьом квітковим рослинам. Підтвердженням цієї думки можуть бути низькі показники щільності запасу сировини тут у наступний рік (2013) (таблиця). Відзначено, що кількість генеративних пагонів на облікових ділянках за рік майже не змінилася (50 проти 52 у 2012 р.), але кількість суцвіть зменшилася майже на 25 %. Це спричинене збільшенням кількості пагонів із одним суцвіттям і зменшенням частки пагонів із багатьма суцвіттями. Тенденція до збільшення кількості особин *A. montana* з одним суцвіттям на дослідженій моніторинговій площі була стабільною впродовж усього періоду спостережень, а кількість особин із кількома суцвіттями та загальна їх кількість змінювалися щороку порізному.

За період спостережень на моніторинговій площі № 3 виявлено повільне зменшення загальної кількості особин *A. montana* (з 290 до 275 шт.) та частки особин вегетативної групи (з 81 % у 2010 р. до 75 % у 2014 р.). Кількість генеративних особин поступово збільшується (таблиця), але показники щільності запасу сировини щороку змінюються то в один, то в другий бік, оскільки вони тісно корелюють із кількістю суцвіть. Структура фітоценозу за досліджуваний період майже не змінилася. На ділянці спостерігається поступове збільшення участі злаків в угрупованні. Враховуючи повільні темпи динаміки, суттєві зміни тут можна буде виявити не раніше ніж через 5–7 років.

Моніторингова площадка № 4 закладена на вершині пологої гори. Травостій тут розріджений (75 %), на моніторинговій площі налічується 23 види судинних особин, із яких найряснішими є *Festuca rubra* (30 %), *Nardus stricta* (10 %), *Arnica*

montana (7 %), *Thymus alpestris* Tausch. (5 %). На ділянці наявне несистематичне (періодичне – 1–3 рази на тиждень) сильне пасовищне навантаження (~ 4 особин великої рогатої худоби /га).

Ценопопуляція *A. montana* півночленна, характеризується лівобічним спектром. Частка її передгенеративних особин становить 79 %, генеративних – 7,2 % (таблиця). Суттєве погіршення стану ценопопуляції виявлене на другий рік спостережень. Зокрема, майже на третину зменшилася кількість вегетативних особин і майже вдвічі – генеративних. Рослини перебували в пригніченому стані з механічним пошкодженням листків унаслідок витоптування худобою; висота генеративних пагонів зменшилася майже на 25 %. Сильне пасовищне навантаження протягом 2010–2011 рр. призвело до зниження частки молодих особин (*j*, *im*, *v*) на 40 %, у т.ч. молодшої вікової групи – майже на 70 %. Це може свідчити про особливу чутливість молодих особин *A. montana* до ущільнення ґрунту та витоптування. Реакція на таке навантаження дорослих особин також виражена, але менше. Загальне проективне покриття травостою зменшилося на 15 % переважно за рахунок зниження ролі злаків.

Відсутність пасовищного навантаження на третій рік спостережень позитивно позначилася на угрупованні загалом і відновленні арніки зокрема (таблиця). У 2012 році на моніторинговій площі сінокосіння було відсутнє у зв'язку з низькою якістю та повільним відновленням травостою, що сприяло розвиткові відновних процесів ценопопуляції *A. montana*. За незначного збільшення кількості вегетативних розеток у виду, кількість генеративних особин збільшилася вдвічі, переважно за рахунок таких з одним суцвіттям. Не виключено, що їхньому цвітінню раніше перешкоджало витоптування худобою. У 2013 р. сінокосіння в межах моніторингової площі здійснювалося двічі, співвідношення кількості особин різних вікових станів майже не змінилося (таблиця). Відновлення популяції загалом відбувається повільно, що може бути спричинене сінокосінням до повного досягання насіння арніки та інтенсивним збиранням суцвіть населенням для власних потреб.

У 2014 р. загальна кількість генеративних особин *A. montana* на облікових ділянках збільшилася порівняно з 2011 роком майже втричі, переважно за рахунок особин із одним суцвіттям. Тим часом кількість вегетативних розеток на п'ятий рік спос-

тережень не досягла показників 2010 р., що може свідчити про повільне відновлення ценопопуляції після надмірного пасовищного навантаження. Частка особин наймолодшої вікової групи ($j+im$) станом на 2014 рік дорівнювала такій у 2010 р. Загалом у досліджуваній ценопопуляції *A. montana* загальна частка передгенеративних особин (j, im, v) становить близько 70 % усіх рослин і залишається максимальною протягом усього періоду спостережень (таблиця). Частка генеративних особин упродовж періоду спостереження варіювала в межах 6–11 % із мінімальними показниками у 2011 р. Цвітіння арніки починалося майже одночасно, з різницею в 1–4 дні залежно від погодних умов поточного року.

При збереженні ступеня антропогенного навантаження (сінокосіння 1–2 рази на рік) можна очікувати поступового збільшення кількості генеративних особин *A. montana* внаслідок переходу в генеративну стадію вегетативних особин і зростання її ресурсних показників.

Моніторингова площадка № 5 закладена на території Карпатського біосферного заповідника. Пасовищне навантаження тут відсутнє, але періодично буває сінокосіння. Угруповання вирізняється високим загальним проективним покриттям травостою (95 %), видове різноманіття – 20 видів судинних особин, моховий покрив виражений слабо. У травостої найбільше представлені *Festuca rubra* (22 %), *Arnica montana* (20 %), *Nardus stricta* (15 %), *Briza media* L. (10 %), *Luzula sylvatica* (Huds.) Gaudin (10 %), *Agrostis capillaris* L. (5 %).

Популяція *A. montana* повночленна, характеризується лівобічним спектром із переважанням вегетативних особин (69 %) (таблиця). Серед генеративних особин (17 %) дві третини становлять такі з трьома і більше суцвіттями. Частка особин молодшої вікової групи незначна (7,8 %), що характерно для угруповань із високими показниками проективного покриття травостою, де формуються екстремальні умови для проростання насіння *A. montana* і виживання проростків за умов високої ценотичної конкуренції. Тут виявлені найвищі показники щільності запасу сировини (21,2 г/м²) з усіх моніторингових площ.

У 2011 р. на облікових ділянках мало змінилося співвідношення вікових груп *A. montana* (таблиця). Суттєво збільшилася лише частка генеративних особин за рахунок переходу вегетативних особин

у генеративну стадію, однак загальна кількість суцвіть зменшилася. Зміна показника кількості суцвіть на облікових ділянках за період спостережень має флуктуаційний характер. Це може бути зумовлене як внутрішньопопуляційними чинниками, так і непередбачуваним негативним впливом температурного режиму в період розвитку рослин.

Зміни структури ценопопуляції *A. montana* та структури фітоценозу на моніторинговий період мало помітні: дещо збільшилася кількість *Festuca rubra*, *Luzula sylvatica*, *Potentilla erecta*; зменшилася – *Briza media* й *Agrostis capillaris*. Проективне покриття *A. montana* збільшилося, насамперед, за рахунок розростання розеток і незначного збільшення кількості особин на облікових ділянках (переважно – генеративних) (таблиця). Станом на 5 червня 2014 року на облікових ділянках кількість генеративних пагонів зроста порівняно з 2010 р. на 14 шт., але кількість суцвіть і щільність запасу зменшилася. Такі зміни можуть відбуватися за нестачі ресурсів для формування пагонів із багатьма суцвіттями.

За відсутності суттєвого впливу будь-якого негативного чинника на угруповання можна передбачити, що в подальшому буде зменшуватися у фітоценозі кількість видів різнотрав'я (у т.ч. *A. montana*) при збільшенні злаків і поступово знижуватиметься ресурсна значимість арніки. Враховуючи повільні темпи динаміки, суттєві зміни тут можливі лише через 7–10 років.

Моніторингова площадка №6 закладена за умов інтенсивного пасовищного навантаження (25 голів великої рогатої худоби на 4 га). У 2010 році проективне покриття рослинності тут становило 81 %. На моніторинговій площі налічується 28 видів судинних рослин із найбільшою представленістю *Festuca rubra* (25 %), *Briza media* (12 %), *Nardus stricta* (8 %) і *Luzula luzuloides* (7 %); моховий покрив становить близько 15 %, проективне покриття *A. montana* – 7 %. На цій моніторинговій площі початок її цвітіння визначено пізніше, ніж на інших площах (за винятком МП №7), на 6 днів.

У базовому спектрі ценопопуляції *A. montana* наявні всі онтогенетичні групи. Станом на 12 червня віргінільні та молоді генеративні рослини становлять близько 80 % (таблиця). Причому частка особин молодшої вікової групи майже вдвічі перевищує таку генеративної групи. Це співвідношення можна пояснити наявністю ділянок із поруше-

ним природним рослинним покривом, де може проростати насіння, однак більшість проростків і ювенільних рослин гинуть протягом літа безпосередньо від витоптування худобою.

На 10 облікових ділянках моніторингової площі налічується 20 генеративних особин *A. montana*. Майже всі вони перебувають у пригніченому стані, з пошкодженими листям. Серед генеративних особин більше половини мають по три і більше суцвіть, на багатьох рослинах окремі суцвіття недорозвинені або пошкоджені. Показник щільності запасу сировини сягає 46 кг/га.

Високий ступінь пасовищного навантаження у межах спостережень зберігався впродовж усіх наступних років (включно по 2014), що призвело до виснаження ценопопуляції *A. montana*. За період спостережень зменшилося загальне проективне покриття травостою до 70 %, ценопопуляцію *A. montana* поступово все глибше охоплювали дигресивні процеси. Пасовищне навантаження тут то збільшувалося, то зменшувалося, але було значним, що негативно позначилося на угрупованні загалом і на стані та структурі ценопопуляції *A. montana*. Знизилася проективне покриття арніки, в розетках зменшилася кількість і розміри листків; на облікових ділянках відчутно знизилася частка усіх вікових груп арніки, за винятком сенільних (таблиця). Середні показники висоти особин практично не змінилися. Кількість генеративних особин зменшилася майже вдвічі, суцвіть – утричі. На облікових ділянках майже всі особини арніки сформували по одному суцвіттю.

Низька регенераційна здатність популяції *A. montana*, ймовірно, визначається тим, що вона належить до видів, які не поїдаються чи мало поїдаються копитними тваринами. Тому в ході еволюції біоценозів арніки не появилася здатність швидко відростати, як у лучних злаків. За цією ознакою можна більш-менш упевнено прогнозувати негативну динаміку досліджуваної ценопопуляції *A. montana* в найближчі 5–10 років. Вона, як свідчать результати моніторингу на моніторингових площадках № 1 та № 2, добре пристосована до слабших навантажень.

Моніторингова площадка №7 закладена за умов відсутності вираженого антропогенного навантаження. Угруповання характеризується високим проективним покриттям травостою (близько 100 %) та високою ясністю злаків: *Festuca rubra* (30 %),

Nardus stricta (10 %), *Anthoxanthum alpinum* Å. Löve & D. Löve (5 %), *Briza media* (3 %). Загалом тут налічується 30 видів трав'янистих рослин. Серед різнотрав'я найбільше поширені: *A. montana* (5 %), *Potentilla erecta* (3 %), *Hypochoeris radicata* (2 %). Мохово-лишайниковий ярус виражений слабо. На площі є молоді рослини *Betula pendula* L. і *Rubus plicatus* Weihe & Nees.

Особливістю вікової структури ценопопуляції *A. montana* є мала частка особин (7,1 %) молодшої вікової групи (*j + im*) і сенільних особин (4,9 %). Три чверті становлять вегетативні особини й лише 12,2 % – генеративні (таблиця). Таке співвідношення різних вікових груп ценопопуляції *A. montana* зумовлене, насамперед, високим ступенем ценотичної конкуренції, оскільки для проростання насіння та розвитку особин *A. montana* на початковій стадії онтогенезу потрібна наявність вільного життєвого простору, що неможливо в умовах щільного травостою. Вегетативні особини вже зайняли своє місце в угрупованні; вони витривалі за умов обмежених ресурсів середовища, часто є раметами з добре розвиненим кореневищем, тому здатні витримувати конкурентний вплив із боку інших трав'янистих видів і зберігати свою роль у фітоценозі тривалий час.

Зміни структури фітоценозу та ценопопуляції *A. montana* в наступні роки спостережень мали флуктуаційний характер або були слабо виражені. Відзначене стабільне збільшення в фітоценозі ролі злаків, а також участі *Rubus plicatus* і *Betula pendula*. У віковій структурі ценопопуляції *A. montana* суттєво зменшилася частка особин молодшої вікової групи (до 4,5 % із 7,1); мало знизилася загальна кількість особин арніки та кількість генеративних і сенільних особин, а також дещо збільшилася – вегетативних (таблиця).

Найвідчутніше змінилися за період спостережень показники щільності запасу сировини (з 62,1 до 29,9 г/10 м²), що зумовлено зменшенням кількості генеративних пагонів *A. montana* з трьома і більше суцвіттями. Ймовірно, такі зміни є результатом ценотичної конкуренції за ресурси середовища. За високої ценотичної конкуренції створюються екстремальні умови як для проростання насіння арніки, так і наявна нестача ресурсів для формування генеративних пагонів із багатьма суцвіттями.

Загалом динаміка вікової структури ценопопуляції *A. montana* на даній моніторинговій площі за п'ять років мало помітна, на відміну від ресурсних показників, оскільки природні зміни лучних фітоценозів – тривалий процес. Нестача ресурсів середовища знайшла, насамперед, відображення на зменшенні ресурсної значущості ценопопуляції арніки за період, що підтверджує індикаторну значущість ресурсних показників у сукцесіях популяцій трав'янистих особин.

Висновки

Пасовишне навантаження – найбільше виражений негативний фактор, який за короткі терміни спричиняє дигресивні зміни ценопопуляцій *A. montana* на території Українських Карпат. Зменшення чи припинення такого навантаження зумовлює активізацію відновних процесів ценопопуляції, зокрема цвітіння *A. montana*.

Сінокосіння знижує лімітуючий вплив конкурентоспроможних видів рослин на популяції *A. montana*, а водночас перешкоджає її насіннево-му поновленню, оскільки здійснюється переважно до визрівання насіння. Ресурсна значущість *A. montana* в умовах сінокосіння тривалий час може зберігатися за рахунок активізації вегетативного розмноження.

За умов обмеженого антропогенного навантаження зміни у віковій структурі *A. montana* та ресурсній її значущості перебігають повільно. За високих показників рясності конкурентних видів створюються екстремальні умови для її генеративного розмноження, однак велика кількість особин вегетативної групи є важливим резервом для реалізації ресурсної цінності ценопопуляції впродовж тривалого періоду. У сформованому фітоценозі перехід рослин *A. montana* з вегетативної стадії до генеративної поступово уповільнюється, оскільки для генеративних рослин потрібно більше ресурсів, ніж для вегетативних, а ценотична конкуренція зростає.

Неконтрольований збір суцвіть *A. montana* для власних потреб чи реалізації зменшує можливість генеративного розмноження виду.

Для зниження загрози дигресії популяцій *A. montana* в Українських Карпатах конче потрібно повернути їй статус охорони на державному рівні.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Hamilton A., Durbeck K., Lawrence A. Towards a sustainable herbal harvest // Plant Talk. – 2006. – 43. – P. 32–35.
- Kahmen S., Poschod P. Population size, plant performance, and genetic variation in the rare plant *Arnica montana* L. in the Rhön, Germany // Basic and Applied Ecology. – 2000. – 1(1). – P. 43–51.
- Kathe W. Conservation of Eastern European medicinal plants: *Arnica montana* in Romania // Medicinal and Aromatic Plants Agricultural, Commercial, Ecological, Legal, Pharmacological and Social Aspects Series: Wageningen UR Frontis Series, Vol. 17. – J. B. Robert, L.E. Craker; D. Lange (Eds.). – 2006, XVIII. – 309 p.
- Kathe W., Honnef S., Heym A. Medicinal and aromatic plants in Albania, Bosnia-Herzegovina, Bulgaria, Croatia and Romania. – Bonn, Germany, 2003. – 200 p.
- Kobiv Iu.I. Populiatsii rідkisnykh vydiv Ukrainskykh Karpat: struktura, dynamika, zberezhennia: Avtoref. dys. ... dokt. biol. nauk: 03.00.05, UDU. – Kyiv, 2014. – 42 p. [Кобів Ю.І. Популяції рідкісних видів Українських Карпат: структура, динаміка, збереження: Автореф. дис. ... докт. біол. наук: 03.00.05 / УДУ. – К., 2014. – 42 с.].
- Kyiak V., 2007. – Nauk. zap. derzhavn. pryrodoznavchoho muzeiu. – Lviv. – Vyp. 23. – P. 31–42 [Кирик В. Особливості сусідства, асоційованості і взаємовпливу між популяціями рідкісних видів рослин у високогір'ї Карпат// Наук. зап. державн. природознавчого музею. – Львів, 2007. – Вип. 23. – С. 31–42].
- Parolo G., Rossi G., Ferrarini A. Toward improved species niche modelling: *Arnica montana* in the Alps as a case study // J. Appl. Ecol. – 2008. – 45. – P. 1410–1417.
- Minarchenko V.M., Tymchenko I.A., Hlushchenko L.A., Syvohlaz L.M., 2008. – Ahroekol. zhurn. – № 3. – P. 32–36 [Мінарченко В.М., Тимченко І.А., Глущенко Л.А., Сивоглаз Л.М. Методичні аспекти моніторингу недревних рослинних ресурсів // Агроєкол. журн. – 2008. – № 3. – С. 32–36].
- Rabotnov T.A., 1988. – Ekologiya. – № 2. – P. 5 [Работнов Т.А. Структура и методика изучения ценотических популяций многолетних травянистых растений / Экология. – 1988. – № 2. – С. 5].
- Red list IUCN (2013/2). <http://www.iucnredlist.org/>
- Uranov A.A., 1975. – Biol. nauki. – № 2. – P. 7–34. [Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов / Биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7–34].

Рекомендує до друку
М.М. Федорчук

Надійшла 28.01.2015 р.

Вантюх И.В. Мониторинг ресурсов *Arnica montana* (*Asteraceae*) на территории Украинских Карпат. — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(2): 135–143.

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

Рассмотрены результаты пятилетних наблюдений за динамикой структуры и ресурсной значимостью ценопопуляций *Arnica montana* L. на семи мониторинговых площадях в различных регионах Карпат. Изучено влияние сенокосения и пастбищной нагрузки на состояние и динамику ее ресурсов. Установлено, что наиболее выраженным лимитирующим фактором для ресурсной значимости ценопопуляций *A. montana* является пастбищная нагрузка на ее биотопы. В условиях ограниченной антропогенной нагрузки изменения у возрастной структуре популяций *A. montana* и ее ресурсной значимости проходят медленно и определяются степенью ценоотической конкуренции.

Ключевые слова: *Arnica montana*, мониторинг, ресурсы, антропогенное влияние.

Vantjuh I.V. The monitoring of resources of *Arnica montana* L. (*Asteraceae*) in the Ukrainian Carpathians. — Ukr. Bot. J. — 2015. — 72(2): 135–143.

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

The results of five-year observations of the dynamics and structure of coenotic populations and resource significance of *Arnica montana* L. on 7 monitoring areas in different regions of the Carpathians are reported. The effect of mowing and grazing pressure on the state and dynamics of the resources of arnica were studied. It has been found that the most severe limiting factor for resource significance of coenotic populations of *A. montana* is the grazing pressure on the habitats. Under conditions of restricted anthropogenic load, changes in the age structure of populations of *A. montana* and its resource significance were slow and determined by the degree of coenotic competition.

Key words: *Arnica montana*, monitoring, resources, anthropogenic impact.



<http://dx.doi.org/10.15407/ukrbotj72.02.144>

А.С. ТАРЕЄВ¹, В.П. ГЕЛЮТА²

¹Київський національний університет імені Тараса Шевченка
вул. Володимирська, 64/13, м. Київ, 01601, Україна
andrii.tarieiev@gmail.com

²Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01601, Україна
vheluta@botany.kiev.ua

НОВА ЗНАХІДКА *BETULA OBSCURA* (*BETULACEAE*) НА ТЕРИТОРІЇ ЦЕНТРАЛЬНОГО ПОЛІССЯ УКРАЇНИ

Тарєєв А.С., Гелюта В.П. Нова знахідка Betula obscura (Betulaceae) на території Центрального Полісся України. – Укр. ботан. журн. – 2015. – 72(2): 144–146.

На території Поташнянського лісництва Київської області виявлено кілька особин *Betula obscura* Kotula ex Fiek – виду, занесеного до «Червоної книги України». Поряд із локалітетом відзначені також *Diphasiastrum zeilleri* (Rouy) Holub і *Sparassis crispa* (Wulfen) Fr. – види, які в Україні мають статус зникаючих. З огляду на це пропонується встановити для відповідного кварталу вказаного лісництва природоохоронний статус об'єкта місцевого значення.

Ключові слова: Червона книга України, *Betula kotulae*, *Diphasiastrum zeilleri*, *Sparassis crispa*, Київська область, Україна

Темнокора береза *Betula obscura* Kotula ex Fiek (incl. *B. kotulae* Zaverucha) занесена до «Червоної книги України» з наданням їй природоохоронної категорії «рідкісний вид» (Kagal, 2009). Таксономічний статус беріз, позбавлених білого пігменту – бетуліну, не зовсім зрозумілий і обговорювався в багатьох працях, з оглядом яких можна ознайомитися у статті О.К. Скворцова (Skvortsov, 1986), присвяченій саме цій проблемі. Згадаємо також і працю Б.В. Заверухи (Zaverukha, 1964) та його ж статтю зі співавторами (Zaverukha et al., 1986), де розглядається статус двох вищезгаданих темнокорих видів – *B. kotulae* та *B. obscura*. Ми не будемо переказувати ці праці, а зупинимося лише на тому, що становить інтерес для нашого короткого повідомлення, а саме на співвідношенні цих двох видів.

Базуючись на описі *B. obscura*, Б.В. Заверуха (Zaverukha, 1964) та Б.В. Заверуха зі співавторами

© А.С. ТАРЕЄВ, В.П. ГЕЛЮТА, 2015

(Zaverukha et al., 1986) доходять висновку, що цей вид близький до *B. pubescens* Ehrh., а переважна більшість польських і українських зразків темнокорих беріз має бути віднесена до *B. kotulae* – окремого виду, близького до *B. pendula* Roth. Однак О.К. Скворцов (Skvortsov, 1986), спираючись на характеристики польських гербарних матеріалів, де один зі зразків є типовим, дійшов зовсім іншого висновку: *B. obscura* є частиною комплексу *B. pendula*, а отже, немає підстав для зміни назви *B. obscura* Kotula ex Fiek на *B. kotulae* Zaverucha. Це означає, що друга назва має розглядатися як синонім до першої. Зазначимо, що прибічником такого ж номенклатурного рішення є і М.М. Цвельов (Tsvelev, 2002). Ми приєднуємося до цієї думки, оскільки вона підкріплена детальним аналізом наявної інформації із залученням необхідних зразків. Мабуть, саме тому й у «Червоній книзі України» *B. kotulae* не розглядається (Kagal, 2009) як

окремий вид. Зауважимо, що й сама *B. obscura* не завжди сприймається у статусі самостійного виду, а приймається як синонім до *B. × aurata* Borkh. або ж як внутрішньовидовий таксон *B. pendula* (The Catalogue of Life – <http://www.catalogueoflife.org/col/search/all/key/Betula+obscura/match/1>; The Plant List – <http://www.theplantlist.org/tp11.1/record/kew-21534>; Govaerts, 1996; Olšovská, 2006). Однак в описах і хромосомних числах *B. obscura* та *B. × aurata* існують досить великі розбіжності (Ashburner, McAlliser, 2013), що свідчить не на користь синонімізації цих видів. У даному короткому повідомленні автори не претендують на вирішення питання щодо статусу *B. obscura* і зважають на те, що зазначений вид включено до «Червоної книги України», яка є державним документом, а тому й наводять нову інформацію про нього саме під цією назвою.

Betula obscura поширена спорадично, поодинокими екземплярами або невеликими групами особин. На території України вона трапляється здебільшого в західних регіонах і наводиться для Вінницької, Волинської, Житомирської, Закарпатської, Івано-Франківської, Київської, Львівської, Рівненської, Тернопільської та Хмельницької областей (Zaverukha, 1964; Kagalo, 2009). У листопаді 2011 р. у Поташнянському лісництві Київської обл. (на північний захід від с. Поташня Бородянського р-ну) одним із авторів цього повідомлення (В.П. Гелютюю) було виявлено невелику прогалину з вісьмома деревами даного виду, одне з яких – пошкоджене. Древа різновікові, приблизно можуть бути оцінені як 20–40-річні. Вони зростають на сірому лісовому супіщаному ґрунті. В межах цього локалітету також трапляються й інші деревні рослини – *Pinus sylvestris* L., *Betula pendula*, *B. pubescens* і *Carpinus betulus* L. Під їхнім шатром зареєстровані *Pteridium pinetorum* C.N. Page et R.R. Mill, *Melampyrum nemorosum* L., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Festuca ovina* L. тощо. Дане місцезростання *B. obscura*, а також і самі рослини проілюстровано (як *B. kotulae*) на веб-сайті «Плантаріум» (<http://www.plantarium.ru/page/view/item/6574.html>). Зауважимо, що знайдені особини за формою листків (див. фото на 4 стор. обкладинки) повністю відповідають тому матеріалу, який наведено Б.В. Заверухою зі співавторами (Zaverukha et al., 1986) як *B. kotulae*.

Додамо, що зростання *B. obscura* компактною групою вже саме по собі є цікавим фактом, адже переважно трапляються лише поодинокі її особини. Поряд із даним локалітетом ми знайшли ще два види, занесені до «Червоної книги України», які мають статус зникаючих, – плаун *Diphasiastrum zeileri* (Rouy) Holub (<http://www.plantarium.ru/page/view/item/13337.html>) і гриб *Sparassis crispa* (Wulfen) Fr. Ділянка лісу, де були зареєстровані зазначені рідкісні види, протягом 2012–2014 рр. тричі відвідувалася авторами. Негативні зміни в популяціях *B. obscura* і *D. zeileri* не спостерігалися. Однак, щоб відповідний квартал лісу не потрапив під вирубування і з метою подальшого збереження вказаних вище трьох рідкісних видів, необхідно взяти цю ділянку під охорону щонайменше на місцевому рівні.

Автори висловлюють щире подяку В.Б. Сухомлину за технічну підтримку виїздів до західної частини Київщини, де й було знайдено описане оселище B. obscura.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Ashburner K., McAlliser H. The genus *Betula*: a taxonomic revision of birches. – Kew: Royal Botanic Gardens, 2013. – 300 p.
- Govaerts R. World checklist of seed plants. Vol. 2. – Deurne: Continental Publishing, 1996. – 492 p.
- Kagalo O.O., 2009. – Chervona knyha Ukrainy. Roslynniy svit. – K.: Hlobalkonsaltnyh. – P. 345 [Kagalo O.O. Береза темна. *Betula obscura* A. Kotula (incl. *B. kotulae* Zaverucha; *B. pendula* Roth subsp. *obscura* (A. Kotula) Á. Löve, *B. verrucosa* Ehrh. subsp. *obscura* (A. Kotula) Á. Löve et D. Löve) / Червона книга України. Рослинний світ. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – С. 345].
- Olšovská K. *Betula pendula* Roth – Breza previsnutá / Flóra Slovenska. – Т. 5(3). – Bratislava: VEDA, 2006. – P. 146–152.
- Skvortsov O.K., 1986. – Ukr. botan. zhurn. – 43(3). – P. 83–88 [Скворцов О.К. Про темнокорі берези з підсекції *Albae* // Укр. ботан. журн. – 1986. – 43(3). – С. 83–88].
- Tsvelev N.N., 2002. – Novosti sistem. vyssh. rast. – 2002. – 34. – P. 47–73 [Цвелев Н.Н. О родах *Betula* L. и *Alnus* Mill. (*Betulaceae*) в Восточной Европе // Новости систем. высш. раст. – 2002. – 34. – С. 47–73].
- Zaverukha B.V., 1964. – Ukr. botan. zhurn. – 21(5). – P. 78–86 [Заверуха Б.В. Нові та рідкісні види берез української флори // Укр. ботан. журн. – 1964. – 21(5). – С. 78–86].
- Zaverukha B.V., Ivchenko I.S., Koz'jakov O.S., 1986. – Ukr. botan. zhurn. – 43(3). – P. 79–83 [Заверуха Б.В., Івченко І.С., Коз'яков О.С. Темнокорі берези України // Укр. ботан. журн. – 1986. – 43(3). – С. 79–83].

Рекомендує до друку
С.І. Мосякін

Надійшла 28.01.2015 р.

Тареев А.С.¹, Гелюта В.П.² Новая находка *Betula obscura* (*Betulaceae*) на территории Центрального Полесья Украины. — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(2): 144–146.

¹ Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко

² Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

На территории Поташнянского лесничества Киевской области было обнаружено несколько особей *Betula obscura* Kotula ex Fiek — вида, занесенного в «Красную книгу Украины». Рядом с данным локалитетом также отмечены *Diphasiastrum zeilleri* (Rouy) Holub и *Sparassis crispa* (Wulfen) Fr. — виды, которые в Украине имеют статус исчезающих. Исходя из этого, предлагается установить для соответствующего квартала указанного лесничества природоохранный статус объекта местного значения.

Ключевые слова: Красная книга Украины, *Betula kotulae*, *Diphasiastrum zeilleri*, *Sparassis crispa*, Киевская область, Украина.

Tarieiev A.S.¹, Heluta V.P.² A new record of *Betula obscura* (*Betulaceae*) from Central Polissya of Ukraine. — Ukr. Bot. J. — 2015. — 72(2): 144–146.

¹ Taras Shevchenko Kyiv National University

² M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

A group of eight trees of *Betula obscura* Kotula ex Fiek was found on the territory of Potashnya Forestry, Kyiv Region, Ukraine. This dark-bark birch is listed in the Red Data Book of Ukraine. Two other species endangered in Ukraine, *Diphasiastrum zeilleri* (Rouy) Holub and *Sparassis crispa* (Wulfen) Fr., were also recorded close to this locality. On this basis, it is proposed to establish for the corresponding forest quarter the conservation status of a site of local importance.

Key words: Red Data Book of Ukraine, *Betula kotulae*, *Diphasiastrum zeilleri*, *Sparassis crispa*, Kyiv Region, Ukraine.

НОВІ ВИДАННЯ

Лукаш А.В., Андриенко Т.Л. Ботанически ценные охраняемые природные территории Полесья.— Чернигов: Десна Полиграф, 2014. —104 с.

Лукаш О.В., Андриенко Т.Л. Ботанічно цінні природно-заповідні території Полісся.— Чернігів: Десна Поліграф, 2014. —104 с.

У монографії наведена характеристика ботанічно цінних природно-заповідних територій, які мають транснаціональне значення. Для кожної з них подана характеристика рослинного покриву. Акцентовано увагу на наявність созофітів, созологічно цінних рослинних угруповань, а також угруповань та екосистем що мають високу екологічну цінність і підлягають збереженню відповідно до ЕЕС Habitat Directive.

Видання розраховане на наукових співробітників, викладачів, студентів, працівників природоохоронних установ і всіх, хто цікавиться природою Полісся.



<http://dx.doi.org/10.15407/ukrbotj72.02.147>

Д.В. ЛЕОНТЬЄВ

Харківська державна зооветеринарна академія

вул. Академічна, 1, Мала Данилівка, м. Харків, 62341, Україна

ПЕРСПЕКТИВИ СТВОРЕННЯ ФІЛОГЕНЕТИЧНОЇ СИСТЕМИ МІКСОМІЦЕТІВ (*MYXOGASTREA*)

Леонт'єв Д.В. Перспективи створення філогенетичної системи міксоміцетів (*Myxogastrea*). – Укр. ботан. журн. – 2015. – 72(2): 147–155.

Розглянуто історію формування і розвитку уявлень про філогенетичні зв'язки в межах класу *Myxogastrea*. Показано, що дослідження, засновані на використанні різних генетичних маркерів, підтверджують поділ міксоміцетів на дві головні клади – *Lucisporidia* та *Columellidia*. Структура еволюційних зв'язків у межах групи не відповідає традиційній п'ятипорядковій системі та спонукає до її реформування. На підставі літературних джерел і власних філогенетичних досліджень запропоновано пілотний варіант філогенетичної системи міксоміцетів, яка має таку структуру: *COLUMELLIDIA: Echinostelianaes: Echinosteliales (Echinosteliaceae, Clastodermataceae); Stemonitianaes: Meridermatales (Meridermataceae), Stemonitales (Stemonitaceae, Comatrichaceae), Lamprodermatales (Lamprodermataceae, Physaraceae, Kelleromyxaceae, Didymiaceae). LUCISPORIDIA: Cribrarians: Cribrariales (Cribrariaceae), Trichianaes: Reticulariales (Reticulariaceae), Liceales (Liceaceae), Trichiales (Dianemataceae, Trichiaceae).*

Ключові слова: 18S рДНК, 5'-домен, *Amoebozoa*, EF-1 α , ITS-1, молекулярна філогенія

Міксоміцети, або міксогастрові слизивики (*Myxogastrea*) – група нижчих амебоїдних еукаріотів, здатних до утворення макроскопічних плодових тіл складної будови. У сучасній філогенетичній системі їх розглядають як монофілетичний клас, що займає таке положення: домен *Eukarya* Woese (1977), = *Eukaryota* Chatton (1925): субдомен *Amorphea* Adl et al. (2012), = *Unikonta* Cavalier-Smith (2002) pro parte: царство *Amoebozoa* Lühe (1913) emend. Cavalier-Smith (1998), = *Eumycetozoa* Zopf (1884) emend. Olive (1975): підцарство *Conosa* Cavalier-Smith (1998): відділ *Mycetozoa* de Bary (1859): підвідділ *Macromycetozoa* Fiore-Donno et al. (2010): клас *Myxogastrea* Cavalier-Smith et al. (2004) emend. Fiore-Donno et al. (2010), = *Myxogastrina* T. Macbr. (1899) pro parte (див. Cavalier-Smith et al., 2004; Fiore-Donno et al., 2009; Adl et al., 2012; Cavalier-Smith, 2013).

Хоча перші відомості про міксоміцети були опубліковані ще в 1656 р. (Pancovius, 1656), спроба об'єднання відомих родів цих організмів у родини

здійснена лише в 1826 р. французьким ботаником Ф.Ф. Шевальє (Chevalier, 1826). Першу ж цілісну систему міксоміцетів, побудовану з використанням комплексу послідовно застосованих критеріїв, розробив Й.Т. Ростафінський (Rostafinski, 1875), який за кольором спорової маси розділив досліджувану групу на два «підрозділи»: *Amaurosporeae* (Темноспорові) і *Lamprosporeae* (Світлоспорові). У середині ХХ ст., під впливом попередніх праць Ж. Массі, Т. Макбрайда та Є. Яна, американські мікологи Дж. У. Мартін та К. Алексопулос створили добре обґрунтовану систему, в якій міксоміцети поділили вже на п'ять порядків: *Echinosteliales* G.W. Martin, *Liceales* E. Jahn, *Physarales* T. Macbr. (= *Calcareae* Rostaf., *Calcarineae* Lister, *Lithodermeae* Masee), *Stemonitales* T. Macbr. (= *Amaurochaeteeae* Rostaf., *Amaurochaetineae* Lister, *Columelliferae* Masee) та *Trichiales* T. Macbr. (= *Calonemeae* Rostaf., *Calotricheae* Masee) (Masee, 1892; Macbride, 1925; Jahn, 1928, Martin, Alexopoulos, 1969). Система Мартіна й Алексопулуса здобула всесвітнє визнання і не зазнала суттєвих змін у роботах, опублікованих монографіями групи в подальші роки (Farr,

1976; Nannenga-Bremekamp, 1991; Neubert et al., 1993; Lado, Pando, 1997; Ing, 1999). Хронологічно остання авторська система міксоміцетів, створена М. Пуляном та ін. у 2011 р., також ґрунтується на ідеях Мартіна й Алексополуса (Poulain et al., 2011).

Усі системи міксоміцетів, створені протягом двохсотрічної історії спеціалізованих досліджень цих організмів, будувалися на комплексі морфологічних ознак плодових тіл (спорофорів). Критичні зауваження щодо здатності подібних систем адекватно відображати філогенетичні взаємини всередині класу з'явилися ще в 1970-ті рр. (Eliasson, 1977), але пошук прийнятної альтернативи використаним у них критеріям тривав десятиліття. Такою альтернативою стала реконструкція філогенетичних зв'язків шляхом порівняльного аналізу нуклеотидних послідовностей консервативних генів (Patterson, Sogin, 1993).

Молекулярним маркером, оптимальним для дослідження філогенезу міксоміцетів, виявилася група генів рибосомної РНК (Wikmark et al., 2007; Fiore-Donno et al., 2005, 2008, 2010). Їхньою суттєвою перевагою є те, що в багатьох еукаріотів, зокрема в міксоміцетів, вони представлені у вигляді кількесот екстрахромосомних копій, так званих міні-хромосом (Nandipati et al., 2012) або рДНК (Johanssen et al., 1992), що значно полегшує їх виокремлення з клітини. Крім того, рДНК зазвичай не набуває гетерозиготного стану, оскільки ампліфікації піддається лише один з її алельних варіантів (Ferris et al., 1983). Це, в свою чергу, істотно спрощує ідентифікацію нуклеотидних послідовностей у процесі секвенування.

Серед функціональних ділянок рДНК у таксонії міксоміцетів найбільшу ефективність показав 5'-домен гена 18S рРНК малої субодиниці рибосоми (SSU), що містить 19 дволанцюгових шпильок – геліксів, утворених константними паліндромними послідовностями (Fiore-Donno et al., 2005, 2008). 5'-домен 18S рРНК міксоміцетів відповідає більшості вимог до філогенетичних маркерів. Він наявний у всіх еукаріотів (і має прокаріотичний гомолог – I домен 16S рДНК), не містить інтронів, обмежений з обох кінців консервативними ділянками, що успішно зв'язуються з універсальними праймерами та, нарешті, містить поліморфні гелікси E8_1, E10, E10_1 та E11, будова яких відрізняється навіть у споріднених видів (Fiore-Donno et al., 2012).

Дослідження філогенезу міксоміцетів із використанням рДНК як молекулярного маркера були розпочаті на матеріалі кількох належних до цієї групи модельних об'єктів, які добре культивуються в лабораторних умовах: *Didymium nigripes* (Link) Fr., *Fuligo septica* (L.) F.H. Wigg., *Physarum polycephalum* Schwein. Одержані результати дали змогу визначити місце міксоміцетів у філогенетичній системі органічного світу (Baldauf, Doolittle, 1997; Fiore-Donno et al., 2005). Втім, оскільки всі перераховані модельні види належать до порядку *Physarales*, їхнє дослідження не пролило світла на генеалогічні відносини між іншими порядками міксоміцетів.

Перша спроба з'ясування філогенетичних зв'язків між основними групами міксоміцетів здійснена колективом авторів під керівництвом А.Ф. Фіоре-Донно у 2005 р. Вони провели секвенування 18S рДНК та гена EF1 α в 11 видів міксоміцетів з усіх п'яти порядків і дійшли висновку, що досліджувані організми формують монофілетичну групу, в межах якої виокремлюються три кластери. Перший із них об'єднує представників *Stemonitales* та *Physarales*, спільною рисою яких є темні спори (темно-коричневі або чорні в масі, інтенсивно забарвлені, якщо розглядати їх у наскрізному світлі). Другий кластер охоплює *Liceales* та *Trichiales*, які мають яскраво забарвлені спори (червоні, помаранчеві, рожеві, жовті, зеленуваті або коричневі в масі, прозорі та майже безбарвні в наскрізному світлі). Нарешті, третій кластер представлений порядком *Echinosteliales*, що займає базальне положення в кладограмі, але тяжіє до темноспорової групи (Fiore-Donno et al., 2005).

На підставі цих даних Т. Кавальє-Сміт, користуючись зоологічною номенклатурою, розділив клас *Myxogastrea* на два надряди, що мали значно більший обсяг, аніж традиційні порядки Мартіна й Алексополуса. Перший із них, *Columellidia* (колумелові), поєднав темноспорові міксоміцети, або *Fuscisporidia* (*Stemonitales* та *Physarales*), а також споріднений із ними порядок *Echinosteliales*. Ці три порядки, незалежно від кольору спорової маси, характеризуються первинною наявністю колумели, що є продовженням ніжки. Інший надряд, *Lucisporidia* (світлоспорові), об'єднав представників *Liceales* та *Trichiales* (Cavalier-Smith, 2013). Слід зауважити, що така структура філогенетичних зв'язків у загальних рисах відповідає класичним системам Ростафінського (Rostafinski, 1875), Лістера (Lister, 1894, 1925) і Хагельстайна (Hagelstein,

1944). Ті самі системи, які надавали всім 4–5 порядкам статусу рівноправних продуктів адаптивної радіації (Massee, 1892; Macbride, 1922; Martin, Alexopoulos, 1969; Nannenga-Bremekamp, 1991; Poulain et al., 2011), виявилися недостатньо точним відображенням філогенезу досліджуваної групи. Були спростовані також припущення про розмежування цього класу на підставі наявності або відсутності капіліцію або вапняних відкладень (Raunkiær, 1888–1889; Jacewski, 1907; Torrend, 1907). Не підтвердилася і пропозиція Росса (Ross, 1973) щодо виділення стемонітових в окремий підклас *Stemonitomycetidae* за ознакою субгіпоталічно-го розвитку спорофорів.

Наступним кроком у дослідженні філогенезу міксоміцетів стало з'ясування еволюційних зв'язків між окремими видами й надвидовими таксонами в межах темноспорової (колумелової) та світлоспорової груп із використанням декількох молекулярних маркерів: 18S рДНК, генів рРНК великої субодиниці рибосоми (LSU), гена еукаріотичного фактора елонгації EF-1 α , спейсера ITS1 та інтронів I групи в складі рДНК. Результатами цих досліджень підтверджено, що в кладі *Columellidia* базальне положення займають *Echinostaliales*, до яких належать декілька досліджених видів *Echinostelium* (Fiore-Donno et al., 2008, 2012), монотипний рід *Barbeyella* (Fiore-Donno et al., 2012), а також безніжковий мікроскопічний міксоміцет *Semimorula*, положення якого стало об'єктом тривалих дискусій (Fiore-Donno et al., 2009) (автори родів наведені нижче). Місце роду *Clastoderma* досі не з'ясовано, втім, є підстави вважати, що він також належить до *Echinostaliales*, оскільки демонструє весь комплекс ознак цього порядку: складену з гранулярного матеріалу ніжку, колумелу з нерозгалуженою основою та нитчастий капіліцій (Poulain et al., 2012).

Власне темноспорові міксоміцети, як з'ясувалося, розділяються на три клади, дві з яких частково збігаються з класичними *Stemonitales* та *Physarales*. Перша, найвідокремленіша клода, утворена родом *Meriderma*, відомим до 2011 р. як «*Lamproderma atrosporum* group» (Fiore-Donno et al., 2008, 2012; Poulain et al., 2011). Ця група характеризується розщепленням дозрілого перидію на полігональні пластини, зрослі із закінченнями ниток капіліцію. Встановлено, що до вказаної клади належать принаймні чотири види роду *Meriderma*: *M. aggregatum* M. Meyer et M. Poulain ad int., *M. carestiae* (Ces. et De Not.) M. Meyer et M.

Poulain, *M. cribrarioides* (Fr.) Mar. Mey. et Poulain, *M. fuscatum* (Meyl.) Mar. Mey. et Poulain, а також проблемний вид *Collaria rubens* (Lister) Nann.-Bremek. (= *Comatricha rubens* Lister) (Fiore-Donno et al., 2008, 2012).

Друга клода темноспорових міксоміцетів об'єднує переважно більшість видів *Stemonitales*, а саме ті з них, які характеризуються перидієм, що цілковито зникає під час дозрівання. Ця група, в свою чергу, розділяється на дві клади – «стемонітисову» та «коматрихову». До *Stemonitis*-клади належать досліджені види родів *Stemonitis*, *Symphytocarpus* та *Macbrideola*, причому останній із них закономірно займає у кладі базальне положення (Fiore-Donno et al., 2008, 2012). Усі представники *Stemonitis*-клади мають ніжки, основа яких утворена рогоподібним матеріалом.

На відміну від них, представники *Comatricha*-клади, яка об'єднує види родів *Amaurochaete*, *Brefeldia*, *Comatricha*, *Enerthenema* та *Paradiacheopsis*, відзначаються волокнистою основою ніжки (або, в разі її відсутності, – аналогічною структурою псевдокапіліцію, утвореного рештками ніжок і колумел). Слід зауважити, що філогенія підтвердила поліфілетичний характер роду *Comatricha*: *C. nigricapillitia* (Nann.-Bremek. et Bozonnet) A. Castillo, G. Moreno et Ilana споріднена з *Enerthenema melanospermum* T. Macbr. et G.W. Martin, *C. nigra* (Pers. ex J.F. Gmel.) J. Schröt. – з *Paradiacheopsis solitaria* (Nann.-Bremek.) Nann.-Bremek., а нівальні види *C. anastomosans* Kowalski, *C. pseudoalpina* G. Moreno, H. Singer, A. Sánchez et Ilana та *C. sinuatocolumellata* G. Moreno, H. Singer, A. Sánchez et Ilana наближені до *Brefeldia maxima* (Fr.) Rostaf. (Fiore-Donno et al., 2008, 2011, 2012). Окремо зауважимо, що запропоновані в минулому родини *Amaurochaetaceae* Rostaf. ex Cooke та *Brefeldiaceae* Rostaf. ex Cooke наразі вбачаються штучними.

Третя клода темноспорових міксоміцетів об'єднує всіх без винятку *Physarales*, а також останню частину *Stemonitales*, що мають пливчастий, не пов'язаний із капіліцієм перидій, який зберігається під час дозрівання. Ці представники *Stemonitales* формують відокремлену від *Physarales* гілку, до якої відносять усіх досліджених представників родів *Lamproderma* (22 види), *Colloderma* (2), *Diacheopsis* (2) та *Elaeomyxa* (1 вид). Слід зазначити, що всі представники родів *Colloderma*, *Diacheopsis* та *Elaeomyxa* виявилися розподіленими по окремих гілках дерева роду *Lamproderma* і жоден із них не

сформував окремої субклади. Так, *C. robustum* Meyl. відносять до однієї гілки з *E. cerifera* (G. Lister) Hagelst. та *L. muscorum* ad int., тоді як *C. oculatum* (C. Lippert) G. Lister споріднена з *L. sauteri* Rostaf., *L. maculatum* Kowalski та *L. pseudomaculatum* Mar. Mey. et Poulain. Спираючись на ці результати, автори дійшли висновку, що роди *Colloderma* і *Diacheopsis* є штучними об'єднаннями видів *Lamproderma*, які втратили ніжки і набули плазмодіокарпної морфології (Fiore-Donno et al., 2008, 2012). Це, звичайно, має призвести до ліквідації прийнятих у низці систем родин *Collodermataceae* Lister та *Elaeomyxaceae* Hagelst. ex M.L. Farr et H.W. Keller.

Представники класичного порядку *Physarales* формують дві головні еволюційні гілки, що відповідають традиційним родинам *Didymiaceae* і *Physaraceae*. До *Didymiaceae*, у свою чергу, належать класичні роди *Diachea*, *Diderma*, *Didymium*, *Lepidoderma* та *Mucilago*, морфологічні межі яких отримали міцну молекулярно-генетичну підтримку (Nandipati et al., 2012). Певна неузгодженість зберігається щодо положення монотипного роду *Protophysrum*. Спочатку його визначили як найбільш відокремленого представника *Physarales* (Fiore-Donno et al., 2008), а пізніше, у ґрунтовнішому дослідженні, він опинився у складі *Didymiaceae*, поряд із *Mucilago crustacea* F.H. Wigg. та *Didymium dubium* Rostaf. (Fiore-Donno et al., 2012). Окремі види роду *Didymium* також мають невизначене положення: *D. anellus* Morgan, можливо, ближчий до *Diderma*, аніж власне до *Didymium*, а *D. dubium*, як вказувалося вище, споріднений із *Mucilago* та *Protophysarum* (Fiore-Donno et al., 2012).

На відміну від *Didymiaceae*, родова система *Physaraceae* під тиском молекулярно-генетичних даних розпалася. Найголовнішою і досі не вирішеною проблемою виявилася парафілетичність родів *Physarum* та *Badhamia*, підтверджена шляхом незалежного порівняння нуклеотидних послідовностей генів SSU та LSU рРНК, EF-1 α та ITS1 (Nandipati et al., 2012; Fiore-Donno et al., 2012). Види *Physarum* формують принаймні три добре відокремлені клади, до двох з яких належать також види роду *Badhamia*: 1) *Ph. roseum* Berk. et Broome, *Ph. pusillum* (Berk. et M.A. Curtis) G. Lister, *B. melanospora* Speg.; 2) *Ph. flavicomum* Berk., *Ph. rigidum* G. Lister) G. Lister, *Ph. polycephalum* Schwein., *B. utricularis* (Bull.) Berk.; 3) *Ph. cinereum* (Batsch) Pers., *Ph. didermoides* (Pers.) Rostaf., *Ph. compressum* Alb. et Schwein. (Nandipati et al., 2012). Окремі клади утворюють

види родів *Fuligo*, *Physarella*, *Leocarpus* та *Craterium*, відокремленість яких можна вважати попередньо підтвердженою (Nandipati et al., 2012; Fiore-Donno et al., 2012).

Своєрідне положення серед темноспорових міксоміцетів займає монотипний рід *Kelleromyxa*, встановлений на основі виду *Licea fimicola* Dearn. et Bisby, у зв'язку з виявленими в останнього трубчастим капіліцієм та вапняними відкладеннями (Eliasson et al., 1991). Молекулярна філогенія розташовує *Kelleromyxa fimicola* (Dearn. et Bisby) Eliasson у межах темноспорових міксоміцетів, однак не поєднує з жодною з головних родин цієї надгрупи, що зумовило створення нещодавно для цього роду окремої родини *Kelleromyxaceae* (Erastova et al., 2013).

Філогенія світлоспорових міксоміцетів досліджена у піонерській праці А.М. Фіоре-Донно зі співавторами у 2013 р. На матеріалі 35 видів із 18 родів (82% відомих родів групи), з використанням двох молекулярних маркерів, 18S рДНК та EF-1 α , авторка показала, що філогенія *Lucisporidia* має вигляд східчастого дерева (Lukashov, 2009; Hall et al., 2011), яке складається з послідовності груп, дедалі більше відокремлених від усіх інших. Найбільш віддалена у системі світлоспорових – клада, що відповідає родині *Cribrariaceae* та включає два роди – *Cribraria* і *Lindbladia*. Таке розташування не відповідає положенню *Cribrariaceae* у сучасній морфологічній системі, де ця родина, разом із кількома іншими, утворювала порядок *Liceales* (Poulain et al., 2011).

Друга та третя дивергенції відокремлюють від еволюційного дерева *Lucisporidia* родини *Reticulariaceae* і *Liceaceae* у вказаній послідовності. Перша родина представлена в обговорюваному дослідженні п'ятьма видами з трьох родів: *Tubifera ferruginosa* (Batsch) J.F. Gmel., *T. dictyoderma* Nann.-Bremek. et Loer., *Reticularia jurana* Meyl., *R. lycoperdon* Bull. та *Lycogala epidendrum* (L.) Fr. Ці види формують добре відокремлену кладу, що вказує на монофілетичну природу класичної родини *Reticulariaceae*, причому, всупереч припущенням низки авторів (Lister, 1894; Torrend, 1907; Macbride, 1922), рід *Lycogala* не відокремлений від *Tubifera* та *Reticularia* і не формує окремої родини, чи, тим паче, порядку.

Родина *Liceaceae* представлена в дослідженні чотирма видами роду *Licea*: *L. castanea* G. Lister, *L. marginata* Nann.-Bremek., *L. parasitica* (Zukal) G.W. Martin та *L. variabilis* Schrad. Три з

них утворили добре окреслений філогенетичний кластер, що займає проміжне положення між *Reticulariaceae* і *Trichiales*. А от останній із видів, *L. variabilis*, належить до цілком іншої гілки філограми (див. нижче).

Усіх представників світлоспорових міксоміцетів, що не належать до *Cribrariaceae*, *Liceaceae* та *Reticulariaceae*, відносять до класичного порядку *Trichiales*, який на нинішньому етапі досліджень виявляється значно більш цілісною та обґрунтованою групою, аніж *Liceales*. Втім, послідовність дивергенцій у цій групі остаточно ще не з'ясована, тож ми розглянемо її основні кластери в тому порядку, в якому вони наведені в оригінальній роботі (Fiore-Donno et al., 2013).

Клада *Trichiales* складається з п'яти субклад. Перша з них об'єднує представників родин *Dianemataceae* (*Calomyxa*, *Dianema*), *Trichiaceae* (*Prototrichia*) та *Dictydiaethaliaceae* (*Dictydiaethalium*), а також окремий вид роду *Licea* – *L. variabilis*. У морфологічній системі міксоміцетів *Dictydiaethalium* та *L. variabilis* належали до порядку *Liceales*, оскільки не мають справжнього капіліцію. Таким чином, підтвердилося, що ця ознака конвергентної природи: окремі види міксоміцетів, незалежно один від одного, могли утворювати або втрачати капіліції. Водночас усіх представників обговорюваної субклади об'єднує наявність товстостінних спор, орнаментованих тонкими та довгими шипиками (голочками), а також, за наявності капіліцію або псевдокапіліцію, – схильність до їхнього розташування у вигляді паралельних вертикальних тяжів (Fiore-Donno et al., 2013).

Друга субклада порядку *Trichiales* складається з кількох видів двох різних родів (*Hemitrichia abietina* (Wigand) G. Lister, *H. calyculata* (Speg.) M.L. Farr та *Trichia decipiens* M.A. Curtis), яких об'єднує лише одна унікальна ознака – наявність ніжки, заповненої сферичними клітинами. Відкриття цієї групи стало цілковитою несподіванкою: жодна з опублікованих систем міксоміцетів не містила таксона, який би відповідав даній гілці філограми (Fiore-Donno et al., 2013).

Третя субклада об'єднує всі досліджені види роду *Arcyria*, а також монотипний рід *Arcyodes*, і відповідає родині *Arcyriaceae* в розумінні Массі (Masse, 1892) та Макбрайда (Macbride, 1922), але не в трактуванні інших авторів (Rostafinski, 1875; Lister, 1894, 1925; Nannenga-Bremekamp, 1991; Neubert et al., 1993; Lado, Pando, 1997; Poulin et al.,

2011). *Arcyodes* займає в межах клади парафілетичне положення і за результатами дослідження має об'єднуватися з родом *Arcyria*.

Четверта субклада порядку *Trichiales* включає три досліджені види роду *Perichaena*: *P. corticalis* (Batsch) Rostaf., *P. depressa* Lib. та *P. luteola* (Kowalski) Gilert. Усі вони формують добре відокремлену монофілетичну групу. Втім, твердити про монофілетичність роду *Perichaena* передчасно, оскільки він охоплює 29 видів з доволі різноманітною макро- й мікроморфологією. Якщо види, досліджені А.М. Фіоре-Донно, мають сидячі спорокарпи з кришечками і бородавчасті нитки капіліцію (Fiore-Donno et al., 2013), то в інших представників роду спорофори представлені сидячими та стебельчастими спорокарпами, плазмодіокарпами і навіть невеличкими псевдоеталями, капіліцій та спори відзначаються різноманітною орнаментациєю. Дослідницька група (Walker et al., 2015) встановила, що інші види роду – *P. chrysosperma* (Curr.) Lister, *P. pedata* (Lister et G. Lister) Lister ex E. Jahn та *P. longipes* L. Walker, Leontyev, S.L. Stephenson ad int. – формують відокремлену філогенетичну гілку.

Нарешті, п'ята субклада порядку *Trichiales* об'єднала більшу частину видів роду *Trichia* (*T. varia* (Pers. ex J.F. Gmel.) Pers., *T. sordida* Johannesen, *T. scabra* Rostaf., *T. persimilis* P. Karst.), а також усіх досліджених представників *Metatrichia* (*M. floriformis* (Schwein.) Nann.-Bremek., *M. vesparia* (Batsch) Nann.-Bremek. ex G.W. Martin et Alexop.), *Oligonema* (*O. flavidum* (Peck) Peck, *O. schweinitzii* (Berk.) G.W. Martin) та *Cornuvia* (*C. serpula* (Wigand) Rostaf.). Слід зауважити, що жоден із названих родів не формує відокремленої монофілетичної групи. Оскільки в суміжних кластерах відгалуження подібного рівня спорідненості властиві видам одного роду (*Arcyria*, *Perichaena*), доцільним буде припущення, що роди *Metatrichia*, *Oligonema* та *Cornuvia* мають об'єднуватися з родом *Trichia* (Fiore-Donno et al., 2013).

Дослідження, здійснені автором цих рядків у співавторстві з М. Шніттлером (Грайфсвальдський університет, Німеччина) та С.Л. Стівенсоном (Арканзаський університет, США), показали, що в межах клади *Reticulariaceae* існують принаймні чотири субклади родового рівня: *Alwisia*, *Lycogala*, *Reticularia* та *Tubifera* (Leontyev et al., 2014a, b, 2015). Перший із вказаних родів був описаний наприкінці XIX ст. і в подальшому приєднаний до роду *Tubifera*, однак аналіз нуклеотидних послідов-

ностей 5'-домена 18S рДНК показав відокремленість *Alwisia* від *Tubifera* і його базальне положення у складі *Reticulariaceae* (Leontyev, 2014a).

Серед видів роду *Reticularia* до обговорюваного дослідження ми залучили чотири: *R. jurana* Meyl., *R. splendens* Morgan, *R. lycoperdon* Bull. та *R. olivacea* (Ehrenb.) Fr. Перші три з них підтвердили свою монофілетичність і приналежність до однієї гілки філограми, тоді як остання, *R. olivacea* (Ehrenb.) Fr., виявилася представником *Cribrariaceae*, спорідненим із *Lindbladia tubulina* Fr. (Leontyev et al., 2015). Відомо, що *R. olivacea*, разом із близькоспорідними *R. simulans* (Rostaf.) D.W. Mitch. та *R. liceoides* (Lister) Nann.-Bremek., відрізняється від усіх інших представників *Reticulariaceae* наявністю бородавчастих спор, оливковим забарвленням спорової маси та чорною пігментацією недозрілих спорофорів (Neubert et al., 1993; Poulain et al., 2011). Усі ці ознаки наближують вказані види до *Cribrariaceae*. На цій підставі Ростафінський (Rostafiński, 1875) створив монотипний рід *Licaethalium* Rostaf. і запропонував нову комбінацію *L. olivaceum* (Ehrenb.) Rostaf. для *R. olivacea* (інші оливковоспорові види роду *Reticularia* ще не були відомі). На жаль, пропозицію автора не підтримав жоден із його послідовників. Втім, результати порівняння послідовностей 18S рДНК доводять, що дослідник мав рацію (Leontyev et al., 2015), як і в разі поділу міксоміцетів на світло- і темноспорові. Перенесення *Licaethalium* до *Cribrariaceae* дає змогу продовжити умовний ряд морфологічної еволюції родини *Cribrariaceae* від роду *Cribraria*, що має вільні незрілі спорокарпи, через рід *Lindbladia* із напівзрослими спорокарпами, до власне *Licaethalium*, в якого спорокарпи цілковито зрослися, утворивши еталій.

Відомості щодо генеалогічних зв'язків усередині класу міксоміцетів спонукають до перегляду прийнятої системи досліджуваної групи. Втім, жодна ієрархічна класифікація цих організмів, побудована на основі молекулярно-філогенетичних даних, на момент написання цієї статті не була оприлюднена. Ми пропонуємо пробний варіант авторської системи, що ґрунтується на даних молекулярної філогенії – як власних (Leontyev et al., 2014a, b, 2015), так і відомих із літературних джерел (Fiore-Donno et al., 2005, 2008, 2009, 2010, 2012, 2013; Nandipati et al., 2012; Erastova et al., 2013).

CLASSIS / КЛАС MYXOGASTREA Cavalier-Smith. et al. (2004) emend. Fiore-Donno et al. (2010), = *Myxogastria* T. Macbr. (1899) pro parte:

SUBCLASSIS / ПІДКЛАС COLUMELLIDIA Cavalier-Smith. (2012) ut superordo:

***SUPERORDO / НАДПОРЯДОК ECHINOSTELIANAE** Leontyev superord. nov., typus *Echinostelium* de Bary in Rostaf., Versuch eines Systems der Mycetozoen: 7 (1873):

Ordo / Порядок Echinosteliales G.W. Martin (1960):

Familia / Родина Echinosteliaceae Rostaf.: *Barbeyella* Meyl., *Echinostelium* de Bary in Rostaf. (incl. *Semimorula* E.F. Haskins, McGuinn. et C.S. Berry);

Familia / Родина Clastodermataceae Alexop. et T.E. Brooks: *Clastoderma* A. Blytt.

***SUPERORDO / НАДПОРЯДОК STEMONITIANAE** Leontyev superord. nov., typus *Stemonitis* Gled., Methodus fungorum exhibens: 140 (1753); = *Amaurosporeae* Rostaf. (1873) pro parte:

***Ordo / Порядок Meridermatales** Leontyev ordo nov., typus *Meriderma* Mar. Mey. et Poulain: 551 (2011):

***Familia / Родина Meridermataceae** Leontyev fam. nov., typus et genus singularis *Meriderma* Mar. Mey. et Poulain: 551 (2011).

Ordo / Порядок Stemonitales T. Macbr. (1922); sensu auct.: excl. *Colloderma*, *Diacheopsis*, *Elaeomyxa*, *Lamproderma*:

Familia / Родина Stemonitidaceae Fr.: *Macbrideola* H.C. Gilbert, *Stemonitis* Gled., *Symphytocarpus* Ing et Nann.-Bremek.;

***Familia / Родина Comatrichaceae** Leontyev fam. nov., typus *Comatricha* Preuss, Linnaea 24: 140 (1851): *Amaurochaete* Rostaf., *Brefeldia* Rostaf., *Comatricha* Preuss, *Enerthenema* Bowman, *Paradiacheopsis* Hertel.

***Ordo / Порядок Lamprodermatales** Leontyev ordo nov., typus *Lamproderma* Rostaf., Vers. Syst. Mycetozoen 7 (1873):

***Familia / Родина Lamprodermataceae** Leontyev fam. nov., typus et genus singularis *Lamproderma* Rostaf., Vers. Syst. Mycetozoen 7 (1873) (incl. *Colloderma* G. Lister, *Diacheopsis* Meyl., *Elaeomyxa* Hagelst.);

Familia / Родина Chevall.: *Craterium* Trentep., *Leocarpus* Link, *Fuligo* Haller, *Leocarpus* Link, *Physarum* Pers. (incl. *Badhamia* Berk.), *Physarella* Peck.;

Familia / Родина Kelleromyxaceae D. Erastova, M. Okun, A.M. Fiore-Donno, Novozh. et Schnittler: *Kelleromyxa* Eliasson.

Familia / Родина Didymiaceae Rostaf. ex Cooke: *Diachea* Fr., *Diderma* Pers., *Didymium* Schrad., *Lepidoderma* de Bary, *Mucilago* Battarra.

COLUMELLIDIA INCERTAE SEDIS: *Erionema* Penz., *Leptoderma* G. Lister, *Paradiachea* Hertel, *Physarina* Höhn., *Protophysarum* M. Blackw. et Alexop., *Stemonaria* Nann.-Bremek., R. Sharma et Y. Yamam., *Stemonitopsis* (Nann.-Bremek.) Nann.-Bremek., *Trabrooksia* H.W. Keller, *Trichioides* Novozh., Hooff et Jagers, *Willkommlangea* Kuntze.

SUBCLASSIS / ПІДКЛАС *LUCISPORIDIA* Cavalier-Smith. (2012) ut superordo, = *Lamprospora* Rostaf. (1873) pro parte:

*SUPERORDO / НАДПОРЯДОК *CRIBRARIANA*E Leontyev superordo nov., typus *Cribraria* Pers., Neues Magazin für die Botanik 1: 91 (1794):

Ordo / Порядок *Cribrariales* T. Macbr. (1925); sensu auct.: excl. *Liceaceae* et *Reticulariaceae*:

Familia / Родина *Cribrariaceae* Rostaf.: *Cribraria* Pers., *Lindbladia* Fr., *Licaethalium* Rostaf.

*SUPERORDO / НАДПОРЯДОК *TRICHIANA*E Leontyev superordo nov., typus *Trichia* Haller, Hist. Stirp. Helv.: 114 (1768):

Ordo / Порядок *Reticulariales Leontyev ordo nov., typus *Reticularia* Bull., Histoire des champignons de la France. I: 83, 93 (1791):

Familia / Родина *Reticulariaceae* Rostaf.: *Alwisia* Berk. et Broome, *Lycogala* Adans., *Reticularia* Bull., *Tubifera* J.F. Gmel., *Siphoptychium* Rostaf.

Ordo / Порядок *Liceales* E. Jahn (1928), sensu auct.: excl. *Cribrariaceae*, *Reticulariaceae*:

Familia / Родина *Liceaceae* Rostaf.: *Licea* Schrad.;

Ordo / Порядок *Trichiales* T. Macbr. (1922):

Familia / Родина *Dianemataceae* T. Macbr.; sensu auct.: *Calomyxa* Nieuwl., *Dianema* Rex, *Dictydiaethalium* Rostaf., *'Licea' variabilis* Schrad., *Prototrichia* Rostaf.;

Familia / Родина *Trichiaceae* Rostaf. (1826); sensu Nannenga-Bremekamp 1991: incl. *Arcyriaceae*, incl. *Perichaenaceae*: *Trichia* Haller (incl. *Calonema* Morgan, *Cornuvia* Rostaf., *Hemitrichia* Rostaf., *Metatrichia* Ing, *Oligonema* Rostaf. pro parte, *Perichaena* pro parte Fr.), *Arcyria* F.H. Wigg. (incl. *Arcyodes* O.F. Cook), *Hemitrichia* Rostaf. pro parte, *Perichaena* Fr. pro parte.

LUCISPORIDIA INCERTAE SEDIS: *Arcyriatella* Hochg. et Gottsb., *Listerella* E. Jahn, *Minakatella* G. Lister.

Наведена система є результатом компромісу між багатоступінчастою структурою кладограм та обмеженістю кількості рівнів таксономічної ієрархії. Автор намагався зберегти в незмінному стані якомога більшу кількість загальноприйнятих таксонів, якщо вони не є пара- або поліфілетичними.

З метою відображення ієрархії філогенетичних зв'язків між родинами міксоміцетів у запропонованій системі використовуються категорії підкласу (2 таксони цього рівня), надпорядку (4) та порядку (7). Порівняно з традиційною системою кількість порядків збільшено на два: ліквідовано порядок *Liceales*, уведено *Cribrariales*, *Reticulariales* та *Meridermatales*. У новому тлумаченні використано назви *Liceales*, *Stemonitales*, *Trichiales*, *Stemonitidaceae*, *Dianemataceae*, *Physarum*, *Trichia*.

Попередній характер запропонованої системи проявляється на родовому та видовому рівнях: деякі з родів, включених до неї (*Hemitrichia*, *Physarum*, *Perichaena*, *Trichia*), як зазначалося вище, є парафілетичними і в подальшому мають бути реформовані.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Baldauf S.L., Doolittle F.W. Origin and evolution of the slime molds (*Mycetozoa*) // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 2007. — **94**. — P. 12007–12012.
- Adl S.M., Simpson A.G.B., Lane C.E., Lukes J., Bass D. et al. The Revised Classification of Eukaryotes // J. Eukaryot. Microbiol. — 2012. — **59**(5). — P. 429–493.
- Cavalier-Smith T., Chao E.E.-Y., Oates B. Molecular phylogeny of *Amoebozoa* and the evolutionary significance of the unikont *Phalansterium* // Eur. J. Protistol. — 2004. — **40**. — P. 21–48.
- Cavalier-Smith T. Early evolution of eukaryote feeding modes, cell structural diversity, and classification of the protozoan phyla *Loukozoa*, *Sulcozoa*, and *Choanozoa* // Eur. J. Protistol. — 2013. — **49**(2). — P. 115–178.
- Chevalier F.F. Flore générale des environs de Paris, selon la méthode naturelle. — Paris: Ferra, 1826. — 530 p.
- Eliasson U.H. Recent advances in the taxonomy of *Myxomycetes* // Bot. Notiser. — 1977. — **130**. — P. 483–492.
- Eliasson U.H., Keller H.W., Schoknecht J.D. *Kelleromyxa*, a new generic name for *Licea fimicola* (*Myxomycetes*) // Mycol. Res. — 1991. — **95**. — P. 1201–1207.
- Erastova D.A., Okun M., Novozhilov Y.K., Schnittler M. Phylogenetic position of the enigmatic myxomycete *Kelleromyxa fimicola* based on SSU rDNA sequences // Mycol. Progr. — 2013. — **12**. — P. 599–608.
- Farr M.L. *Myxomycetes*. Flora Neotropica. — New York: The New York Bot. Garden, 1976. — 306 p.
- Ferris P.J., Vogt V.M., Truitt C.L. Inheritance of extrachromosomal rDNA in *Physarum polycephalum* // Mol. Cell. Biol. — 1983 — **3**(4). — P. 635–642.
- Fiore-Donno A.M., Berney C., Pawlowski J., Baldauf S.L. Higherorder phylogeny of plasmodial slime molds (*Myxogastria*) based on Elongation Factor 1-A and Small Subunit rRNA gene sequences // J. Eukaryot. Microbiol. — 2005. — **52**. — P. 1–10.
- Fiore-Donno A.M., Meyer M., Baldauf S.L., Pawlowski J. Evolution of dark-spored *Myxomycetes* (slime-molds):

- molecules versus morphology // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2008. – **46**. – P. 878–889.
- Fiore-Donno A.M., Haskins E.F., Pawlowski J., Cavalier-Smith T. *Semimorula liquescens* is a modified echinostelid myxomycete (*Mycetozoa*) // *Mycologia*. – 2009 – **101**. – P. 773–776.
- Fiore-Donno A.M., Nikolaev S.I., Nelson M., Pawlowski J., Cavalier-Smith T., Baldauf S.L. Deep phylogeny and evolution of slime moulds (*Mycetozoa*) // *Protist*. – 2010. – **161**. – P. 55–70.
- Fiore-Donno A.M., Kamono A., Meyer M., Schnittler M., Fukui M., Cavalier-Smith T. 18S rDNA phylogeny of *Lamproderma* and allied genera (*Stemonitales*, *Myxomycetes*, *Amoebozoa*) // *PLoS One*. – 2012. – **7**(4). – P. e35359.
- Fiore-Donno A.M., Clissmann F., Meyer M., Schnittler M., Cavalier-Smith T. Two-gene phylogeny of bright-spored myxomycetes (slime molds, superorder *Lucisporidia*) // *PLoS One*. – 2013. – **8**(5). – P. e62586.
- Hagelstein R. *The Mycetozoa of North America*. – New York: Mineola, 1944. – 306 p.
- Hall B.G. *Phylogenetic trees made easy. A how-to manual*. 4th ed. – Sunderland: Sinauer Assoc., 2011. – 282 p.
- Ing B. *The Myxomycetes of Britain and Ireland. An identification Handbook*. – Slough: The Richmond Publishing Co. Ltd., 1999. – 374 p.
- Jaczewski A.A., 1907. – М.: Рикхтер. – Т. 2. – 410 p. [Ячевский А.А. Микологическая флора Европейской и Азиатской России. Слизевика. – М.: Рикхтер, 1907. – Т. 2. – 410 с.]
- Jahn E. *Myxomycetes (Mycetozoa, Schleimpilze, Pilztiere) / Die natürlichen Pflanzenfamilien / Eds. H.G.A. Engler, K.A.E. Prantl. Ed. 2. – Bd. VI. – Berlin, 1928. – S. 304–339.*
- Johansen S., Johansen T., Haugli F. Extrachromosomal ribosomal DNA of *Didymium iridis*: sequence analysis of the large subunit ribosomal RNA gene and sub-telomeric region // *Curr. Genet.* – 1992. – **22**. – P. 305–312.
- Lado C., Pando F. *Flora Mycologica Iberica. – Vol. 2: Myxomycetes, I. Ceratiomyxales, Echinosteliales, Liceales, Trichiales.* – Madrid: Real Jardín Botánico, J. Cramer, 1997. – 324 p.
- Leontyev D., Schnittler M., Moreno Horcajada G., Stephenson S., Mitchell D.W., Rojas C. The genus *Alwisia* (*Myxomycetes*) revalidated, with two species new to science // *Mycologia*. – 2014a. – **106**(5). – P. 936–948.
- Leontyev D.V., Stephenson S.L., Schnittler M., A new species of *Alwisia* (*Myxomycetes*) from New South Wales and Tasmania // *Mycologia*. – 2014b. – **106**(6). – P. 1212–1219.
- Lister A. *A monograph of the Mycetozoa / Ed. G. Lister.* – London: Brit. Museum, 1925. – 296 p.
- Lukashov V.V., 2009. – М.: BINOM. Laboratoriia znanii. – 256 p. [Лукашов В.В. Молекулярная эволюция и филогенетический анализ. – М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2009. – 256 с.]
- Massee G. *A monograph of the Myxogasteres.* – London: Methuen & Co., 1892. – 367 p.
- Macbride T.H. *The North-American Slime Molds.* – New York: McMillan Co., 1922. – 299 p.
- Martin G.W., Alexopoulos C.J. *The Myxomycetes.* – Iowa City: Univ. Press, 1969. – 560 p.
- Nandipati S.C.R., Haugli K., Coucheron D.H., Haskins E.F., Johansen S.D. Polyphyletic origin of the genus *Physarum* (*Physarales*, *Myxomycetes*) revealed by nuclear rDNA mini chromosome analysis and group I intron synapomorphy // *BMC Evol. Biol.* – 2012. – **12**. – P. 166.
- Nannenga-Bremekamp N.E. *A guide to temperate Myxomycota.* – Bristol: Biopress Ltd., 1991. – 410 p.
- Neubert H., Nowotny W., Baumann K. *Die Myxomyceten Deutschlands und des angrenzenden Alpenraumes unter besonderer Berücksichtigung Österreichs. Bd. 1. Ceratiomyxales, Echinosteliales, Liceales, Trichiales.* – Gomaringen: Karlheinz Baumann Verlag, 1993. – 340 S.
- Pancovius T. *Herbarium Portatile, Oder Behendes Krauter und Gewachs-Buch.* – Leipzig: Christian Kirchners, 1656. – 466 S.
- Patterson D.J., Sogin M.L. Eukaryote origins and protistan diversity // *The Origin and Evolution of Prokaryotic and Eukaryotic Cells / Eds: H. Hartman, Matsuno.* – N.Y.: World Sci. Pub. Co., 1993. – P. 13–46.
- Poulain M., Meyer M., Bozonnet J. *Les Myxomycètes.* – Dauphiné-Savoie: Fédération mycologique et botanique. – 2011. – **1**. – 568 p.
- Raunkier C. *Myxomycetes Daniae eller Danmarks Slimsvampe // Botanisk Tidsskrift.* – 1888–1889. – **17**. – P. 20–105.
- Ross I.K. The *Stemonitomycetidae*, a new subclass of *Myxomycetes* // *Mycologia*. – 1973. – **65**. – P. 477–485.
- Rostafinski J. *Sluzowce (Mycetozoa). Monografia.* – Pariz, 1875. – 432 p.
- Torrend C. *Les Myxomycètes // Broteria.* – 1907. – **6**, Part II. – P. 5–349.
- Walker L.M., Leontyev D.V., Stephenson S.L. *Perichaena longipes*, a new myxomycete from the Neotropics. // *Mycologia*. – 2015. – **107**(5). – (in press).
- Wikmark O.G., Haugen P., Haugli K., Johansen S.D. Obligatory group I introns with unusual features at positions 1949 and 2449 in nuclear LSU rDNA of *Didymiaceae*, *Myxomycetes* // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 2007. – **43**. – P. 596–604.

Рекомендує до друку

Надійшла 20.04. 2015 р.

І.О. Дудка

Леонтьев Д.В. Перспективы создания филогенетической системы миксомицетов (*Myxogastrea*). — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(2): 147–155.

Харьковская государственная зооветеринарная академия

В обзоре рассмотрена история становления и развития представлений о филогенетических связях в пределах класса *Myxogastrea*. Отмечено, что исследования, основанные на применении различных генетических маркеров, подтверждают разделение миксомицетов на две крупные клады — *Lucisporidia* и *Columellidia*. Структура эволюционных связей в рамках группы не соответствует традиционной пятипорядковой системе миксомицетов и ставит вопрос о ее реформировании. На основании литературных источников и собственных филогенетических исследований автор предлагает пилотный вариант филогенетической системы миксомицетов, которая имеет следующую структуру: COLUMELLIDIA: *Echinosteliana*: *Echinosteliales* (*Echinosteliaceae*, *Clastodermataceae*); *Stemonitiana*: *Meridermatales* (*Meridermataceae*), *Stemonitales* (*Stemonitaceae*, *Comatrichaceae*), *Lamprodermatales* (*Lamprodermataceae*, *Physaraceae*, *Kelleromyxaceae*, *Didymiaceae*). LUCISPORIDIA: *Cribrariana*: *Cribrariales* (*Cribrariaceae*), *Trichiana*: *Reticulariales* (*Reticulariaceae*), *Liceales* (*Liceaceae*), *Trichiales* (*Dianemataceae*, *Trichiaceae*).

Ключевые слова: 18S рДНК, 5'-домен, Амoebozoa, EF-1α, ITS-1, молекулярная филогения.

Leontyev D.V. The prospects and perspectives of the phylogenetic system of myxomycetes (*Myxogastrea*). — Ukr. Bot. J. — 2015. — 72(2): 147–155.

Kharkiv State Zooveterinary Academy

The history of the formation and development of our knowledge about the phylogenetic relationships within the class *Myxogastrea* is described, revealing the fact that the studies based on the use of different genetic markers have confirmed the division of *Myxogastrea* into two major clades, *Lucisporidia* and *Columellidia*. The structure of the evolutionary relationships within the group does not correspond to the traditional five orders system of the *Myxogastrea* and stimulate a reappraisal of their classification. Based on the literature and our own phylogenetic studies, we propose a pilot version of the phylogenetic system of the myxomycetes, which has the following structure: COLUMELLIDIA: *Echinosteliana*: *Echinosteliales* (*Echinosteliaceae*, *Clastodermataceae*); *Stemonitiana*: *Meridermatales* (*Meridermataceae*), *Stemonitales* (*Stemonitaceae*, *Comatrichaceae*), *Lamprodermatales* (*Lamprodermataceae*, *Physaraceae*, *Kelleromyxaceae*, *Didymiaceae*). LUCISPORIDIA: *Cribrariana*: *Cribrariales* (*Cribrariaceae*), *Trichiana*: *Reticulariales* (*Reticulariaceae*), *Liceales* (*Liceaceae*), *Trichiales* (*Dianemataceae*, *Trichiaceae*).

Key words: 18S rDNA, 5'-domain, Amoebozoa, EF-1α, ITS-1, molecular phylogeny.

Н.В. КАПЕЦЬ¹, Л.Ю. ПЛЕСКАЧ², Л.П. ПОПОВА¹, Н.М. ФЕДОРЕНКО¹, А.В. ЛІТОВИНСЬКА¹,
Н.В. ШЕРШОВА¹, С.Я. КОНДРАТЮК¹

¹Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України

вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01001, Україна

Kapets90@mail.ru, porova_lp@ukr.net, a_litovinska@mail.ru, nina.s.kiev@gmail.com, ksy_a_net@ukr.net

²Державний дендрологічний парк «Олександрія» НАН України

м. Біла Церква, 09113, Україна

l.pleskach@ukr.net

НОВІ ДЛЯ УКРАЇНИ ТА РІДКІСНІ ВИДИ ЛИШАЙНИКІВ І ЛІХЕНОФІЛЬНИХ ГРИБІВ

Капець Н.В., Плескач Л.Ю., Попова Л.П., Федоренко Н.М., Литовинська А.В., Шершова Н.В., Кондратюк С.Я. Нові для України та рідкісні види лишайників і ліхенофільних грибів. — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(2): 156–163.

Наведено повні за зразком «Флори лишайників України» описи чотирьох нових для України видів — *Biatorella fossarum* (Dufour) Th. Fr., *Buelliella lecanorae* Suija & Alstrup, *Lecanora pannonica* Szatala та *Polysporina subfuscescens* (Nyl.) K. Knudsen & J. Kocourk., а також перелік місцезнаходжень і таксономічні примітки щодо шести рідкісних і нещодавно описаних таксонів (*Lichenochora obscuroides* (Linds.) Triebel & Rambold, *Physcia clementei* (Turner) Lyngae, *Placynthiella oligotropha* (J. R. Laundon) Coppins & P. James, *Sarcogyne lapponica* (Ach. ex Schaer.) K. Knudsen & Kocourk., *Thelocarpon epibolum* Nyl., *Xanthoria polessica* S.Y. Kondr. & A.P. Yatzyna).

К л ю ч о в і с л о в а: *Biatorella*, *Buelliella*, *Lecanora*, *Lichenochora*, *Polysporina*, *Thelocarpon*, *Xanthoria*

Вступ

Останнє видання Зведеного списку лишайників і ліхенофільних грибів України містить понад 1600 видів (Kondratyuk et al., 2010). Однак останніми роками низку нових із України видів лишайників і ліхенофільних грибів було описано як нові для науки (Kondratyuk et al., 2013a, b; 2014; Tretiach, 2014). Крім того, наводилися також нові для України та рідкісні види з різних регіонів країни (Kondratyuk, Derzhypilskyi, 2011; Mykhailiuk et al., 2011; Kondratyuk, 2012, та ін.). Однак повні описи згаданих нових для України таксонів не наводилися. До того ж, упродовж останніх ліхенофлористичних і ліхеноценотичних досліджень, проведених у різних регіонах України, а також ліхеноіндикаційних досліджень у широколистяно-лісовій і лісостеповій частинах України значно поповнилися відомості щодо деяких рідкісних видів (Khodosovtsev, Zavalova, 2008; Rusina et al., 2010; Pirohov, 2011).

Мета цього повідомлення — навести повні за зразком «Флори лишайників України» (Охнер, 1956, 1968, 1993, 2010) описи чотирьох нових для України видів — *Biatorella fossarum* (Dufour) Th. Fr., *Buelliella lecanorae* Suija & Alstrup, *Lecanora pannonica* Szatala та *Polysporina subfuscescens* (Nyl.) K. Knudsen

& Kocourk., а також перелік місцезнаходжень і таксономічні примітки щодо шести рідкісних і нещодавно описаних таксонів (*Lichenochora obscuroides* (Linds.) Triebel & Rambold, *Physcia clementei* (Turner) Lyngae, *Placynthiella oligotropha* (J.R. Laundon) Coppins & P. James, *Sarcogyne lapponica* (Ach. ex Schaer.) K. Knudsen & Kocourk., *Thelocarpon epibolum* Nyl. і *Xanthoria polessica* S.Y. Kondr. & A.P. Yatzyna).

Нові для України види

Biatorella fossarum (Dufour) Th. Fr., Lich. Scand. (Uppsala) 1: 397 (1874). — Біаторелля ямчата.

Слань блідо-сірувата, тонка, дрібнозерниста до павутинчастої. Апотеції 0,4–1,0 мм у діаметрі, яскраво- або блідо-оранжево-червоні, опуклі до напівсферичних і без власного краю майже з ініціальних стадій, від занурених до сидячих, звичайно більш-менш розкидані. На зрізі справжній ексципул непомітний; епітецій блідий до оранжувато-жовтого, інколи з тонким жовто-коричневим нальотом; гіменіальний шар 150–200 мкм заввишки, безбарвний; гіпотецій (100–)150–300(–500) мкм завтовшки, сірувато-жовтуватий, складається з тісно переплетених гіф до 1 мкм у діаметрі; парафізи близько 1 мкм завтовшки, помітно потовщені до 2,5–3,5 мкм у діаметрі біля верхівок, виразно помітні у воді; сумки 135–150 × 15–18 мкм, видовжено-циліндричні, несиметричні, 200–400-спорові;

© Н.В. КАПЕЦЬ, Л.Ю. ПЛЕСКАЧ, Л.П. ПОПОВА,
Н.М. ФЕДОРЕНКО, А.В. ЛІТОВИНСЬКА,
Н.В. ШЕРШОВА, С.Я. КОНДРАТЮК, 2015

спори 8–13 × 2,3–3,0 мкм, паличкоподібні. Слань К-, С-, І-.

Екологічні особливості: зростає на кальцієвмісному ґрунті, особливо часто в добре освітлених місцях.

Поширення в Україні: Гірський Крим: околиці м. Судака, Державний ботанічний заказник «Новий Світ», північні схили г. Сокіл, неподалік від мису Хиз-Бурун, 44°50'22"N 34°56'54"E, 52 м над рівнем моря, на ґрунті, 16.11.2013, С.Я. Кондратюк (21323), В.М. Вірченко (KW-L 70288).

Загальне поширення: Південна та Приатлантична Європа.

Для України наводиться вперше, до останнього часу зазначався лише в таблиці для визначення видів роду *Biatorella* De Not. у «Флорі лишайників України» (Охнер, 1968).

Biatorella fossarum близька до *B. hemisphaerica* Anzi, гірського аркто-альпійського виду, але відрізняється меншими апотеціями та довшими спорами.

Biatorella fossarum подібна до *Sarcosagium campestre* (Fr.) Poetsch & Schied. var. *macrospora* Coppins & P. James, але відрізняється тим, що апотеції не мають добре вираженого власного краю, оранжевим відтінком апотеціїв (на противагу рожевим або червоним апотеціям у *S. campestre* var. *macrospora*), їхніми більшими розмірами і довшими спорами.

Buelliella lecanorae Suija & Alstrup, Lichenologist 36 (3&4): 203 (2004). – Буеліелла леканорова.

Аскомата апотеціоїдна, розкидана на апотеціях лишайника-господаря, чорна, спочатку закрита, пізніше добре відкриває широкий диск, округла до дещо неправильної, близько 0,2 мм у діаметрі. На зрізі екципул 15–20 мкм завтовшки, складається з ізодіаметричних клітин (3–)4–5,5 мкм у діаметрі, зовнішня частина темно-коричнева, внутрішня – блідо-коричнювата, К-, N+ злегка червоніє; епігіменіальний шар червонувато-коричневий до темно-коричневого, К-, N+ злегка червоніє, гіменіальний шар жовтуватий, 60–65 мкм заввишки, парафізоїди тонкі, до 2 мкм у діаметрі, розгалужені. Сумки широкоеліпсоїдні, 50–57 × 18–20 мкм, (6–)8-спорові. Аскоспори двоклітинні, спочатку безбарвні, пізніше – коричневі, гладенькі, переважно асиметричні, з дещо вужчою нижньою клітиною, зі злегка помітною перетяжкою біля септи, (16–)17–19(–20,5) × (6,5–)7–9,5 мкм. Конідії невідомі. Вегетативні гіфи непомітні (Suija, Alstrup, 2004).

Екологічні особливості: росте на апотеціях і сланях лишайників видів *Lecanora chlarotera* Nyl., *L. pulicaris* (Pers.) Ach. і *L. argentata* (Ach.) Malme. Очевидно, це коменсалічний вид, оскільки жодного помітного пошкодження лишайників-господарів не спостерігалось.

Поширення в Україні: Гірський Крим: м. Судака, ботанічний заказник «Новий Світ», північні та північно-східні макросхили г. Караул-Оба, близько 207 м над рівнем моря, на корі *Quercus pubescens* Willd., в апотеціях лишайника *Lecanora chlarotera* Nyl., 19.11.2013, С.Я. Кондратюк (21327), В. М. Вірченко (KW-L 70289).

Загальне поширення: Європа (Естонія, Україна), Південна Америка (Болівія).

Вид спочатку був описаний із трьох локалітетів у Естонії, а потім наводився з Південної Америки. Україна є другою країною в Європі, де цей вид знайдений.

Buelliella lecanorae схожа на *B. inopsis* (Triebel & Rambold) Hafellner, що досить поширена в південній та північній півкулях на накипних лишайниках родини *Teloschistaceae*, але відрізняється більшими спорами, вищим гіменіальним шаром та іншим господарем.

Lecanora pannonica Szatala, Ann. Hist. Nat. Maus. Nat. Hung., ser. Nov. 5: 135 (1954). – Леканора паннонська.

Слань накипна, горбкувата до бородавчато-ареольованої, ареоли дуже випуклі, товсті, верхня поверхня білувато-сіра до сірої, з часом стає жовтувато-сірою чи жовтувато-білуватою, гладенька, блискуча, без поволоки, з виразним краєм, соредіозна. Соралі 0,5–1,5 мм у діаметрі, зеленувато-сіро-чорні до дуже темних синювато-зелених, відокремлені, правильно круглясті до видовжених, утворюються по краю ареол; соредії зернисті, 35–50 мкм у діаметрі, К+ зеленіють. Апотеції 0,8–1,5 мм у діаметрі, леканорові, виразно звужені при основі; диск темно-червонувато-коричневий чи сірувато-коричневий до чисто-коричневого, плоский, без поволоки; сланевий край такого ж кольору, як і слань, товстий, постійний, помітний, гладенький, цільний чи бородавчастий; на зрізі сланевий край із численними клітинами водоростей, з великими кристалами, нерозчинними в К, із коровим шаром (20–)27–35(–40) мкм завтовшки; епігіменій оранжево-коричневий до жовтувато-коричневого, набуває оливкового кольору в К; гіменіальний шар безбарвний, парафізи злегка потовщені до 2,5 мкм у діаметрі на верхівках; субгіменій 15–20 мкм зав-

товшки, безбарвний, без олійних крапель; сумки – 8-спорові; спори безбарвні, одноклітинні, широкоеліпсоїдні до еліпсоїдних, 9,5–15,0 × 5,0–7,5 мкм, товщина стінки перевищує 1 мкм. Слань від К+ жовтіє, С-, КС-, Р+ блідо жовтіє, містить атранорин і гангалеоїдин (у великих кількостях), а також хлороатранорин, норгангалеоїдин і роччелову кислоту (в невеликих кількостях).

Екологічні особливості: зростає на добре освітлених силікатних скелях, часто на вертикальних поверхнях, де утворює значні розростання.

Поширення в Україні: Гірський Крим: м. Судак, околиці смт Новий Світ, ботанічний заказник «Новий Світ», південні, південно-західні схили г. Сихт-Лар, 44°49'19"N 34°55'05"E, 153 м над рівнем моря, на скелях, 17.11.2013, С.Я. Кондратюк (21324), В.М. Вірченко (KW-L 70291–70293).

Загальне поширення: Європа, Азія (Турція) та Північна Америка.

Lecanora rannonica добре відрізняється від інших видів роду *Lecanora* завдяки товстій, горбкуватій слані та темно забарвленим соралам.

Цей вид може бути схожим на деякі соредіозні види роду *Tephromela* M. Choisy, зокрема на *T. grumosa* та *T. pertusarioides* (Degel.) Hafellner & Cl. Roux. Однак названі види легко відрізняються за своїми хімічними особливостями. *T. grumosa* містить ліхестеринову кислоту (у великій кількості) та атранорин (у малих концентраціях), а також має соралі, що звичайно зливаються у велику суцільну масу. *T. pertusarioides* містить α -колатолієву кислоту.

Polysporina subfuscescens (Nyl.) K. Knudsen & Kocourk., Mycotaxon 105: 151 (2008). – Поліспоріна коричнювата.

Syn.: *Lecanora subfuscescens* Nyl., Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie 6: 208 (1872); *Lecidea subfuscescens* (Nyl.) Nyl., Flora (Regensburg) 56: 199 (1873); *Sarcogyne subfuscescens* (Nyl.) Boistel, Nouvelle Flora des Lichen 2: 228 (1903).

Ліхенофільний вид. Слань ендоклітинна або ендолітинна, складається з гіалінових вегетативних гіф, I-. Апотеції 0,3–1,0 (–3,0) мм у діаметрі, до 0,5 мм заввишки, занурені або сидячі, матово-чорні або чорно-коричневі, від округлих і випуклих до неправильних, розсіяні або зібрані групами; диск чорний із карбонізованими нашаруваннями в нерегулярних структурах 50–100 мкм заввишки, з маленькими ділянками некарбонізованої червонуватої гладенької поверхні; краї розтріскані, товсті. Екципул до 100 мкм завтовшки, побудований із щільно прилягаючих гіфів, зовнішній шар карбоні-

зований, внутрішній – жовтуватий до безбарвного. Гіменій (80–) 100–140 (–180) мкм заввишки, безбарвний до жовтувато-помаранчевого, зазвичай I+ синій, пізніше стає червоним, часто варіює від червоного до жовто-зеленого; епігіменій 10–15 мкм завтовшки, чорно-коричневий до червонувато-коричневого. Парафізи в середній частині 1–2 (–3) мкм у діаметрі, когерентні, септовані, іноді дещо звужені в ділянках септ, часом розгалужені, з краплями олії або без них, клітини 4–7 мкм завдовжки, коротшають у верхній третині, верхівки розширені до 3 мкм завширшки. Субгіменій 20–50 мкм завтовшки, безбарвний до червонуватого, золотавого; гіпотецій (20–) 30–50 мкм завтовшки, з вузької безбарвної прозоплектенхіми, формує нерівну межу зі сланню господаря, зливається з вегетативними гіфами. Сумки 50–110 × 12–10 мкм, булавоподібні до субциліндричних, 100–200-спорові (іноді 50–100-спорові); спори (3,0–) 4,0–4,5 (–5,0) × (1,0–) 1,5–2,0 (–3,0) мкм, від вузькоеліпсоїдних до широкоеліпсоїдних, варіюють у розмірах. Конідіоми невідомі.

Екологічні особливості: росте на відкритих сонячних місцях, на слані різноманітних накипних лишайників, зокрема представників родів *Acarospora* A. Massal., *Buellia* De Not., *Caloplaca* Th. Fr., *Candelariella* Müll. Arg. та *Lecidea* Ach., зазвичай на карбонатних породах.

Поширення в Україні: Житомирська обл., м. Коростишів, на виходах гранітів уздовж правого берега р. Тетерів, 50°18'50,09"N 29°04'27,42" E, 159 м над рівнем моря, на слані *Acarospora* sp., 14.05.2014, збір. С. Я. Кондратюк, Н. В. Капечь (2814) (KW–L 70492), зростає поряд із *Buellia badia* (Fr.) A. Massal., *Lepraria membranacea* (Dicks.) Vain., *Placynthiella icmalea* (Ach.) Coppins & P. James; м. Коростишів, на виходах гранітів уздовж правого берега р. Тетерів 50°20'16,60" N 29°04'29,22" E, 154 м над рівнем моря, на слані *Acarospora* sp., 20.08.2014, Н.В. Капечь (54014), (KW–L 70494), зростає поряд із *Neofuscelia pulla* (Ach.) Essl., *Xanthoparmelia* sp.

Загальне поширення: Північна Америка, Європа, Азія, у північній півкулі на висоті до 1869 м.

Таксономічна примітка. *Polysporina subfuscescens*, як новий для науки вид, описана в роботі К. Knudsen і J. Kocourkova (Knudsen, Kocourkova, 2008). При цьому автори вказують на хибність міркувань стосовно існування паразитичної форми *P. lapponica* та обґрунтовують належність подібних зразків до виду ліхенофільного паразитичного гриба *P. subfuscescens*. Тому, можливо, знахідки паразитичної форми *P. lapponica* для території Запорізької (Khodosovtsev, Zavialova, 2008) та Луганської областей також належать до *P. subfuscescens* (Rusina, Nadieina, Khodosovtsev, 2010). Те ж саме стосується вияв-

леної нами інформації про наявність гербарного зразка паразитичної форми *P. lapponica* з Миколаївської обл., зібраного Яном Вондраком у 2006 р. (Vondrak, 06.06.2006, CBFS 5217), у електронному каталозі групи ліхенологів кафедри ботаніки біологічного факультету Університету Східної Чехії. Однак варто зауважити, що будь-яка інформація стосовно публікації цих даних у наукових виданнях відсутня (Tretiach, 2014).

Рідкісні види

Lichenochora obscuroides (Linds.) Triebel & Rambold, Bibliotheca Lichenologica 48: 168 (1992). – Ліхенохора невиразна.

Сучасний опис виду наведено в роботах П. Наварро-Росинес з колегами (Navarro-Rosinés, Voquieras, Roux, 1998; Navarro-Rosinés, Etayo, 2001).

Краї лопатинок слані господаря часто перетворюються в неправильно-бородавкоподібні підвищення/здуття, через які проглядаються чорні або коричневі крапкоподібно занурені перитеції, дещо неправильної форми, які утворюють аспект пікнідій лишайника-господаря. На зрізі перитеції з чорним ексципулом і гіменіальним шаром із численними олійними краплями, аскоспори 8-спорові, 50–60 × 9–12 мкм, спори одноклітинні, еліпсоїдні, безбарвні до дещо блідо-коричнюватих чи жовтуватих, особливо за рахунок численних олійних крапель, (13–)14–20 × (4,5–)5–7 мкм.

Екологічні особливості: вид досить поширений на сланях лишайників роду *Phaeophyscia* Moberg, рідше – представників роду *Physcia* (Schreb.) Michx., на яких утворюються характерні бородавкоподібні почорніння.

Місцезнаходження: Черкаська обл., Канівський р-н, Канівський ліс, на дикій груші, на лишайнику *Phaeophyscia orbicularis* (Neck.) Moberg, що зростав разом із *Caloplaca cerina* (Hedw.) Th. Fr. та *Phaeophyscia nigricans* (Flörke) Moberg, 07.1930, А.М. Окснер (KW-L 4024 sub *Caloplaca cerina*); околиці м. Канів, Канівський ліс, на лишайнику *Phaeophyscia orbicularis*, що зростав разом із *Caloplaca cerina*, 1930, А.М. Окснер (KW-L 4022 sub *Caloplaca cerina*); Івано-Франківська обл., Косівський р-н, НПП «Гуцульщина», м. Косів, фруктовий сад біля санаторію «Косів», 48°19'02" N 25°06'56" E, 341 м над рівнем моря, на корі яблунь (*Malus domestica* Borkh.), на слані *Phaeophyscia orbicularis*, 23.07.2008, С.Я. Кондратюк (20821) (Kondratyuk, 2012; Kondratyuk, Derzhypilskiy, 2011); Рівненська область, м. Рівне, 50°36'44.37" N 26°13'22.66" E, на слані *Physcia adscendens*, що

зростає поряд із *Xanthoria parietina* та *Phaeophyscia orbicularis*, вересень 2014 р., А.В. Літовинська (68), (KW-L 70590 sub *Lichenochora obscuroides*); Житомирська обл., Коростишівський р-н, м. Коростишів, посадка осокора на березі р. Тетерів (біля санаторію для батьків із дітьми «Тетерів»), 50°18'43,1" N 29°4'38,3" E, 161 м над рівнем моря, на корі осокора, на слані *Phaeophyscia orbicularis*, що зростає поряд із *Physcia ascendens*, 14.05.2014, С.Я. Кондратюк (21408), Н.В. Капець (KW-L 70609 sub *Lichenochora obscuroides*); такий самий локалітет, на слані *Phaeophyscia orbicularis*, що зростає поряд із *Physconia deters*, 14.05.2014, С.Я. Кондратюк (21408), Н.В. Капець (KW-L 70605 sub *Phaeophyscia orbicularis*); такий самий локалітет, на слані *Phaeophyscia orbicularis*, що зростає поряд із *Physcia ascendens*, 14.05.2014, С.Я. Кондратюк (21408), Н.В. Капець (KW-L 70593 sub *Phaeophyscia orbicularis*).

Загальне поширення: Європа (південні та приатлантичні райони), Північна Америка (Канада) та Східна Азія (Південна Корея, російський Далекий Схід) (Kondratyuk et al., 2013).

Таксономічна примітка. Вперше була наведена для України у виданні «Флора лишайників України» як примітка до цитованого зразка лишайника-господаря (Roms, Khodosovtsev, 2010) та у зведеному списку лишайників (Kondratyuk et al., 2010). У цьому випуску «Флори лишайників України» наведено декілька кольорових ілюстрацій згаданого ліхенофільного гриба, однак ні його опису, ні посилання на вказаний опис, а також відомості щодо екології та загального поширення виду не були наведені.

Physcia clementei (Turner) Lyngby: 93 (1935). – Фісція Клементя.

Екологічні особливості: поширений на корі старих дерев, кам'янистих субстратах, звичайно вздовж морських узбереж. На рівнинах і в горах. Дуже рідко.

Місцезнаходження: Житомирська обл., Коростишівський р-н, м. Коростишів, субір на правому березі р. Тетерів, неподалік території ДП «Коростишівське лісове господарство», на *Pinus sylvestris* L., 50°18'48.85" N 29°05'05.87" E, 172 м над рівнем моря, 29.09.2014, Н.В. Капець (53314), (KW-L 70502); ліс в околицях с. Городське, на *Pinus sylvestris*, 50°22'26.28" N 29°14'55.01" E, 154,36 м над рівнем моря, Н.В. Капець (533142).

Загальне поширення: Східна та Західна Європа, Ірландія, Північна Америка, Канарські острови, Азорські острови, Африка (Непал), Австралія.

Таксономічна примітка. Детальний опис *Physcia clementei* та інформація стосовно двох єдиних до останнього часу знахідок у межах України (АР Крим, Севастопольська мр., окол. м. Севастополь (Херсонес) (Мережковський, 1920а, як *Physcia astroidea* (Clem.) Fr.; Копачевська, 1986)) наведено у «Флорі лишайників України» (Охнер, 2011: 320).

Placynthiella oligotropha (J. R. Laundon) Coppins & P. James, *The Lichenologist* 16(3): 245 (1984). – Плацинтієла оліготрофна.

Син.: *Lecidea oligotropha* J.R. Laundon, *The Lichenologist* 1: 164 (1960); *Saccomorpha oligotropha* (J.R. Laundon) Clauzade & Cl. Roux.

Екологічні особливості: вид поширений на кислих торф'яних і піщаних ґрунтах.

Місцезнаходження: Житомирська обл., Коростишівський р-н, околиці с. Теснівка, на березі річки, 50°23'02,87"N 29°00'54,93"E, 188 м над рівнем моря, на корі берези, 15.07.2014, Н.В. Капець (23114), Г. М. Редько (KW-L 70499); молода сосново-березова посадка між с. Царівка та с. Кочерів, на піщаному ґрунті, 50°21'13,30"N 29°18'08,10"E, 175 м над рівнем моря, 2014, Н. В. Капець (389.1.14, 389.2.14) (KW-L 70500, 70501).

Таксономічна примітка. Вперше для території України *Placynthiella oligotropha* наведена для Сумської та Херсонської областей у статті Г. Є. Ходосовцева, там само подано опис виду (Khodosovtsev, 1997). Також відомі знахідки виду зі Львівської області (Pirohov, 2011).

Sarcogyne lapponica (Ach. ex Schaer.) K. Knudsen & Kocourk., *Mycotaxon* 105: 160 (2008). – Саркогіна лапландська.

Син.: *Lecidea lapponica* Ach. ex Schaer., *Enumeratio Critica Lichenum Europaeorum quos et Nova Methodo Digerit. Accedunt Tabulae Decem, quibus Cuncta Lichenum Europaeorum Genera et Subgenera in Lapidem Delineata et per Partes Colorata Illustrantur*: 125 (1859); *Biatorrella lapponica* (Ach. ex Schaer.) Almq. (1866); *Acarospora lapponica* (Ach. ex Schaer.) Th. Fr., *Lichenographia Scandinavica* 1: 218; *Myriospora lapponica* (Ach. ex Schaer.) Hue (1990 *Polysporina lapponica* (Ach. ex Schaer.) Degel., *Acta Regiae Societatis Scientiarum et Litterarum Gothobergensis* 2: 103 (1983).

Уперше для території України вид наведено для НПП «Бузький Гард» (Мукхайлук, Kondratyuk, 2011) і заповідних територій яружно-балкової системи Нижнього Дніпра (Yavrylenko, 2014, без точної вказівки місцезнаходження) (Мукхайлук, Kondratyuk, 2004; Yavrylenko, 2014). Сучасний опис

виду, наведений у роботі К. Knudsen і J. Kokoursova (Kondratyuk et al., 2013), так і не був опублікований українською мовою, тому ми подаємо його нижче.

Неліхенофільний, ліхенізований вид. Слань ендолітна, має вигляд кірки завтовшки 20–30 мкм, часто лише навколо або під апотеціями. Апотеції 100–400 (–500) мкм у діаметрі, 150–300 мкм заввишки, чорні, сидячі, розсіяні, рідко скупчені; диск блідо-червоний до жовто-коричневого, плоский; сланевий край відсутній, власний край карбонізований, гладенький до нерівного, більш-менш тріщинуватий. Екципул до 100 мкм завтовшки з невиразно карбонізованих гіфів, зовнішній шар 20–50 мкм завтовшки, внутрішній шар 20–50 мкм завтовшки, містить кристали. Фотобіонт – зелена хлорококова водорість із клітинами 6–16 мкм у діаметрі. Гіменільний шар 100–140 мкм завтовшки, безбарвний; епігіменій 20 мкм завтовшки, темний, некарбонізований; субгіменій 20–35 мкм завтовшки, безбарвний, субпараплектенхімний. Парафізи 1 мкм у діаметрі, когерентні, дещо розчленовані. Сумки 50–70 × 15–22 мкм, булавоподібні, *Acarospora*-типу, зазвичай 100-спорові; спори 2,5–5 × 1–1,5 мкм, прості, безбарвні, вузькоеліпсоїдні. Конідіями невідомі.

Екологічні особливості: росте на відкритих гранітних і вапнякових скелях, рідко на деревині, часто трапляється поряд із *Polysporina simplex* (Taylor) Vezda.

Місцезнаходження: Житомирська обл., Коростишівський р-н, с. Високий камінь, 50°21'52,56"N 29°08'53,32"E, 160 м над рівнем моря, на виходах гранітів, 20.08.2014, Н.В. Капець (54714), (KW-L 70503); м. Коростишів, уздовж правого берега р. Тетерів, 50°20'16,60"N 29°04'29,22"E, 154 м над рівнем моря, на виходах гранітів, 30.09.2014, Н.В. Капець (48814) (KW-L 70495).

Загальне поширення: Європа (Норвегія, Швеція, Швейцарія, Україна).

Thelocarpon epibolum Nyl., *Notiser ur Sällskapet pro Fauna et Flora Fennica Förhandlingar* 8: 188 (1866). – Телокарпон грибний.

Екологічні особливості: поширений на відмираючих сланях лишайників родів *Vaeomyces* Pers., *Coriscium* Vain., *Solorina* Ach. та *Peltigera* Willd., гнилій деревині, ґрунті.

Місцезнаходження: Житомирська обл., Коростишівський р-н, м. Коростишів, на правому березі р. Тетерів, 50°18'50,09"N 29°04'27,42"E, 159 м

над рівнем моря, на виходах гранітів, 14.05.2014, С.Я. Кондратюк, Н.В. Капець (281514), (KW-L 70504); околиці с. Городське, на виходах гранітів уздовж правого берега р. Тетерів, 50°22'27,51"N 29°10'56,46"E, 150 м над рівнем моря, зростає поряд з *Acarospora fuscoata* (Nyl.) Th.Fr., *Rhizocarpon grande* (Flörke ex Flot.) Arnold, *Polysporina simplex*, *Aspicilia cinerea* (L.) Körb., *Xanthoparmelia taractica* (Kremp.) Hale та *Neofuscelia* sp., 20.08.2014, Н.В. Капець (48814, 49914) (KW-L 70497, 70498).

Таксономічна примітка. Опис *Thelocarpon epibolum* і перші відомості про місцезростання на території України подані у «Флорі лишайників України» (Оксер, 1956: 126), де він наводиться для Київської обл. (околиці м. Київ, Пуща-Водиця, станція Ірпінь). До останнього часу це була єдина згадка щодо поширення *Thelocarpon epibolum* у межах нашої країни (Оксер, 1956).

Загальне поширення: Європа, в тому числі Гренландія, Азія, Північна Америка.

Xanthoria polessica S.Y. Kondr. & A.P. Yatzyna, in Kondratyuk et al., Acta Botanica Hungarica, 55 (3–4): 355 (2013). — Ксанторія поліська.

Оскільки першоопис виду опублікований англійською мовою, наводимо його українською.

Слань 1,5–2,5 см у діаметрі, правильно розеткоподібна, зрідка до неправильної в розростаннях до 6 см завширшки, товста, з добре помітними лопатниками лише в дуже вузькій периферичній частині слані до 2(–3) мм завширшки, тоді як у центрі суцільна слань майже повністю вкрита численними апотеціями; верхня поверхня невиразно білувато-жовта до блідо-коричнювато-жовтої, більш-менш рівномірно забарвлена, диски апотеціїв тьмяно-коричнювато-оранжеві, часто створюють загальний аспект (забарвлення) слані в цілому. Лопати 2–3 мм завширшки, дуже короткі: 1–2(–3) мм завдовжки, з невеликими розсіченнями. На зрізі слань 250–350 мкм завтовшки, верхній коровий шар 15–20 мкм завтовшки, параплектенхімний, клітини вертикально видовжені, 5,0–7,5 мкм завдовжки та 2,5–5,0 мкм завширшки; водоростева зона (25–)35–50(–70) мкм завтовшки; серцевинний шар до 200(–250) мкм завтовшки, з густо переплетеними пучками гіф до 10–20 мкм завтовшки у верхній частині та з порожниною в нижній частині; нижній коровий шар параплектенхімний до 25–30 мкм завтовшки, подібний до верхнього шару. Гаптери на нижньому боці до 150–180 мкм завширшки та 150–200 мкм завдовжки (гаптери

Xanthoria parietina-типу в розумінні С.Я. Кондратюка та Пельта (Kondratyuk & Poelt, 1997)).

Апотеції 1,0–2,0(–3,5) мм у діаметрі, на зрізі до 0,3 мм завтовшки, дуже численні та високо підняті, часто диск увігнутий, сланевий край до 0,2 мм завширшки, високо піднятий над рівнем диска; справжній ексципул до 70 мкм завтовшки. У верхній латеральній частині до 12–20 мкм завтовшки. В нижній латеральній і базальній частинах складається з нерегулярно переплетених гіф, «textura intricata» (окремі клітини помітні, а матрикс відсутній), гіменіальний шар до 60–70 мкм заввишки, субгіменіальний шар до 25–30 мкм завтовшки, парафізи до 5–6,5(–7) мкм завтовшки біля верхівок; аскоспори широкоеліпсоїдні [7,5–](10–)11–13(–16) × (6,5–)7,5–9(–10) мкм у воді та (10–)12–15(–17) × (7,5–)8–10(–11) мкм у К, з досить вузькою септою, (2,5–)5–6(–7,5) мкм завширшки у воді та (5–)6–7,5(–8)[–12] мкм у К. Слань і апотеції К+ червоніють.

Екологічні особливості: на корі широколистяних порід і обробленій деревині.

Місцезнаходження: Київська обл., Києво-Святошинський р-н, смт Гостомель, алея біля пам'ятника воїнам, загиблим у роки Великої Вітчизняної війни, 50°34'45.7"N 30°12'57.8"E, 147 м над рівнем моря, на корі клена, вересень 2013, Н.В. Шершова, В.В. Михайлов (KW-L 70591); Білоцерківський р-н, м. Біла Церква, південно-східна частина парку «Олександрія», квартал 29, біля р. Рось, 49°48'33"N 30°04'25"E, 153 м над рівнем моря, на корі тополі, жовтень 2014 р., Л.Я. Плєскач (KW-L 70592).

Загальне поширення: *Xanthoria polessica* була описана на основі колекції з Гомельської області Білорусі, а також указувалася з Брестської, Гродненської, Мінської та Могильовської областей Білорусі, цілої низки областей України від лісової (Волинська, Рівненська, Житомирська та Київська області), лісостепової (Тернопільська обл.) та степової (Луганська, Херсонська та Одеська області) зон, а також із Абхазії (Росія). При цьому з Київської області даний вид згадувався лише з м. Києва (вуличні насадження на вул. Щербакова).

Ми наводимо цей вид із смт Гостомеля, а також м. Білої Церкви.

Таксономічна примітка. *Xanthoria polessica* дуже схожа на *X. parietina*, але відрізняється набагато товстішою сланню, меншими розмірами слані, з вираженими ло-

патниками лише на периферії слані, з численними апотеціями в центрі, а також вужчими спорами.

Висловлюємо вдячність В.М. Вірченку (м. Київ, Україна), Г.М. Редько (м. Коростишів, Україна) за допомогу під час проведення польових досліджень, Л. Льокошу (м. Будапешт, Угорщина) та О.Є. Ходосовцеву (м. Херсон, Україна) за підтвердження визначення деяких видів лишайників і О.О. Барсукову (м. Київ, Україна) за дозвіл на користування власним лабораторним обладнанням.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Hafellner J., Berger F.* Über zwei seltene lichenicole Pilze auf *Trapelia* [Two rare lichenicolous fungi growing on *Trapelia*]. – *Herzogia*, 2000. – 14. – P. 31–34.
- Havrylenko L.M.*, 2014. – Chernivtsi: Druk Art. – P. 84–86. [Гавриленко Л.М. Вивчення видового різноманіття лишайників на заповідних територіях ярижно-балкової системи Нижнього Дніпра // Регіональні аспекти флористичних і фауністичних досліджень: Мат-ли Першої міжнар. наук.-практ. конф. – Чернівці: «Друк Арт», 2014. – С. 84–86].
- Hawksworth D.L., Atienza V., Coppins B.J.* Artificial Keys to the Lichenicolous Fungi of Great Britain, Ireland, the Channel Islands, Iberian Peninsula, and Canary Islands. Fourth Draft Edition for Testing. – 2010. – www.ascofrance.fr/uploads/forum-file/LichenKeys2010-0001.pdf.
- Khodosovtsev O.Ie.*, 1997. – *Ukr. botan. zhurn.* – 54(3). – P. 289–294 [Ходосовець О.Є. Нові для України види роду *Saccotorpha* Elenkin (Lichen, Ascomycotina) // *Укр. ботан. журн.* – 1997. – 54(3). – С. 289–294].
- Khodosovtsev O.Ie., Zavalova T.V.*, 2008. – *Likhenologichne zonuвання skeliastykh vidslonen bereha r. Kainkulak (Zaporizka oblast, Chernihivskiy rayon) // Visn. OUN.* – 2008. – 12(16). – P. 56–60 [Ходосовець О.Є., Зав'ялова Т.В. Ліхенологічне зонування скелястих відслонень берега р. Каїнкулак (Запорізька область, Чернігівський район) // *Вісн. ОУН.* – 2008. – 12(16). – С. 56–60].
- Kondratyuk S.Ya.*, 2012. – *Ukr. bot. zhurn.* – 59(3) – P. 393–405 [Кондратюк С.Я. Лишайники основних місцевиростань НПП «Гуцульщина» // *Укр. ботан. журн.* – 2012. – 69(3). – С. 393–405].
- Kondratyuk S., Navrotskaya I., Khodosovtsev A., Solonina O.* Checklist of Ukrainian lichens. – *Voccone*, 1996. – Vol. 6. – P. 217–294.
- Kondratyuk S. Ya., Poelt J.* Two new Asian *Xanthoria* species (*Teloschistaceae*, Lichenized Ascomycotina) // *Lichenologist.* – 1997. – 29(2). – P. 173–190.
- Kondratyuk S.Ya., Khodosovtsev A.Y., Zelenko S.D.* The Second Checklist of Lichen Forming, Lichenicolous and Allied Fungi of Ukraine. – Kiev: Phytosociocentre, 1998. – 180 p.
- Kondratyuk S.Ya., Kärnefelt I., Goward T., Galloway D., Kudratov I., Lackovicova A., Lisicka E., Guttova A.* Diagnoses of new taxa / Oxner A.M. *Flora of the Lichens of Ukraine*, Vol. 2, issue 3. – Kiev: Nauk. dumka, 2010. – P. 425–445.
- Kondratyuk S.Ya., Dymytrova L.V., Nadiieina O.V.*, 2010. – *Kyev: Nauk. dumka.* – P. 446–486 [Кондратюк С.Я., Димитрова Л.В., Надеїна О.В. Додаток 2. Зведений список лишайників України (за станом на 2010 р.) та їх репрезентативність у «Флорі лишайників України» // *А.М. Окснер. Флора лишайників України.* – Т. 2. – Вип. 3. Відп. ред. С.Я. Кондратюк, О.Г. Ромс. – К.: *Наук. думка*, 2010. – С. 446–486].
- Kondratyuk S.Ya., Derzhypilskiy L.M.*, 2011. – *Kyev: Fitosotsiotsentr.* – P. 170–181 [Кондратюк С.Я., Держипільський Л.М. Перші відомості про лишайники та ліхенофільні гриби НПП «Гуцульщина». – *Держипільський Л.М., Томич М.В., Юсип С.В., Лосюк В.П., Якушенко Д.М., Данилюк І.М., Чорней І.І., Буджак В.В., Кондратюк С.Я., Нипорко С.О., Вірченко В.М., Михайлюк Т.І., Дарієнко Т.М., Соломаха Т.А., Пророчу В.В., Стефурак Ю.П., Фокшей С.І., Соломаха Т.Д., Токарюк А.І. Національний природний парк «Гуцульщина». Рослинний світ. – Природно-заповідні території України. – К.: Фітосоціоцентр, 2011. – С. 170–181].*
- Kondratyuk S., Lököš L., Tschabanenko S., Haji Moniri M., Farkas E., Wang X. Y., Oh S.-O., Hur J.-S.* New and noteworthy lichen-forming and lichenicolous fungi // *Acta Botan. Hungar.* – 2013a. – 55(3–4). – P. 275–349.
- Kondratyuk S., Yatsyna A. P., Lököš L., Galanina I., Haji Moniri M., Hur J.-S.* Three new *Xanthoria* and *Rusavskia* species (*Teloschistaceae*, *Ascomycota*) from Europe // *Acta Botan. Hungar.* – 2013b. – 55(3–4). – P. 351–365.
- Kondratyuk S. Ya., Lököš L., Hur J.-S.* New lichen-forming and lichenicolous fungi from Ukraine // *Acta Botan. Hungar.* – 2014. – 56(3–4). – P. 359–366.
- Knudsen K., Kocourcova J.* A study of lichenicolous species of *Polysporina* (*Acarosporaceae*) // *Mycotaxon.* – 2008. – 105. – P. 149–164.
- Lichen-forming and lichenicolous fungi in herbarium CBFS.* <http://botanika.bf.jcu.cz/lichenology/data>.
- Mykhailiuk H.Ie., Kondratyuk S.Ia.*, 2004. – *Ukr. bot. zhurn.* – 61(6). – P. 35–40 [Михайлюк Г.Є., Кондратюк С.Я. Перші відомості про лишайники регіонального ландшафтного парку «Гранітно-степове Побужжя» // *Укр. ботан. журн.* – 2004. – 61(6). – С. 35–40].
- Mykhailiuk T.I., Kondratyuk S.Ya., Nyporko S.O., Dariienko T.M., Demchenko E.M., Voitsekhoanych A.O.*, 2011. – *Kyev: Alterpres.* – 398 p. [Михайлюк Т.І., Кондратюк С.Я., Нипорко С.О., Дарієнко Т.М., Демченко Е.М., Войцехович А.О. Лишайники, мохоподібні та наземні водорості гранітних каньйонів України. – К.: Альтерпрес, 2011. – 398 с.].
- Navarro-Rosinés P., Boqueras M., Roux C.* Nuevos datos para el género *Lichenochora* (*Phyllachorales*, *Ascomycetes* liquenícolas) // *Bull. Prov. Linn. Provence.* – 1998. – 49(107). – 124 p.
- Navarro-Rosinés P., Etayo J.* *Lichenochora epinashii* sp. nov. and *L. sinaspermae* sp. nov. (*Phyllachorales*, *Ascomycetes*), two new lichenicolous fungi growing in *Caloplaca* // *Cryptogamie, Mycologie.* – 2001. – 22(2). – P. 147–158.

- Охнер А.М., 1956. — Kyiv: Akad. nauk URSS. — 495 p. [Охнер А.М. Флора лишайників України у 2-х томах. Т. 1. — К.: Акад. наук УРСР, Інститут ботаніки, 1956. — 495 с.]
- Охнер А.М., 1968. — Kyiv: Nauk. dumka. — 500 p. [Охнер А.М. Флора лишайників України у 2-х томах. Т. 2, вип. 1. — К.: Наук. думка., 1968. — 500 с.]
- Охнер А.М., 1993. — Kyiv: Nauk. dumka. — 541 p. [Охнер А.М. Флора лишайників України у 2-х томах. Т. 2, вип. 2. — К.: Наук. думка., 1993. — 541 с.]
- Охнер А.М., 2010. — Kyiv: Nauk. dumka. — 662 p. [Охнер А.М. Флора лишайників України у 2-х томах. Т. 2, вип. 3. — К.: Наук. думка., 2010. — 662 с.]
- Ozenda P., Clauzade G. Les Lichens. Etude Biologique et Flore Illustrée. — Masson & Cie, Editeurs, Paris, 1970. — 801 p.
- Pirohov M.V., 2011. — Visn. Lviv. Un-tu. Ser. biol. — 2011. — 55. — P. 52–60 [Пірогов М.В. Лишайники Українського Розточчя // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. — 2011. — 55. — С. 52–60].
- Purvis O.W., Coppins B.J., Hawksworth D.L., James P.W., Moore D.M. The Lichen Flora of Great Britain and Ireland // Nat. Hist. Mus. Publ. — London, 1992. — 710 p.
- Rusina N.V., Nadiieina O.V., Khodosovtsev O.Ie., 2010. — Chornomor. botan. zhurn. — 4(1). — P. 247–258. [Русина Н.В., Надієйна О.В., Ходосовцев О.Є. Анотований список ліхенізованих та ліхенофільних грибів Луганського природного заповідника // Чорномор. ботан. журн. — 2010. — 4(1). — С. 247–258].
- Suija A., Alstrup V. *Buelliella lecanorae*, a new lichenicolous fungus // Lichenologist. — 2004. — 36(3–4). — P. 203–206.
- Tretiach M. *Porina pseudohibernica* sp. nov., an isidiate, epiphytic lichen from central and south-eastern Europe // Lichenologist. — 2014. — 46(5). — P. 617–625.
- Рекомендує до друку І.О. Дудка

Надійшла 14.01.2015 р.

Капец Н.В.¹, Плескач Л.Ю.², Попова Л.П.¹, Федоренко Н.М.¹, Литовинская А.В.¹, Шершова Н.В.¹, Кондратюк С.Я.¹ **Новые для Украины и редкие виды лишайников и лихенофильных грибов.** — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(2): 156–163.

¹ Інститут ботаніки імені Н.Г. Холодного НАН України, г. Київ

² Государственный дендрологический парк «Александрия» НАН Украины, г. Белая Церковь

Приведены полные по образцу «Флоры лишайників України» описания четырех новых для Украины видов — *Biatorrella fossarum* (Dufour) Th. Fr., *Buelliella lecanorae* Suija & Alstrup, *Lecanora pannonica* Szatala и *Polysporina subfuscescens* (Nyl.) K. Knudsen J. & Kocourk., а также перечни местонахождений, данные по экологии и таксономические примечания в отношении шести редких или недавно описанных таксонов (*Lichenochora obscuroides* (Linds.) Triebel & Rambold, *Physcia clementei* (Turner) Lynge, *Placynthiella oligotropha* (J. R. Laundon) Coppins & P. James, *Sarcogyne lapponica* (Ach. ex Schaer.) K. Knudsen & Kocourk., *Thelocarpon epibolum* Nyl. и *Xanthoria polessica* S.Y. Kondr. & A.P. Yatzyna).

Ключевые слова: *Biatorrella*, *Buelliella*, *Lecanora*, *Lichenochora*, *Polysporina*, *Thelocarpon*, *Xanthoria*.

Kapetz N.V.¹, Pleskach L.Yu.², Popova L.P.¹, Fedorenko N.M.¹, Litovynska A.V.¹, Shershova N.V.¹, Kondratyuk S.Ya.¹ **New to Ukraine and rare species of lichen-forming and lichenicolous fungi.** — Ukr. Bot. J. — 2015. — 72(2): 156–163.

¹М. Н. Kholodny Institute of Botany, Kyiv

²«Olexandria» State Dendrologic Park of NAS of Ukraine, Bila Tzerkva

Four new to Ukraine species, *Biatorrella fossarum* (Dufour) Th. Fr., *Buelliella lecanorae* Suija & Alstrup, *Lecanora pannonica* Szatala, and *Polysporina subfuscescens* (Nyl.) K. Knudsen J. & Kocourk., are recorded. Their descriptions following the «Flora of the Lichens of Ukraine» standard are provided. Localities, data on ecology and taxonomic notes for six rare and recently described taxa, *Lichenochora obscuroides* (Linds.) Triebel & Rambold, *Physcia clementei* (Turner) Lynge, *Placynthiella oligotropha* (J. R. Laundon) Coppins & P. James, *Sarcogyne lapponica* (Ach. ex Schaer.) K. Knudsen & Kocourk., *Thelocarpon epibolum* Nyl., and *Xanthoria polessica* S.Y. Kondr. & A.P. Yatzyna, are reported.

Key words: *Biatorrella*, *Buelliella*, *Lecanora*, *Lichenochora*, *Polysporina*, *Thelocarpon*, *Xanthoria*.



<http://dx.doi.org/10.15407/ukrbotj72.02.164>

В.А. ВАСЮК, Н.П. ВЕДЕНИЧОВА, І.В. КОСАКІВСЬКА

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України

вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01601, Україна

phytohormonology@ukr.net

ЦИТОКІНІНИ ТА ГІБЕРЕЛІНОПОДІБНІ РЕЧОВИНИ В ОНТОГЕНЕЗІ *EQUISETUM ARVENSE*

Васюк В.А., Веденичова Н.П., Косаківська І.В. Цитокініни та гібереліноподібні речовини в онтогенезі Equisetum arvense. — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(2): 164–171.

Уперше вивчено розподіл цитокінінів і гібереліноподібних речовин у генеративних і вегетативних пагонах хвоща польового *Equisetum arvense* L. на різних етапах онтогенезу. Показано, що гормональна система цієї рослини має багато спільних рис із вищими судинними рослинами. Зокрема, характер динаміки активних форм гормонів у процесі онтогенезу, наявність локальних місць біосинтезу, якісний склад цитокінінів. Виявлено специфічні особливості, серед яких підвищений вміст кон'югованої форми зеатину на ранніх стадіях розвитку та різний тип розподілу цитокінінів уздовж вертикальної осі вегетативних і генеративних пагонів, значний рівень гіберелінів у стробілах під час формування спор. Підтримання в ході онтогенезу в органах хвоща необхідного балансу цитокінінів і гіберелінів розглядається як один із факторів, що забезпечують регуляцію метаболічних процесів і фізіологічних функцій цієї рослини.

Ключові слова: *Equisetum arvense*, цитокініни, гібереліни, онтогенез

Вступ

Фітогормонам належить ключова роль у регуляції процесів росту і розвитку рослин. Сучасна молекулярна фізіологія підкреслює, що вирішальними факторами, які визначають характер дії фітогормонів, є співвідношення між окремими класами цих речовин, їхня концентрація та локалізація в органах і тканинах рослин (Davies, 2004; Blüum et al., 2012). Між компонентами гормональної системи існують тісні взаємозв'язки, тому зміни, що відбуваються в метаболізмі одного гормону, спричинюють зміни і в інших (Munné-Bosch, Müller, 2013). Система координації та перехресування сигнальних і метаболічних шляхів забезпечує підтримання гормонального гомеостазу і стабільність регуляторики (El-Showk et al., 2013).

Отримані останніми роками відомості засвідчили неоднотимчасну появу окремих класів фітогормонів (Ross, Reid, 2010). Цитокініни знайдені у бактерій, нижчих і вищих рослин, грибів, нематод, комах, людини (Stirk, Van Staden, 2010). Проте компоненти сигнальної системи цитокінінів набути

рослинами поступово, а весь їх набір з'явився лише в зелених водоростей (Frebort, 2011; Spichal, 2012). Гібереліни, які, вірогідно, з'явилися дещо пізніше, ніж цитокініни, знайдені в мохів, одноклітинних водоростей, грибів, папоротей, вищих рослин. Певний час вважалося, що гормональних функцій вони набули лише в насінневих рослин (MacMillan, 2001). Однак нещодавно з'явилося свідчення на користь сигнальної ролі гіберелінів і в деяких нижчих рослин (Vandenbussche et al., 2007).

Відсутність фактичного матеріалу унеможливує остаточні висновки щодо становлення фітогормональних механізмів регуляції у процесі еволюції рослинного світу. Для повнішого розуміння ролі фітогормонів необхідним кроком є дослідження рослин різного систематичного положення, вивчення динаміки окремих груп фітогормонів упродовж життєвого циклу, визначення їх локалізації в органах, зіставлення отриманих даних зі швидкістю і напрямом ростових процесів.

Найменш вивченими з цього погляду є судинні спорові рослини, зокрема хвощі, одні з найстародавніших рослин, які з'явилися понад 300 млн років тому в девоні палеозойської ери і досягли розквіту в кам'яновугільний період. У палеозої хвощеподіб-

© В.А. ВАСЮК, Н.П. ВЕДЕНИЧОВА, І.В. КОСАКІВСЬКА, 2015

ні відрізнялися винятковою розмаїтістю, серед них траплялися трави, кущі, ліани й дерева, які досягали 20 м заввишки. Разом із гігантськими плауно-подібними вони утворювали кам'яновугільні ліси. До початку мезозойської ери майже всі хвощоподібні вимерли. У наш час відділ хвощоподібних (*Equisetophyta*) представлений одним родом хвощ (*Equisetum* L.), який налічує 25 видів (Reivn et al., 1990). Роль фітогормонів у регуляції ростових процесів цих рослин не досліджувалася. Тому метою нашої роботи було вивчення динаміки вмісту ендогенних цитокінінів і гібереліноподібних речовин (ГПР) у вегетативних і генеративних пагонах *Equisetum arvense* L. на різних етапах онтогенезу для з'ясування участі цих класів фітогормонів у регуляції росту і розвитку даного виду.

Об'єкти та методи дослідження

Об'єктом вивчення були фертильні (весняні) та вегетативні (літні) пагони хвоща польового (*E. arvense* L.), які збирали впродовж трьох вегетаційних сезонів у Київській області. Рослини зростали на лісових галявинах на суглинкових ґрунтах і добре освітлених ділянках. Температурний режим і вологість у періоди збору матеріалу відповідали середньостатистичним для кліматичної зони Лісостепу.

У процесі розвитку генеративних пагонів виділяли дві стадії. На першій стадії (початок розвитку) спорофіт характеризувався невеликим розміром (7–9 см), у закритих стробілах відбувалося формування і дозрівання спор. Довжина міжвузлів становила в середньому 12–15 мм. На другій стадії (зрілий спорофіт) спорофітні пагони досягали 12–14 см, міжвузля видовжувалися до 35–40 мм, у напіввідкритих стробілах залишалася невелика кількість спор. До 80 % дозрілих спор висипалися назовні. Для аналізів відбирали кореневище, 1–6 нижніх і 7–13 верхніх міжвузлів з листовими піхвами та стробіли.

У вегетативних пагонів відбирали кореневища, 1–6 нижніх та 7–13 верхніх міжвузлів з гілками, розмір рослин становив 18, 21, 24, 33 та 40 см.

Рослинний матеріал гомогенізували, фітогормони екстрагували у 80 %-му етиловому спирті. Водний залишок після випарювання спирту фракціонували з бутанолом (рН 8.0) для виділення цитокінінів, а також з етилацетатом та бутанолом (рН 2,8) для виокремлення вільних і зв'язаних форм ГПР відповідно.

Для визначення цитокінінів екстракт додатково очищували за допомогою іонообмінної хроматографії на колонці зі смолою Dowex 50Wx8 (H⁺-форма, елюція аміаком) і тонкошарової хроматографії на пластинах Silufol UV-254 (Kavalier, Чехія) у системі розчинників ізопропанол: аміак: вода (10:1:1). Маркерами слугували стандартні розчини зеатину, зеатинрибозиду, ізопентеніладеніну, ізопентеніладенозину та зеатин-О-глюкозиду (Sigma, США). Остаточний якісний і кількісний аналіз здійснювали методом високоефективної рідинної хроматографії на рідинному хроматографі Agilent 1200 LC із діодно-матричним детектором G 1315 B (США), колонка Eclipse XDB-C 18 2,1 x 150 мм, розмір частинок 5 μm. Елюція проводилася у системі розчинників метанол: вода (37 : 63). Аналізували та обробляли хроматограми з використанням програмного забезпечення Chem Station, версія B.03.01 у режимі on line.

Для визначення ГПР проводили тонкошарову хроматографію у системі розчинників (ізопропанол: аміак: вода, 10:1:1). Як маркер використовували стандартний розчин гіберелової кислоти. Активність ГПР визначали методом біотесту, який ґрунтується на стимуляції гіберелінами росту гіпокотилів салату (Angistikova, 1972). Вміст ГПР встановлювали за допомогою калібрувальної кривої, побудованої за різними кількостями ГК₃, і виражали в еквівалентах до ГК₃.

Досліди проводили у дворазовому біологічному і триразовому аналітичному повторах. Результати статистично оброблені (P ≤ 0.05) з використанням програми Microsoft Excel 2003.

Результати досліджень та їх обговорення

Рослини хвоща мають дрібні лускоподібні листки, прості за будовою, зібрані у вузлах мутовками. Гілки відходять від вузла латерально. Міжвузля з жорсткими гребенями, що обумовлено відкладенням кремнезему в епідермальних клітинах. Корені відходять від вузлів кореневищ. Навесні першими з'являються спороносні пагони. Вони буровато-рожеві, не гіллясті, звичайно товстіші, ніж вегетативні пагони, які швидко зеленіють, і після спороношення здебільшого відмирають (рис. 1, А). Хвощі належать до рівноспорових рослин. Із спори розвивається гаметофіт, в якому після запліднення яйцеклітини формується спорофіт. Останній певний час живиться за рахунок гаметофіту, згодом відділяється і стає незалежним організмом, фор-



Рис. 1. А – спороносні (генеративні) та Б – безплідні (вегетативні) пагони *Equisetum arvense*
 Fig. 1. А – fertile (generative) stems and Б – sterile (vegetative) stems of *Equisetum arvense*

муючи навесні фертильні пагони, які мають спорангії, зібрані на верхівці у стробіл. Вони не містять хлорофілу, відрізняються від вегетативних пагонів відсутністю гілок. З дозріванням спор спорангії розкриваються, спори розсіюються, потрапляючи у ґрунт, формують гаметофіти. Після відмирання весняного пагона з кореневища виростають літні вегетативні пагони із зеленими гілками (рис. 1, Б).

У результаті проведених досліджень встановлено, що під час активного формування спор у закритих стробілах генеративних пагонів *E. arvense* накопичувалися значні кількості цитокінінових сполук – зеатину та зеатин-О-глюкозиду. Зафіксована також найвища активність вільних форм ГПР. Високі концентрації зеатину і зеатинрибозиду виявлені в кореневищі та стеблі. Кількості ізопентенільних форм цитокінінів були незначними в усіх досліджених частинах пагона на цій стадії розвитку. У верхніх міжвузлях пагонів концентрація ГПР значно вища, ніж у нижніх. Кореневища мали найнижчу активність ГПР (табл. 1, I стадія).

Після досягнення спорофітами стадії зрілості зафіксували зміну у балансі ендогенних цитокінінів і гіберелінів. У стробілах істотно зменшувалася кількість зеатину, зеатин-О-глюкозиду та ГПР, натомість удесятеро збільшувався вміст зеатинрибозиду. Як і на початку розвитку, в зрілого спорофіту найбільша сумарна концентрація цитокінінів визначена в кореневищі. Зменшення активності ГПР спостерігалось в міжвузлях з листками (табл. 1, II стадія).

У молодих літніх вегетативних пагонах *E. arvense* (розмір рослин 18–24 см) переважали зеатин-подібні цитокініни, рівень ізопентенільних форм був невисоким (рис. 2, I–III). Значний сумарний рівень цитокінінів притаманний кореневищам. У надземній частині молодих рослин накопичувалася кон'югована форма цитокінінів – зеатин-О-глюкозиду. У верхніх міжвузлях із гілками виявлено велику кількість ГПР, причому зв'язаних форм було більше, ніж вільних (у рослин заввишки 18 см – майже вдвічі, 24 см – утричі). У нижніх міжвуз-

Таблиця 1. Вміст цитокінінів (нг/г маси сирової речовини) та ГПР (нг/г маси сирової речовини в еквівалентах до ГК₃) у спорофітах *Equisetum arvense* L.

Рослинний матеріал	Z*	ZR*	iPa*	iP*	ZG*	ЕФ*	БФ*
I стадія (початок розвитку)							
Стробіл	83,5±4,0	11,8±0,4	1,7±0,09	10,2±0,5	124,9±5,1	1231±29	854±9
7–13 верхні міжвузля з листовими піхвами	14,5±0,6	72,1±3,7	0	4,1±0,2	66,4±3,3	1231±29	854±9
1–6 нижні міжвузля з листовими піхвами	57,5±2,5	73,9±3,2	0	7,1±0,3	47,8±2,2	234±19	109±2
Кореневище	63,4±2,9	86,2±3,9	2,2±0,1	11,9±0,4	23,5±1,6	110±9	75±3
II стадія (зрілий спорофіт)							
Стробіл	12,6±0,5	131,9±5,9	0	7,22±0,3	13,8±0,7	690±23	786±8
7–13 верхні міжвузля з листовими піхвами	14,8±0,7	35,5±1,6	2,9±0,2	4,0±0,2	17,3±0,8	108±4,1	90±9
1–6 нижні міжвузля з листовими піхвами	15,7±0,7	14,6±0,7	36,5±1,7	7,8±0,3	40,6±2,0	70±2,5	179±8
Кореневище	82,6±4,0	16,1±0,7	19,7±0,9	17,9±0,8	37,3±1,8	25±3	34±2

*У м о в н і п о з н а ч е н н я: Z – зеатин, ZR – зеатинрибозид, iPa – ізопентеніладенозин, iP – ізопентеніладенін, ZG – зеатин-О-глюкозид, ЕФ – етилацетатна фракція (вільні ГПР), БФ – бутанольна фракція (зв’язані ГПР).

лях із гілками вміст ГПР був значно нижчим, проте тенденція до розподілення вільних і зв’язаних форм зберігалася такою ж, як і у верхній частині рослин. Гілки містили вільних ГПР майже втричі, а зв’язаних – у чотири рази більше, ніж міжвузля. Активність ГПР у кореневищах вегетативних пагонів була меншою порівняно з надземною частиною рослин, а кількість вільних форм дещо переважала над зв’язаними (табл. 2).

У вегетативних пагонах, які досягли 33 см, вміст цитокінінів був суттєво нижчим (у десятки разів), аніж на початку розвитку (рис. 2, IV). У зрілих пагонах (40 см) рівень цитокінінів незначний, виняток становили кореневища, де накопичувались ізопентенільні форми (рис. 2, V). Кількість ГПР в усіх органах на завершальних стадіях росту (33 і 40 см) також знижувалася, при цьому в нижніх міжвузлях і гілках, де в цей час формуються гілки другого порядку, вона була вищою порівняно з верхньою частиною рослини (табл. 2). На відміну від попередніх стадій розвитку, встановлено переважання вільних форм ГПР над зв’язаними.

Таким чином, уперше досліджено динаміку ендогенних цитокінінів і гіберелінів у генеративних і вегетативних пагонах *E. arvense*. Слід зазначити, що в літературі наведені відомості лише про ідентифікацію ізопентенільних форм цитокінінів у хвоща (Yamane et al., 1983), наявність ГПР (Kato et al., 1962) і вплив бензиладеніну на ріст гаметофіту *in vitro* (Kuriyama et al., 1992, 1993, 1999). Ми

Таблиця 2. Вміст ГПР (нг/г маси сирової речовини в еквівалентах до ГК₃) у вегетативних пагонах *Equisetum arvense* L. на різних етапах розвитку

Розміри рослини	Рослинний матеріал	ЕФ*	БФ*
18 см	верхні міжвузля з гілками	2402±47	4103±36
	нижні міжвузля з гілками	1108±36	1297±29
	кореневище	1909±28	1648±26
21 см	верхні міжвузля з гілками	1731±26	4967±41
	нижні міжвузля	284±11	298±11
	нижні гілки	1010±28	1244±31
24 см	верхні міжвузля з гілками	515±8	347±14
	нижні міжвузля	220±6	341±16
	нижні гілки	396±9	403±23
33 см	кореневище	157±7	181±8
	верхні міжвузля	13±1	12±2
	нижні міжвузля	4±0,3	67±18
	верхні гілки	375±11	54±8
	нижні гілки	17±1	13±2
40 см	листки	447±10	85±9
	кореневище	124±2	167±3
	верхні міжвузля	159±7	75±6
	середні міжвузля	35±3	31±4
	нижні міжвузля	23±2	21±3
	верхні гілки	236±8	138±6
середні гілки	65±3	47±2	
нижні гілки	41±4	36±5	

*У м о в н і п о з н а ч е н н я: ЕФ – етилацетатна фракція (вільні ГПР), БФ – бутанольна фракція (зв’язані ГПР).

з’ясували, що якісний склад і кількісний вміст цитокінінів у безплідних і спороносних пагонах хво-

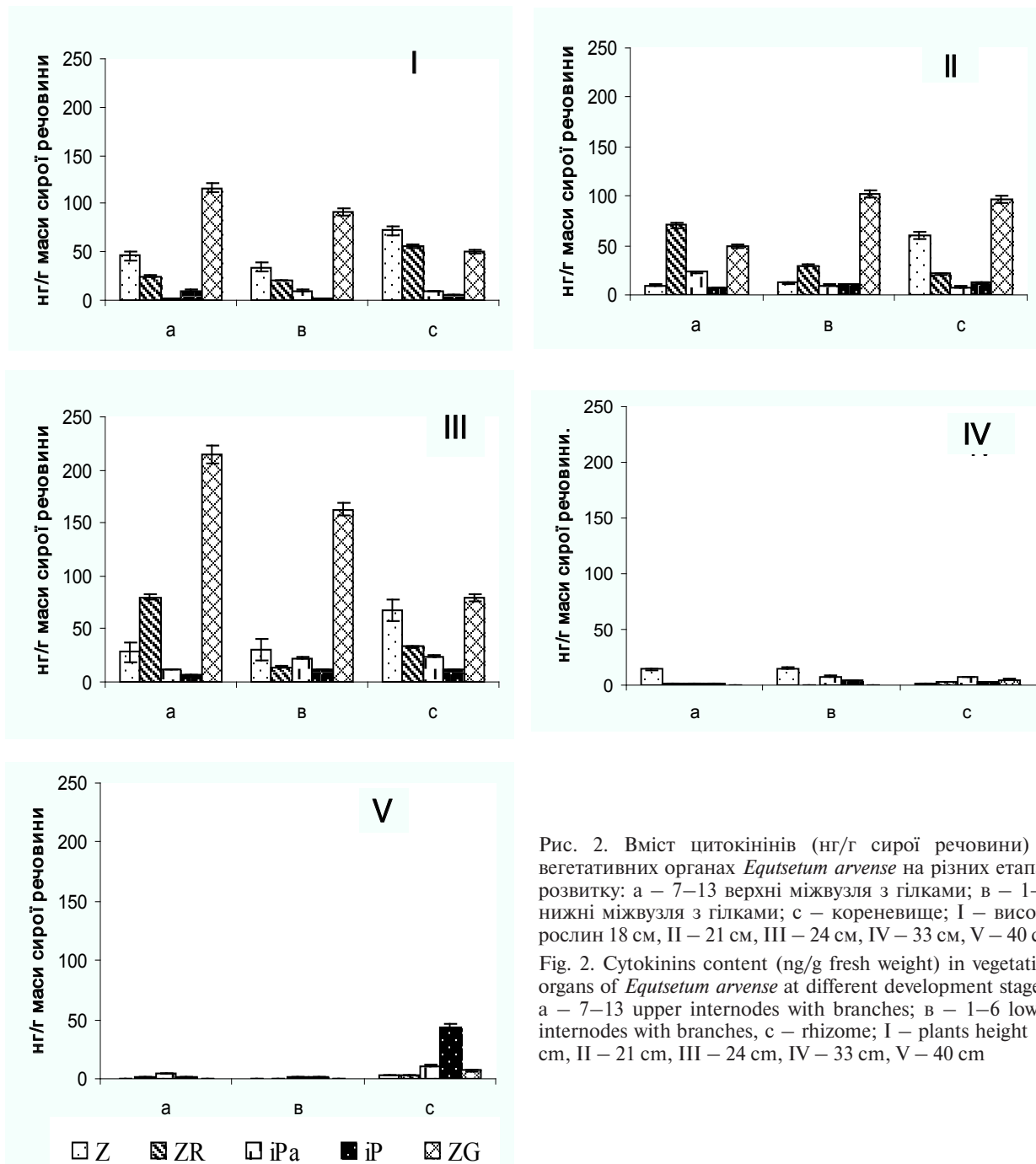


Рис. 2. Вміст цитокінінів (нг/г сирої речовини) у вегетативних органах *Equisetum arvense* на різних етапах розвитку: а – 7–13 верхні міжвузля з гілками; в – 1–6 нижні міжвузля з гілками; с – кореневище; I – висота рослин 18 см, II – 21 см, III – 24 см, IV – 33 см, V – 40 см
 Fig. 2. Cytokinins content (ng/g fresh weight) in vegetative organs of *Equisetum arvense* at different development stages: a – 7–13 upper internodes with branches; b – 1–6 lower internodes with branches, c – rhizome; I – plants height 18 cm, II – 21 cm, III – 24 cm, IV – 33 cm, V – 40 cm

ща польового подібний до такого у вегетативних і генеративних органах квіткових рослин. Найвищий сумарний рівень цитокінінів визначено в кореневищі, що також характерно для вищих рослин, і це опосередковано вказує на можливість їхнього біосинтезу саме в цьому органі (Werner, Schmülling, 2009).

Отже, можна припустити, що здатність кореневищ до утворення цитокінінів виникла ще на перших етапах еволюційного розвитку. Високий вміст цитокінінів у кореневищі можна розглядати також як один із ендогенних чинників, що обумовлює інтенсивний ріст підземних органів хвоща. Завдяки кореневищам, які глибоко залягають у

грунті і масою в кілька разів перевищують надземну частину, хвосці потужно протистоять несприятливим зовнішнім чинникам, серед яких посуха, лісові пожежі тощо, й успішно конкурують з іншими рослинами.

За аналізом розподілу цитокінінів упродовж вертикальної осі *E. arvense* простежуються концентраційні градієнти окремих цитокінінів у спорофіта, тоді як для вегетативних пагонів характерна наявність локальних зон синтезу. Вважається, що саме завдяки концентраційному градієнту цитокінінів у рослин відбувається інформаційне сполучення між їхніми підземною і надземною частинами, а формування локальних ділянок біосинтезу підвищує надійність функціонування системи цитокінінової регуляції (Romanov, 2009).

Отримані нами результати дають змогу припустити, що у хвоща польового ендокринна (далекодистанційна) дія цитокінінів поєднується з паракринною (локальною) лише у вегетативних пагонах, тоді як у спорофітах функціонує тільки один, менш надійний, ендокринний тип регуляції. Вірогідно, що в процесі еволюційного розвитку рослин відбулася поступова заміна ендокринного типу регуляції дії цитокінінів на досконаліший – паракринний.

Специфічною ознакою метаболізму цитокінінів у *E. arvense* є наявність доволі значних рівнів зеатин-О-глюкозиду в молодих спорофітах, що активно ростуть, і вегетативних пагонах. Це відрізняє хвощ від вищих судинних рослин, в яких кон'югати цитокінінів накопичуються зазвичай у тканинах, що старіють, і дозрілому насінні (Sakakibara, 2006). Очевидно, накопичення зеатин-О-глюкозиду в молодих тканинах хвоща є проявом підвищеної експресії генів родини *ZOG*, які кодують фермент О-глюкозилтрансферазу, що каталізує утворення О-глюкозидів цитокінінів (Martin et al., 1999). Враховуючи недавнє повідомлення про те, що надекспресія гена *ZOG* спричинює гальмування росту і зменшення розмірів кукурудзи (Rodó et al., 2008), можна припустити, що суттєве зменшення розмірів сучасних хвощів, порівняно з їхніми предками з кам'яновугільного періоду, пов'язане з мутаціями, які зумовили домінування гена *ZOG* і, як наслідок, – кон'югацію цитокінінів у формі О-глюкозидів і переважання зв'язаних форм над активними.

Найбільша активність ГПР притаманна генеративним і вегетативним пагонам, які швидко ростуть, на ранніх стадіях розвитку. З уповільнен-

ням ростових процесів спостерігалось зменшення вмісту ГПР. Відомо, що у вищих рослин гібереліни є одним з основних стимуляторів росту (Schwechheimer, 2011). Високі рівні цих гормонів, як правило, корелюють із ростовими параметрами стебла (Davière, Achard, 2013). Виявлена в наших дослідженнях динаміка вмісту ГПР у *E. arvense* також корелювала з інтенсивністю росту, що вказує на аналогічний характер дії гормону в різних за систематичним положенням видів рослин. Висока активність ГПР відзначена в стробілі в період формування спор. Відомо, що в судинних рослин утворення флоральних меристем і розвиток органів розмноження контролюється флоральним фактором, основним компонентом якого є гібереліни (Mutasa-Göttgens, Hedden, 2009). Ці гормони також беруть участь у регуляції розвитку насіння, їхній вміст значно зростає під час ембріогенезу (White et al., 2000). Отримані нами результати опосередковано вказують на можливість регуляції гіберелінами процесів розвитку стробілу та спор *E. arvense*.

Порівнюючи динаміку накопичення цитокінінів і гіберелінів, зазначимо, що зміни, зафіксовані у вмісті цих гормонів, є односпрямованими.

Відомо, що в квіткових рослин взаємодія цитокінінів і гіберелінів має антагоністичний характер (Weiss, Ori, 2007; El-Showk et al., 2013), у спорових судинних рослин це питання не досліджувалося. Високі концентрації вільних форм виявлені в генеративних і вегетативних органах *E. arvense* у період активного формування та росту, тоді як зрілі тканини, що припинили ріст, містять значно менші кількості цитокінінів і гіберелінів. Тобто в органах хвоща підтримується певний баланс цих гормонів, який зберігається протягом онтогенезу. Можна припустити, що саме завдяки цьому відбувається регуляція фізіологічних функцій рослини.

Цитокініни та гібереліни у вищих рослин належать до поліфункціональних фітогормонів. Цитокініни беруть участь у регуляції транспорту метаболітів, розподілі клітин і диференціюванні хлоропластів, індукують морфогенез стебла, гальмують процеси старіння, з їхньою допомогою коренева система регулює функціональну активність надземних органів (Romanov, 2009). Гібереліни регулюють процеси проростання насіння, координують поділ клітин і їхній розтяг, детермінують стать, індукують цвітіння квіткових рослин тощо (Davière, Achard, 2013). На підставі наших досліджень можливо гіпотетично екстраполювати деякі

з цих функцій на регуляторну систему *E. arvense*. Зокрема, на ранніх стадіях розвитку інтенсивний ріст пагонів може зумовлюватися наявністю високих концентрацій цитокинінів і гіберелінів, які контролюють поділ клітин і меристематичний ріст та видовження клітин відповідно. Значний рівень цих гормонів у стробілах під час активного формування спор опосередковано вказує на їхню регуляторну роль у репродуктивному процесі, оскільки відомо, що цитокиніни виконують функції атрагуючого фактора для поживних речовин під час дозрівання насіння (Peleg et al., 2011), а гібереліни беруть участь у формуванні генеративних органів (Mutasa-Göttgens, Hedden, 2009). Для уточнення сигнальної ролі цитокинінів і гіберелінів у рості і розвитку судинних спорових рослин необхідні подальші дослідження.

Висновки

Дослідження цитокинінів і гіберелінів у різних за функціональним призначенням пагонах хвоща польового показало, що гормональна система цієї стародавньої рослини має багато рис, спільних із вищими судинними рослинами. Серед них – характер динаміки активних форм обох гормонів упродовж онтогенезу, наявність локальних місць їхнього синтезу, якісний склад цитокинінів. Разом з тим існують специфічні ознаки, до яких належать: підвищений вміст кон'югованої форми зеатину на ранніх стадіях розвитку та різний тип розподілу цитокинінів упродовж вертикальної осі у вегетативних та генеративних пагонах, а також підвищена концентрація гіберелінів у стробілах під час формування спор. Збереження впродовж онтогенезу в органах хвоща необхідного балансу цитокинінів і гіберелінів розглядається як один із факторів, що забезпечує регуляцію метаболічних процесів і фізіологічних функцій цієї рослини.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Agnistikova V.N.*, 1966. – М.: Наука. – 93 р. [*Агнстикова В.Н.* Методы определения регуляторов роста растений и гербицидов. – М.: Наука, 1966. – 93 с.]
- Blum Ia.B., Krasilenko Iu.A., Emets A.I.*, 2012. – *Fiziol. rast.* – **59**(4). – P. 557–573. [*Блум Я.Б., Красиленко Ю.А., Емец А.И.* Влияние фитогормонов на цитоскелет растительной клетки // *Физиол. раст.* – 2012. – **59**(4). – С. 557–573].
- Davière J.-M., Achard P.* Gibberellin signaling in plants // *Development.* – 2013. – **140**(6). – P. 1147–1151.
- Davies P.J.* Regulatory factors in hormone action: level, location and signal transduction // *Plant Hormones. Biosynthesis, Signal Transduction, Action* / Ed. P.J Davies. – Dordrecht: Kluwer, 2004. – P. 15–35.
- El-Showk S., Raili Ruonala R., Helariutta Y.* Crossing paths: cytokinin signalling and crosstalk // *Development.* – 2013. – **140**(8). – P. 1373–1383.
- Frebort I., Kowalska M., Hluska T., Frebortova J., Galuszka P.* Evolution of cytokinin biosynthesis and degradation // *J. Exp. Bot.* – 2011. – **62**. – P. 2431–2452.
- Kato J., Purves W.K., Phinney B.O.* Gibberellin-like substances in plants // *Nature.* – 1962. – **196**. – P. 687–688.
- Kuriyama A., Takeuchi M., Kawai F., Kanamori M.* Roles of inorganic nitrogen in gametophytic growth and in initiation and development of sporophytic shoots of *Equisetum arvense* // *Plant and Cell Physiology.* – 1992. – **33**. – P. 647–650.
- Kuriyama A., Kawai F., Kanamori M., Dathe W.* Inhibitory effect of jasmonic acid on gametophytic growth, initiation and development of sporophytic shoots in *Equisetum arvense* // *J. Plant Physiol.* – 1993. – **141**(6). – P. 694–697.
- Kuriyama A., Maeda M.* Direct production of sporophytic plants from spores of *Equisetum arvense* // *Plant Cell, Tissue and Organ Culture.* – 1999. – **58**(1). – P. 77–79.
- MacMillan J.* Occurrence of gibberellins in vascular plants, fungi and bacteria // *J. Plant Growth Regul.* – 2001. – **20**(4). – P. 387–442.
- Martin R.C., Mok M.C., Mok D.W.S.* Isolation of a cytokinin gene, *ZOG1*, encoding zeatin O-glucosyltransferase from *Phaseolus lunatus* // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1999. – **96**(1). – P. 284–289.
- Munné-Bosch S., Müller M.* Hormonal cross-talk in plant development and stress responses // *Front. Plant Sci.* – 2013. – **4**. – P. 529–531.
- Musatenko L.I., Vedenicheva N.P., Vasiuk V.A. et al.*, 2003. – *Fiziol. rast.* – **50**(4). – P. 499–504 [*Мусатенко Л.И., Веденичева Н.П., Васюк В.А. и др.* Комплекс фитогормонов в проростках различных по устойчивости к повышенным температурам гибридов кукурузы // *Физиол. раст.* – 2003. – **50**(4). – С. 499–504].
- Mutasa-Göttgens E., Hedden P.* Gibberellin as a factor in floral regulatory networks // *J. Exp. Bot.* – 2009. – **60**(7). – P. 1979–1989.
- Peleg Z., Reguera M., Tumimbang E., Walia H., Blumwald E.* Cytokinin-mediated source/sink modifications improve drought tolerance and increase grain yield in rice under water-stress // *Plant Biotechnol. J.* – 2011. – **9**(7). – P. 747–758.
- Raven P., Evert R., Aikkhorn S.*, 1990. – М.: Мир. – 347 р. [*Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С.* Современная ботаника. – М.: Мир, 1990. – 347 с.]
- Romanov G.A.*, 2009. – *Fiziol. rast.* – **56**(3). – P. 295–319 [*Романов Г.А.* Как цитокинины действуют на клетку // *Физиол. раст.* – 2009. – **56**(3). – С. 295–319].
- Rodó A.P., Brugière N., Vankova R., et al.* Over-expression of a zeatin O-glucosylation gene in maize leads to growth retardation and tasselseed formation // *J. Exp. Bot.* – 2008. – **59**(10). – P. 2673–2686.
- Ross J.J., Reid J.B.* Evolution of growth-promoting plant hormones // *Functional Plant Biol.* – 2010. – **37**(9). – P. 795–805.

- Sakakibara H. Cytokinins: activity, biosynthesis and translocation // Ann. Rev. Plant Biol. – 2006. – 57. – P. 431–449.
- Schwechheimer C. Gibberellin signaling in plants – The extended version // Front Plant Sci. – 2011. – 2. – P. 107–118.
- Spičhal L. Cytokinins – recent news and views of evolutionally old molecules // Functional Plant Biol. – 2012. – 39(4). – P. 267–284.
- Stirk W.A., Van Staden J. Flow of cytokinins through the environment // Plant Growth Regul. – 2010. – 62(2). – P. 101–116.
- Vandenbussche F., Fierro A.C., Wiedemann G., Reski R., Van Der Straeten D. Evolutionary conservation of plant gibberellin signalling pathway components // BMC Plant Biology. – 2007. – 7:65 doi:10.1186/1471-2229-7-65.
- Weiss D., Ori N. Mechanisms of cross talk between gibberellin and other hormones // Plant Physiol. – 2007. – 144(3). – P. 1240–1246.
- Werner T., Schumling T. Cytokinin action in plant development // Curr. Opin. Plant Biol. – 2009. – 12(5). – P. 527–538.
- White C.N., Proebsting W.M., Hedden P., Rivin C.J. Gibberellins and seed development in maize. I. Evidence that gibberellin/abscisic acid balance governs germination versus maturation pathways // Plant Physiol. – 2000. – 122(4). – P. 1081–1088.
- Yamane H., Watanabe M., Satoh Y., Takahashi N., Iwatsuki K. Identification of cytokinins in two species of Pteridophyte sporophytes // Plant and Cell Physiol. – 1983. – 24(6). – P. 1027–1031.

Рекомендує до друку
М.М. Мусієнко

Надійшла 27.01.2015 р.

Васюк В.А., Веденичева Н.П., Косаковская И.В. Цитокинины и гиббереллиноподобные вещества в онтогенезе *Equisetum arvense*. – Укр. ботан. журн. – 2015. – 72(2): 164–171.

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

Впервые изучено распределение цитокининов и гиббереллиноподобных веществ в генеративных и вегетативных побегах хвоща полевого *Equisetum arvense* L. на разных этапах онтогенеза. Показано, что гормональная система этого древнего растения имеет много черт, общих с высшими сосудистыми растениями. В частности, характер динамики активных форм гормонов в процессе онтогенеза, наличие локальных мест биосинтеза, качественный состав цитокининов. Выявлены специфические особенности, среди которых повышенное содержание конъюгированной формы зеатина на ранних стадиях развития и различный тип распределения цитокининов вдоль вертикальной оси вегетативных и генеративных побегов, значительный уровень гиббереллинов в стробилах во время формирования спор. Поддержание в ходе онтогенеза в органах хвоща необходимого баланса цитокининов и гиббереллинов рассматривается как один из факторов, обеспечивающих регуляцию метаболических процессов и физиологических функций этого растения.

Ключевые слова: *Equisetum arvense*, цитокинины, гиббереллины, онтогенез.

Vasjuk V.A., Vedenicheva N.P., Kosakivska I.V. **Cytokinins and gibberellins in ontogenesis of *Equisetum arvense***. – Ukr. Bot. J. – 2015. – 72(2): 164–171.

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

The distribution of cytokinins and gibberellins in *Equisetum arvense* L. generative and vegetative sprouts at different stages of ontogenesis has been studied. It was shown that hormonal system of this ancient plant has many common features with the hormonal system of higher vascular plants. Among them, the accumulation character of active hormone forms during ontogenesis, presence of local sites of their biosynthesis, qualitative composition of cytokinins. Some specific characteristics were identified, including high concentrations of conjugated forms of zeatin at early stages of development, different type of cytokinins distribution along the vertical axis of the vegetative and generative shoots, considerable amounts of gibberellins in strobiles during spore formation. Support of the balance between cytokinins and gibberellins during ontogenesis in *E. arvense* organs is regarded to be one of the factors that regulate metabolism and physiological functions of plants.

Key words: *Equisetum arvense*, cytokinins, gibberellins, ontogenesis.

ДИНАМІКА СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНОЇ АДАПТАЦІЇ *SIUM LATIFOLIUM* (APIACEAE) ДО ЗАТОПЛЕННЯ КОРЕНЕВОЇ СИСТЕМИ

Козеко Л.Є., Овчаренко Ю.В. Динаміка структурно-функціональної адаптації *Sium latifolium* (Apiaceae) до затоплення кореневої системи. — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(2): 172–179.

Досліджено динаміку та особливості адаптації ювенільних рослин *Sium latifolium* L., вирощених як наземні, до затоплення ґрунту тривалістю 10 діб. Показана послідовна активація синтезу білка теплового шоку (HSP70), алкогольдегідрогенази (АДГ) спочатку в коренях, потім у листках, а через 2 доби поява додаткових коренів, що містять аеренхіму. Важливими для успішної адаптації виду автори вважають системну індукцію синтезу стресового білка і фермента анаеробної адаптації та її підтримку на високому рівні тривалий час, здатність до швидкого утворення системи додаткових коренів, а також кооперацію аеробних і анаеробних енергетичних процесів у часі та просторі.

Ключові слова: *Sium latifolium*, затоплення, адаптація, білок теплового шоку 70, алкогольдегідрогеназа, аеренхіма

Вступ

При дослідженні молекулярних і структурних основ стійкості рослин до несприятливих факторів особливу увагу привертають види з широким діапазоном толерантності. До таких видів належить і гелофіт *Sium latifolium* L. (Apiaceae) — типова рослина перезволожених ґрунтів, берегів озер, річок і боліт, що зростає як на мілководді, так і на суходолі. Специфічна екологічна ніша цього виду, очевидно, визначається високими адаптаційними властивостями, перш за все, по відношенню до водного фактора. Він легко утворює водну й наземну екоформи та здатний швидко пристосовуватися до змін водного режиму протягом онтогенезу (Petrova, Barykina, 2005; Kordyum et al., 2012).

Для наземних рослин фізіологічно важливим фактором є вміст води в ґрунті. Проте ріст у воді потребує адаптації до кореневої гіпоксії, оскільки затоплення ґрунту призводить до різкого зменшення кількості кисню, доступного кореневій системі. Реакція на затоплення включає морфологічні, фізіологічні та метаболічні зміни — як у кореневій системі, що безпосередньо відчуває нестачу кисню, так і в надводній частині рослини (Jackson, Ricard, 2003; Jackson, 2006; Kordyum et al., 2012). Зміни в генній експресії спрямовані насамперед на перебудову енергетичного метаболізму, регуляцію внутрішньоклітинного рН, утворення аеренхіми та захисні функції. Первинним механізмом отриман-

ня енергії за анаеробних умов є гліколіз із анаеробною ферментацією (McManmon, Crawford, 1971). При цьому ключовий фермент спиртового бродіння — алкогольдегідрогеназа (алкоголь:НАД-оксидоредуктаза, АДГ, К.Ф. 1.1.1.1) — каталізує реакцію перетворення ацетальдегіду в етанол.

Наші попередні дослідження природних популяцій *S. latifolium* виявили активність АДГ у водної екоформи. Активація цього ферменту спостерігалася також у суходільних рослин за умов тимчасового перезволоження ґрунту (Kozeko et al., 2008; Kordyum et al., 2012). При цьому наявність ферменту як у коренях, так і в листках свідчила про системну відповідь. Кількісний рівень АДГ позитивно корелював із рівнем білка HSP70. Білки теплового шоку (heat shock protein, HSP), до яких належить і HSP70, є одним із головних компонентів захисту рослинної клітини під час дії несприятливих факторів різної природи (Wang et al., 2004). Активація їхнього синтезу вважається невід’ємним компонентом неспецифічної стресової реакції (Lichtenthaler, 1998; Kordyum et al., 2003) і показана при анаеробному стресі (Loreti et al., 2005; Vanti et al., 2008). Водночас рослини водної екоформи *S. latifolium* мають систему додаткових коренів із розвиненою аеренхімою (Petrova, Barykina, 2005; Kordyum et al., 2012). Ця спеціалізована тканина через систему повітряних порожнин забезпечує постачання кисню з надводної частини рослини до підводної.

Таким чином, дослідження рослин природних популяцій *S. latifolium*, що ростуть на перезволожених ґрунтах, виявило в них ознаки як метаболічної адаптації, спрямованої на активацію етанольної ферментації, так і морфолого-анатомічної, яка, навпаки, підтримує киснезалежні процеси. З метою глибшого розуміння стратегії адаптації *S. latifolium* до кореневої гіпоксії внаслідок затоплення ми здійснили дослідження динаміки процесів неспецифічної стрес-реакції та молекулярних і структурних змін, спрямованих на підтримку енергетичного метаболізму. Для цього в рослин, вирощених із насіння як наземні, піддавалася затопленню коренева система.

Об'єкти та методи досліджень

Насіння *S. latifolium*, зібране з суходільних рослин біля смт Велика Багачка (Полтавська обл.), стратифікували при температурі 4° С протягом 2 місяців. Стерилізацію насіння здійснювали 70 %-вим етанолом і розчином гіпохлориту (3 % Cl) із наступним промиванням його проточною водопровідною водою. Стерилізоване насіння пророщували на вологому фільтрувальному папері в чашках Петрі при температурі 22° С. Проростки висаджували в ґрунт і вирощували при вологості ґрунту 70–90 % (від сухої маси), 22 ± 2° С, фотоперіоді 16/8 год (світло/темрява) та інтенсивності освітлення 100 мкмоль/м²с. Для експериментів використовували ювенільні рослини. Ємності з рослинами поміщали у велику посудину з відстояною водопровідною водою так, щоб ґрунт був занурений у воду (рис. 1). Відбір зразків проводили через 2, 4, 6, 8, 24 год і 10 діб від початку затоплення. Для аналізу білків відбирали по 300 мг коренів і листків, заморожували й зберігали при температурі –70° С. Крім того, зразки коренів відбирали для гістохімічного забарвлення АДГ і світлової мікроскопії.

Вестерн-блот-аналіз білка HSP70 листків здійснювали так, як описано нами раніше (Kozeko, 2014). Концентрацію білка визначали в екстрактах за методом М. Бредфорда (Bradford, 1976). Проби сумарного розчинного білка (по 20 мкг) розподіляли в 10 %-вому вертикальному поліакриламідному гелі (ПАГ). Первинними антитілами служили моноклональні мишачі антитіла (Sigma), вторинними – кролячі антитіла, кон'юговані з біотином (Sigma). Останні візуалізували за допомогою екстравідин-пероксидазної системи. Активність

пероксидази виявляли шляхом інкубації мембрани в розчині 0,02 % тетрагідрохлориду 3,3'-діамінобензидину (Sigma) і 0,02 % перекису водню в цитрат-фосфатному буфері (pH 5,0). Контроль за однаковою кількістю сумарного білка у пробах, нанесених на гель, здійснювали за білковими треками, забарвленими Понсо С, на мембрані. Аналіз зразків кожного варіанта проводили щонайменше в 3-кратній повторності.

Аналіз АДГ здійснювали методом нативного електрофорезу з наступним гістохімічним забарвленням ферменту в гелі. Заморожені зразки коренів або листових пластинок розтирали в 0,5 мл розчину для гомогенізації в охолодженій порцеляновій ступці з макогомом. Розчин містив 0,1 М Трис-НСІ (pH 7,0), 10 % гліцерину, 0,5 % дитіотреїтолу, 1 % тритону X100. Гомогенат центрифугували протягом 5 хв при 5000 об./хв і температурі 4° С. Електрофоретичний розподіл білка (по 30 мкг на варіант) здійснювали в 6 %-вому ПАГ. Забарвлення ферменту в гелі проводили за методом Левітеса (Levites, 1986).

Для визначення локалізації АДГ у коренях використовували гістохімічне забарвлення відповідно до відомої методики (Porterfield et al., 1997). Кінчики коренів завдовжки 1–3 см інкубували в мікропробірках у розчині, що містив 3 мМ MgCl₂, 1 % цукрози, 0,6 мМ нітросинього тетразолію, 1 мМ феназинметасульфату, 0,5 мМ НАД, 2 % полівінілпіролідону, 0,01 % Твіну 20, 0,5 мМ етанолу в 20 мМ какодилатному буфері (pH 7,4). Забарвлення проводили при температурі 40° С у темряві протягом 40 хв. Забарвлені корені фотографували з допомогою світлового мікроскопу Stemi SV6 (Zeiss, Німеччина). В кожному варіанті аналізували 7–10 коренів.

Для мікроскопічного аналізу кінчики коренів завдовжки 6–7 мм фіксували у 2,5 %-вому розчині глутарового альдегіду на 0,1 М какодилатному буфері (pH 7,2) протягом 4 год і тричі промивали какодилатним буфером. Постфіксацію здійснювали розчином 1 %-вого OsO₄ протягом 4 год. Потім зразки промивали дистильованою водою і зневоднювали у серії розчинів етанолу в зростаючих концентраціях у ацетоні та заливали сумішшю ЕПОН-аралдит за стандартною методикою. Напівтонкі поперечні зрізи завтовшки 1,0–1,5 мкм отримували з допомогою ультратому МТ-XL (Німеччина), забарвлювали толуїдиновим синім і фотографували на мікроскопі Axio Vision Zeiss (Німеччина). В кожному варіанті обстежували 5–7 коренів.



Рис. 1. Постановка експерименту: рослини *Sium latifolium* незатоплені (зліва) та при затопленні ґрунту (справа)

Fig. 1. The experimental setup: *Sium latifolium* plants without flooding (left) and under soil flooding (right)

Результати досліджень і їх обговорення

В експерименті коренева система ювенільних рослин *S. latifolium*, вирощених на ґрунті з насіння, зібраного з суходільних рослин природних популяцій, піддавалася затопленню протягом 10 діб (рис. 1). Перед затопленням вологість ґрунту становила приблизно 70 % від сухої маси. Рослини мали систему головного кореня і перші листки з 3-роздільною пластинкою (рис. 2, а). Через 2 доби від початку затоплення з'являлися додаткові корені на гіпокотилі поблизу кореневої шийки та на сім'ядолному вузлі. На 10-ту добу затоплення рослини мали 4–8 додаткових коренів, які досягали розмірів системи головного кореня (рис. 2, б, в). Про метаболічну та структурну адаптацію рослин до анаеробного стресу судили за синтезом АДГ і розвитком аеренхіми. Розвиток неспецифічної стресової реакції відстежували за зміною рівня білка HSP70.

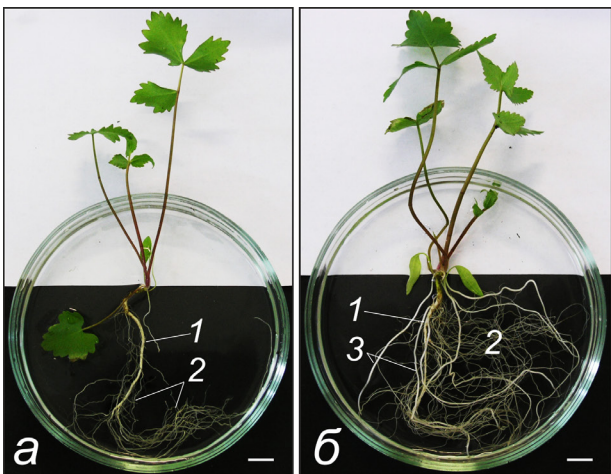


Рис. 2. Вплив затоплення на ріст рослин *S. latifolium*: а – без затоплення, б – через 10 діб затоплення; в – фрагмент рослини, що була затопленою протягом 10 діб: утворення додаткових коренів у базальній частині стебла. Умовні позначення: 1 – головний корінь, 2 – бічні корені, 3 – додаткові корені, 4 – гіпокотиль. Масштабна лінійка – 1 см

Fig. 2. Influence of flooding on *S. latifolium* plants: а – without flooding, б – after 10-day flooding; в – a fragment of the plant grown under flooding for 10 days: development of adventitious roots from the shoot base. 1 – a main root, 2 – branch roots, 3 – adventitious roots, 4 – a hypocotyl. Bar – 1 cm

Найбільш ранньою реакцією на затоплення виявилась індукція синтезу HSP70 у листках (корені не аналізувалися) (рис. 3). Вестерн-блот-аналіз визначив у зразках *S. latifolium* одну імунореактивну зону з молекулярною масою 72 кДа. За помірної вологості ґрунту цей білок містився в листках у невеликій кількості. Під впливом затоплення відбувалася швидка індукція його синтезу: вже через 2 год кількість білка помітно збільшувалася. Подальше зростання вмісту HSP70 протягом 10 діб дії фактора свідчить про високу інтенсивність його синтезу.

Наявність АДГ у коренях і листках визначалася методом нативного електрофоретичного розподілу з наступним забарвленням ферменту в гелі. Цей фермент є димером і вирізняється значним поліморфізмом (Levites, 1986). Електрофореграми АДГ (рис. 4) показали високий рівень його поліморфізму в рослин *S. latifolium*, вирощених із насіння природних популяцій. Про кількість АДГ у зразках судили за сумарною інтенсивністю забарвлення усіх ізоформ у гелі. З'ясовано, що ініціація його синтезу детектувалася на 2-гу годину затоплення в коренях і на 4-ту годину – в листках (рис. 4). У подальшому синтез ферменту в цих органах прогресивно посилювався протягом усього періоду досліджень. При цьому його вміст був вищим у коренях, ніж у листках.

Така динаміка синтезу АДГ підтверджувалася також гістохімічним визначенням активності ферменту в коренях (рис. 5). При цьому в контролі та протягом перших діб затоплення аналізували латеральні (бічні) корені системи головного кореня, а на 10-ту добу – додаткові корені, ріст яких іні-

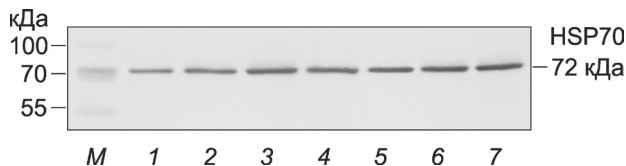


Рис. 3. Вестерн-блот-аналіз HSP70 у листках *S. latifolium*: 1 – до затоплення; через певний відрізок часу після початку затоплення: 2 – 2 год; 3 – 4 год; 4 – 6 год; 5 – 8 год; 6 – 24 год; 7 – 10 діб. M – маркер молекулярної ваги поліпептидів

Fig. 3. Western-blot analysis of HSP70 in *S. latifolium* leaves: 1 – before flooding; after flooding for: 2 – 2 h; 3 – 4 h; 4 – 6 h; 5 – 8 h; 6 – 24 h; 7 – 10 days. M – a protein molecular weight marker

ціювався у відповідь на дію фактора. Слід зауважити, що максимальна кількість ферменту, що визначалася за продуктом ферментативної реакції фіолетово-коричневого кольору, спостерігалася в апексах коренів – меристемі та зоні розтягування. Локалізацію АДГ у цих ростових зонах раніше відзначали й у коренях *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Porterfield et al., 1997).

Оскільки максимальна активність ферменту анаеробного метаболізму виявлялася в апексах коренів, виникло питання про розвиток аеренхіми в цих тканинах. Мікроскопічний аналіз локалізації утворення аеренхіми проводили з використанням поперечних зрізів у трьох зонах: 1) проксимальної

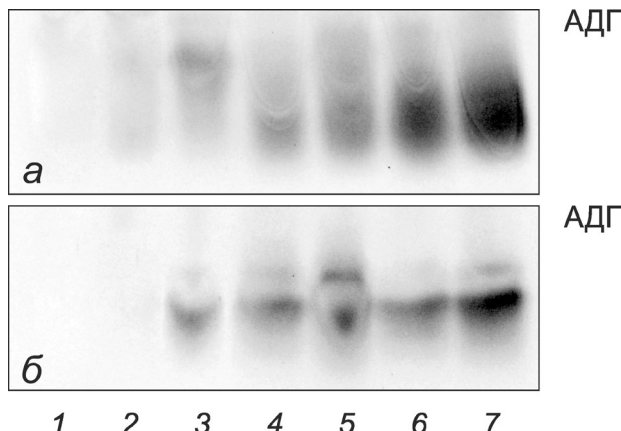


Рис. 4. Аналіз АДГ *S. latifolium* методом нативного електрофорезу: а – корені, б – листки; 1 – до затоплення та через певний відрізок часу після початку затоплення: 2 – 2 год; 3 – 4 год; 4 – 6 год; 5 – 8 год; 6 – 24 год; 7 – 10 діб

Fig. 4. Analysis of alcoholdehydrogenase (ADH) in *S. latifolium* by native gel electrophoresis: a – roots, б – leaves; 1 – before flooding; after flooding for: 2 – 2 h; 3 – 4 h; 4 – 6 h; 5 – 8 h; 6 – 24 h; 7 – 10 days

меристеми, близької до апікальної меристеми; 2) меристеми, близької до зони розтягування; 3) розтягування (рис. 6). Аналіз коренів контрольних проростків, що зростали при помірній вологості ґрунту (контроль), показав наявність доволі великих міжклітинників у верхніх шарах меристеми

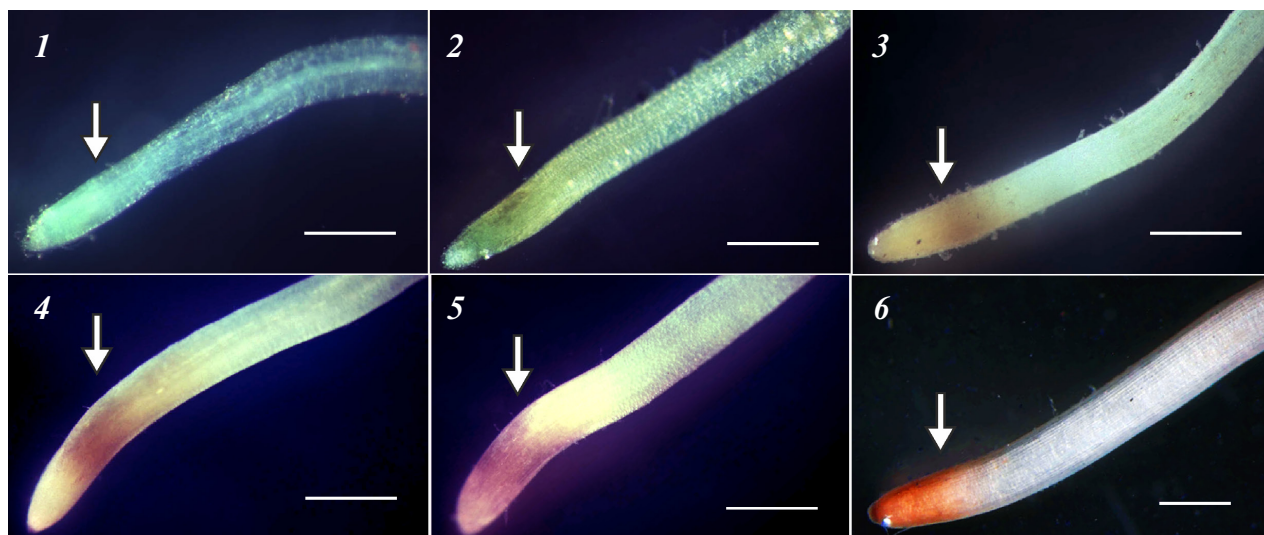


Рис. 5. Гістохімічне забарвлення АДГ у коренях *S. latifolium*: 1 – до затоплення; через певний відрізок часу після початку затоплення: 2 – 2 год; 3 – 4 год; 4 – 6 год; 5 – 8 год; 6 – 10 діб (додатковий корінь). Стрілками вказана локалізація АДГ у апексах кореня. Масштабна лінійка – 1 мм

Fig. 5. Histochemical staining of alcoholdehydrogenase (ADH) in *S. latifolium* roots: 1 – before flooding; after flooding for: 2 – 2 h; 3 – 4 h; 4 – 6 h; 5 – 8 h; 6 – 10 days (an adventitious root). The arrows show the ADH location in the root apices. Bar – 1 mm

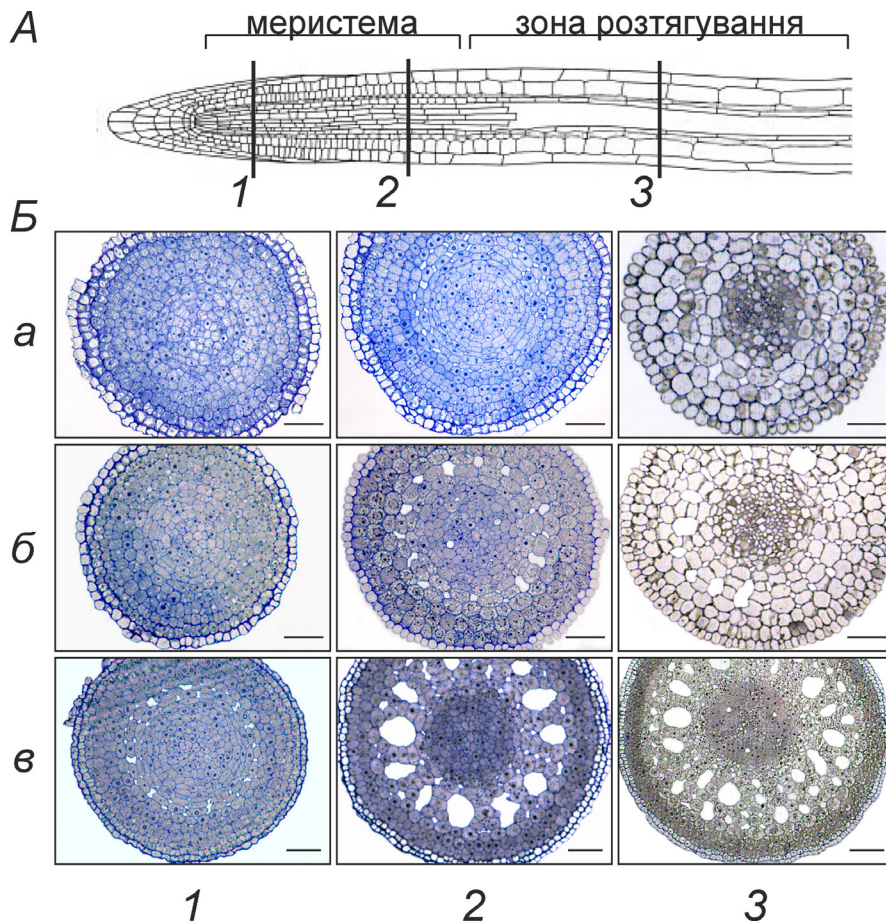


Рис. 6. Розвиток аеренхіми в кінчиках коренів *S. latifolium*: А – схема зон росту кінчика кореня апексу (вертикальними лініями вказані місця розташування зрізів); Б – поперечні зрізи: а, б – бічних коренів за нормальної вологості ґрунту (а) та через 8 год після початку затоплення (б), в – додаткових коренів, ріст яких ініціювався під впливом затоплення; 1 – проксимальна меристема близько до апікальної меристеми, 2 – проксимальна меристема близько до зони розтягування, 3 – зона розтягування. Масштабна лінійка – 50 мкм

Fig. 6. Aerenchyma development in *S. latifolium* root apices: А – the scheme of growth zones in the root apex (the vertical lines indicate the location of the sections); Б – transversal sections of: а, б – lateral roots under the normal soil moisture (а) and after flooding for 8 h (б), в – adventitious roots initiated by flooding; 1 – proximal meristem, close to the apical meristem, 2 – proximal meristem, close to the elongation zone, 3 – elongation zone. Bar – 50 mkm

та в зоні розтягування (рис. 6, а). При цьому вони розташовувались у середніх шарах клітин основної меристеми та, відповідно, кори. При затопленні відбувалося певне збільшення розмірів міжклітинників, інколи їхнє злиття з утворенням невеликих порожнин протягом першої доби (рис. 6, б), проте в подальшому подібна структура апексів бічних коренів зберігалася (дані не представлені). Водночас додаткові корені, поява яких відбувалася через 2 доби після затоплення, містили добре розвинену аеренхіму (рис. 6, в). Утворення системи повітряних порожнин у них починалося з великих міжклітинників уже в перших шарах основної меристеми. У міру перебігу клітин по меристемі до зони розтягування ці міжклітинники об'єднувались у великі міжклітинні порожнини, поступово охоплюючи майже всі шари кори.

Отже, отримані дані дають змогу розмістити досліджені процеси в певній послідовності. Найшвидшою відповіддю рослин на затоплення виявився синтез HSP70, що свідчить про активацію

захисних систем під час перебігу стрес-реакції (Lichtenthaler, 1998; Kordyum et al., 2003). Зважаючи на однаковий механізм регуляції генної експресії HSP усіх родин, можна прогнозувати індукцію синтезу й інших HSP (Schöffl et al., 1998). Ці стресові білки можуть бути потрібні для підтримки білкового гомеостазу при зниженні рН цитоплазми та під час перепрограмування генної експресії, що відбувається при анаеробному стресі (Roberts et al., 1982). Адаптація енергетичного метаболізму, яка є частиною спеціалізованої адаптації (McManmon, Stawford, 1971), починалася через певний відрізок часу і проходила двома шляхами – шляхом активації етанольного бродіння та шляхом утворення системи повітряних порожнин. Останнє відбувалося спочатку через збільшення об'єму міжклітинників у бічних коренів системи головного кореня, а пізніше – через ініціацію росту аеренхімононих додаткових коренів.

Слід відзначити високу інтенсивність синтезу як HSP70, так і АДГ протягом щонайменше 10

діб. Така динаміка синтезу обох білків суттєво відрізняється від даних, отриманих для нестійкого до затоплення *Arabidopsis thaliana*. Певне посилення їхнього синтезу в *A. thaliana* у перші 6—8 год, визначене на рівні транскрипції (Vanti et al., 2008) і трансляції (за нашими неопублікованими даними), виявилось тимчасовим. Подальша дія фактора спричиняла зниження вмісту цих білків, що передувало загибелі рослин. Можна вважати, що здатність *S. latifolium* до значної індукції та тривалої підтримки синтезу стресових білків і ферментів етанольного бродіння на високому рівні особливо важлива на початку адаптації та під час ініціації і росту додаткових коренів.

Привертає увагу також той факт, що синтез АДГ у відповідь на затоплення виявлявся спочатку в коренях, а потім і в листках. Вплив кореневої гіпоксії на метаболізм стеблової частини рослини описаний М. Джексоном і Б. Рикардом (Jackson, Ricard, 2003). Виходячи з наших даних, можна стверджувати, що ґрунтове затоплення спричиняє системну індукцію АДГ: тобто синтез фермента активується не тільки в коренях, які зазнають нестачі кисню внаслідок затоплення, а й у листках. Про системний стрес усього організму рослини свідчить також індукція синтезу HSP70 у листках.

Результати дослідження показали наявність у коренях *S. latifolium* за умов гіпоксії як метаболічної анаеробної адаптації шляхом переключення енергетичного метаболізму клітин з окислювального фосфорилування на гліколіз та етанольну ферментацію, так і структурних змін, спрямованих на уникнення анаеробіозу. На початку затоплення у системі головного кореня швидше активувався перший процес, тоді як збільшення об'єму міжклітинників було незначним і не призводило до утворення аеренхіми. Тобто в перші години гіпоксії роль метаболічної адаптації є вирішальною. Проте, як відомо, процес перетворення глюкози на етанол є менш енергетично вигідним порівняно з окислювальним фосфорилуванням (Jackson, Ricard, 2003), а, з іншого боку, дифузія кисню з надземних частин рослини за відсутності аеренхіми невелика (Vartapetian, 2005). Звідси випливає, що нестача енергії може бути тригером, який запускає ріст додаткових коренів, що містять аеренхіму та здатні забезпечувати стабільне існування рослини за умов кореневої гіпоксії. Такі дані підтверджують положення про ключову роль енергетичного ме-

таболізму в забезпеченні толерантності рослин до анаеробного стресу (Vartapetian, 2005).

Слід також відзначити, що максимальна кількість АДГ виявлялась в апексах як бічних, так і додаткових коренів. Значна активність етанольного бродіння в них може бути пов'язана з високими енергетичними потребами молодих клітин для ростових процесів. Відомо, що критичний для дихання тиск кисню в апексі кореня є вищим за такий у більш зрілих його зонах (Jackson, Ricard, 2003). Показано також, що верхівки коренів найчутливіші до нестачі кисню і виживуть у разі аноксії у більшості випадків лише кілька діб (Rikar, 2003). Збіг локалізації АДГ із місцем початку формування аеренхіми в апексах додаткових коренів свідчить про те, що значні енергетичні потреби клітин зон росту можуть забезпечуватись як за рахунок окислювального фосфорилування з використанням кисню, що надходить через аеренхіму, так і за рахунок перетворення глюкози в етанол. При цьому останній процес може бути особливо важливим для клітин апікальної меристеми та кореневого чохла, до яких аеренхіма безпосередньо не доходить.

Висновки

Стратегія адаптації наземних рослин *S. latifolium* до затоплення включає поступовий розвиток процесів захисту, метаболічної та структурно-морфологічної адаптації: 1) швидку активацію синтезу білка HSP70, яка є частиною неспецифічної стресової реакції; 2) індукцію – спочатку в коренях, потім у листках – синтезу фермента етанольного бродіння АДГ, що вказує на часткове, але системне переключення енергетичного метаболізму на анаеробний шлях; 3) ініціацію програми росту аеренхімоночних додаткових коренів, спрямовану на уникнення кореневої гіпоксії. Отримані результати свідчать про те, що для забезпечення широкого діапазону стійкості *S. latifolium* до водного фактора важливу роль відіграє генетична детермінованість комплексної відповіді на кореневу гіпоксію на різних рівнях організації, включаючи високу інтенсивність синтезу стресових білків і ферментів специфічної метаболічної адаптації протягом тривалого періоду, здатність до швидкої морфологічної адаптації, а також кооперацію аеробних і анаеробних енергетичних процесів у часі та просторі.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Banti V., Loreti E., Novi G., Santaniello A., Alpi A., Perata P.* Heat acclimation and cross-tolerance against anoxia in *Arabidopsis* // Plant, Cell and Environ. – 2008. – **31**. – P. 1029–1037.
- Bradford M.M.* A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Anal. Biochem. – 1976. – **72**. – P. 248–254.
- Jackson M.B.* Plant survival in wet environments: resilience and escape mediated by shoot systems // Wetlands: functioning, biodiversity conservation, and restoration / Eds. R. Bobbink et al. – Berlin; Heidelberg: Springer, 2006. – P. 15–36.
- Jackson M.B., Ricard B.* Physiology, biochemistry and molecular biology of plant root systems subjected to flooding of the soil // Root ecology / Eds. de H. Kroon, E.J.W. Visser. – Berlin; Heidelberg, Springer, 2003. – P. 193–213.
- Kordyum E.L., Sytnik K.M., Baranenko V.V., Beliavskaia N.A., Klimchuk D.A., Nedukha E.M.*, 2003. – Kiev: Nauk. dumka, 2003. – 277 p. [*Кордюм Е.Л., Сытник К.М., Бараненко В.В., Белявская Н.А., Климчук Д.А., Недуха Е.М.* Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях / Под ред. Е.Л. Кордюм, – Киев: Nauk. dumka, 2003. – 277 с.].
- Kordyum E.L., Kozeko L.Ye., Ovcharenko Yu.V.* Phenotypic plasticity of aerial-aquatic plants *Alisma plantago-aquatica* L. and *Sium latifolium* L.: structural and molecular aspects // Nauk. zap. Ternopil'skogo nats. ped. un-tu. Ser. Biol. – 2012. – **52**(3). – P. 11–16.
- Kozeko L., Ovcharenko Yu., Kordyum E.* Alcohol dehydrogenase expression in aerial-aquatic plants in response to different water environment // Adv. Agricult. Sci. Probl. – 2008. – **524**. – P. 167–171.
- Kozeko L.E.*, 2014. – Tsitologija. – **56**(6). – P. 419–426 [*Козеко Л.Е.* Изменения в синтезе белков теплового шока и термоустойчивости проростков *Arabidopsis thaliana* при ингибировании Hsp90 гелданамицином // Цитология. – 2014. – **56**(6). – С. 419–426].
- Levites E.V.*, 1986. – Novosibirsk: Nauka – 145 p. [*Левитес Е.В.* Генетика изоферментов растений. – Новосибирск: Наука, 1986. – 145 с.].
- Petrova S.E., Barykina R.P.*, 2005. – Bot. zhurn. – **90**(12). – P. 1836–1847 [*Петрова С.Е., Барыкина Р.П.* Сравнительный биоморфологический анализ *Sium latifolium* и *Sium sisaroides* (*Apiaceae*) // Бот. журн. – 2005. – **90**(12). – С. 1836–1847].
- Rikar B.*, 2003. – Fiziol. rast. – **50**(6). – P. 891–900 [*Рикар Б.* Ответ корней проростков на аноксию у сортов риса, различающихся по устойчивости к затоплению // Физиол. раст. – 2003. – **50**(6). – С. 891–900].
- Lichtenthaler H.K.* The stress concept in plants: an introduction // Stress of life from molecules to man / Ed. P. Csermely / Ann. NY Acad. Sci., 1998. – **851**. – P. 187–198.
- Loreti E., Poggi A., Novi G., Alpi A., Perata P.* A genome-wide analysis of the effects of sucrose on gene expression in *Arabidopsis* seedlings under anoxia // Plant Physiol. – 2005. – **137**. – P. 1130–1138.
- McManmon M., Crawford R.M.M.* A metabolic theory of flooding tolerance: the significance of enzyme distribution and behavior // New Phytol. – 1971. – **70**. – P. 299–306.
- Porterfield D.M., Matthews S.W., Daugherty C.J., Musgrave M.E.* Spaceflight exposure effects on transcription, activity, and localization of alcohol dehydrogenase in the roots of *Arabidopsis thaliana* // Plant Physiol. – 1997. – **113**. – P. 685–693.
- Roberts J.K.M., Wemmer D., Ray P.M., Jardetsky O.* Regulation of cytoplasmic and vacuolar pH in maize root tips under different experimental conditions // Plant Physiol. – 1982. – **69**. – P. 1344–1347.
- Schöffl F., Prändl R., Reindl A.* Regulation of the heat-shock response // Plant Physiol. – 1998. – **117**. – P. 1135–1141.
- Vartapetian B.B.*, 2005. – Fiziol. rast. – **52**(6). – P. 931–953 [*Вартапетян Б.Б.* Учение об анаэробном стрессе растений – новое направление в экологической физиологии, биохимии и молекулярной биологии растений. 1. Становление новой научной дисциплины // Физиол. раст. – 2005. – **52**(6). – С. 931–953].
- Wang W., Vinocur B., Shoseyov O., Altman A.* Role of plant heat-shock proteins and molecular chaperones in the abiotic stress response // Trends in Plant Sci. – 2004. – **9**(5). – P. 244–252.

Рекомендує до друку

Надійшла 10.04.2015 р.

І.В. Косаківська

Козеко Л.Е., Овчаренко Ю.В. Динамика структурно-функциональной адаптации *Sium latifolium* (Apiaceae) к затоплению корневой системы – Укр. ботан. журн. – 2015. – 72(3): 172–179.

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

Исследованы динамика и особенности адаптации ювенильных, выращенных как наземные, растений *Sium latifolium* L. на грунтовое затопление продолжительностью 10 суток. Выявлена последовательная активация синтеза белка теплового шока (HSP70), алкогольдегидрогеназы (АДГ) сначала в корнях, потом в листьях, и через 2 суток появление придаточных корней, содержащих аэренхиму. Важными для успешной адаптации вида авторы считают системную индукцию синтеза стрессового белка и фермента анаэробной адаптации и способность поддерживать его на высоком уровне в течение длительного времени, быстрое образование системы придаточных корней, а также кооперация аэробных и анаэробных энергетических процессов во времени и пространстве.

Ключевые слова: *Sium latifolium*, затопление, адаптация, белок теплового шока 70, алкогольдегидрогеназа, аэренхима.

Kozeko L. Ye., Ovcharenko Yu. V. Dynamics of structural and functional Sium latifolium (Apiaceae) adaptation to root flooding. – Ukr. Bot. J. – 2015. – 72(2): 172–179.

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

Dynamics and features of adaptive processes in juvenile terrestrial *Sium latifolium* L. plants to soil flooding for 10 days were studied. The results show consecutive activation of heat shock protein HSP70 synthesis, then alcohol dehydrogenase (ADH) synthesis – first in the roots and then in the leaves, and emergence of aerenchymatous adventitious roots after 2 days. The systemic induction and prolonged synthesis of the stress protein and anaerobic enzyme, the ability for rapid adventitious rooting, as well as the cooperation of the aerobic and anaerobic energetic processes in time and space are considered as important for flooding adaptation of the species.

Key words: *Sium latifolium*, flooding, adaptation, heat shock protein 70, alcohol dehydrogenase, aerenchyma.

І.В. БУЛАВІН

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01601, Україна
iliyabulavin@rambler.ru

АНАТОМІЯ ТА УЛЬТРАСТРУКТУРА КОРЕНІВ *ARABIDOPSIS THALIANA* В КУЛЬТУРИ *IN VITRO* ПІД ВПЛИВОМ КЛІНОСТАТУВАННЯ

Булавін І.В. Анатомія та ультраструктура коренів *Arabidopsis thaliana* в культурі *in vitro* під впливом кліностакування. — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(2): 180–185.

Наведено дані щодо анатомії та ультраструктури клітин коренів, утворених *in vitro* на листових експлантах в умовах контролю і модельованої мікрогравітації (кліностакування). Показано відсутність статистично достовірної різниці стосовно довжини ростових зон коренів, кількості клітин і їхніх розмірів у контролі та експерименті. Диференціювання гравірецепторних клітин кореневого чохла *in vitro* в контролі та за модельованої мікрогравітації відбувається подібним чином, проте в разі кліностакування амілопласти не функціонують як статоліти. У клітинах меристеми виявлено зменшення площі мітохондрій, що свідчить про їхню чутливість до умов зміненої гравітації. Отримані результати дають підстави рекомендувати модель ризогенезу *in vitro* для космічних експериментів, оскільки роль гравітації у диференціюванні гравірецепторних клітин залишається ще не з'ясованою.

Ключові слова: кліностакування, корені *in vitro*, анатомія, ультраструктура

Вступ

Гравітація є постійно діючим фактором на Землі, який контролює ріст і розвиток живих істот. Пілотовані космічні польоти уможливили унікальні експерименти для з'ясування ролі гравітації у функціонуванні біосфери, в тому числі її автотрофної ланки – рослин (Kordyum, 2009). Аналіз рослинних клітин різних типів показав зміну їхньої структури та метаболізму за умов модельованої та реальної мікрогравітації (Halstead, Dutcher, 1987; Kordyum, 1997; 2014; Kittang, 2014). Слід зазначити, що переважна більшість даних отримана в дослідках, які проводилися на ембріональних коренях проростків, котрі виростили з насіння, сформованого в умовах 1g. У цій роботі вперше використано модель ризогенезу *in vitro* для дослідження впливу модельованої мікрогравітації на структуру коренів, формування яких цілковито відбувалося *de novo* за умов кліностакування.

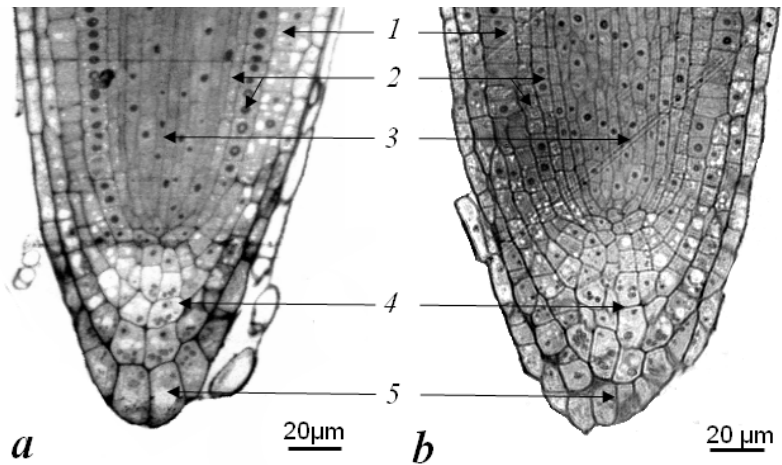
Об'єкти та методи досліджень

Для досліджень були обрані рослини *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., екотип Columbia (Col-0). Обробку насіння та культивування особин проводили за раніше описаними методиками (Bulavin, 2014). Від листків розетки 22-добових рослин відрізували

верхівку і їхній базальний сегмент разом із частиною черешка переносили у чашки Петрі на поживне середовище МС, що містило 1/10 частину мінеральних солей, без вітамінів і гормонів. Чашки Петрі вміщували в металеві контейнери, одну частину яких закріплювали на повільному горизонтальному кліностаті (2 об./хв), другу – залишали у вертикальному положенні. Матеріал вирощували 12 діб за температури 22–24° С із фотоперіодом 16/8 год (світло/темрява) та освітленням 7,4–9,3 мкмоль·м⁻²·с⁻¹. Корені, отримані в культурі *in vitro*, фіксували в розчинах 2,5%-го глутарового альдегіду та 1%-го OsO₄ на кокодилатному буфері (рН 7,2), зневоднювали у спиртах висхідної концентрації та ацетоні, заливали в суміш епону й аралдиту. Напівтонкі поздовжні зрізи (0,5–1,0 мкм) отримували на ультрамікротомі MT-XL (RMC Instrument, США), забарвлювали 0,12% розчином толудинового синього та вивчали під світловим мікроскопом Axioscope (Carl Zeiss, Німеччина) з цифровою фотокамерою Canon Power Shot A 480. Поздовжні зрізи (50–60 мкм) одержували на ультрамікротомі вищезазначеної моделі, контрастували уранілацетатом і цитратом свинцю, досліджували на трансмісійному електронному мікроскопі JEM 1230 (Jeol, Японія). Негативні знімки клітин коренів сканували з використанням сканера HP Scanjet 5470c та програмного забезпечення HP Precisionscan Pro 3.1. На цифрових фотографіях за допомогою ПЗ

Рис. 1. Поздовжні зрізи коренів *A. thaliana*, сформованих *in vitro* в контролі (а) та за кліностакування (b): 1 – протодерма, 2 – кора, 3 – центральний циліндр, 4 – статоцити, 5 – секреторні клітини (світлова мікроскопія)

Fig. 1. Longitudinal sections of the *A. thaliana* roots formed *in vitro* in control (a) and under clinorotation (b): 1 – protoderm, 2 – cortex, 3 – central cylinder, 4 – statocytes, 5 – secretory cells (light microscopy)



UTHSCSA ImageTool v. 3.00 вимірювали довжину ростових зон коренів, встановлювали кількість клітин і їхню площу. Парціальний об'єм визначали як співвідношення сум площ органел одного типу до загальної площі клітини у відсотках (Silaeva, Silaev, 1979). Статистичний аналіз даних проводили за допомогою Statistica 7.0, використовуючи t-test або Mann-Whitney U test, залежно від типу розподілу вибіркової сукупності, $p=0,05$.

Результати досліджень та їх обговорення

У коренях, сформованих на листових експлантах в умовах кліностакування, як і контрольних, виділялися кореневий чохлак та ростові зони власне кореня: меристема, дистальна (ДЗР) та центральна зони розтягу (ЦЗР), зона диференціювання. На поздовжніх зрізах виявлено одношарову епідерму, в двошаровій корі розрізнялися клітини паренхіми й ендодерми. Центральний циліндр складався з перициклу та провідної тканини. В кореновому чохлаку виділялися периферійні клітини та колумела, яка містила меристематичні клітини, зрілі статоцити (гравірецепторні клітини) та секреторні клітини (рис. 1). Достовірної різниці щодо довжини ростових зон, кількості клітин епідерми та їхніх площ у

коренях, які утворилися в контролі та в умовах кліностакування, не виявлено (табл. 1). У космічних експериментах, тобто за реальної мікрогравітації, описано зміни розмірів органів рослин (Merkys et al., 1987) і клітин (Halstead, Dutcher, 1987). Так, наприклад, відбувалося зменшення довжини коренів *Lens culinaris* L. в інтервалі 25–35 год (Perbal et al., 1986), у 7-добових проростків *Zea sp.* – меристематичної зони, хоча площа клітин не відрізнялася (Barmicheva et al., 1989). Водночас повідомлялося про збільшення довжини зони меристеми, посилення клітинного поділу та зменшення розмірів клітин у 4-добових проростків *Arabidopsis thaliana* (Matia et al., 2010). У *Lens culinaris* L. і *Lepidium sativum* L. за 25 та 32 годин, відповідно, відсутня статистично достовірні різниця цих показників (Volkman et al., 1986; Perbal et al., 1987). У разі кліностакування також зафіксовано меншу довжину коренів у *Pisum sativum* L. за 44 год, хоча значення мітотичного індексу не змінювалось (Artemenko, 2002). Зазначається, що зменшення довжини ростових зон кореня за умов кліностакування відбувається за рахунок редукції кількості клітин у зоні меристеми й уповільнення росту клітин розтяганим (Kalinina, 2007).

Таблиця 1. Параметри ростових зон коренів, утворених *in vitro* (M+m), n=15

Варіант досліду	Апікальна меристема			Дистальна зона розтягу		
	Довжина (мкм)	Кількість клітин	Площа клітин (мкм ²)	Довжина (мкм)	Кількість клітин	Площа клітин (мкм ²)
Контроль	223,4±	22,67±	58,77±	95,51±	6,13±	222,53±
	10,87	1,2	17,35	6,06	0,41	15,42
Кліностат	237,0±	25,13±	60,34±	94,37±	6,6±	247,52±
	10,98	0,99	12,86	5,95	0,4	11,43

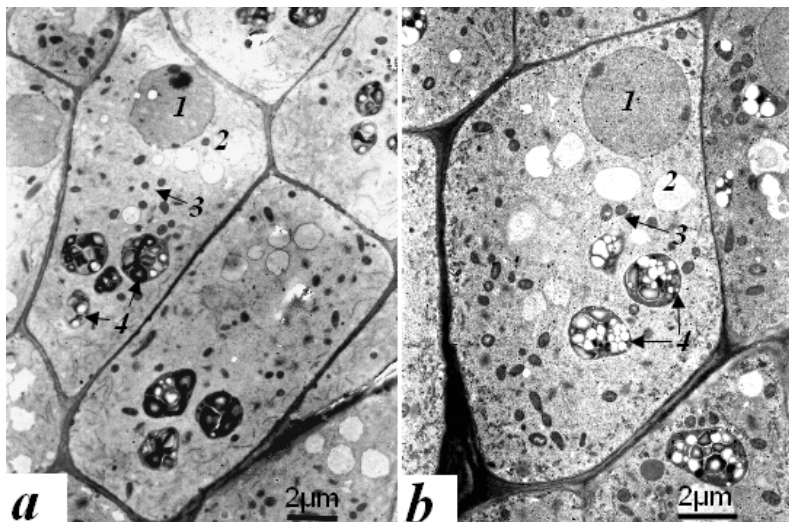


Рис. 2. Ультраструктура гравірецепторних клітин коренів, утворених *de novo in vitro* в стаціонарних умовах (а) та за кліностатування (б): 1 – ядро, 2 – вакуолі, 3 – мітохондрії, 4 – амілопласти (трансмисійна електронна мікроскопія)

Fig. 2. Graviperceptive cell ultrastructure of roots formed *de novo in vitro* in stationary conditions (a) and under clinorotation (b): 1 – nucleus, 2 – vacuoles, 3 – mitochondria, 4 – amyloplasts (transmission electron microscopy)

Отже, порівняння отриманих нами даних на коренях, утворених *in vitro*, з літературними відомостями стосовно коренів інтактних проростків засвідчує, що певні розбіжності результатів, імовірно, залежать від тривалості експериментів, а також умов, створюваних під час вирощування рослин у культивацийних контейнерах.

Дослідження ультраструктури гравірецепторних клітин кореневого чохла виявило, що в контролі вони характеризувалися полярністю: ядро містилось у проксимальній частині клітини, амілопласти-статоліти – у дистальній (рис. 2). Скупчення цистерн ендоплазматичного ретикулуму спостерігалося в кутах клітин. Окремі цистерни розташовувалися біля поздовжніх клітинних стінок. Доволі численні мітохондрії мали овальну та видовжену форму на зрізах. За умов кліностатування полярність порушувалася, що виражалося в розподілі амілопластів по всьому об'єму гравірецепторних клітин або скупченні в центральній частині.

Ультраструктура клітин протодерми меристематичної зони коренів у контролі була типовою. У центрі клітини – округле ядро, що містило дифузний хроматин і ядерце, діаметр якого становив більше половини такого ядра. В деяких ядерцях виявлено ядерцеву вакуоль. Вільні рибосоми були найбільшим компонентом гіалоплазми і зумовлювали її високу електронну щільність. Контури органел невизначні на тлі інтенсивно забарвлених рибосом. У пластидах округлої або видовженої форми зі щільною строюю і слабкорозвиненою внутрішньою мембранною системою іноді трап-

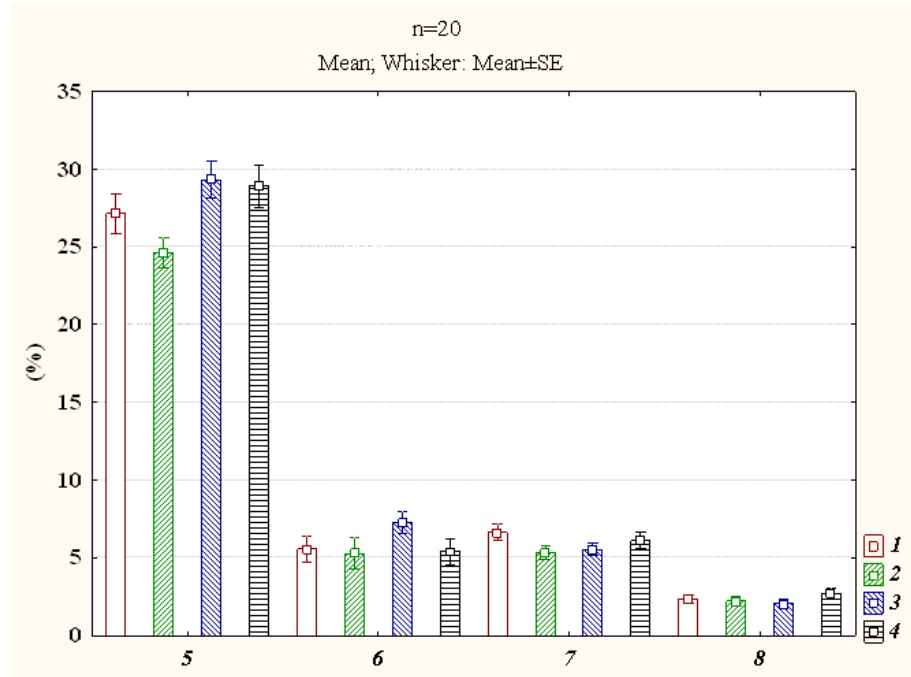
лялися крохмальні зерна. Округлої або видовженої форми мітохондрії мали розвинені кристи та матрикс середньої електронної щільності. Нечисленні диктіосоми характеризувалися тонкими контурами мембран та слабвираженою полярністю. Ендоплазматичний ретикулум був слабкорозвиненим, спостерігалися дрібні вакуолі.

В епідермальних клітинах ДЗР коренів дрібні вакуолі збільшувалися в об'ємі та поступово зливалися. Гіалоплазма в процесі росту клітини втрачала електронну щільність унаслідок зменшення кількості вільних рибосом. Ядро овальної або лопатевої форми зазвичай займало центральне положення. Ендоплазматичний ретикулум представлений довгими цистернами, на яких щільно розміщувалися рибосоми. Форма та розміри пластид варіювали на зрізах, хоча здебільшого спостерігалися органели овальної або видовженої форми. Деякі пластиди містили крохмальні зерна. Диктіосоми набували характерної для зрілих органел полярності та продукували численні везикули різного розміру. В клітинах виявлені овальні або видовжені ЕР-тілця, що являють собою локальні розширення цистерн гранулярного ендоплазматичного ретикулуму, містять фермент β -глюкозидазу (Matsushima et al., 2004) та характерні для *Brassicaceae* (Iversen, 1970).

Основний об'єм клітин ЦЗР, які швидко ростуть, займає центральна вакуоля, що відтісняє до периферії ядро і цитоплазму з усіма органелами. Внаслідок різкого зменшення кількості вільних рибосом електронна щільність цитоплазми значно знижується.

Рис. 3. Парціальний об'єм органел у клітинах протодерми (1, 2) та першого шару кори (3, 4) коренів, утворених *in vitro* в контролі (1, 3) та за кліноостатування (2, 4): 5 – ядро, 6 – вакуолі, 7 – мітохондрії, 8 – пластиди

Fig. 3. Percentage ratio of organelles in protoderm cells (1, 2) and the first layer of cortex (3, 4) in roots, formed *in vitro* in control and under clinorotation: 5 – nucleus, 6 – vacuoles, 7 – mitochondria, 8 – plastids



Таблиця 2. Середня площа зрізів органел у клітинах меристеми ($M \pm m$)

Варіант дослідю	Площа зрізів, мкм ²			
Протодерма				
	Ядро	Вакуолі	Мітохондрії	Пластиди
Контроль	15,466±0,895 (n=20)	0,431±0,041 (n=175)	0,23±0,007* (n=335)	0,414±0,033 (n=67)
Кліноостатування	14,702±0,759 (n=20)	0,365±0,044 (n=185)	0,197±0,004* (n=322)	0,442±0,037 (n=62)
Перший шар кори				
	Ядро	Вакуолі	Мітохондрії	Пластиди
Контроль	14,327±0,802 (n=20)	0,659±0,075 (n=112)	0,201±0,006 (n=277)	0,341±0,027 (n=57)
Кліноостатування	13,364±0,634 (n=20)	0,48±0,048 (n=113)	0,198±0,005 (n=300)	0,3±0,025 (n=90)

П р и м і т к а: * – достовірні зміни між контролем та кліноостатуванням.

За умов кліноостатування ультраструктура клітин протодерми в загальних рисах була подібною до такої у контролі. Парціальний об'єм органел загалом не відрізнявся (рис. 3). Проте дослідження середньої площі зрізів органел виявили статистично достовірне зменшення розмірів мітохондрій у протодермі в разі кліноостатування (табл. 2), їхня кількість у клітинах не змінювалася (табл. 3).

Проведені нами дослідження коренів, утворених *de novo in vitro* з листових експлантів, показали, що їхня структурна організація тотожна зародковим кореням проростків. Виявлено також подібність ступеня гравічутливості клітин власне

Таблиця 3. Середня кількість мітохондрій на клітину ($M \pm m$), n=20

Варіант дослідю	Протодерма	Перший шар кори
Контроль	16,75±1,59	14,15±0,91
Кліноостатування	16,1±1,22	15±1,18

П р и м і т к а: статистично достовірної різниці не виявлено.

кореня, не спеціалізованих до сприйняття гравітації, і гравірецепторних клітин чохлака коренів, утворених *in vitro* та *in vivo* з насіння. Так, показано зменшення площі мітохондріюму клітин протодерми меристематичної зони коренів, утворених *de novo*, що може свідчити про найвищу чутливість

мітохондрій серед органел клітин, не спеціалізованих до сприйняття гравітації, до дії кліностакування. Підтверджено, що найбільшу чутливість до зміненої гравітації виявляють клітини, які проліферують і перебувають в активному метаболічному стані (Kordyum, 1997).

Ступінь гравічутливості статоцитів коренів *in vitro*, ультраструктура яких не відрізнялася від такої гравірецепторних клітин зародкових коренів, виявився також подібним до статоцитів зародкових коренів, тобто вони були диференційованими гравірецепторними клітинами, але не функціонували в разі кліностакування. Як відомо, за відсутності вектора гравітації в космічному польоті або неможливості його сприйняття статоцитами в умовах кліностакування амілопласти-статоліти не переміщуються в дистальну частину статоцита, а розташовуються по всьому об'єму клітини або скупчуються в її центральній частині (Slocum et al., 1984; Volkmann et al., 1986; Laurinavicius et al., 1996; Smith et al., 1997; Guisinger, Kiss, 1999; Koryzniene, 2013), тобто вони не виконують своєї статолітної функції у гравірецепторних клітинах (Kordyum, 1997). Разом з тим існує лише одне повідомлення про нездатність формування статоцитів у коренях *A. thaliana*, які утворилися *de novo* з калусу в культурі *in vitro* за умов реальної мікрогравітації в космічному польоті. Показано зменшення шарів кореневого чохла через відсутність центральної зони статенхіми (Podlutsky, 1992). Недостатня кількість подібних експериментів залишає відкритим питання щодо ролі гравітації в диференціюванні статоцитів.

Висновки

Уперше проведено порівняльний аналіз структури коренів *A. thaliana*, сформованих *de novo in vitro* у стаціонарних умовах і за кліностакування. Він виявив подібність досліджених ознак і ступеня гравічутливості клітин ростових зон власне кореня, не спеціалізованих до сприйняття гравітації, і гравірецепторних клітин чохла з такими зародкових коренів проростків. У протодермальних клітинах зони меристеми показано статистично достовірне зменшення площі мітохондрій, що вказує на їхню чутливість до дії кліностакування. В контролі доведено формування гравірецепторних клітин кореневого чохла *in vitro*, які не функціонують у разі дезорієнтації коренів щодо вектора гравітації під впливом кліностакування. Одержані результати да-

ють підстави рекомендувати модель ризогенезу для космічних експериментів, оскільки роль гравітації у диференціюванні гравірецепторних клітин залишається ще не з'ясованою.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Artemenko O.A., 2002. — Visn. Lviv. un-tu. Ser. biol. — **28**. — P. 80–83 [Артемченко О.А. Мітотична активність клітин кореневої меристеми паростків гороху в умовах кліностакування // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. — 2002. — **28**. — С. 80–83].
- Barmicheva E.M., Grif V.G., Tairbekov M.G., 1989. — Tsitologiya. — **41**(11). — P. 1324–1328 [Бармичева Е.М., Гриф В.Г., Таїрбеков М.Г. Рост і структура кліток кончика корня кукурузи в умовах космічного польота // Цитологія. — 1989. — **41**(11). — С. 1324–1328].
- Bulavin I.V., 2014. — Ukr. botan. zhurn. — **71**(1). — P. 78–82 [Булавін І.В. Ризогенез у культурі *in vitro Arabidopsis thaliana* дикого типу та *scr* мутанта // Укр. ботан. журн. — 2014. — **71**(1). — С. 78–82].
- Guisinger M.M., Kiss J.Z. The influence of microgravity and spaceflight on columella cell ultrastructure in starch-deficient mutants of *Arabidopsis* // Amer. J. Bot. — 1999. — **86**(10). — P. 1357–1366.
- Halstead T.W., Dutcher R.F. Plants in space // Ann. Rev. Plant. Physiol. — 1987. — **38**. — P. 317–345.
- Iversen T.-H. The morphology, occurrence, and distribution of dilated cisternae of the endoplasmic reticulum in tissues of plants of the *Cruciferae* // Protoplasma. — 1970. — **71**. — P. 467–477.
- Kalinina Ia.M., 2007. — Rist ta dyferentsiatsiia klityn korenia *Brassica rapa* L. v umovakh mikrogravitatsii ta klinostatuvannia: Avtoref. dys... kand. biol. nauk. — K. — 19 p. [Калініна Я.М. Ріст та диференціація клітин кореня *Brassica rapa* L. в умовах мікрогравітації та кліностакування: Автореф. дис... канд. біол. наук. — К., 2007. — 19 с.].
- Kittang A.I., Iversen T.H., Fossum K.R., Mazars C., Carnero-Diaz E., Boucheron-Dubuisson E., Le Disquet I., Legué V., Herranz R., Pereda-Loth V., Medina F.J. Exploration of plant growth and development using the European Modular Cultivation System facility on the International Space Station // Plant Biol. — 2014. — **16**(3). — P. 528–538.
- Kordyum E.L. Biology of plant cells in microgravity and under clinostating // Inter. Rev. Cyt. — 1997. — **171**. — P. 1–78.
- Kordyum E.L., 2009. — Probl. noosferologii ta kosmichnoi ekologii. — **20**(1–2). — P. 20–23 [Кордюм Е. Л. Умовля мікрогравітації — експериментальна основа для познання ролі гравітації в онтогенезі рослин // Пробл. ноосферології та космічної екології. — 2009. — **20**(1–2). — С. 20–23].
- Kordyum E.L. Plant cell gravisensitivity and adaptation to microgravity // Plant Biol. — 2014. — **16** (Suppl. 1). — P. 79–90.

- Koryzniene D. Investigation of gravity sensing in garden cress seedlings. Summary of doctoral dissertation Biomedical sciences, botany (04 B). – Vilnius, 2013. – P. 35.
- Laurinavicius R., Stockus A., Buchen B., Sievers A. Structure of cress root statocytes in microgravity (Bion-10 Mission) // *Adv. Space Res.* – 1996. – 17(6–7). – P. 91–94.
- Matia I., Gonzalez-Camacho F., Herranz R., Kiss J.Z., Gasset G., van Loon J.J.W.A., Marcoe R., Medina F. J. Plant cell proliferation and growth are altered by microgravity conditions in spaceflight // *J. Plant. Physiol.* – 2010. – 167. – P. 184–193.
- Matsushima R., Fukao Y., Nishimura M., Hara-Nishimura I. NAI1 gene encodes a basic-helix-loop-helix-type putative transcription factor that regulates the formation of an endoplasmic reticulum-derived structure, the ER body // *Plant Cell.* – 2004. – 16(6). – P. 1536–1549.
- Merkys A.J., Laurinavicius R.S., Jarosius A.V., Rupainiene O.J. Root development, anatomy and morphological structure of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. under spaceflight condition. – 1987. <http://www.arabidopsis.org/ais/1987/merky-1987-aabhv.html> (9.05.2014).
- Perbal G., Driss-Ecole D., Rutin G., Salle G. Graviperception of lentil seedlings roots grown in space (Spacelab D1 Mission) // *Physiol. Plant.* – 1987. – 70. – P. 119–126.
- Perbal G., Driss-Ecole D., Salle G. Perception of gravity in the lentil root // *Naturwissenschaften.* – 1986. – 73. – P. 444–446.
- Podlitsky A.G. Ultrastructural analysis of organization of roots obtained from cell cultures at clinostatating and under microgravity // *Adv. Space Res.* – 1992. – 12(1). – P. 93–98.
- Silaeva A.M., Silaev A.V., 1979. – *Fiziol. biokhim. kult. rast.* – 6. – P. 547–562 [Силаева А.М., Силаев А.В. Методы качественного анализа электронно-микроскопических изображений хлоропластов // *Физиол., биохим. культ. раст.* – 1979. – 6. – С. 547–562].
- Slocum R.D., Gaynor J.J., Galston A.W. Cytological and ultrastructural studies on root tissues // *Ann. Bot.* – 1984. – 54 (Suppl. 3). – P. 65–76.
- Smith J.D., Todd P., Staehelin L.A. Modulation of statolith mass and grouping in white clover (*Trifolium repens*) growth in 1-g, microgravity and on the clinostat // *Plant J.* – 1997. – 12(6). – P. 1361–1373.
- Volkman D., Behrens H.M., Sievers A. Development and gravity sensing of cress roots under microgravity // *Naturwissenschaften.* – 1986. – 73. – P. 438–441.

Рекомендує до друку Надійшла 06.04.2015 р.
I.B. Косаківська

Булавин И.В. **Анатомия и ультраструктура корней *Arabidopsis thaliana* в культуре *in vitro* под воздействием клиностатирования.** – Укр. ботан. журн. – 2015. – 72(2): 180–185.

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

В статье приведены данные по анатомии и ультраструктуре клеток корней, образованных *in vitro* на листовых эксплантах в условиях контроля и моделированной микрогравитации (клиностатирования). Показано отсутствие статистически достоверной разницы в длине ростовых зон корня, количестве клеток и их размеров в контроле и эксперименте. Дифференциация гравирецепторных клеток корневого чехлика *in vitro* в контроле и в условиях моделированной микрогравитации проходит подобным образом, но при клиностатировании амиллопласты не функционируют как статолиты. В клетках меристемы установлено уменьшение площади митохондрий, что свидетельствует об их чувствительности к условиям измененной гравитации. Полученные данные позволяют рекомендовать модель ризогенеза *in vitro* для космических экспериментов, поскольку роль гравитации в дифференцировке гравирецепторных клеток остается еще не выясненной.

К л ю ч е в ы е с л о в а: клиностатирование, корни *in vitro*, анатомия, ультраструктура.

Bulavin I.V. *In vitro Arabidopsis thaliana* root anatomy and ultrastructure under clinorotation. – *Ukr. Bot. J.* – 2015. – 72(2): 180–185.

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

Anatomical and ultrastructural patterns of roots formed *in vitro* on leaf explants in control and under clinorotation are described. It was shown that there is no significant differences in length of root growth zones, their cell number and size. Gravi-perceptive cells in a root cap are differentiated under clinorotation, likewise in the control; however, they do not function in these conditions. A mitochondrion size decreases in meristem cells under clinorotation that is an evidence of these organelle sensitivity to altered gravity conditions. We proposed the model of rhizogenesis *in vitro* for performing the space experiments to study the importance of a gravity scalar value to start the program of graviperceiving cell differentiation.

К е у w o r d s: clinorotation, *in vitro* roots, anatomy, ultrastructure.



ВСЕСВІТНЬО ЗНАНИЙ ЛІХЕНОЛОГ

(До 80-річчя відомого словацького ліхенолога доктора Івана Пішута)



Іван Пішут народився 13 березня 1935 року в Братиславі. Оскільки після розпаду Австро-Угорської імперії в Словаччині не було фахівців з ліхенології, Іван, який вступив на природничий факультет університету імені Яна Коменського (Братислава), продовжив навчання в Карловому університеті Праги. Тут на кафедрі ботаніки він міг спеціалізуватися з ліхенології. На той час ліхенологічні дослідження на теренах Словаччини проводили відомі чеські ліхенологи І. Суза, З. Черногорський та Й. Надворнік, у двох останніх Іван мав нагоду поповнювати свої знання з обраного фаху.

Після закінчення університету в 1958 році І. Пішут повернувся до Братислави і з ентузіазмом розпочав багатоаспектні ліхенологічні дослідження. Спочатку він отримав посаду в Словацькому інституті охорони пам'яток природи, відтак упродовж 28 років працював у Словацькому національному музеї – історико-краєзнавчому музеї (Братислава), згодом – в Інституті ботаніки Словацької академії наук, де заклав основи для створення відділу безсудинних рослин.

У 1961 році Іван Пішут очолив відділ гербарію лишайників і бриофітів у Словацькому національному музеї, де ліхенологічна колекція на той час

становила 460, а бріологічна – 1676 зразків. За десятиліття його роботи була створена найбільша в Словаччині і п'ята на території колишньої Чехословаччини колекція цих рослин. У 1989 році, коли І. Пішут залишив Музей, вона вже налічувала понад 67000 зразків лишайників та 38000 – мохів.

Іван Пішут почав популяризувати знання з ліхенології та заповідної справи від 1959 року, використовуючи для цього можливості Словацького ботанічного товариства. У 1984 році дослідник видав книгу «Загадковий зелений лишайник» («Záhadný zelený lišajník»), призначену для широкого загальночитачів, насамперед молоді. У ній автор в інтригуючій та доступній формі представив світ лишайників, цікаво розповів про особливості роботи ліхенолога. Книга швидко набула популярності і ввійшла до переліку літератури, обов'язкової для опрацювання кількома поколіннями студентів-ботаніків. Важливо, що в ній також обґрунтовувалася необхідність охорони лишайників та природи загалом.

Від 1967-го І. Пішут брав діяльну участь у заходах з охорони природи та створенні в країні заповідних територій. Дослідник також є співавтором Червоної книги криптогамних рослин Словаччини, підготував перший Червоний список лишайників Словаччини і долучився до розробки його наступних видань.

Результати вивчення лишайників різних гірських районів Словаччини представлені у понад 400 наукових публікаціях ювіляра. Іван Пішут досліджував лишайники в різних оселищах: від майже природних пралісових масивів до лісових територій, які зазнають значних антропогенних трансформацій. Він також доповнив відомості стосовно різноманіття лишайників Балканського півострова, Кавказу, Туреччини, Центральної Азії, Гренландії тощо.

Дослідник детально вивчав поширення представників родів *Collema* і *Cladonia* в Словаччині і поповнив знання про них, проаналізував

загрози щодо вразливих епіфітних видів, зокрема *Lobaria pulmonaria*.

У 1962 році І. Пішут уперше в Центральній Європі започаткував дослідження впливу поліютантів з ізольованих промислових об'єктів на лишайники, а в 1974 році – уперше в світовому вимірі почав вивчати дію магнієвих викидів на епіфітні лишайники.

Попри складнощі колишньої соціалістичної системи, в якій перебувала тодішня Чехословаччина, нав'язуване владою обмеження контактів із зарубіжжям, Іван Пішут зумів до 1989 р. налагодити широкі наукові зв'язки з дослідниками з Австрії (О. Бреус, Й. Пельт), Азербайджану (Ш. Бархалов), Великої Британії (Д. Хоуксворс, М. Сіворд, Т. Свінскоу), Білорусі (М. Томін), Данії (В. Альструп, С. Хрістенсен), Канади (І. Бродо, Й. де Слугер), Німеччини (А. Хенсен, Г. Хертель, О. Клемент, Й. Пельт), Норвегії (П. Йоргенсен, Х. Крог), Польщі (Я. Бистрек, К. Чижевська, З. Тоблевський, Й. Новак), Португалії (С. Таварес), Росії (К. Рассадіна), США (У. Кальберсон, Р. Еган, Т. Есслінгер, А. Еванс, Х. Імшаут, А. Шаде, У. Вебер), Угорщини (К. Вершеги), Уругваю (Г. Осоріо), Франції (Г. Клаузаде, К. Ру), Швейцарії (К. Шейдеггер), Швеції (О. Альборн, Г. Дегеліус, Р. Моберг, Л. Тібел), Японії (Й. Асахіна, Х. Кашівадані, С. Курокава) тощо.

Іван Пішут вибудував нішу для ліхенології в країні, невеликій за територією, однак напрочуд багатій за морфологічним і біологічним різноманіттям. Його гідний подиву ентузіазм дослідника, яскравий талант і невсипуща енергія сприяли розвитку ліхенології в сусідніх країнах, особливо в Чеській Республіці.

Незважаючи на глибоку обізнаність, науковий ступінь і численні публікації, І. Пішут не міг працювати на відповідній посаді та бути офіційним керівником студентських робіт через стандарти режиму, що існував у Словаччині до 1989 року. Однак його постійний пошук і винахідливість спонукали і наснажували студентів спеціалізуватися з мікології та ліхенології, піднімали її престиж, як важливої науки, в академічних установах і природоохоронних організаціях Словаччини та Чеської Республіки.

До 70-річчя від дня народження Івана Пішута вийшов спеціальний випуск журналу «Mycotaxon» «Центральноевропейські лишайники: різноманіття та загрози» (*Lackovičová A., Guttová A., Lisická E.*

& Lisoň P. (eds.) 2006. Central European lichens – diversity and threat (Dedicated to Ivan Pisut). – Mycotaxon Ltd., Ithaca. – 364 p.), що містив добірку праць фахівців із Німеччини, Польщі, Чехії, Естонії, Австрії та Словенії. Однак найбільше вражає те, що словацькі та чеські ліхенологи висловлювали вдячність І. Пішуту за розширення обрії світу ліхенології, за плідну наукову співпрацю впродовж десятиліть.

Свій ювілей І. Пішут зустрічає в гарному гуморі, сповнений творчих планів і нових задумів. Він уже давно на пенсії, та попри це, майже щодня буває в Інституті і жваво цікавиться всіма подіями, що тут відбуваються. Із занепокоєнням говорить про згасання інтересу молодих ботаніків до вивчення лишайників, зловоденні проблеми щодо підготовки фахівців у цій галузі, оскільки нині спостерігається гонитва за модерними молекулярними та комп'ютерними дослідженнями. Дуже приємно було почути розповідь ювіляра про відомого українського ботаніка Д.К. Зерова, якого Іван Пішут знав ще з 1970 року, коли Дмитро Костьович приїздив до Братислави на міжнародний ботанічний з'їзд. По багатьох роках, коли Іван Пішут був в експедиції в Узбекистані та Туркменістані і подорожував разом із водієм-українцем, він побачив, що українці дуже добре розуміють словацьку мову. Іван одразу ж пригадав візит Д.К. Зерова, коли в його присутності словацькі ботаніки проклинали російських солдатів, які в 1968 році принесли «свободу» на танках у Чехословаччину, що прагнула вивратися з-під «патронату» СРСР.

У розмові з директором Інституту ботаніки докторкою А. Гуттовою я обмовився про те, що хочу запитати у А. Лацковичової, де краще купити медичні препарати та деякі речі для доньки та дружини. І був приємно вражений її відповіддю: «Запитайте в Івана. Він у нас справжній Вчитель і в ліхенології, і в усіх питаннях життя».

Приєднуючись до численних привітань ювіляра від словацьких, чеських, польських, угорських колег, що пролунали на семінарі «Середньоевропейські лишайники – суміш біогеографічних елементів» 17 березня 2015 року (див. окреме повідомлення), зичимо Івану Пішуту міцного здоров'я, багато плідних років творчої праці, радощів від спілкування з колегами і нових відкриттів у царині ліхенології.

С.Я. КОНДРАТЮК



ЕКОЛОГІЯ ГРИБІВ. Рецензія: *Г.Л. Антоняк, З.І. Калинець-Мамчур, І.О. Дудка, Н.О. Бабич, Н.Є. Панас.* Екологія грибів. – Львів, 2013. – 628 с.

Монографія, що представлена науковій спільноті, є величезною за обсягом колективною роботою, викладеною на 628 сторінках і чудово ілюстрованою кольоровими додатками. Робота складається зі вступу, шести розділів і висновків. Перелік посилань налічує 3236 джерел, із яких 3022 латиницею.

Автори всебічно проаналізували результати сучасних досліджень у галузі екології грибів і висвітлили роль представників царства грибів як компонентів усіх типів екосистем.

Підкреслюючи унікальність грибів як організмів, здатних займати різні екологічні ніші, автори показали, що гриби спроможні колонізувати ті ніші, які недоступні для інших живих організмів, виконуючи тим самим надзвичайно важливі для довкілля функції.

У розділі 1 подана загальна характеристика царства Fungi, висвітлено таксономічне положення та морфологічні особливості грибів. Автори проаналізували сучасні підходи до класифікації та розподілу видів за трофічністю. Розглянули роль вторинних метаболітів грибів як хемодіаторів, за допомогою яких здійснюється обмін інформацією з іншими організмами і тим самим формується безліч екологічних зв'язків із іншими представниками біоти. Висвітлена роль біологічно активних речовин, що синтезуються грибами, як речовин, котрі забезпечують стратегії виживання та конкурентоспроможність цих організмів.

У розділі 2 проаналізовано сучасні наукові дані щодо взаємовідносин грибів із бактеріями в різних середовищах життя. Показана велика різноманітність зв'язків між цими групами організмів – від створення патологічних комплексів (для людини, тварин і рослин) до комплексів, у яких бактерії доповнюють функціонування симбіотичних грибів у мікоризному симбіозі, що надає рослинам змогу отримувати в природних умовах поживні речовини, котрі до цього були для них недоступними.

Детально розглянуто антагоністичні взаємовідносини між грибами та бактеріями, а в окремому підрозділі проаналізовано дані стосовно вивчення грибів і бактерій як чинників контролю чисельності патогенних мікроорганізмів.

Показано, що під час взаємодії гриби та бактерії спроможні утворювати біоплівки складної структури, котрі обумовлюють існування бактерій і мікроміцетів не як окремих клітин (організмів), а створюють угруповання, де стратегії виживання базуються на синергічних взаємовідносинах і метаболічній кооперації.

Найбільший за обсягом розділ 3 присвячений аналізу взаємовідносин грибів і рослин. Рослини, як продуценти органічної речовини, відіграють надзвичайно важливу роль у обігу речовин і енергії, але без інших компонентів екосистеми існування життя на планеті неможливе. Автори монографії детально проаналізували сучасні досягнення у вивченні взаємовідносин грибів і рослин у різних мікронішах.

У цьому розділі розглядається коренева зона рослин як екосистема, де внаслідок взаємовпливу метаболітів кореневої системи рослин і метаболітів грибів формуються такі умови, котрі створюють як комфортні, так і антагоністичні (паразитизм) відносини між двома компонентами системи. Детально проаналізовано відомості щодо вивчення грибів у фітосфері рослин. Використані дані світової науки з проблеми вивчення епіфітної мікобіоти, описані типи взаємовідносин грибів-епіфітів із рослинами та їх екологічне й практичне значення. Розглянуто сучасний масив інформації стосовно групи ендоефітних грибів і типів їхньої взаємодії з рослинами, а також роль ендоефітної мікобіоти в захисті рослин від комах-шкідників. Значну увагу автори приділили найновішим концепціям функціонування в екосистемах грибів-мікоризоутворювачів, детально висвітливши погляди на їхню роль у формуванні мікоризи різних типів. Наведені визнані у світовій екологічній науці класифікації мікоризи та показані особливості й типи мікоризних асоціацій, їхнє значення для довкілля загалом і для господарської діяльності людини зокрема.

Узагальнені сучасні дані щодо симбіозу лишайників. Охарактеризовано стан проблеми стосовно вивчення структурної організації лишайників, їхніх фізіологічних особливостей, продуктів вторинного метаболізму та локалізації їх у таломі. Розгля-

нуто екологічне значення вторинних метаболітів лишайників, яке полягає не лише у взаємовідносинах між організмами у середині талому, але й з компонентами біотичної та абіотичної природи.

Фітопатогенні гриби і роль, яку вони відіграють на антропогенно змінених територіях, зокрема в агроекосистемах, автори розглянули в окремому підрозділі. В ньому охарактеризовано основні групи грибів-патогенів та узагальнено дані останніх десятиріч щодо метаболічної відповіді рослин на дію цих грибів. У підрозділі наведено класичні описи основних хвороб рослин грибної етіології. Безперечно, важливим є той факт, що для окремих грибів-збудників поширених хвороб рослин розглядаються цикли їхнього розвитку. Автори цілком доречно зосередили увагу читачів на висвітленні останніх досягнень у дослідженнях фітотоксинів грибів і їхнього впливу на клітини рослин. Важливою в цьому підрозділі є узагальнена характеристика вторинних метаболітів грибів, які є фітотоксинами та мікотоксинами. Окремо проаналізовано сучасний стан і напрямки розвитку біологічного захисту рослин з використанням препаратів грибного походження.

На жаль, значення фітопатогенних грибів розглядається лише для агроекосистем і майже не проаналізована роль цих фітопатогенних організмів у природних екосистемах, де збудники хвороб рослин виконують функцію регулятора біологічної різноманітності фітоценозів, стримуючи поширення окремих видів рослин через зменшення їх насінної продуктивності.

Велику увагу в монографії приділено грибам-деструкторам рослинних решток у екосистемах. Автори подали огляд відомостей про роди тих грибів, представники яких беруть участь у розщепленні різних типів целюлози, пектину, лігніну й танінів. Проаналізовано значення грибів-деструкторів, що належать до різних екологічних груп. Детально розглянуто досягнення сучасної мікології в питанні щодо ролі групи ксилотрофних грибів у динаміці деструкції деревини. Особливе значення приділено моментам руйнації деревини комплексом видів ксилотрофних грибів. На основі аналізу останніх відомостей мікологічної літератури показано залежність стану лісового ценозу й інтенсивності обігу енергії (речовин) у ньому від видової різноманітності дереворуйнівних грибів.

Лісова підстилка розглядається авторами як окрема екосистема, що об'єднує фітоценоз і ґрунт. Враховуючи при розгляді лісової підстилки її біохі-

мічний склад і розподіл у ній органічних речовин, автори демонструють значення мікроскопічних грибів у лісових екосистемах. Зокрема, вони доводять, що обіг енергії та його інтенсивність залежать від комплексу мікроміцетів, які в різних шарах опаду руйнують целюлозу, лігнін, танін та інші залишки біомаси продуцентів.

У розділі 4 автори проаналізували великий обсяг сучасних наукових даних стосовно екологічних зв'язків грибів і грибоподібних організмів із представниками *Arthropoda*. Доведено, що гриби та грибоподібні організми утворюють із членистоногими як випадкові асоціації, так і вступають з ними в паразитичні відносини. В багатьох комах-ксилотрофів відзначено наявність пристосувань, за допомогою яких вони розповсюджують гриби. На прикладі мурах-листокорізів показано, що асоціації з грибами є складними та багатокомпонентними і далеко не всі складові цих асоціацій детально вивчені. Так, на жаль, не вистачає даних про екологічну суть стосунків між мураками й ендоефітними грибами, які у великій кількості розвиваються в листках рослин, що їх мурахи використовують у своїх «грибних садах». Відзначаючи своєрідний характер взаємовідносин між ентомопатогенними грибами та комахами, автори, спираючись на результати досліджень цього напрямку, відзначають, що механізми цих взаємовідносин вивчені недостатньо. Враховуючи те, що ентомопатогенні гриби є природними ворогами багатьох видів комах і кліщів, вони, відповідно, мають відігравати важливу роль у функціонуванні екосистем. У розділі згадується про окремі продукти контролю за чисельністю шкідників, для розробки яких поки що використовується доволі обмежена кількість ентомопатогенних видів грибів. Нам здається, що в даному випадку автори не підсумували всю наявну в науковій літературі інформацію про обмеження розвитку шкідників сільськогосподарських культур за допомогою біотичних засобів, які базуються на ентомопатогенних грибах.

У цьому ж розділі монографії розглянуто хижі гриби, які повсюдно розповсюджені на земній кулі, живуть на різних субстратах, але основним середовищем їхнього оселення є ґрунт. Ловильні апарати цих грибів утворюються, головним чином, за наявності тваринних субстратів. Стисло розглянута можливість використання нематофагових грибів для контролю за чисельністю нематод.

Підсумовуючи огляд взаємозв'язків грибів і безхребетних тварин, автори підкреслюють, що тро-

фічні зв'язки між грибами та безхребетними тваринами займають значну частку їх екологічних взаємодій. При цьому консументами або паразитами гриби виступають лише в обмежених випадках (вищезгадані хижі та ентомопатогенні гриби). Значно частіше плодові тіла, міцелій, спори переважної більшості видів царства *Fungi* виступають як харчовий продукт для безхребетних-міцетофагів.

У розділі 5 розглянуто взаємовідносини грибів із хребетними тваринами та людиною. Автори підкреслюють, що зв'язки ці багатогранні, а взаємини формуються різних типів. Гриби використовують макроорганізми як середовище для життя та джерело живлення, а макроорганізми (людина і тварини) використовують гриби як джерело харчування або вживають їх у господарській діяльності як продуценти лікарських препаратів, ферментів, вітамінів та інших біологічно активних речовин.

Автори стисло висвітлили результати, що накопичилися в мікологічних публікаціях упродовж останніх десятиліть стосовно хвороб хребетних тварин (риб, земноводних) і людини, а також узагальнили дані щодо вивчення анаеробних грибів-симбіонтів жуйних тварин. Особливо цінними в цьому розділі, на наш погляд, є зведені відомості про біологічно активні речовини грибів. Автори наголошують, що сьогодні лікарські гриби цінуються як унаслідок ефективності виготовлених із них традиційних ліків, так і через те, що завдяки відкриттю в них імуномодуючої дії на організм людини вони стали джерелом нового класу продуктів, виробництво яких постійно зростає.

У розділі 5 наведено та проаналізовано сучасні дані щодо грибів-продуцентів антибіотиків і подано характеристику основних видів антибіотиків, які синтезуються грибами. Описані грибні токсини (мікотоксини), наведені сучасні дані стосовно структури та властивостей цієї групи сполук, зокрема афлатоксинів, фумонізидів, трихотетенів, охратоксинів, ергоалкалоїдів тощо. Узагальнено досвід щодо запобігання розповсюдженню токсигенних грибів і продуктів їхньої життєдіяльності (мікотоксинів), принагідно описані симптоми мікотоксикозів. На завершення розділу охарактеризовано основні токсичні компоненти грибів-макроміцетів.

Заключний розділ монографії, шостий, присвячений еколого-географічним особливостям поширення грибів у природі. Узагальнені результати мікологічних досліджень стосовно розповсюджен-

ня ґрунтових мікроміцетів у різних географічних зонах і певних типах ґрунту, а також розглядається феномен зональності в розповсюдженні грибів-макроміцетів. Тут висвітлені також дані відносно еколого-адаптаційного потенціалу грибів до різних факторів середовища (температура, світло, Ph, іонізуюча радіація, важкі метали та ін.). Описано й охарактеризовано різні екотопи грибів і грибоподібних організмів, зокрема їхня приуроченість до низки екстремальних місцевостей, таких, як напівпустелі та пустелі, арктична й альпійська тундри, а також розглянуто аспекти їхнього екологічного значення.

Цей важливий розділ містить багато цінних положень щодо впливу різних факторів середовища на поширення грибів у різних природних зонах і локалітетах. Є навіть спроба розглянути розподіл грибів за екологічними групами, які пов'язані з еконішами грибів. Проте чомусь у цьому розділі автори вважали за потрібне розмістити стислі відомості лише про водні гриби. Не можна зробити закид, що в монографії немає згадки про інші екологічні групи: в різних розділах є відомості про фітопатогенні, мікоризні, ксилотрофні гриби. Водночас нам не вдалося виявити в монографії екологічних груп гумусових сапротрофів, карботрофів, копротрофів, мікотрофів, не розглянуто як специфічну еконішу грибів філосферу (філоплану) рослин тощо. Проте це зауваження не применшує значення рецензованої монографії; автори мають вважати його за пораду, яку слід врахувати при підготовці наступного видання цієї дійсно всеохоплюючої енциклопедії з проблем екології грибів.

Монографія «Екологія грибів», у якій висвітлені майже всі аспекти їх екологічних особливостей, має велику наукову та практичну значущість для багатьох напрямків наукової діяльності в галузі ботаніки, мікології, екології, фітопатології, медицини, а також для підготовки фахівців за згаданими спеціальностями. Рецензована монографія максимально насичена сучасними мікологічними знаннями, вдало проілюстрована, добре відредагована, відзначається високою поліграфічною якістю. Слід підкреслити, що книга є першим україномовним виданням з екології грибів. Не викликає сумнівів, що вона буде цікавою і надзвичайно корисною як для викладачів і студентів, так і для науковців, котрі здійснюють дослідницьку роботу в галузі природничих наук і медицини.

О.М. СЛЮСАПЕНКО

Ця книга, поза всякими сумнівами, — справжній подарунок для будь-якого любителя грибів, — як професіонала, так і простого грибника. Вже багато років в Україні не виходило у світ хороших науково-популярних посібників про гриби, а, між тим, потреба в них була, і неабияка. Усі ми добре знаємо, якою проблемою в нашій країні є велика кількість отруєнь грибами, а на початку 90-х років вона сягала практично катастрофічних масштабів. Причиною цього була, перш за все, неосвіченість населення стосовно грибів. Одним із основних засобів боротьби з мікологічним нещастям є, безумовно, видання відповідних посібників, написаних гарною доступною мовою та добре проілюстрованих. Можна із задоволенням зазначити, що ця книга цілком відповідає таким критеріям.

Книга складається із 12 розділів, перші чотири з яких («Від авторів», «До опису основних груп грибів», «Важливі ознаки для визначення грибів» та «Умовні позначення») можна вважати вступною частиною, де автори знайомлять читача з основними термінами та поняттями мікології, доступно розповідають про систематику грибів і грибоподібних організмів, пояснюють особливості та тонкощі визначення грибів за зовнішніми ознаками. Крім того, тут наведено список пояснювальних піктограм (до речі, дуже виразних і зручних), які використовуються надалі в тексті посібника.

Наступні три розділи («Слизовики (відділ *Mucormycota*)», «Сумчасті гриби (відділ *Ascomycota*)» та «Базидієві гриби (відділ *Basidiomycota*)»), власне, і становлять основну частину книги. Саме тут наведена вся необхідна для визначення гриба інформація та інші наукові дані, а також просто цікаві факти, які автори вважали за доцільне розповісти читачеві. Слід відразу ж сказати, що вся ця інформація скомпонована дуже вдало та дотепно і не лише приємна для ока (що теж важливо), але й зручна для засвоєння. Взагалі мушу сказати, що посібник чудово оформлений, з високим рівнем поліграфії та майстерним дизайном. Книга має чудовий вигляд, її приємно тримати в руках, а найголовніше — нею зручно користуватися, у тому числі й дилетанту.

Про кожний гриб наведено всю необхідну інформацію. Вгорі сторінки вказана латинська назва гриба та назва родини, до якої він належить, нижче — українська та російська назви, а також набір найбільш розповсюджених народних назв цього виду, що побутують в Україні. Далі розташовані опис гриба з мікро- та макроскопічними ознаками, дані про його розповсюдження, види-двійники, їстівність, часто додатково наведено кілька рецептів приготування гриба (автори наголошують, що всі вони випробувані на собі), а також різні цікаві наукові факти стосовно описаного виду, наприклад, про його лікувальні властивості. Все це супроводжується кількома кольоровими фотографіями чудової якості та, що найприємніше, зробленими самими авторами або їх колегами. Внизу сторінки розташована табличка, яка вказує період плодоношення гриба по місяцях. Залежно від виду, вся ця інформація займає від однієї до трьох сторінок.

Далі йдуть допоміжні розділи книги: «Цікаво про гриби», «Література», «Алфавітний покажчик українських назв видів грибів», «Алфавітний покажчик російських назв видів грибів» і «Алфавітний покажчик латинських назв видів грибів». У першому з них автори зібрали деякі цікаві факти щодо грибів, котрим не знайшлося місця в попередніх розділах, а про решту немає сенсу розповідати в подробицях, оскільки вони типові для книг такого роду, а їх зміст повністю відображений у заголовках.

Загалом рецензований атлас-посібник є, безумовно, визначним досягненням обох мікологів, і їм є чим пишатися. Книга написана та видана на світовому рівні, і нею могло б гордитися будь-яке європейське видавництво. Це — прекрасний продукт і я щиро радий його появи в Україні. Поза всяким сумнівом, ця книга — чудове придбання для будь-якого любителя грибів: як школяра, так і дорослого. Вона є добрим посібником для шкіл, гарним польовим визначником, хорошою популяризаторською працею.

Чи є в цієї книги недоліки? Так, адже й на сонці є плями, а в тексті цієї справді чудової книги є деякі похибки, втім, не фатальні. По-перше, хочу звернути увагу на «Зміст». Він не повністю відпо-

відає реальному поділу книги на розділи. Їх назви в кількох випадках не збігаються з такими в тексті книги, а вказівки на сторінки іноді не відповідають дійсності. Наприклад, другий розділ у «Змісті» має назву «Умовні позначення» і починається він із 5-ї сторінки, а в тексті книги з п'ятої сторінки починається розділ «До опису основних груп грибів», тимчасом як «Умовні позначення» розташовані на 14 сторінці. Ну, а розділ «Важливі ознаки для визначення грибів» у «Змісті» взагалі не вказаний. Таке враження, що «Зміст» стосувався якоїсь попередньої версії книги, а надрукували зовсім іншу. Крім того, у двох випадках у «Змісті» неправильно надруковане слово покажчик (як «показжик»). Ще одне моє зауваження стосується систематики. Види родів *Coprinellus* і *Coprinopsis*

віднесені авторами до родини *Agaricaceae*, тоді як насправді вони належать до родини *Psathyrellaceae*. Навіть якби була використана більш рання система порядку *Agaricales*, це була б родина *Coprinaceae*, а не *Agaricaceae*. Проте для більшості аудиторії, якій адресована книга, ця неточність не матиме особливого значення. Слід зауважити, що, згідно з особистим коментарем одного з авторів, книга користується попитом (це й не дивно), і видавництво час від часу друкує додаткові тиражі. Можливо, в одному з них ці помилки можна виправити? Загалом же виявлені недоліки не применшують значення цієї чудової книги та не псують загального доброго враження від неї.

М.П. ПРИДЮК

«ENVIRONMENTAL & SOCIO-ECONOMIC STUDIES» – НОВИЙ ПОЛЬСЬКИЙ АНГЛОМОВНИЙ ЖУРНАЛ ВИВЧЕННЯ ДОВКІЛЛЯ

Бурхливий розвиток досліджень, які стосуються змін навколишнього середовища на різних етапах економічного розвитку суспільства, та поява їх нових напрямків, зокрема щодо різних форм взаємодії між людиною і природним середовищем, потреба у швидкому обміні інформацією між фахівцями різних напрямків зумовила появу численних періодичних видань різного рангу. Серед великої кількості журналів, що вийшли друком протягом останніх років, на увагу заслуговує й новий польський англomовний часопис «Environmental & Socio-economic Studies», який видається факультетом наук про Землю Сілезького університету в Катовіцах із 2013 року. Відомо, що Сілезія – промисловий регіон Польщі з розвинутою вугільною та металургійною галузями економіки. Тому питання охорони природи та екологічної ситуації в містах надзвичайно актуальні. У м. Катовіце, центрі Сілезького воєводства, до речі, місті-побратимі Донецька, в 1968 році було засновано Сілезький університет, де плідно працюють фахівці-біологи, зокрема й ті, які розв'язують енвіроментальні проблеми.

У складі редакційної колегії журналу – фахівці різних напрямків: географи, екологи, ботаніки, що дає змогу обговорювати на сторінках цього часопису широке коло питань. Головний редактор журналу – професор Рената Дуляс (Renata Dulias) із Сілезького університету – фахівець із фізичної географії, геоморфології, антропогенної денудації. Вона відома дослідженнями, що стосуються ландшафтного планування та рекультивації постіндустріальних земель. Її заступниками є чотири тематичні редактори, які відповідають за публікації певного напрямку досліджень. Зокрема, редактором наук про життя є доктор габілітований, професор – Барбара Токарська-Гузик (Barbara Tokarska-Guzik), знаний ботанік і еколог, біогеограф, дослідник синантропної флори Польщі, завідувач кафедри біології та охорони навколишнього середовища Сілезького університету. Загальновідомими є її публікації, що стосуються урбанofлори Катовіце та фітоінвазій. Редактором екологічного напрямку є доктор габілітований Адам Ростаньські (Adam Rostański) – еколог, біолог, професор кафедри ботаніки та охорони навколишнього середовища й завідувач Гербарію *KTU*.

Він відомий працями з систематики, хорології, мікроеволюції рослин, промислової ботаніки. Професор, доктор габілітований Іренеуш Малик (Ireneusz Malik) і доктор габілітований Марія Ткоц (Maria Tkocz) очолюють географічні напрямки. Секретарі журналу – Адам Гібшер (Adam Hibszer) і Ярослав Бадера (Jarosław Badera). Членами редакційної колегії є фахівці з Індії, Німеччини, Румунії, Угорщини, Мексики, Великої Британії, України тощо. Крім згаданих вище ботаніків, членами редакційної колегії є також Ян С. Трумен (Jan S. Tueman) із університету Вулверхемптон (Велика Британія) та Мирослав Шевера з Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України.

Журнал публікує статті про результати оригінальних досліджень, огляди та короткі повідомлення за напрямками:

- вплив людини на навколишнє середовище;
- біомаркери, що використовуються для моніторингу навколишнього середовища;
- урбоекологія;
- ландшафтознавство та міське планування;
- охорона навколишнього середовища та відновлення природи;
- екологічний менеджмент;
- ріст міста, умови життя людей в них і соціальні конфлікти;
- рекултивация постіндустріальних і постгірничовидобувних районів;
- конфлікти довкола використання природних ресурсів;
- сталий розвиток;
- юридичні аспекти охорони навколишнього середовища та територіального планування;
- екологічна освіта.

Українським ботанікам особливо цікавими будуть опубліковані в часописі такі статті: «Extinct and endangered species in the vascular plant flora of Strzelce Opolskie (Southern Poland)» Л. Фольцика та А. Урбіша (2013), «A new lowland locality for the mountain plant *Streptopus amurensis* (L.) DC. (Silesian voivodeship, Southern Poland)» А. Ростанського зі співавторами (2013), «Macrophytes in the assessment of river ecological condition on the example of Pszczynka River (Silesian Upland)» Е. Серки та

А. Томчака (2013), «An assessment of urban habitat contamination with selected heavy metals within the city of Katowice using the common dandelion (*Taraxacum officinale* Web.) as a bioindicator» А. Дегурської (2013).

Надзвичайно цікаві статті, присвячені проблемі інвазій чужорідних видів рослин, яка дуже гостро стоїть і в Україні. Це такі стаття, як «Management of invasive plant species in the valley of the River Ślepiotka in Katowice – the example of the REURIS project» М. Фрелиха і Ф. Бзденги (2014) та «Identifying and ascribing the relative significance of introduction pathway for non-native plants into Iceland» П. Васовича. У номерах часопису за 2014 рік опубліковані також матеріали Е. Серки та С. Капчинської – «Participation of *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth in plant communities of the River Bytomka valley in terms of its biomass use in the power industry» та А. Ростанського – «Intentional introduction of *Biscutella laevigata* L. on the post-flotation lead-zinc ore spoil heap in Piekary Śląskie (Upper Silesia, Southern Poland)».

Приємно відзначити, що в останньому номері журналу за минулий рік опубліковані дві статті українських ботаніків – С. Жигалової, О. Футорної, А. Леванця (2014) «Micromorphological study (ultrastructure of lamina surface, seed, ultrastructure of pollen grains) of *Gladiolus* L. species (*Iridaceae* Juss.) of Ukrainian flora» та В. Небесного, А. Гродзинської (2014) «Assessment of technogenic pollution of Kyiv (Ukraine) with spectral reflectal characteristics of *Tilia cordata* Mill. (*Tiliaceae*) leaves».

Періодичність журналу – чотири номери на рік. У 2013–2015 рр. видано дев'ять номерів журналу.

Журнал публікується в електронному варіанті (pdf-формат); зі змістом номерів і повнотекстовими файлами статей можна ознайомитися на сайті: www.environ.ses.us.edu.pl. Тут же розміщені ті напрямки наукових досліджень, за якими редакція приймає рукописи, а також правила для авторів, склад редакційної колегії, форма для рецензії.

Побажаємо ж успіхів новому часопису, а редакційній колегії – натхнення та великої кількості цікавих статей.

О.О. КУЧЕР



**НАУКОВА КОНФЕРЕНЦІЯ, ПРИСВЯЧЕНА ФРАНЦУЗЬКОМУ БОТАНІКУ Ж.Е. ЖІЛІБЕРУ
(25 – 26 вересня 2014 р., м. Варшава, Польща)**



Жан Еммануель Жілібер
(1741–1814)

Портрет Ж.Е. Жілібера роботи М. Салліна (копія з книги: Ж.Е. Жілібер, *Abrégé du système de la nature de Linné*, Ліон, 1802).

Portrait of J.E. Gilibert by M. Sallin (copy from: J.E. Gilibert, *Abrégé du système de la nature de Linné*, Lyon, 1802)

Наприкінці вересня 2014-го в столиці Польщі відбулася урочиста конференція «Жан Еммануель Жілібер (1741–1814) і його роль у розвитку природознавства у Вільнюському університеті». Історики та біологи з Польщі, Франції, Литви й України вшанували пам'ять французького медика і натураліста, двохсотріччя з дня смерті якого минуло торік. Постає цього дослідника природи маловідома вітчизняній науковій спільноті, але саме Ж.Е. Жілібер відіграв помітну роль у становленні медицини, ботаніки, зоології, геології, етнографії в Східній Європі наприкінці XVIII ст. Отож литовці, поляки та білоруси по праву вважають його батьком низки наукових шкіл. Творчий доробок Ж.Е. Жілібера – це понад 160 друкованих праць, три ботанічні сади, колекції мінералів, препаратів, опудал, гербарії. Він організував й очолював Королівську медичну школу в Гродно та медичний факультет Головної школи Великого князівства Литовського, учні яких зробили гідний внесок у поширення європейської освіти на теренах від Балтики до Чорномор'я. Всі

ці матеріальні та духовні надбання вченого дотепер залишаються об'єктом прискіпливого вивчення істориків, медиків, ботаніків, зоологів і педагогів.

Ініціаторами міжнародної конференції виступили Варшавське наукове товариство та Інститут історії науки імені Л. і А. Біркенмаєрів Польської академії наук (ПАН). Завдяки злагожденій роботи організаційного комітету на чолі з проф. Х. Ліхоцькою впродовж двох насичених днів понад 60 учасників форуму заслухали й обговорили 11 доповідей, де викладені новітні результати досліджень біографії та наукової спадщини Ж.Е. Жілібера.

На врочистому відкритті з вітальним словом до учасників конференції звернувся директор Інституту історії науки ПАН проф. Л. Заштовт. Він виголосив пленарну доповідь «Ж.Е. Жілібер та французькі вчені в Польщі та Литві в 1770–1780 рр.», яку підготував почесний гість конференції, відомий французький фахівець з історії Польщі та України, проф. Д. Бовуа, котрий через страйк авіаліній Air France не зміг дістатися Варшави. В його проєкті проаналізовано вплив французької культури, а саме ідей Просвітництва, на польське суспільство середини XVIII ст. Відзначено, що поєднання безпосередніх контактів польських і французьких мислителів, науковців і митців розширило обрії світосприйняття і серед тогочасної польської аристократії та шляхти. Саме на цьому ґрунті в 1773 р. постала Комісія з питань народної освіти (Komisja Edukacji Narodowej), яка відіграла чільну роль у поширенні наук і писемності на польських, литовських, білоруських та українських землях. Автор на яскравих і переконливих прикладах висвітлив діяльність проф. Ж.Е. Жілібера як активного носія ідей Просвітництва, зокрема для історії Польської держави, та виокремив важливі віхи у вивченні його наукової спадщини.

На конференції оприлюднені результати досліджень, які стосувалися становлення та розвитку університетської освіти на польсько-литовських землях. Так, проф. К. Бартніцька, фахівець з історії освіти й науки, висвітлила становище європейських університетів на зламі XVIII і XIX ст.

Вона акцентувала увагу на економічних, політичних і соціальних умовах, в яких функціонували вищі навчальні заклади тогочасної Речі Посполитої та Великого князівства Литовського і де довелося розпочати свою працю Ж.Е. Жілібера, котрий прибув у Гродно в 1775 р. на запрошення короля Станіслава Августа Понятовського. Доповідь історика Варшавського університету д-ра Я. Камінської була присвячена розвитку Головної школи Великого князівства Литовського, створеної після реформування в 1781 р. єзуїтської Вільнюської академії. Авторка зосередила увагу слухачів на постаті ректора Школи – відомого європейського астронома та математика Мартина Почобута-Одлянницького. Саме він для заснування медичного факультету у підпорядкованому йому закладі запросив у ті часи проф. Ж.Е. Жілібера.

У спільній доповіді литовських та українських ботаніків – д-ра А. Скрідайла, д-ра С. Жілінскайте (Вільнюський ботанічний сад, Литва) та канд. біол. наук Н. Шиян (Інститут ботаніки НАН України) – «Ж.Е. Жілібер і Вільнюський ботанічний сад: новини з архівів» оприлюднені результати наукових розвідок, проведених в архівах Вільнюського (Литва) та Геттінгенського (Німеччина) університетів, а також досліджень єдиної відомої нині гербарної колекції французького натураліста, яка зберігається в Києві в Національній гербарії України (КН) – Гербарії Інституту ботаніки НАН України. Віднайдені документи містять відомості про діяльність проф. Ж.Е. Жілібера зі створення ботанічного саду у Вільнюсі та про тогочасний склад цієї колекції. Відтак Н. Шиян представила розгорнуту презентацію, присвячену стану збереження, дослідження та функціонування збірки зразків Ж.Е. Жілібера в Гербарії КН, а також репрезентувала каталог цієї колекції – «Гербарій Жана Еммануеля Жілібера» (автори – Н.М. Шиян, Л.В. Зав'ялова, О.М. Оптасюк), який нещодавно з'явився друком у Києві. Логічним продовженням попередніх виступів стала доповідь наукового співробітника Інституту ботаніки Природодослідного центру Литви, фахівця з історії біології, д-ра А. Ріцкієне: «Внесок Ж.Е. Жілібера у вивчення флори Литви».

Науковий співробітник Національного природничого музею м. Парижа (Франція) д-р П. Дашкевич, який є знаним біографом французького натураліста, у презентації «Ж.Е. Жілібер – життя і праця у світлі листування та документів епохи» оприлюднив низку документів і листів другої половини XVIII ст. з архівів міст Монпельє, Ліона та Парижа.

Результат його копітких архівних студій останніх років дав змогу на основі цих історичних джерел окреслити ширше коло наукових зв'язків ученого, уточнити деякі факти його біографії.

Проф. В. Гренбецька – відомий польський історик науки, дослідник Вільнюської (Литва) та Кременецької (Україна) наукових шкіл – присвятила свій виступ дидактичним поглядам Ж.Е. Жілібера на викладання медицини та курсу природничих наук у Головній школі Великого князівства Литовського.

Жвавий інтерес слухачів викликала доповідь «Зубри, медвежі та інші ссавці у працях Ж.Е. Жілібера» д-ра Т. Самойлика з Інституту біології ссавців ПАН у Біловезі (Польща). Він виклав результати вивчення зоологічних праць французького вченого, проаналізував описи і малюнки звірів, які містяться в досліджених роботах. Зокрема вказав на їхню досконалість і точність, обумовлену тим, що тварин для вивчення Ж.Е. Жіліберу відловлювали спеціально найняті для цього єгері. Так, опис зубра є настільки довершеним, що саме його навів Ж.-Л. де Бюффон у «Histoire naturelle» (1749 – 1789). Доповідач окремо спинився на помилках, неточностях і відвертих міфах щодо поведінки і використання деяких тварин (бобра, лисиці, борсука та ін.), які потрапили на сторінки опублікованих праць.

Історик ботаніки д-р П. Келер з Інституту ботаніки Ягеллонського університету (м. Краків, Польща) ознайомив слухачів із результатами пошуків друкованих праць Ж.Е. Жілібера у бібліотеках Польщі та станом їхньої збереженості.

Підсумовуючи роботу конференції, відзначимо високий рівень її організації та проведення. Організаційному комітетові вдалося зібрати більшість фахівців, які досліджують біографію і творчий спадок Ж.Е. Жілібера. Варшавська зустріч не лише сприяла оприлюдненню новітніх напрацювань учених у цій царині, а й подарувала безцінні години безпосереднього спілкування, обміну думками, плідних дискусій між науковцями, які почасти були знайомі лише за листуванням.

Попри обмеженість у часі, робоча частина конференції була вдало доповнена екскурсією до «жіночої аптеки» – Музею фармації імені Антоніни Лесневської, де зберігається старовинний аптечний посуд та інвентар, машинки для виготовлення таблеток, перколятори, численні стародруки тощо. Варшава ж потішила гостей чудовими осінніми днями.

Н.М. ШИЯН

ЦЕНТРАЛЬНОЄВРОПЕЙСЬКІ ЛИШАЙНИКИ – СУМІШ БІОГЕОГРАФІЧНИХ ЕЛЕМЕНТІВ

Міжнародний ліхенологічний семінар

(17 березня 2015 р., м. Братислава, Словаччина)

CENTRAL EUROPEAN LICHENS – A BLEND OF BIOGEOGRAPHICAL ELEMENTS

The International Lichenological Seminar (17 March 2015, Bratislava, Slovakia)

17 березня 2015 р. в Інституті ботаніки Словацької академії наук у Братиславі відбувся Міжнародний ліхенологічний семінар «Центральноевропейські лишайники – суміш біогеографічних елементів», присвячений 80-річчю від дня народження відомого словацького ліхенолога, активного діяча в царині охорони природи доктора Івана Пішута.

Спочатку був задум провести семінар лише для словацьких колег і близьких друзів ювіляра з кількома запрошеними науковцями з сусідньої Чеської Республіки. Однак велике зацікавлення в такому зібранні ліхенологів Чехії, Польщі, Угорщини та України перетворило його на поважний міжнародний форум. Семінар був організований Інститутом ботаніки Словацької академії наук (САН) і робочою групою *Cladonia* секції систематичної ботаніки та геоботаніки Словацького ботанічного товариства САН.

Від Інституту ботаніки САН учасників засідання привітала директор установи докторка А. Гуттова.

І. Лішка (Чеська Республіка) в дуже приязній атмосфері висвітлив основні етапи життя і наукової діяльності І. Пішута, ілюструючи їх великою кількістю якісних фотографій зі студентських років у Братиславі та Празі, цікавими подіями з експедицій, дослідницьких пошуків ювіляра в Словацькому національному музеї в Братиславі (загальноприйняте скорочення гербарію – *BRA*) та в Інституті ботаніки САН (загальноприйняте скорочення гербарію – *SAU*).

Серед запрошених лекторів С.Я. Кондратюк (Україна) ілюстрував низку нових лишайників, описаних за останні роки з теренів Східної Європи, Середньої та Східної Азії, акцентував увагу на високому розмаїтті ендемічних таксонів у Східній Азії, а також детально спинився на таксономічних ознаках нового роду лишайників *Ivanpisutia*, описаного на честь ювіляра.

А. Гуттова (Словаччина) ознайомила учасників семінару з низкою представників різних фітогеографічних елементів у ліхенофлорі Словаччини,



Іван Пішут із музейним експонатом *Cladonia*, власноруч виготовленим чеським ліхенологом Й. Галдою

Ivan Pišut with a museum exhibit of *Cladonia* made by Czech lichenologist J. Halda

детально проаналізувала зміни щодо їхнього поширення в країні за останні десятиліття. Е. Фаркаш і Л. Льюкош (Угорщина) продовжили обговорення представників вказаних фітогеографічних елементів ліхенофлори на території Угорщини. Л. Слива та У. Бельчик (Польща) в доповіді «Сучасні ліхенологічні дослідження в Польських Карпатах – джерело біогеографічних даних» наочно продемонстрували зміни ліхенофлори регіону за останні роки. З. Паліце (Чеська Республіка) детально охарактеризував сучасні відомості щодо поширення представників найрідкісніших фітогеографічних елементів ліхенофлори своєї країни.

Окрім того, з короткими повідомленнями виступили Й. Галда (Чеська Республіка) – «Цікаві знахідки лишайників із Південної Моравії»; М. Сінігла та Л. Льюкош (Угорщина) – «Нові місцезнаходження охоронюваних видів роду *Cetraria* в горах Баконі»; Н. Варга та Е. Фаркаш – «Нові флористичні знахідки ліхенофільних грибів в Угорщині»; М. Бачкор (Словаччина) – «Лишайники як модельні організми в біологічних та екологічних дослідженнях»; О. Пекса та Я. Стейнова (Чеська Республіка) – «Біогеографія фотобіонтів роду *Asterochloris* зі спеціальною увагою до європейського поширення»;

© С.Я. КОНДРАТЮК, 2015



Учасники Міжнародного семінару ліхенологів
Participants of the International workshop of lichenologists

Б. Біро, А. Шабо та Е. Фаркаш (Угорщина) – «Ревізія хімічних ознак, біорізноманіття, біогеографія у вивченні лишайників роду *Cetrelia*».

Атмосфера засідання була надзвичайно доброзичливою і творчою. Доповідачі, всі запрошені учасники висловлювали найщиріші та найкращі побажання глибоко шанованому ювілярові – Івану Пішуту.

Користуючись нагодою, автор цих рядків висловлює щире подяку докторам А. Гуттовій та А. Лацковичовій за дружню підтримку та допомогу як в оформленні документів щодо візиту до Інституту ботаніки САН, так і за виявлену ними гостинність і люб'язність.

С.Я. КОНДРАТЮК

СОДЕРЖАНИЕ

Геоботаника, экология, охрана растительного мира

- Устименко П.М., Дубына Д.В. Кодекс фитоценотаксономической номенклатуры Украины (проект) 103
- Небесный В.Б., Гродзинская А.А. Оценка техногенного загрязнения г. Киева по спектральным отражательным характеристикам листьев *Tilia cordata* (*Tiliaceae*) 116

Сосудистые растения: систематика, география, флора

- Ильинская А.Ф. Спектры морфологических признаков *Brassicaceae* s. l.: соцветие, цветок 122
- Вантюх И.В. Мониторинг ресурсов *Arnica montana* (*Asteraceae*) на территории Украинских Карпат 135

Флористические находки

- Тареев А.С., Гелюта В.П. Новая находка *Betula obscura* (*Betulaceae*) на территории Центрального Полесья Украины 144

Споровые растения и грибы

- Леонтьев Д.В. Перспективы создания филогенетической системы миксомицетов (*Muxogastrea*) 147
- Капец Н.В., Плескач Л.Ю., Попова Л.П., Федоренко Н.М., Литовинская А.В., Шершова Н.В., Кондратюк С.Я. Новые для Украины и редкие виды лишайников и лихенофильных грибов 156

Физиология, анатомия, биохимия, клеточная и молекулярная биология растений

- Васюк В.А., Веденичева Н.П., Косаковская И.В. Цитокинины и гиббереллиноподобные вещества в онтогенезе *Equisetum arvense* 164
- Козеко Л.Е., Овчаренко Ю.В. Динамика структурно-функциональной адаптации *Sium latifolium* (*Apiaceae*) при затоплении корневой системы 172
- Булавин И.В. Анатомия и ультраструктура корней *Arabidopsis thaliana* в культуре *in vitro* под действием клиностагирования 180

Юбилейные даты

- Кондратюк С.Я. Всемирно известный лихенолог (к 80-летию известного словацкого лихенолога доктора Ивана Пишуга) 186

Рецензии и новости литературы

- Слюсаренко О.М. Экология грибов. Рецензия: Г.Л. Антоняк, З.И. Калинец-Мамчур, И.А. Дудка, Н.О. Бабич, Н.Е. Панас. Экология грибов. – Львов, 2013. – 628 с. 188
- Придюк Н.П. Грибы Украины. Рецензия: Сухомлин М.М., Джаган В.В. / Грибы Украины: Атлас-справочник / Под ред. В.П. Гелюты. – Киев: KM Publishing, 2013. – 224 с. 191
- Кучер О.О. «Environmental & Socio-economic Studies» – новый польский англоязычный журнал. 192

Хроника

- Шиян Н.М. Научная конференция, посвященная французскому ботанику Ж.Э. Жилиберу (25–26 сентября 1914 г., г. Варшава, Польша) 194
- Кондратюк С.Я. Центральноевропейские лишайники – смесь биогеографических элементов. Международный лихенологический семинар (17 марта 2015 г., г. Братислава, Словакия) 196

CONTENTS

Vegetation Science, Ecology, Conservation

- Ustymenko P.M., Dubyna D.V.* The Code of Phytocoenological Nomenclature of Ukraine (draft) 103
- Nebesnyi V.B., Grodzynska G.A.* An assessment of industrial pollution of Kyiv with the spectral reflection of leaves of *Tilia cordata* (Tiliaceae) 116

Vascular Plants: Taxonomy, Geography and Floristics

- Ilynska A.P.* The range of the morphological features of *Brassicaceae* s. l.: inflorescence, flower 122
- Vanjuh I.V.* The monitoring of resources of *Arnica montana* L. (Asteraceae) in the Ukrainian Carpathians 135

Floristical Finding

- Tarieiev A.S., Heluta V.P.* A new record of *Betula obscura* (Betulaceae) from Central Polissya of Ukraine 144

Non-vascular Plants and Fungi

- Leontyev D.V.* The prospects and perspectives of the phylogenetic system of myxomycetes (*Myxogastrea*) 147
- Kapetz N.V., Pleskach L.Yu., Popova L.P., Fedorenko N.M., Litovynska A.V., Shershova N.V., Kondratyuk S.Ya.* New to Ukraine and rare species of lichen-forming and lichenicolous fungi 156

Plant Physiology, Anatomy, Biochemistry, Cell Biology and Molecular Biology

- Vasjuk V.A., Vedenicheva N.P., Kosakivska I.V.* Cytokinins and gibberellins in ontogenesis of *Equisetum arvense* 164
- Kozeko L.Ye., Ovcharenko Yu.V.* Dynamics of structural and functional adaptation of *Sium latifolium* (Apiaceae) to root flooding 172
- Bulavin I.V.* *In vitro Arabidopsis thaliana* root anatomy and ultrastructure under clinorotation 180

Jubilee Dates

- Kondratyuk S.Ya.* A worldwide known lichenologist (80th Anniversary of the famous Slovak lichenologist, Dr Ivan Pišút) . . . 186

Reviews

- Slusarenko O.M.* Review: G.L. Antonyak, Z.I. Kalynets-Mamchur, I.O. Dudka, N.O. Babych, N.E. Panas. Ecology of fungi. – Lviv, 2013. – 628 p. 188
- Prydiuk M.P.* Review: M.M. Sukhomlyn, V.V. Dzhagan. Fungi of Ukraine: Illustrated Handbook / Ed. V.P. Heluta. – Kyiv: KM Publishing, 2013. – 224 p. 191
- Kucher O.O.* «Environmental & Socio-economic Studies», a new Polish English-language journal 192

News and Views

- Shiyan N.M.* The Scientific Conference dedicated to the French botanist J.E. Gilibert (23–25 September 2014, Warsaw, Poland) 194
- Kondratyuk S.Ya.* Central European lichens – a blend of biogeographical elements. The International Lichenological Seminar (17 March 2015, Bratislava, Slovakia) 196

Звягінцева К. О. Анований конспект урбанofлори Харкова / Наук. ред. М. В. Шевера. — Харків: Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна, 2015. — 96 с.

Zvyagintseva K. O. An annotated checklist of the urban flora of Kharkiv / Sci. Ed. M. V. Shevera. — Kharkiv: V. N. Karazin Kharkiv National University, 2015. — 94 p.

Конспект урбанofлори Харкова, що налічує 1094 види судинних рослин з 512 родів та 116 родин, складено на основі оригінальних даних, критичному опрацюванні колекцій Гербаріїв *KW*, *CWU*, *DNZ* і літературних даних. Для кожного виду подано відомості з біоморфології, екології та географії, зазначено ступінь гемеробії, приуроченість до зон міста, охоронний статус, а для видів адвентивної фракції флори також хроноелемент, ступінь натуралізації та спосіб занесення.

Для ботаніків, екологів, працівників природоохоронних та фітокарантинних служб, викладачів та студентів вишів.

Український ботанічний журнал, т. 72, № 2, 2015. Національна академія наук України. Інститут ботаніки імені М. Г. Холодного. Науковий журнал. Заснований у 1921 р. Виходить один раз на два місяці. (Українською, російською та англійською мовами.) Головний редактор С. Л. Мосякін

Украинский ботанический журнал, т. 72, № 2, 2015. Национальная академия наук Украины. Институт ботаники имени Н. Г. Холодного. Научный журнал. Основан в 1921 году. Выходит один раз в два месяца. (На украинском, русском и английском языках.) Главный редактор С. Л. Мосякин

Затверджено до друку вченою радою Інституту ботаніки імені М. Г. Холодного НАН України (протокол №6 від 28 квітня 2015 р.)

Реєстраційне свідоцтво серії КВ № 12179-1063ПР від 11.01.2007 р.

Редактори *М. М. Кошова, В. М. Романюк*

Технічний редактор *І. В. Кушнір*

Комп'ютерна верстка *Д. С. Решетников*

Здано до друку 05.05.2015. Формат 70 × 100/16. Папір офсетний № 1. Друк. офсет.

Ум.-друк. арк. 14,00. Обл.-вид. арк. 15,36. Наклад 200 прим.

Видруковано ТОВ «Наш формат»
пр-т Миру, 7, м. Київ, 02105, Україна