

УКРАЇНСЬКИЙ БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ



ISSN 2415-8860 (Online)
ISSN 0372-4123 (Print)

UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL
An international journal for botany & mycology

2017 • 74 • 2



"Український ботанічний журнал" публікує статті з усіх напрямів ботаніки та мікології, в тому числі із загальних питань, систематики, флористики, геоботаніки, екології, еволюційної біології, географії, історії флори та рослинності, а також морфології, анатомії, фізіології, біохімії, клітинної та молекулярної біології рослин і грибів. Статті, повідомлення та інші матеріали публікуються в таких основних розділах: "Загальні проблеми, огляди та дискусії", "Геоботаніка, екологія, охорона рослинного світу", "Систематика, флористика, географія рослин", "Гриби і грибоподібні організми", "Флористичні знахідки", "Мікологічні знахідки", "Червона книга України", "Структурна ботаніка", "Фізіологія, біохімія, клітинна та молекулярна біологія рослин", "Гербарна справа", "Історія науки", "Хроніка", "Ювілейні дати", "Втрати науки", "Рецензії та новини літератури", "Дослідники фітобіоти та мікобіоти України".

Статті друкуються українською, англійською та російською мовами

The *Ukrainian Botanical Journal* is a scientific journal publishing articles and contributions on all aspects of botany and mycology, including general issues, taxonomy, floristics, vegetation science, ecology, evolutionary biology, geography, history of flora and vegetation as well as morphology, anatomy, physiology, biochemistry, cell and molecular biology of plants and fungi. Original articles, short communications and other contributions are published in sections "General Issues, Reviews and Discussions", "Vegetation Science, Ecology, Conservation", "Plant Taxonomy, Geography and Floristics", "Fungi and Fungi-like Organisms", "Floristic Records", "Mycological Records", "The Red Data Book of Ukraine", "Structural Botany", "Plant Physiology, Biochemistry, Cell Biology and Molecular Biology", "Herbarium Curation", "History of Science", "News and Views", "Anniversary Dates", "In Memoriam", "Reviews and Notices of Publications", "Explorers of Plants and Fungi of Ukraine".

Publication languages: Ukrainian, English and Russian

РЕДАКЦІЙНА КОЛЕГІЯ EDITORIAL BOARD

Головний редактор – С.Л. МОСЯКІН

Editor-in-Chief – S.L. MOSYAKIN

Заступники головного редактора –
Г.В. БОЙКО, В.П. ГАЙОВА

Associate Editors – G.V. BOIKO, V.P. HAYOVA

Р.І. БУРДА, В.П. ГЕЛЮТА, Я.П. ДІДУХ,
Д.В. ДУБИНА, І.О. ДУДКА, Ан.В. ЄНА,
О.К. ЗОЛОТАРЬОВА, С.Я. КОНДРАТЮК,
Є.Л. КОРДЮМ, І.А. КОРОТЧЕНКО,
І.В. КОСАКІВСЬКА, М.М. ФЕДОРОНЧУК,
О.Є. ХОДОСОВЦЕВ, П.М. ЦАРЕНКО,
І.І. ЧОРНЕЙ, М.В. ШЕВЕРА

R.I. BURDA, V.P. HELUTA, Ya.P. DIDUKH,
D.V. DUBYNA, I.O. DUDKA, An.V. YENA,
O.K. ZOLOTAREVA, S.Ya. KONDRATYUK,
E.L. KORDYUM, I.A. KOROTCHENKO,
I.V. KOSAKIVSKA, M.M. FEDORONCHUK,
O.E. KHODOSOVTSSEV, P.M. TSARENKO,
I.I. CHORNEY, M.V. SHEVERA

Відповідальний секретар – М.Д. АЛЕЙНИКОВА

Editorial Assistant – M.D. ALEINIKOVA

РЕДАКЦІЙНА РАДА EDITORIAL COUNCIL

Голова – С.П. ВАСЦЕР

Head – S.P. WASSER

Я. КІРШНЕР (ЧЕСЬКА РЕСПУБЛІКА),
О.Є. КОВАЛЕНКО (РОСІЯ),
Л.І. МУСАТЕНКО, Е. НЕВО (ІЗРАЇЛЬ),
В.І. ПАРФЬОНОВ (БІЛОРУСЬ),
П. РЕЙВЕН (США), К.М. СИТНИК,
Ю.Р. ШЕЛЯГ-СОСОНКО,
Б. ЯЦКОВЯК (ПОЛЬЩА)

J. KIRSCHNER (CZECH REPUBLIC),
A.E. KOVALENKO (RUSSIAN FEDERATION),
L.I. MUSATENKO, E. NEVO (ISRAEL),
V.I. PARFENOV (BELARUS),
P. RAVEN (USA), K.M. SYTNIK,
Yu.R. SHELYAG-SOSONKO,
B. JACKOWIAK (POLAND)

На першій сторінці обкладинки: *Erythronium dens-canis* L., уражений *Uromyces erythronii* (DC.) Pass. (див. с. 184–188). Фото О.О. Кагало

Front page: *Erythronium dens-canis* L. parasitized by *Uromyces erythronii* (DC.) Pass. (see pp. 184–188). Photo by A.A. Kagalo

✉ Редакція "Українського ботанічного журналу"

☎ (044) 235-41-82

✉ Інститут ботаніки НАН України, вул. Терещенківська, 2,
Київ 01004, Україна

e-mail: secretary_ubzh@ukr.net
caim: <https://ukrbotj.co.ua>

УКРАЇНСЬКИЙ 2017 • 74 • 2 БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL

НАУКОВИЙ ЖУРНАЛ • ЗАСНОВАНИЙ 1921 р. • SCIENTIFIC JOURNAL • PUBLISHED SINCE 1921

З М І С Т

Загальні проблеми, огляди, дискусії

Обер Д. Простий підхід до оцінки зв'язків предок-нащадок на основі парсимонії 103

Систематика, флористика, географія рослин

Цимбалюк З.М., Безусько Л.Г. Паліноморфологічні особливості представників роду *Sambucus* (*Sambucaceae* / *Adoxaceae*) флори України для цілей спорово-пилкового аналізу 122

Гриби і грибоподібні організми

Придюк М.П. Основні тренди еволюції плодових тіл агарикоміцетів та коприніодизація як один із них 131

Геоботаніка, екологія, охорона рослинного світу

Шершова Н.В. Ліхеноіндикація стану атмосферного повітря у смт Гостомель Київської області 148

Карпінєць Л.І., Лобачевська О.В., Соханьчак Р.Р. Екологічна структура епігейних синузій мохоподібних на породних відвалах Червоноградського гірничопромислового району 154

Кобів Ю., Прокопів А., Начичко В., Борсукевич Л., Гелеш М. Поширення і стан популяцій рідкісних видів рослин у Мармароських горах (Українські Карпати) 163

Мікологічні знахідки

Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. Нові для України види ліхенофільних грибів 177

Тихоненко Ю.Я., Сичак Н.М., Кагало О.О., Орлов О.О. Нові знахідки *Uromyces erythronii* (*Pucciniales*) з України . . 184

Структурна ботаніка

Белемєць Н.М., Нужина Н.В., Федорончук М.М. Порівняльно-анатомічна характеристика черешків листків аборигенних видів *Spiraea* (*Rosaceae*) флори України 189

Втрати науки

Любінська Л.Г. Пам'яті Степана Івановича Ковальчука (02.09.1933–25.12.2016) 195

Протопопова В.В., Шевера М.В., Ільїнська А.П., Єна А.В., Мосякін С.Л., Яцков'як Б., Целька З., Скудлаж П., Тохтарь В.К. Світлій пам'яті польського ботаніка професора Кароля Лятовського (1939–2017) 197

Дослідники фітобіоти та мікробіоти України

Тихоненко Ю.Я. Маріан Раціборський / Marian Raciborski (1863–1917) 200

СОДЕРЖАНИЕ

Общие проблемы, обзоры, дискуссии

Обер Д. Простой подход к оценке связей предок-потомок на основании парсимонии. 103

Систематика, флористика, география растений

Цымбалюк З.Н., Безусько Л.Г. Палиноморфологические особенности представителей рода *Sambucus* (*Sambucaceae* / *Adoxaceae*) флоры Украины для целей спорово-пыльцевого анализа 122

Грибы и грибообразные организмы

Придюк Н.П. Основные тренды эволюции плодовых тел агарикомицетов и коприниодизация как один из них . . 131

Геоботаника, экология, охрана растительного мира

Шершова Н.В. Лихеноиндикация состояния атмосферного воздуха в пгт Гостомель Киевской области 148

Карпинец Л.И., Лобачевская О.В., Соханьчак Р.Р. Экологическая структура эпигейных синузий мохообразных на породных отвалах Червоноградского горнопромышленного района 154

Кобив Ю., Прокопив А., Начычко В., Борсукевич Л., Гелеш М. Распространение и состояние популяций редких видов растений в Мармарошских горах (Украинские Карпаты) 163

Микологические находки

Ходосовцев А.Е., Дармостук В.В. Новые для Украины виды лихенофильных грибов. 177

Тихоненко Ю.Я., Сычак Н.Н., Кагало А.А., Орлов А.А. Новые находки *Uromyces erythronii* (*Pucciniales*) из Украины 184

Структурная ботаника

Белемец Н.М., Нужина Н.В., Федорончук Н.М. Сравнительно-анатомическая характеристика черешков листьев аборигенных видов *Spiraea* (*Rosaceae*) флоры Украины 189

Потери науки

Любинская Л.Г. Памяти Степана Ивановича Ковальчука (02.09.1933–25.12.2016) 195

Протопопова В.В., Шевера М.В., Ильинская А.П., Ена А.В., Мосякин С.Л., Яцковяк Б., Целька З., Скудлаж П., Тохтарь В.К. Светлой памяти польского ботаника профессора Кароля Лятовского (1939–2017) 197

Исследователи фитобиоты и микобиоты Украины

Тихоненко Ю.Я. Мариан Рациборский / Marian Raciborski (1863–1917) 200



doi: 10.15407/ukrbotj74.02.103

A simple parsimony-based approach to assess ancestor-descendant relationships

Damien AUBERT

Académie de Clermont-Ferrand, Ministère de l'Éducation Nationale
3, avenue Vercingétorix 63033
Clermont-Ferrand Cedex 1, France
damien.aubert@ac-clermont.fr

Aubert D. **A simple parsimony-based approach to assess ancestor-descendant relationships.** Ukr. Bot. J., 2017, 74(2): 103–121.

Abstract. One of the main goals of systematics is to reconstruct the tree of life. Half a century ago, the breakthrough of cladistics was a major step towards this objective because it allowed us to assess relatedness patterns among species, an abstract kind of relationship. Unfortunately, the philosophy of cladism forbade to go further and to seek more realistic relationships, like the ancestor-descendant relationship, which is the expected fundamental kind of relationship of the tree of life according to Darwinian evolution. Here, I describe a simple parsimony-based procedure which can be used to transform a classical cladogram into a genuine phylogenetic tree, i.e. a caulogram. It consists in deleting as many unobserved and unnamed nodes as possible and replacing them with observed and named species. A new Bayesian non-stochastic weighting scheme is used to assess character reliability for both this procedure and classical cladogram construction. I illustrate the whole process by assessing the relationships between the species of the moss genus *Didymodon* sensu lato (Pottiaceae) and discuss the resulting caulogram by confronting it with the previous methodology from the evolutionary literature. I finally argue that strictly adhering to cladist epistemology is untenable and that we must seek new formal methods to find ancestral species as well as ancestral higher taxa.

Keywords: ancestor, Bayesian analysis, Bremer support, evolutionary systematics, parsimony, weighting

Introduction

Background and Motivation

Since the sixties, cladistics has aimed to resolve the relationships between species (Hennig, 1950, 1966). These relationships are depicted by cladograms, i.e. hierarchical treelike diagrams where clusters show which two of any three species are more closely related to each other than either is to the third one (Hennig, 1966; Hull, 1979). This type of relationship is characterized as “relatedness” and is supposed to represent the relative recency of the “hypothetical last common ancestors” (or more rigorously the order of emergence of evolutionary novelties). It is, however, dubious that such a relationship corresponds to a true natural process. Unless one believes that a mother species always disappears when it speciates (Lee, 1995), relatedness may ambiguously refer either to a true sister-group relationship (SGR) or

to an ancestor-descendant relationship (ADR) (Aubert 2015). In the first case, the two species are descendants of another unobserved third species (so, a true SGR is in fact two hidden ADRs), while in the second case one of them is a descendant of the other one. This second type of relationship is nonetheless misleadingly represented as a false SGR through the artificial introduction of unobserved species on internal nodes (see **Fig. 1**) if a cladogram is interpreted as a true phylogenetic tree (here “true” means *sensu* Hennig, see below) or caulogram (the word “caulogram” designates a tree that emphasizes serial macroevolutionary transformations, i.e. ADRs, see Zander, 2013). The internal nodes may be avoided by representing a cladogram as a set of nested parentheses, but the introduction of unobserved species is still logically implied by the assumption that none of the known species is actually an ancestor (Podani, 2013). Cladograms are thus ambiguous, not faithful pictures of evolutionary history.

© D. AUBERT, 2017

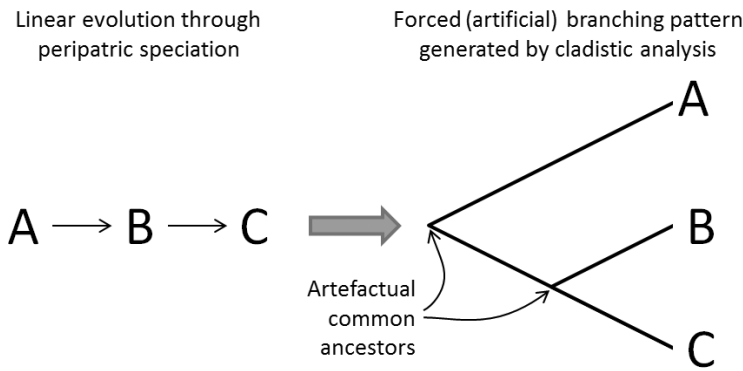


Fig. 1. The artefactual entities introduced by cladistic analysis. The evolutionary model (dichotomous splitting) used by cladistic analysis forces us to hypothesize many unobserved entities in order to optimize the number of transformation events.

Furthermore, even in the case of a true SGR, unnamed nodes would imply that relatedness is a fundamental phylogenetic relationship. This poses epistemological problems because sisters have always been independent entities; they may for example be born or speciated at very different times. The fact that one sister would have never existed does not necessarily imply the non-existence of the other one, while the non-existence of a mother species necessarily implies the non-existence of all its daughter species. In fact, a true SGR (contrary to a false SGR) only means that both species share a ADR with the same third species. ADRs are thus far more fundamental evolutionary (i.e. truly “phylogenetic”) relationships than SGRs. From a more biologically grounded perspective, ADRs generally represent peripatric (or “budding”) speciations. This means that a mother species tends to disperse and invade geographically isolated locations. From there, local populations evolve new traits through genetic bottlenecks and directional selection. Thus, they transform into daughter species while the principal population remains morphologically unchanged. This is because the latter benefits from the stabilizing effects of a larger genetic pool and purifying selection. One may call this phenomenon “phylogenetic niche conservatism” (Pyron et al., 2015). It is very unlikely that the mother species transforms entirely into two daughter species through the gradual divergence of two subspecies at the same time (Levin, 1993). Of course, budding speciation is especially widespread in islands, but is not limited to such. As an example, the endemic liverwort *Leptoscyphus azoricus* of Macaronesia has been shown to have originated through this

process from a parental population of continental *Leptoscyphus porphyrius* (Vanderpoorten and Long, 2006). Moreover, we must point out that this mode of speciation is not restricted to plants. For instance, a recent palaeontological study of the pterocephaliid trilobites have shown through the implementation of a probabilistic model that the main mode of speciation (if not the sole one) is indeed budding cladogenesis, neither bifurcating cladogenesis nor pure anagenesis (Bapst and Hopkins, 2017). This result is largely consistent with the literature in other fields like the foraminifera (Aze et al., 2011). Last but not least, the cladistic axiom that two of any three species must be closer is false since a single mother species may give birth to more than two daughters. Unfortunately, cladistic algorithms force the data to fit a dichotomous tree, which is like trying to hammer a square peg into the round hole of an ideal (Zander, 2013). Such a propensity to use axiomatized synchronous (ahistorical) structures as a fundamental framework is referred to as structuralism (Zander, 2011; Aubert, 2015).

All of the above reasons motivate the research for new methods able to transform cladograms, i.e. Hennig’s “phylogenetic diagrams”, into true phylogenetic trees (or caulograms) reflecting ADRs, i.e. the real genealogical relationships between species (Prothero and Lazarus, 1980; Paul, 1992; Alroy, 1995; Crawford, 2010; Aze et al., 2011; Tsai and Fordyce, 2015). Contrary to what is sometimes assumed (Gee, 2000), the probability of encountering an ancestral species in the fossil record or among extant species is far from being negligible (Rieseberg and Brouillet, 1994; Crisp and Chandler, 1996; Foote, 1996; Funk and Omland, 2003; Aldous

and Popovic, 2005; Aldous et al., 2011; Ross, 2014). A phylogenetic analysis that only results in the publication of a new cladogram is therefore merely a preliminary work, which demands a post-cladistic treatment in order to eliminate the *ad hoc* virtual ancestors and to clarify the nature of the relationships. The feasibility of this objective will be demonstrated by the study of the North American species of the moss genus *Didymodon* sensu lato (Pottiaceae), which has been recently divided into six segregate genera: *Vinealobryum*, *Didymodon* sensu stricto, *Trichostomopsis*, *Geheebia*, *Exobryum* and *Fuscobryum* (Zander, 2016).

This work builds on the studies of Zander (2013, 2014a, b, c, 2016) which introduce means of diagramming serial evolution of taxa as caulograms, and suggest support values in terms of decibans. Although Zander mentioned that variation in occurrence of shared traits affects credibility, he did not detail explicit means of formally measuring and incorporating variation. This paper introduces the consistency index and successive weighting in cladistic analysis as a means of evaluating variability of traits, with those less variable being more important. This study is restricted to morphological traits.

Rationale for the Post-Cladistic Analysis

In the cladist framework synapomorphies are considered the only evidence of common ancestry. Morphological character mapping over the resulting cladogram allows us to infer the phenotype of this common ancestor. If a branch connecting such an internal node to a terminal species bears no character transformation, and hence has a length of zero, then the phenotype of the common ancestor is exactly the same as the terminal species. However, cladists generally do not regard this as evidence that the terminal species and the common ancestor are the same entity, and prefer to systematically hypothesize that they are different (note that cladism is not the same thing as cladistics; see Aubert, 2015). They argue that only shared character transformations can provide evidence of relationship, and that the lack of a transformation is only a lack of evidence, not evidence *per se*. At best, a species characterized by the absence of autapomorphy is termed “metaphyletic” (Donoghue, 1985; de Queiroz and Donoghue, 1988). This means that we do not know whether this species is holophyletic or paraphyletic (respectively, all descendants included or not; see Ashlock, 1971).

I would think however that this interpretation is unscientific. It is argued that since one cannot positively

disprove that the putative common ancestor and the terminal species are distinct entities, then they are (or at least one cannot decide). Here, the burden of proof has just been unjustifiably reversed. Indeed, the burden of proof lies upon a person making scientifically unfalsifiable claims. The very existence of an unobserved common ancestor is an unfalsifiable claim because even if we would have sampled a species matching its reconstructed phenotype, one could argue that since the species has been observed then it is not the common ancestor we were looking at. In this framework, common ancestors are not only unobserved, but also unobservable entities. Yet, the principle of Occam's razor tells us that we should minimize the number of such *ad hoc* entities. On the contrary, the claim that an observed species is the same entity as the predicted common ancestor is a falsifiable claim. It would be theoretically sufficient to find a single autapomorphy in order to disprove it. The existence and the observation of common ancestors are both expected and likely from the theory of evolution. Science must therefore always favour the simplest explanation: if an observed species matches the phenotype of a predicted species, then both species are the same entity. In other words, this is the null hypothesis we must test against alternatives. The very concept of “metaspecies” is therefore unneeded; all so-called unresolved species must be considered paraspecies.

Now, not all morphological characters are equally reliable. Characters in a phylogenetic data set that transform as shared traits (synapomorphies) only once in a cladogram are reputed quite stable, and so are reliable indicators of relationships. But characters that transform many times are rather labile and create many homoplastic misleading relationships. What if then, an observed species *nearly* matches the phenotype of a predicted species? Are they the same? Here we must leave naïve Popperian hypothetico-deductivism, i.e. unweighted parsimony optimization. It is rather obvious that if the observed autapomorphies are several stable characters, then the null hypothesis must be rejected in favour of the alternative one. But if the observed autapomorphy is only a single very labile character, then the null hypothesis cannot be convincingly rejected. The objective evaluation of the null hypothesis therefore demands a probabilistic quantification of characters' reliability. As we will see, weighted parsimony can be interpreted as a form of non-parametric (i.e. not “model-based”) Bayesian approach.

A Bayesian Interpretation of the Consistency Index

We consider a morphological binary character x in a matrix of OTUs. We note s the actual number of changes of this character occurring in the most parsimonious dichotomous unrooted cladogram (or at least the chosen one) and m the minimum number of changes that it may require in any such cladogram (i.e. one, in this case). The consistency index is thus equal to $c = m/s$. Let us now consider four OTUs A, B C, and D. We know the fact $F =$ "A and B share the same state of x , while C and D share another state of this character". The reliability of x can be regarded as the increase in probability that the relationship $R =$ "{A, B} and {C, D} are two mutually exclusive monophyletic groups" is true. We are only interested in monophyly, not holophyly, because rooting a topology is a different task from reconstructing it ("monophyletic" means that the most recent common ancestor is a member of the group, this can be tested without rooting; and then different rootings of the tree can make this group "holophyletic" or "paraphyletic", i.e. containing all its descendants or not, respectively).

The prior probability of R , i.e. not knowing F , is theoretically $p = 1/3$ because there are exactly three unrooted possible four-taxon trees and only one is compatible with R . The posterior probability q , knowing F , would be one if and only if both character states are homologous for A and B, and for C and D respectively. If either of the two states is homoplastic in these pairs (for example it evolved independently in A and B) then R would be true only by chance, so its probability would be only $1/3$. We must therefore evaluate the probability z that the first case occurs.

The character x clusters the whole tree into $s + 1$ monophyletic parts. There may be u monophyletic groups with state 1 and v monophyletic groups with state 0, so that $u + v = s + 1$. The probability z that A has been randomly picked in the same monophyletic as B and C in the same as D is therefore $z = 1/(uv)$. Any u and v are theoretically possible, but since convergences and reversions are here considered equally probable, we should generally get $u \approx v$. More accurately, this is like tossing a coin $s - 1$ times because of the constraint that $u \geq 1$ and $v \geq 1$. Consequently, we have a simple binomial distribution:

$$z = \frac{1}{2^{s-1}} \cdot \sum_{u=1}^s \binom{s-1}{u-1} \cdot \frac{1}{u \cdot (s+1-u)}$$

Once z has been computed, we can easily estimate q as the weighted sum of both cases, i.e. $q = z + (1 - z)/3 = 2z/3 + 1/3$. Therefore the posterior odds (ratio of probabilities), knowing F , are:

$$q/(1 - q) = (2z/3 + 1/3)/(2/3 - 2z/3) = (2z + 1)/(2 - 2z)$$

Since without knowing F , the relationship R can only be true by chance, the prior odds were $(1/3)/(2/3) = 1/2$ (i.e., 0.5:1). Hence, the evidence provided by F can be evaluated as the ratio of odds, also known as Bayes factor:

$$k = [(2z + 1)/(2 - 2z)]/(1/2) = (2z + 1)/(1 - z)$$

This Bayes factor is independent of the prior probability of R , which means that $q/(q - 1) = kp/(1 - p)$ is always true even if $p \neq 1/3$ because of some other sources of knowledge (stratigraphy or biogeography for example). Thus, k measures the amount of knowledge that F adds to our previous knowledge. This evidence provided by the consistency index is more appropriately expressed in the logarithmic unit of bans or decibans (dB) because this allows us to interpret evidence in an intuitive manner and makes it possible to literally add units of knowledge. Thus, if we get several independent sources of evidence from different characters, we can mentally add up units of evidence instead of doing complicated computations. A deciban (or decihartley) is a tenth of a ban, a unit used by Bayesian statisticians to represent Bayes factors in hypothesis testing. The deciban scale is here calculated with the formula: $w = 10 \times \log_{10} k$ (the letter w stands for "weight of evidence"). This scale goes from 0 to infinity, but 13 dB can be interpreted as a strong evidence (> 95% chances to be true, see **Table I**). Let us mention that the smallest intuitively detectable evidence is roughly 1 dB, which approximately corresponds to the difference we perceive between the odds 5:4 (around 55-56%) and the totally equivocal 1:1 (exactly 50%) (Good, 1979, 1985).

The computation of z is a little more complicated for multistate characters, but the problem can be reduced to a weighted average of the reliability of each possible pair of states. There are $\binom{m+1}{2}$ such pairs. For example, if we consider a three-state character, A and B may be in state 0 and C and D in state 1 or 2, or A and B may be in state 1 and C and D in state 2, or inversely. We can therefore evaluate independently the three possible pairs 0/1, 0/2 and 1/2. If $s = 3$, then one of the states is represented by two separated monophyletic groups instead of just one, so two of the three pairs have a z equal to 0.5 whereas the third one have a z equal to 1, hence a global value $z = 2/3$.

If $s = 4$, then either two states are represented by two separated monophyletic groups, or one state is represented by three such groups. In the first case, two pairs have $z = 0.5$ and the third one $z = 0.25$, while in the second case two pairs have $z = 1/3$ and the third one $z = 1$. Provided that these supplementary monophyletic partitions are distributed randomly among the different states, the first case has a probability of $2/3$ while the second one has a probability of $1/3$. Hence, the global value of $z = 2/3 \times (1/2 + 1/2 + 1/4)/3 + 1/3 \times (1/3 + 1/3 + 1)/3 = 25/54$. Here, we observe that $(m, s) = (2, 4)$ implies $z \approx 0.463$, which is slightly inferior to the case $(m, s) = (1, 2)$ where $z = 0.5$, although $c = 0.5$ in both cases. Thus, the consistency index does not accurately take into account the number of distinct states. In the general case we have:

$$z = \frac{\sum_{v=1}^{s-m+1} \sum_{u=1}^{s-m-v+2} \binom{s-m-v+1}{u-1} \cdot \binom{s-m}{v-1} \cdot \binom{m}{2} \cdot (m-1)^{s-m-u-v+1} \cdot \frac{1}{u \cdot v}}{\binom{m+1}{2} \cdot (m+1)^{s-m-1}}$$

If $s - m = 1$ then $z = c = m/s$, but the value of z is generally strictly lower than that of c . The values of z are presented in the **Table II**, as well as the corresponding values of w . Note that the consistency index cannot reach 0 even if the character is cladistically completely uninformative. We could note g the maximum number of transformations that the character x may undergo among all possible cladograms in order to explain its state distribution, i.e. the minimum between the number of 0 and the number of 1. By definition, c

Table I. The deciban scale of the Bayesian weight of evidence. Only the most salient values are psychologically interpreted.

Probability	Odds	Evidence (dB)	Interpretation
1.000	$+\infty$	$+\infty$	Certain
0.990	100:1	20	Decisive (Nearly three-sigma)
0.952	20:1	13	Strong (Nearly two-sigma)
0.929	13:1	11.14	
0.889	8:1	9.03	
0.863	6.3:1	8	Substantial
0.800	4:1	6.02	
0.760	3.2:1	5	Believable
0.750	3:1	4.77	
0.666	2:1	3	Small hint
0.636	1.75:1	2.43	
0.571	1.33:1	1.25	
0.557	1.26:1	1	Barely worth mentioning
0.529	1.12:1	0.50	
0.5	1:1	0	Totally equivocal

cannot go below m/g . This has led some systematists to the conclusion that c must be rescaled between 0 and 1 (Farris, 1989). However, this would mean that the amount of evolution needed for the transformation of a cladistically uninformative character is exactly zero, i.e. is equivalent to no transformation at all. Thus, I do not recommend the use of the rescaled consistency index (RCI) to calculate the evidence provided by a character to assess the nature of a transformation of shared traits.

Table II. The consistency index understood as Bayesian evidence. The letters m and s indicate respectively the minimal and the actual number of transformations of a character on a particular cladogram. The consistency index is defined as $c = m/s$. The values of z are probabilities while the values of w are expressed in decibans (see text for formulas).

Values of z :

s	m				
	1	2	3	4	5
1	1				
2	0.5	1			
3	0.292	0.667	1		
4	0.188	0.463	0.75	1	
5	0.129	0.333	0.573	0.8	1
6	0.094	0.248	0.445	0.647	0.833
7	0.071	0.189	0.352	0.528	0.699
8	0.055	0.148	0.282	0.435	0.59
9	0.044	0.119	0.23	0.362	0.502
10	0.036	0.097	0.189	0.304	0.429
11	0.03	0.08	0.158	0.258	0.369
12	0.025	0.068	0.133	0.22	0.319

Values of w :

s	m				
	1	2	3	4	5
1	13.00				
2	6.02	13.00			
3	3.49	8.45	13.00		
4	2.28	5.55	10.00	13.00	
5	1.60	3.98	7.01	11.14	13.00
6	1.17	2.98	5.33	8.12	12.04
7	0.89	2.31	4.20	6.39	9.01
8	0.70	1.82	3.38	5.20	7.26
9	0.57	1.47	2.77	4.32	6.04
10	0.47	1.21	2.31	3.64	5.12
11	0.39	1.01	1.94	3.10	4.40
12	0.33	0.86	1.65	2.66	3.81

Table III. The matrix of characters of *Didymodon* s. l. The species *Barbula unguiculata* is the outgroup. The 42 characters used are presented in the annex.

	1	2	3	4	
B. un	01000 00000	01100 00000	00010 01000	00000 02100	20
V. vi	01011 00000	01111 01010	00110 01000	00001 01100	20
V. br	01011 10020	20211 01100	00110 01000	00001 01100	00
V. ne	01013 00020	20211 01010	11122 01000	11001 1????	??
V. nl	01010 10010	03111 01100	00120 11000	00011 02100	20
V. mu	01010 10000	00124 01100	00010 11000	10012 ?????	??
T. au	11013 20012	01111 12020	10111 00000	00011 01100	11
T. um	21013 20002	11012 12020	10011 00101	02?11 01100	11
T. re	10012 20022	00210 12020	10120 01100	00?01 010?2	00
D. ac	01011 20001	20111 11101	00110 11100	00210 02101	10
D. ri	01011 20001	00113 11101	00110 11000	00210 02101	10
D. jo	01010 10002	00114 10101	00?00 01?10	12112 00011	02
D. ic	01011 20001	10112 11101	00110 11000	10210 02101	10
D. an	01010 10002	00114 10011	00112 01000	12010 1????	??
E. as	32210 22010	11211 01100	00110 02110	02102 00011	01
G. fa	02010 11010	01111 10100	00000 12010	00101 01010	20
G. to	01010 11011	11110 01100	00010 120?0	02101 01012	01
G. le	02011 31000	11112 00100	00000 02100	12102 1????	??
G. ms	21011 31020	?0111 11100	00010 12000	00101 1????	??
G. fe	02010 12020	01111 11100	00000 12010	12101 01010	10
G. mx	02010 12020	02111 11100	00000 03110	12302 1????	??
G. gi	03010 11010	03111 11100	00020 03110	12302 1????	??
F. ni	31110 10022	00101 12100	00000 02101	01002 01100	10
F. pe	30012 20022	00100 12100	00100 01000	01002 1????	??
F. su	31110 10122	00100 12100	00100 12000	01002 1????	??

The Bayesian pieces of evidence provided by putative characters' transformations can be used as weights in a weighted parsimony cladistic analysis and as a branch length scale in a phylogrammatic representation of amounts of evolution separating species. Indeed, additivity is an expected property of distances on a phylogenetic tree, and contrary to the raw consistency index, Bayesian evidence measured in decibans is additive. This makes sense intuitively: if a stable character transformation is as probable as several more common character transformations, then they must be represented by the same length. Therefore, labile character transformations should be represented by shorter branches. The (patristic) distances on such a phylogram would represent the probability that any character transform. It is an intuitive measure of the "amount of evolution" between any pair of species.

Material and Methods

Data Source

As an example to demonstrate the feasibility of the analysis, I have used the matrix of 20 characters of 23 OTUs from Zander (1998), including 22 species from North America of the genus *Didymodon* sensu lato, plus an outgroup species *Barbula unguiculata*. Two additional species and 22 supplementary characters were included after reviewing the most recent literature (Zander, 2013, 2014a, b, c, 2016), plus the Internet website <www.efloras.org>. The data are entirely neontological, all species being extant (see **Table III** and **Annex**).

Weighted Parsimony Cladistic Analysis

Character transformations were generally considered as unordered and of equal weight, except for discretized

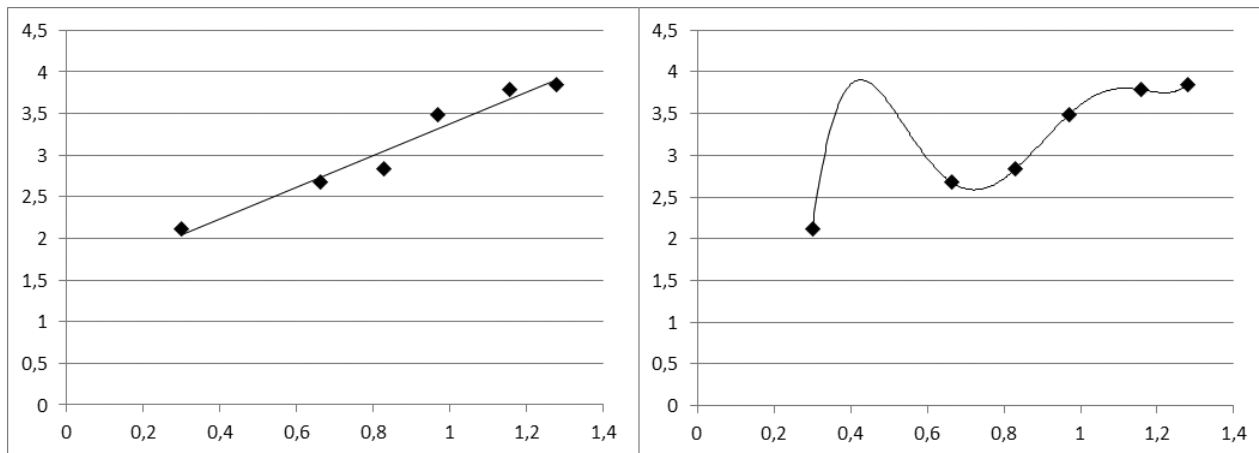


Fig. 2. The concept of overfitting. With only two parameters, a linear function can only approximate the six depicted points. With six parameters, a polynomial function can go exactly through each of the six points. The function is thus more precise, but obviously less accurate. In our case, each unnecessary ancestor can be regarded as a supernumerary parameter.

morphometric characters and for those containing intermediary, variable or ambiguous states. These were considered ordered characters and were rescaled so that their portion of the transition over their full range represents a single transformation (see **Annex**). Heuristic search of the most parsimonious cladograms were carried on with PAUP* version 4.0a150, with 100 replicates starting with random trees, holding 10 trees at each step, swapping on all trees with TBR algorithm, letting reconnection limit at 8 by default and saving multiple trees. After the initial search non-homoplastic characters were considered equal to 13 dB while others were reweighted according the Bayesian interpretation of the mean consistency index (see **Table II**) of all retained trees. The weights were used in the next steps to search again the most parsimonious trees and then compute again new weights, and so on iteratively (Farris, 1969). Computed weights were used at a precision of 2 digits after the point. The branches were systematically collapsed (creating polytomies) when the minimum length was zero (parameter “amb-”).

Bremer Support

The most parsimonious tree is not always the true tree. In fact, optimization of the data over a model can result in overfitting. This is a serious bias (see **Fig. 2** for a simple illustration of this notion). In classical cladistic analysis, Bremer support of a clade in the most parsimonious tree is the minimum number of extra steps required to draw a near-most-parsimonious tree that does not contain this clade (Bremer, 1988, 1994). In order to evaluate the support of the putative clades,

the trees that are less than 12.99 dB away from the most parsimonious one were sampled and a strict consensus tree was built. Branches whose loss is inferior to this cost were therefore not retrieved, which means that their Bremer support is strictly inferior to 13 dB (i.e. < 95%). On the other hand, branches that were retrieved have a Bremer support superior or equal to 13 dB.

Post-Cladistic Analysis

Character changes can be mapped using either ACCTRAN or DELTRAN algorithms, so that the mean length of every branch is estimated. Branch length is simply the sum of weights of all character transformations (measured in dB as assigned by the weighted parsimony cladistic analysis, PAUP* can do it automatically, see above) along this branch. Nodes that are joined by very short branches correspond to clades supported by very labile characters. Intuitively, the support of such branches is not very strong. In fact, if the length is inferior to 13 dB, we should generally conclude that the branch does not exist and the two nodes represent the same entity. Such a deletion would have consequences on neighbouring branches (see **Fig. 3**). Any procedure of elimination of unnecessary entities may be called superoptimization (Zander, 2013). However, we cannot proceed directly to these deletions directly on the most parsimonious cladogram, because we would rely on the assumption that its topology is not strongly distorted by cladistic overfitting (it could be possible to do so only if each and every ancestral species gave birth to only one or two derived species, which is a very strong assumption I do not hold).

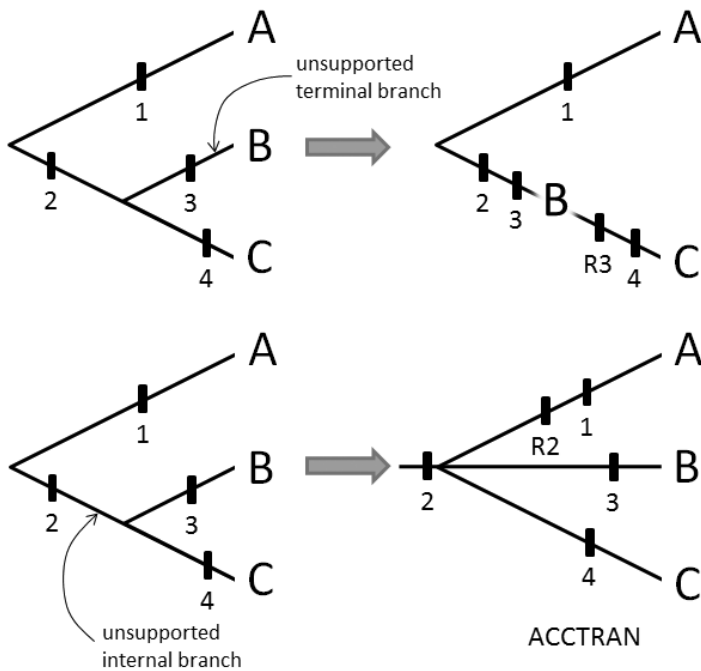
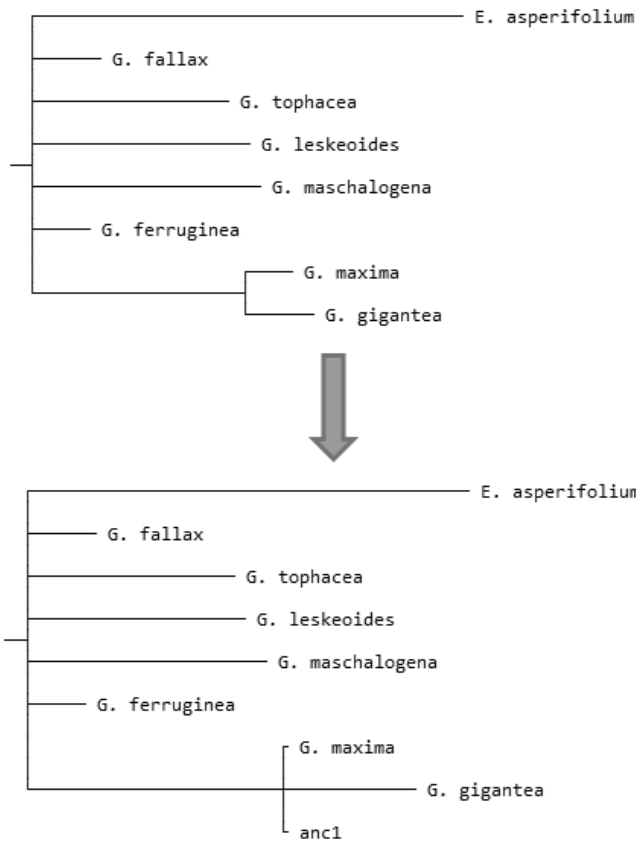


Fig. 3. The principle of superoptimization. The goal of superoptimization is to remove unnecessary entities by deleting insufficiently supported terminal or internal branches. Like in classical character mapping, several solutions may exist (ACCTRAN or DELTRAN). The letters “A”, “B” and “C” indicate species, the numbers indicate characters being transformed, and the letter “R” indicates a reversion.



947.25 steps

954.87 steps

Fig. 4. How to force PAUP* to draw a caulogram. These are parts of phylograms drawn by PAUP*. This software is able to map characters' transformations according to several optimization algorithms (ACCTRAN, DELTRAN or MINF) but a particular branch cannot be directly forced to have a length of zero. However, if we add a new OTU (here «anc1» has exactly the same character states as *G. maxima*) in an unresolved trichotomy then PAUP* is obliged to infer that the last common ancestor of these three OTUs had the same character states as the majority of them (that is, «anc1» and *G. maxima*), thus drawing two branches with a length of zero and increasing the length of the remaining branches. The tests must be conducted in the context of the tree, not in isolation. Because the result may change according to this very context, huge polytomies (like the one including *G. fallax*, *G. ferruginea*, etc.) necessitate trying many rearrangements of outgroups (not just pairwise tests like those of Table V) in order to find the best superoptimization.

Table IV. The stable weights obtained after successive weighting. The best estimate of weight corresponds to the consistency index of the only one most parsimonious tree found at the end of the iterative search. The minimum, mean and maximum weights correspond to the minimum, mean and maximum consistency indices found among all trees that are less than 12.99 dB away from the most parsimonious one (the mean weight is computed by rounding the mean value of *s* to the closest integer). Only two iterations were necessary to obtain stable weights. The five highlighted characters are those whose best estimates differ from their mean estimates.

Char.	Weight				Char.	Weight				Char.	Weight			
	best	min.	mean	max.		best	min.	mean	max.		best	min.	mean	max.
1	7.01	7.01	7.01	7.01	15	3.64	3.10	3.64	4.32	29	3.49	2.28	3.49	6.02
2	7.01	7.01	7.01	10.00	16	1.17	0.89	1.17	2.28	30	6.02	6.02	6.02	6.02
3	8.45	8.45	8.45	8.45	17	2.98	2.31	2.98	3.98	31	1.60	0.89	1.17	2.28
4	13.00	13.00	13.00	13.00	18	3.49	2.28	3.49	3.49	32	3.98	2.31	2.98	3.98
5	4.20	3.38	4.20	5.33	19	8.45	5.55	8.45	8.45	33	10.00	10.00	10.00	10.00
6	3.38	2.77	3.38	4.20	20	13.00	6.02	13.00	13.00	34	6.02	2.28	6.02	6.02
7	5.55	5.55	5.55	8.45	21	13.00	13.00	13.00	13.00	35	2.98	1.82	2.98	5.55
8	13.00	13.00	13.00	13.00	22	13.00	13.00	13.00	13.00	36	1.17	0.89	0.89	1.17
9	0.86	0.72	0.86	1.01	23	1.17	1.17	1.17	1.60	37	3.98	3.98	3.98	5.55
10	2.31	1.82	2.31	2.31	24	1.21	1.21	1.47	1.82	38	3.49	3.49	3.49	6.02
11	2.31	1.82	2.31	2.98	25	3.98	3.98	3.98	3.98	39	6.02	6.02	6.02	13.00
12	2.77	2.31	2.77	2.77	26	2.28	0.89	1.60	2.28	40	5.55	3.98	5.55	5.55
13	3.98	3.98	3.98	5.55	27	10.00	10.00	10.00	10.00	41	1.82	1.47	1.82	1.82
14	13.00	8.45	13.00	13.00	28	1.60	0.89	1.60	1.60	42	5.55	3.98	5.55	5.55

For each putative ADR, the strict consensus cladogram computed from all near-most-parsimonious cladograms was modified by pruning it from the other competing ADR hypotheses so as to compare its total length if the two taxa retained are in a sister-group relationship (with an unobserved common ancestor) or in an ancestor-descendant relationship (without any unobserved *ad hoc* entity). The ADR was forced in PAUP* by copying several times the putative ancestral species in a basal polytomy (see Fig. 4). If the total length difference was inferior to 13 dB, then it was considered that the null hypothesis (ADR) could not be rejected, and so was accepted. Since there can exist only one mother species (unless we assume that hybridization is likely), in the case where several possible ancestors could not be rejected, the less costly competing hypothesis would be accepted, however only with a credibility corresponding to the difference of the two costs (i.e. unfortunately necessarily inferior to 13 dB).

Results

Cladistic Analysis

In the initial step of the analysis only one most parsimonious tree was found, at a length of 155.67 steps. The consistency indices were computed for each character and accordingly reweighted using the Bayesian interpretation described above. The most

parsimonious trees were searched again, and then new weights were computed again. This second iteration had also only one most parsimonious tree with a length of 774.56 steps. The third iteration led to the tree and the same weights (see Table IV). The tree is described in Fig. 5A. I obtained 1474 trees with a score inferior to 787.55 steps. A strict consensus tree has been built from them (see Fig. 5B). Clades that appear on the first tree but not on the second have a Bremer support strictly inferior to 13 dB (i.e. < 95%) and so are not retained.

If one compares the two trees obtained in Fig. 5, the data could seem rather noisy. However, the evaluation of 10 million random trees with PAUP* show that none of them approaches the score of the most parsimonious tree. The mean score was 1422.71 steps, with a standard deviation of 46.34 steps and a skewness index $g_1 = -0.5873$ (or -0.4365 without weighting), which is far more negative than the critical values needed for such amounts of taxa and characters (Hillis and Huelsenbeck, 1992). According to Table IV, the best estimates of characters' weights may be a little doubtful for only five characters: 24, 26, 31, 32 and 36. However, eliminating them completely does not substantially alter the most parsimonious topology nor the consensus tree obtained from all near-most-parsimonious trees (data not shown).

The instability of the cladogram can thus be attributed to the unstable phylogenetic positions of

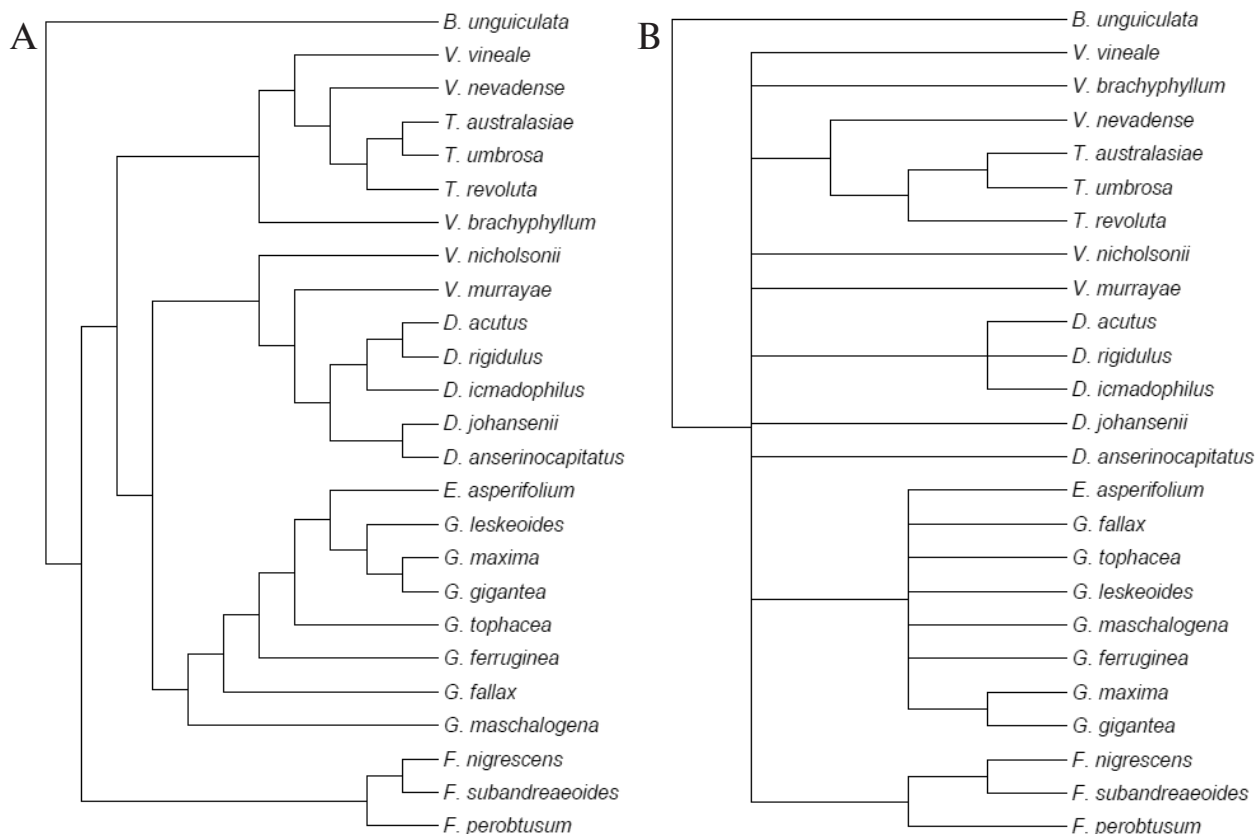


Fig. 5. The consensus trees. (A) Most parsimonious tree found after a heuristic search with successive weighting (stable after two iterations). (B) Strict consensus tree built from all the 1474 trees that are less than 12.99 dB away from the most parsimonious score.

mother species relative to their daughter species which may be wrongly grouped together because of convergent evolution or reversions. In other words, these are hard polytomies; they are not resolvable because of the clear implication that a single ancestor gave birth to several derived relatives. They are not soft polytomies that could be solved by using more and more data. The less resolved tree of **Fig. 5B** is therefore certainly more accurate, i.e. closer to truth, than is the more precise tree of **Fig. 5A**. One should not force the data into an artificial dichotomous scheme (Hull, 1979). The data are well structured, but not cladistically so.

Reconstruction of ADRs

As a first example, let us discuss the case of the relationship between *G. maxima* and *G. gigantea*. The total length of the strict consensus tree of all near-most-parsimonious trees is 947.25 steps. If we suppose that *G. maxima* is the ancestor of *G. gigantea* then we get a length of 954.87 steps (see **Fig. 4**), whereas we

get a length of 958.24 steps if we force *G. gigantea* to be the ancestor of *G. maxima*. In the first case, our ADR hypothesis only costs 7.62 dB, while in the second case it costs 10.99 dB. Neither hypothesis exceeds the threshold, but the first one is less costly and is therefore accepted while the second one is rejected. The fact that the resulting phylogenetic tree seems less parsimonious is an illusion caused by the lack of penalty accounting for unobserved ancestors. We should actually subtract 13 dB and realize that we have just won 5.38 dB. Simple ADRs like the above one should always be resolved first, before tackling more complex cases.

The second example I am now going to detail is the genus *Fuscobryum*, comprising three species. This case is simple to resolve because there are no polytomies, all dichotomies are supported at 13 dB or more. There are therefore only three tests to conduct: is any these three species the same as the node it is supposed to derive from? The three trees corresponding to *F. perobtusum*, *F. nigrescens*, and *F. subandreaeoides* have respectively

a length of 969.46 steps, 963.66 steps and 970.15 steps. Compared to the previous best tree of 954.87 steps, these hypotheses have a cost of 14.59 dB, 8.79 dB and 15.28 dB. The first and the third hypotheses exceed the threshold and are therefore rejected, but the second hypothesis is well below and is accepted. This means that *F. nigrescens* is the extant ancestor of *F. subandreaeoides*, but the last common ancestor of the three species remains unknown. It appears that this scenario is not exactly the one favoured by Zander (2014c) who inferred that *F. nigrescens* was the last common ancestor of the other two species.

The case of the genus *Trichostomopsis* is also simple to resolve. Only four tests are needed to assess potential ancestral species. All of them were rejected at around 25 dB except *T. australasiae* whose status of ancestor of *T. umbrosa* costs nothing at all. Zander (2014c) concluded that *T. australasiae* is the ancestor of both *T. umbrosa* and *T. revoluta*, but my test rejected this hypothesis at 24.34 dB. Unless the cladogram was misleadingly distorted by an artefact of long branch attraction we must conclude that *T. australasiae* and *T. revoluta* are derived from a shared unknown common ancestor. The case of *D. acutus*, *D. rigidulus* and *D. icmadophilus* is more ambiguous. Any of the three species may be the ancestor of the other two, with the respective costs 5.51 dB, 3.64 dB and 9.15 dB. There is however a small hint in favour of *D. rigidulus*, so we accept this hypothesis. These three species may be better considered subspecies rather than distinct species, but more data on morphology and possible reproductive isolation is needed to conclude definitively.

The clade *Geheebia-Exobryum* is a quite big polytomy and needs many tests in order to resolve it. I estimated the cost of ADR for each pair of species (excluding *G. gigantea* which we already know is directly derived from *G. maxima*). The results presented in **Table V** show us that *G. ferruginea* is certainly the ancestor of *G. maxima* (with a cost of 0 dB). In fact, both *G. ferruginea* and *G. fallax* could be the ancestor of all other species. However, *G. ferruginea* seems to be the direct ancestor of *E. asperifolium* while *G. fallax* would be the one of *G. leskeoides* and *G. maschalogenae*. The species *G. tophacea* seems slightly closer to *G. ferruginea* but has clear affinities with both *G. leskeoides* and *G. maschalogenae*, which leads to the suspicion of convergent evolution. Both *G. ferruginea* and *G. fallax* were tested as a potential direct ancestor of all remaining ones, but these hypotheses were rejected at 26.41 dB and 20.76 dB respectively. This means that there are

Table V. The evaluation of ADRs among species of the genera *Geheebia* and *Exobryum*. Each ADR hypothesis is tested against the corresponding SGR hypothesis. Their rejections are expressed in decibans, the threshold of 13 dB (> 95%). ADRs that were not rejected are highlighted.

	<i>E. as</i>	<i>G. fa</i>	<i>G. to</i>	<i>G. le</i>	<i>G. ms</i>	<i>G. fe</i>	<i>G. mx</i>
> <i>E. as</i>	-	8.78	12.96	17.94	23.48	2.46	26.4
> <i>G. fa</i>	61.78	-	28.19	25.23	29.89	8.01	36.53
> <i>G. to</i>	46.55	8.78	-	18.77	23.37	8.01	36.53
> <i>G. le</i>	34.61	3.98	9.32	-	21.63	6.41	29.18
> <i>G. ms</i>	32.22	2.98	5.95	13.66	-	7.15	29.18
> <i>G. fe</i>	56.23	8.78	28.19	26.61	33.01	-	28.52
> <i>G. mx</i>	34.75	6.96	15.27	15.86	31.84	0	-

certainly at least two independent lineages. *G. fallax* may be the most primitive species in the genus *Geheebia*. Indeed, if *E. asperifolium* is assumed to be descended from *G. ferruginea* then *G. fallax* as potential ancestral species is not rejected anymore, at 8.89 dB.

We need however to keep in mind that a hypothesis that is not rejected is not necessarily the best solution. Specifically, the pairwise tests are carried out in particular phylogenetic contexts, so that any modification in the neighbouring topology may change the results of the tests. All possible rearrangements were tried to place *G. maschalogenae*, *G. tophacea* and *G. leskeoides* in the right phylogenetic positions. Surprisingly, it appeared that the best score was obtained with *G. tophacea* as the sister species of *G. fallax*, both descended from an unknown founding mother species of the genus. The species *G. maschalogenae* is finally best considered a direct descendant of *G. tophacea* while *G. leskeoides* is probably a direct descendant of *G. fallax*, just like *G. ferruginea*. The genera *Vinealobryum* and *Didymodon* sensu stricto have also been studied but the detailed calculations are not shown here since the approach is exactly the same as above. Many rearrangements were tried and the best caulogram found is presented in **Fig. 6**.

Discussion

The Meaning of Parsimony

The length of the best caulogram found is 873.11 steps, which is 98.55 more steps than the most parsimonious cladogram at 774.56 steps. However, there are only 7 unobserved species instead of the 23 necessary internal nodes of the cladogram. Thus, we economized by eliminating 16 *ad hoc* entities. Since the procedure we used is equivalent to the fact of considering each additional entity as having a value of 13 dB, we can say that we economized 208 dB, which compensate

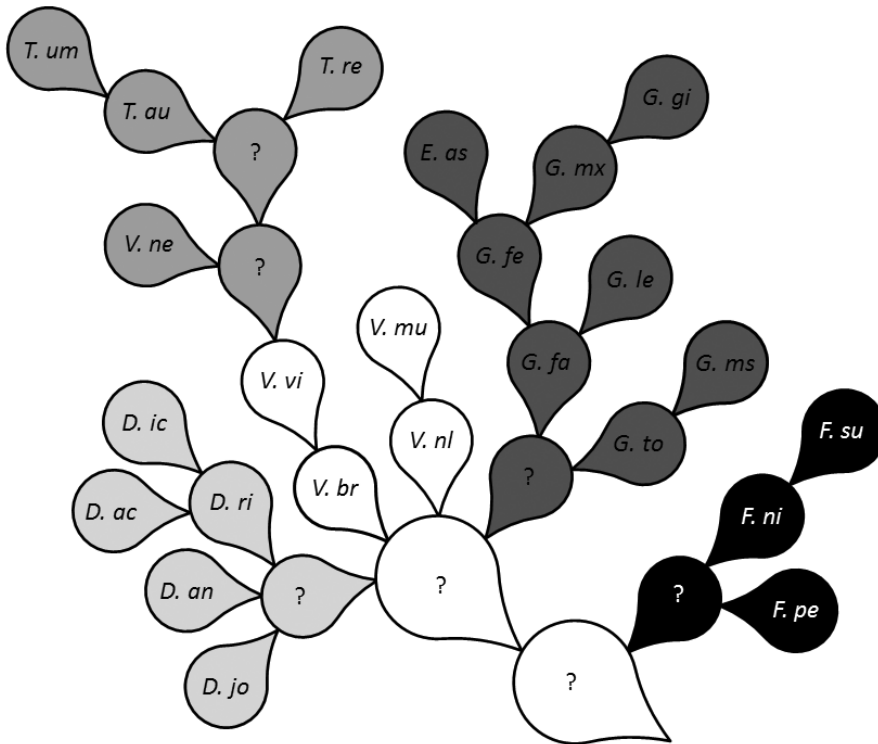


Fig. 6. The commagram depicting the ancestor-descendant relationships among the species of *Dydimodon sensu lato*. The corresponding caulogram has a length of 873.11 steps. The seven unknown predicted ancestral species are represented by question marks.

the previous loss. Our caulogram is therefore 109.45 steps more parsimonious than the most parsimonious cladogram.

Character reliability

In the dataset, although many characters may be considered quite reliable at about 8 or 10 dB, very few seem to be extremely reliable. Indeed, only three non autapomorphic characters have a weight of 13 dB (see Table IV). These are characters 14, 20 and 21, or respectively margin ornamentation of the leaf, the presence or absence of a bulge on the abaxial face, and the presence or absence of a thin-walled pad of cells on the adaxial face. The first one is a synapomorphy defining the large clade made of the genera *Vinealobryum*, *Didymodon sensu stricto*, *Geheebia*, *Exobryum* and *Trichostomopsis*, but not *Fuscobryum*. The second one defines the clade of the genus *Didymodon sensu stricto*. And the third one defines the clade made of the genus *Trichostomopsis* and the species *V. nevadense*. Thus, this species may be better considered a member of this genus (morphological convergence seems unlikely in this context because this trait has only evolved once with a support of at least 13 dB).

On the other hand many characters are very labile and are accordingly weighted at less than 2 dB (see Table IV). These are the characters 9, 16, 23, 24,

28, 31, 36, and 41. Three of them (24, 28, 31) concern the shape of different cells. This indicates that cell shape is generally not a good phylogenetic marker. The general shape of the leaf (9) is also to be considered a poorly reliable character. However, in both cases it is hard to know if this comes from a real tendency to evolve frequently or from the lack of a precise and reproducible morphometric measure (in which case the dataset should be corrected and re-analysed). The absence of a sporophyte (36) is not a reliable character either; therefore it seems that the loss of sexuality is very easy to evolve in Pottiaceae.

Finally, two character transformations are unique to one species each (autapomorphies). These are character 8 for *F. subandreaeoides* which uniquely have dimorphic leaves, and character 22 for *V. nevadense* which uniquely have multi-layered photosynthetic cells on the ventral costal surface. These two unique traits strongly indicate that these two species cannot be an ancestral to another one, which is also the case in Zander's analysis (see below).

Comparison with Zander's Results and Methods

These results only slightly differ from those of Zander (1998, 2013, 2014a, b, c, 2016). For example, the phylogenetic position of *E. asperifolium* in these previous studies, basal to the genus *Geheebia*, is arguably due a longbranch artefact. The construction of a UPGMA tree

indeed revealed that this species does not cluster within the genus *Geheebia* (data not shown), which is probably due to an accelerated evolution. The species *V. vineale* is here revealed as being derived, not ancestral to all the other species, but its rather conservative morphology explains the previous conclusion. The prime ancestor of this complex seems extinct or pseudoextinct, i.e. anagenetically transformed into another species. It is really not surprising given that this species is supposed to be quite old: the more time passes, the less likely a species remains unchanged. On the contrary, the more recent ancestors of this complex of species are still alive. In fact, exactly half of them (12) have unobserved direct ancestor.

The other differences with Zander's results are minor and are certainly due to the different set of data I used. They may merit a careful re-examination but I shall not comment them any further since the purpose of this study is primarily methodological. I will therefore not make any formal taxonomic decision. However, it seems now unclear that *E. asperifolium* deserves its own genus. The results also suggest that *V. nevadense* may be better treated as belonging to *Trichostomopsis*. A patrocadistic analysis may be conducted in order to test the consistency of the remaining genera (Stuessy and König, 2008). It seems that they fit more or less the definition of dissilience (Zander, 2013), that is a core species with several radiative species bursting from this core. The scheme seems however more complex than previously thought, including not only distinct lineages or stirps radiating from the same core, but also stirps arising from other stirps.

The main difference between Zander's methodology (Zander, 2014a, b, c) and mine is that he attempts to assess ADRs by seeking among available species which one is the more likely candidate to the status of ancestral species. The contrast between SGR and ADR hypotheses is not done explicitly. However, the ancestral species are not found directly, but through the successive elimination of the less probable candidates, that is those with obvious derived traits. The weighting of the different traits is also done in a Bayesian framework; however, he follows an intuitive scheme which ultimately relies on expertise, i.e. a long-standing experience with regard to trait stability. Moreover, he does not use only morphological data, but also other kinds of information like distribution or environment. For example *T. umbrosa* occurs in human environments contrary to the case with the other *Trichostomopsis* species, which indicates that it is probably not the ancestral species we are seeking (as it is

confirmed here). In its spirit, Zander's methodology is quite similar to *continuous track analysis* (Alroy, 1995), but it is far more holistic.

We must always seek a way to formalize our implicit (expert) reasoning into an explicit one so as to make it reproducible by others. My methodology necessitates no aprioristic expertise because it is more "mechanical", i.e. more algorithmically constrained. It may thus be qualified as more reductionist because I do not use some kind of informations like distribution or environment, and also because the measures of lability cannot be nuanced by some kind of a priori complex knowledge. It is therefore perhaps more reproducible, but above all completely doable by a computer. Yet, expertise is still needed a posteriori in order to interpret the results and evaluate their plausibility. Indeed, an expert can suspect a bias if for example the results are nonsensical even though they are numerically strongly supported (Hołyński, 2010).

Perspectives on Post-Phylogenetic Systematics (aka Modern Evolutionary Systematics)

Phylogenetic reconstruction methods are classically classified as either model-based or not. In the first case we have maximum likelihood (ML) and Bayesian inference (BI), while in the second case there exist maximum parsimony and compatibility technique, for example (Felsenstein, 1978, 1984; Farris, 1983). However, the term "model-based" is really ill-chosen. It misleadingly suggests that the classical cladistic analysis does not assume any evolutionary hypothesis and is therefore model-free as opposed to other techniques. This is certainly false (Friday, 1989), but we may still distinguish between those that explicitly specify a parametrized evolutionary dynamics and call them stochastic models, and those that do not and therefore call them non-parametric methods.

The main assumptions that all the above cited techniques share are that no ancestor was sampled and that speciation is strictly dichotomous, which are very strong assumptions. Even if the latter is not always lucidly claimed, it is a rather obvious consequence of the cladistic algorithm: since one cannot (in this framework) distinguish between a genuine polytomy and a lack of resolution then the data are always forced into artificial dichotomies (Hull, 1979). The method presented in this paper, as well as Zander's, may be considered non-parametric like the classical cladistic analysis. Even if weights are used here, they do not quantify a part of the evolutionary process but our confidence in our inferences. However, the two assumptions that no

ancestor was sampled and that speciation is strictly dichotomous are explicitly rejected because they are not realistic. Our post-phylogenetic analyses are therefore based on a distinct evolutionary model which is more empirically grounded (Zander, 2013). A stochastic approach that would also reject these two assumptions is conceivable and should actively be sought.

Some cladists have insisted that ancestral species cannot be recognized as such, and that ADRs are therefore unknowable (Nelson, 1973; Farris, 1976). These claims seem to be fundamentally based on a particular version of nominalist epistemology (Aubert, 2015). As a consequence, anybody that does not endorse this very philosophy could simply refuse these assertions without further justification, scientific realists for example (Sankey, 2001). Hull (1979) warned: "In general, I think it is very bad strategy for proponents of a particular scientific research program to stake their future on epistemological considerations, especially on our inability to know something." Indeed, epistemology should not be seen as an a priori set of constraints that dictate what science can do or cannot do. Epistemology should be handled in a more empirical manner, mainly in order to take a global view a posteriori on the achievements of science. A one-way relationship between epistemology and science is really a kind of sterilizing metaphysics which has its modern origins in German Idealism (especially Kant's *Critique of Pure Reason*). Only a genuine dialogue between both can be fruitful: this is dialectics, not metaphysics.

As a consequence of their hypothetico-deductivist framework, cladists seem afraid of type I errors, i.e. not being able to reject the null hypothesis (the relationship is an ADR) when it is wrong, so they always reject it by default (all relationships are SGRs), which logically leads to many type II errors (many of the supposed SGRs are in fact ADRs). It is necessary to overcome this by proposing new methods of caulogram reconstruction, and also new methods in taxonomy. Indeed, as opposed to cladograms it is widely recognized that caulograms cannot be directly translated into a hierarchical classification because of the named ancestors it includes. Contrary to SGRs, ADRs highlight that "Evolution is paraphyly all the way" (Brummitt, 2002). This is obviously true for species: paraphyletic species (like *G. fallax*) are not less real than holophyletic ones, paraphyly does not preclude them from being "natural entities" (i.e. biological species). This is also true for higher taxa which cannot all be made holophyletic (Brummitt, 2002; Aubert, 2015). More importantly, paraphyly or holophyly have really no influence on the

evolutionary dynamics of a genus or a family (Sepkoski, 1996).

Conclusion

The results of this study support the following major conclusions:

- Ancestor-descendant relationships (ADRs) are knowable;
- *Didymodon*, *Geheebia*, *Fuscobryum*, *Vinealobryum* and *Trichostomopsis* are dissiliant genera (from Latin *dissiliens*, which means "bursting apart", see Zander, 2013);
- Consistency index can be interpreted in a Bayesian framework, measured in decibans and used as a weighting scheme for cladistic parsimony analysis;
- Bremer support can also be interpreted in a Bayesian manner and measured in decibans;
- There exist simple and objective ways to transform a cladogram depicting only putative SGRs into a caulogram depicting real ADRs (and real SGRs).

Another obvious consequence of this study is that autapomorphies or "uninformative" cladistic characters and character states should never be pruned from matrices. This would strongly bias the data for any post-cladistic analysis. In the same manner, labile and even very labile characters should be studied and added to matrices so that the data are as complete as possible. These requirements are also needed in order to not bias stochastic cladogram reconstructions such as likelihood methods or Bayesian inference.

My procedure, as well as Zander's, are limited heuristics and are not guaranteed to find optimal solutions. They are rather constraining guides that help organize the data, so that the systematists can reconstruct an evolutionary scenario and make taxonomic decisions accordingly. My study clearly revealed that the length of a cladogram is not the sole parameter we need to minimize, but that the minimization of unobserved entities is also an important parameter to take into account. This naturally led to an equivalence relationship between these two parameters, which can be translated into a new objective function that a specialized algorithm could minimize by trying many rearrangements of the possible topologies. This function is simply as it follows:

$$S = L + 13n$$

S is the score we want to minimize, L is the total length of the tree (on the deciban scale) and n is the number of unobserved ancestral species required by the tree topology. The minimization of this function is not

feasible manually by a human being because of the huge number of possible topologies. The best way to proceed for now is to reduce the problem by selecting small areas in a cladogram and resolve them individually as it was done in this study:

1. Collect a morphological data set as complete as possible, including autapomorphies and other “cladistically uninformative” characters;
2. Find the most parsimonious cladogram through an iterative procedure which uses Bayesian weights measured in decibans (dB);
3. Collapse all the branches whose Bremer support is not at least 13 dB (> 95%);
4. In the distinct parts of this strict consensus cladogram, try all possible pairwise arrangements by contrasting the shorter SGR trees with the corresponding longer ADR trees;
5. ADR hypotheses should be rejected only if the trees of corresponding SGR hypotheses are at least 13 dB shorter;
6. In order to address huge polytomies, all possible arrangements (or at least all likely ones) should be tried to find the shortest configuration, but taking into account the number of unnamed ancestors eliminated (see above formula).

Note that an automatized program could test many more topologies than a human being and do so very quickly. Since several decades, whatever the analyses conducted, the amount of data has become huge and phylogenetic studies therefore rely heavily on computers. As a consequence, phylogeneticists tend to do only what available software allows them to do. That is why the methods for assessing ADRs needed to be first formalized – as it was done in this study, or by Zander (2013, 2014a, b, c, 2016) – and then must be implemented in new software or in new packages for already existing software. I cannot stress enough the importance for evolutionary systematics to head towards informatics.

Acknowledgements

I would like to sincerely thank Richard Zander who provided me the initial files and also some insightful comments on an early draft of this paper. I would also like to thank the two reviewers who brought many useful suggestions.

Compliance with Ethical Standards

The author Damien Aubert declares that he has no conflict of interest.

Annex

Gametophyte Characters:

1. Colour of plants:
 0. green to red-brown
 1. green, often blackish (never reddish)
 2. glossy green or very bright green
 3. yellow- or orange-brown to red- or black-brown.
2. Stem height (**Ordered**):
 0. less than 1 cm.
 1. 1–2 cm.
 2. 2.5–3.5 cm.
 3. more than 4 cm.
3. Stem central strand (**Ordered**):
 0. always present, strong.
 1. variable, present or absent.
 2. weak or absent.
4. Axillary hairs:
 0. with all cells hyaline.
 1. with brown basal cells.
5. Specialized asexual reproduction:
 0. absent, or deciduous leaf apex.
 1. present, axillary, multicellular.
 2. present, axillary, unicellular.
 3. tubers present on rhizoids.

Leaf Characters:

6. Leaf stance when dry:
 0. spirally twisted, weakly spreading.
 1. erect-appressed, not twisted.
 2. appressed-incurved.
 3. catenulate.
7. Leaf stance when moist and removed (**Ordered**):
 0. spreading to weakly recurved, commonly lying flat.
 1. spreading to spreading-recurved and weakly keeled.
 2. strongly recurved and keeled.
8. Leaf polymorphism:
 0. monomorphic.
 1. dimorphic, the smaller leaves strongly concave in series in some parts of the plant.
9. Leaf shape (**Ordered**):
 0. short- to long-lanceolate.
 1. variable or intermediate.
 2. deltoid to ovate-lanceolate.
10. Leaf channelling above mid-leaf (**Ordered**):
 0. with a narrow groove along ventral surface of costa.
 1. variable or intermediate.
 2. broadly concave to nearly plane.
11. Leaf base:

- 0. scarcely differentiated to oblong, gradually or quickly narrowed to the insertion.
 - 1. well-differentiated ovate, possibly winged or auriculate.
 - 2. well-differentiated rectangular, squared.
12. Leaf length (**Ordered**):
- 0. 0.9–1.5 mm.
 - 1. 1.2–2.5 mm.
 - 2. 2.0–3.5 mm.
 - 3. 3.5–5.0 mm.

Margin and Apex Characters:

13. Margin flexion:
- 0. plane or nearly so.
 - 1. recurved in lower 1/2 or 3/4.
 - 2. recurved or revolute to apex.
14. Margin ornamentation:
- 0. minutely crenulate.
 - 1. entire (smooth or papillose).
 - 2. often notched laterally.
15. Apex shape:
- 0. rounded or obtuse (only occasionally broadly acute).
 - 1. broadly to narrowly acute, variable.
 - 2. very long acuminate, whiplike.
 - 3. narrowly acute, thickened, but not deciduous.
 - 4. swollen as a propagulum, deciduous.
16. Apex ending:
- 0. of a clear conical cell or mucro.
 - 1. rounded and obscure.

Costa Characters:

17. Costa ending:
- 0. clearly reccurrent, usually as a short mucro.
 - 1. percurrent or ending to 2 cells before the apex.
 - 2. ending more than 2 cells before the apex.
18. Costa hydroids:
- 0. present.
 - 1. absent.
19. Well-developed specimens with ventral (adaxial) costal stereid band (**Ordered**):
- 0. present.
 - 1. weak, variable.
 - 2. absent.
20. Costa abaxial shape:
- 0. clear dorsal bulge present.
 - 1. dorsally flattened.
21. Adaxial thin-walled pad of cells:
- 0. absent.
 - 1. present.

22. Multi-layered photosynthetic cells on ventral surface of mid-costa:
- 0. absent.
 - 1. present.
23. Costa superficial ventral cells:
- 0. elongate, more than 2:1.
 - 1. quadrate or very short-rectangular (at least near apex).
24. Costa width at midleaf (**Ordered**):
- 0. 2–3(–4) cells.
 - 1. 4–5(–6) cells.
 - 2. (5–)6–9 cells.
25. Guide cells (**Ordered**):
- 0. nearly always one layer.
 - 1. variable (one or two layers).
 - 2. two (or three) layers.

Basal Characters:

26. Basal laminal cells:
- 0. differentiated medially or across the leaf.
 - 1. weakly differentiated.
27. Basal laminal cell walls (**Ordered**):
- 0. very thin, hyaline, possibly perforated by transverse slits.
 - 1. thin to weakly thickened, not perforated.
 - 2. usually thick, not perforated.
 - 3. always thick and porose.
28. Basal laminal cell shape:
- 0. quadrate or very short-rectangular.
 - 1. rectangular.

Upper Laminal Characters:

29. Upper laminal cell width:
- 0. (7–)8–10(–12) μm .
 - 1. (11–)13–15 μm .
30. Upper laminal cell shape:
- 0. quadrate or very short-rectangular, rarely transversely elongate.
 - 1. in rather distinct rows, often longitudinally elongate.
31. Upper laminal cell lumens:
- 0. mostly rounded.
 - 1. mostly angular.
32. Papillae:
- 0. usually present, simple, possibly bifid or multifid, (1–)2–3 per lumen.
 - 1. low, massive and lens-shaped or scablike.
 - 2. essentially absent, rarely simple, weak and domelike, one per lumen

33. Upper laminal cell walls:
0. thin to evenly thickened, convex on both sides of lamina.
 1. irregularly thickened, convex on both sides of lamina.
 2. evenly thickened, moderately bulging on both sides or only abaxially.
 3. irregularly thickened and trigonous, convex on both sides.
34. Upper laminal cell layering:
0. unistratose, rarely bistratose in patches.
 1. bistratose along margins, at apex, or often bistratose in patches.
35. KOH colour reaction of upper laminal cells:
0. yellow or orange, occasionally negative, never brownish or deep red.
 1. variously negative or yellow- or orange- or red-brown.
 2. brick-red, occasionally dark red-brown, never yellow or orange or negative.

Sporophyte Characters:

36. Sporophyte:
0. present.
 1. absent.
37. Seta length (**Ordered**):
0. 0.3–0.6 cm.
 1. 0.6–1(–1.2) cm.
 2. (0.8–)1–1.7(–2.5) cm.
38. Capsule size:
0. 0.5–1.5 mm.
 1. 1.25–2.5 mm.
39. Number of peristome teeth, when present:
0. 32 teeth, or possibly 16 cleft to base.
 1. 16 teeth.
40. Tooth shape:
0. usually twisted
 1. usually straight.
 2. essentially absent.
41. Tooth length, when present (**Ordered**):
0. 50–300 μm .
 1. 300–800 μm .
 2. 800–1500 μm .
42. Spore size (**Ordered**):
0. 8–12 μm .
 1. 13–15 μm .
 2. 16–20 μm .

REFERENCES

- Aldous D., Popovic L. A critical branching process model for biodiversity. *Adv. Appl. Probab.*, 2005, 37: 1094–1115.
- Aldous D.J., Krikun M.A., Popovic L. Five statistical questions about the tree of life. *Syst. Biol.*, 2011, 60: 318–328. doi: 10.1093/sysbio/syr008
- Alroy J. Continuous track analysis: a new phylogenetic and biogeographic method. *Syst. Biol.*, 1995, 44: 152–178. doi: 10.2307/2413704
- Ashlock P.D. Monophyly and associated terms. *Syst. Biol.*, 1971, 20(1): 63–69. doi: 10.1093/sysbio/20.1.63
- Aubert D. A formal analysis of phylogenetic terminology: Towards a reconsideration of the current paradigm in systematics. *Phytoneuron*, 2015, 2015-66: 1–54.
- Aze T., Ezard T.H.G., Purvis A., Coxall H.K., Stewart D.R.M., Wade B.S., Pearson P.N. A phylogeny of Cenozoic macroperforate planktonic foraminifera from fossil data. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*, 2011, 86: 900–927. doi: 10.1111/j.1469-185X.2011.00178.x
- Bapst D.W., Hopkins M.J. Comparing cal3 and other a posteriori time-scaling approaches in a case study with the pteroccephaliid trilobites. *Paleobiology*, 2017, 43: 49–67. doi: 10.1017/pab.2016.34
- Bremer K. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution*, 1988, 42: 795–803. doi: 10.2307/2408870
- Bremer K. Branch support and tree stability. *Cladistics*, 1994, 10: 295–304. doi: 10.1111/j.1096-0031.1994.tb00179.x
- Brummitt R.K. How to chop up a tree. *Taxon*, 2002, 51: 31–41.
- Crawford D.J. Progenitor-derivative species pairs and plant speciation. *Taxon*, 2010, 59: 1413–1423.
- Crisp M.D., Chandler G.T. Paraphyletic species. *Telopea*, 1996, 6: 813–844.
- de Queiroz K., Donoghue M.J. Phylogenetic systematics and the species problem. *Cladistics*, 1988, 4: 317–338. doi: 10.1111/j.1096-0031.1988.tb00518.x
- Donoghue M.J. A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative. *The Bryologist*, 1985, 88: 172–181. doi: 10.2307/3243026
- Farris J.S. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics*, 1989, 5: 417–419. doi: 10.1111/j.1096-0031.1989.tb00573.x
- Farris J.S. A successive approximations approach to character weighting. *Syst. Zool.*, 1969, 18: 374–385. doi: 10.2307/2412182
- Farris J.S. The logical basis of phylogenetic analysis. In: *Advances in Cladistics, II*. Eds Platnick N.I., Funk V.A. New York: Columbia University Press, 1983, pp. 7–36.
- Farris J.S. Phylogenetic classification of fossils with recent species. *Syst. Biol.*, 1976, 25: 271–282. doi: 10.2307/2412495
- Felsenstein J. Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading. *Syst. Zool.*, 1978, 27: 401–410. doi: 10.2307/2412923
- Felsenstein J. The statistical approach to inferring evolutionary trees and what it tells us about parsimony and compatibility. In: *Cladistics: Perspectives on the*

- Reconstruction of Evolutionary History*. Eds Duncan T., Stuessy T.F. Columbia University Press, New York, 1984, pp. 169–191.
- Footo M. On the probability of ancestors in the fossil record. *Paleobiology*, 1996, 22: 141–151. doi: 10.1017/S0094837300016146
- Friday A. Quantitative aspects of the estimation of evolutionary trees. *Folia Primatol.* (Basel), 1989, 53: 221–234. doi: 10.1159/000156418
- Funk D.J., Omland K.E. Species-level paraphyly and polyphyly: frequency, causes, and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 2003, 34: 397–423. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132421
- Gee H. *Deep Time: Cladistics, the Revolution in Evolution*. Fourth Estate, London, UK, 2000.
- Good I.J. Studies in the History of Probability and Statistics. XXXVII A.M. Turing's statistical work in World War II. *Biometrika*, 1979, 66: 393–396. doi: 10.2307/2335677
- Good I.J. Weight of evidence: A brief survey. *Bayesian Stat.*, 1985, 2: 249–270.
- Hennig W. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag, Berlin, 1950.
- Hennig W. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana, 1966.
- Hillis D.M., Huelsenbeck J.P. Signal, noise, and reliability in molecular phylogenetic analyses. *J. Hered.*, 1992, 83: 189–195.
- Holyński R.B. Is paraphyly indication of poor taxonomy? – Open letter to Drs. Carvalho and Ebach. *Munis Ent. Zool.*, 2010, 5 (Suppl.): 825–829.
- Hull D.L. The limits of cladism. *Syst. Biol.*, 1979, 28: 416–440. doi: 10.2307/sysbio/28.4.416
- Lee M.S.Y. Species concepts and the recognition of ancestors. *Hist. Biol.*, 1995, 10: 329–339. doi: 10.1080/10292389509380528
- Levin D.A. Local speciation in plants: The rule not the exception. *Syst. Bot.*, 1993, 18: 197–208. doi: 10.2307/2419397
- Nelson G.J. "Monophyly again?" – A reply to P.D. Ashlock. *Syst. Biol.*, 1973, 22: 310–312. doi: 10.1093/sysbio/22.3.310
- Paul C.R.C. The recognition of ancestors. *Hist. Biol.*, 1992, 6: 239–250. doi: 10.1080/10292389209380433
- Podani J. Tree thinking, time and topology: comments on the interpretation of tree diagrams in evolutionary/phylogenetic systematics. *Cladistics*, 2013, 29: 315–327. doi: 10.1111/j.1096-0031.2012.00423.x
- Prothero D.R., Lazarus D.B. Planktonic microfossils and the recognition of ancestors. *Syst. Zool.*, 1980, 29: 119–129. doi: 10.2307/2412642
- Pyron R.A., Costa G.C., Patten M.A., Burbrink F.T. Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.*, 2015, 90: 1248–1262. doi: 10.1111/brv.12154
- Rieseberg L.H., Brouillet L. Are many plant species paraphyletic? *Taxon*, 1994, 43: 21–32. doi: 10.2307/1223457
- Ross H.A. The incidence of species-level paraphyly in animals: A re-assessment. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 2014, 76: 10–17. doi: 10.1016/j.ympev.2014.02.021
- Sankey H. Scientific Realism: An Elaboration and a Defence. *Theor. J. Soc. Polit. Theory*, 2001, 35–54.
- Sepkoski J.J. Competition in macroevolution: the double wedge revisited. In: *Evolutionary Paleobiology*. Eds Jablonski D., Erwin D.H., Lipps J.H. University of Chicago Press, Chicago, USA, 1996, pp. 211–255.
- Stuessy T.F., König C. Patrocladistic classification. *Taxon*, 2008, 57: 594–601.
- Tsai C.-H., Fordyce R.E. Ancestor-descendant relationships in evolution: origin of the extant pygmy right whale, *Caperea marginata*. *Biol. Lett.*, 2015, 11: 20140875. doi: 10.1098/rsbl.2014.0875
- Vanderpoorten A., Long D.G. Budding speciation and neotropical origin of the Azorean endemic liverwort, *Leptocycphus azoricus*. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 2006, 40: 73–83. doi: 10.1016/j.ympev.2006.02.013
- Zander R.H. A phylogrammatic evolutionary analysis of the moss genus *Didymodon* in North America north of Mexico. *Bull. Buffalo Soc. Nat. Sci.*, 1998, 36: 81–115.
- Zander R.H. Structuralism in Phylogenetic Systematics. *Biol. Theory*, 2011, 5: 383–394.
- Zander R.H. *A Framework for Post-Phylogenetic Systematics*. Zetetic Publications, St. Louis, 2013.
- Zander R.H. Classical determination of monophyly, exemplified with *Didymodon* s. lat. (Bryophyta). Part 1 of 3, synopsis and simplified concepts. *Phytoneuron*, 2014a, 2014-78: 1–7.
- Zander R.H. Classical determination of monophyly, exemplified with *Didymodon* s. lat. (Bryophyta). Part 2 of 3, concepts. *Phytoneuron*, 2014b, 2014-79: 1–23.
- Zander R.H. Classical determination of monophyly, exemplified with *Didymodon* s. lat. (Bryophyta). Part 3 of 3, analysis. *Phytoneuron*, 2014c, 2014-80: 1–19.
- Zander R.H. Macrosystematics of *Didymodon* sensu lato (*Pottiaceae*, *Bryophyta*) using an analytic key and information theory. *Ukr. Bot. J.*, 2016, 73: 319–332. doi: 10.15407/ukrbotj73.04.319

Recommended for publication
by S.L. Mosyakin

Submitted 29.03.2017

Обер Д. Простий підхід до оцінки зв'язків предок-нащадок на основі парсимонії. Укр. бот. журн., 2017, 74(2): 103–121.

Академія Клермон-Феран,
Міністерство національної освіти Франції

Однією з головних цілей систематики є реконструкція Древа життя. Півстоліття тому проривом стала кладистика, яка виявилась важливим кроком на шляху до цієї мети, що дозволив нам визначити зв'язки спорідненості між видами, абстрактний вид спорідненості. На жаль, філософія кладизму не дозволила просунутися далі в пошуку більш реальних взаємозв'язків, таких як зв'язок предок-нащадок, який, відповідно до дарвінівської еволюційної концепції, ймовірно, є основним типом зв'язків на Дереві життя. У статті описана проста методика на основі парсимонії, яка може бути використана для перетворення класичної кладограми у справжнє філогенетичне дерево, тобто в каулограму. Ця методика полягає у видаленні якомога більшого числа неспостережених і неіменованих вузлів та в їх заміні реально визначеними та іменованими видами. Як в цій методиці, так і при побудові класичної кладограми, для оцінки надійності ознаки використовується нова байєсівська нестохастична схема зважування. Для ілюстрації проводиться оцінка взаємозв'язків між видами мохів роду *Didymodon sensu lato (Pottiaceae)* з обговоренням отриманої каулограми шляхом її співставлення з попередньою методологією відповідно до еволюційних публікацій. На закінчення робиться висновок про недоцільність суворого додержання кладистичної епістемології та необхідність пошуку нових формальних методів для встановлення предкових видів, а також і предкових таксонів вищих рангів.

Ключові слова: предок, байєсівський аналіз, індекс Бремера, еволюційна систематика, парсимонія, зважування

Обер Д. Простой подход к оценке связей предок-потомок на основании парсимонии. Укр. бот. журн., 2017, 74(2): 103–121.

Академія Клермон-Ферран,
Міністерство національного образования Франції

Одной из главных целей систематики является реконструкция Древа жизни. Полвека тому назад прорывом стала кладистика, которая оказалась важным шагом на пути к этой цели, позволившим нам оценить относительные родственные связи между видами, абстрактный тип родства. К сожалению, философия кладизма не позволила продвинуться дальше в поиске более реальных родственных взаимосвязей, таких как связь предок-потомок, которая, согласно дарвинистской эволюционной концепции, является, очевидно, основополагающим типом связей на Древе жизни. В статье описана простая методика на основе парсимонии, которая может быть использована для преобразования классической кладограммы в настоящее филогенетическое дерево, то есть в каулограмму. Эта методика состоит в удалении как можно большего числа ненаблюдаемых и именованных узлов и в замене их наблюдаемыми и именованными видами. Как в этой методике, так и при построении классической кладограммы, для оценки надежности признака используется новая байесовская нестохастическая схема взвешивания. В качестве иллюстрации проводится оценка взаимосвязей между видами мохов рода *Didymodon sensu lato (Pottiaceae)* с обсуждением итоговой каулограммы путем сопоставления ее с ранее применявшейся методологией по материалам эволюционных публикаций. В заключение делается вывод о несостоятельности строгого следования кладистической эпистемологии и необходимости поиска новых формальных методов для установления предковых видов, а также предковых таксонов более высоких рангов.

Ключевые слова: предок, байесовский анализ, индекс Бремера, эволюционная систематика, парсимония, взвешивание



doi: 10.15407/ukrbotj74.02.122

Паліноморфологічні особливості представників роду *Sambucus* (*Sambucaceae* / *Adoxaceae*) флори України для цілей спорово-пилкового аналізу

Зоя М. ЦИМБАЛЮК, Людмила Г. БЕЗУСЬКО

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна
palynology@ukr.net

Tsybalyuk Z.M., Bezusko L.G. **Pollen morphology of representatives of the genus *Sambucus* (*Sambucaceae* / *Adoxaceae*) in the flora of Ukraine for spore-pollen analysis.** Ukr. Bot. J., 2017, 74(2): 122–130.

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2, Tereshchenkivska Str., Kyiv 01004, Ukraine

Abstract. Pollen morphology of three species of the genus *Sambucus* represented in the flora of Ukraine was studied using light and scanning electron microscopy. Pollen grains of the studied species are 3-colporate; prolate, spheroidal or oblate-spheroidal in shape; small- and medium-sized. Their outline in equatorial view is elliptical or circular, in polar view 3-lobed or slightly 3-lobed. Colpi are long, occasionally of medium length, with pointed and sometimes rounded ends. Pores are indistinct, covered by margins of colpi, or sometimes distinct. Sculpture exine macroreticulate (*S. ebulus*) and microreticulate (*S. racemosa* and *S. nigra*). Data on participation of pollen grains of *Sambucus* sp. and *S. nigra* in palynofloras of the Holocene deposits in 14 basic profiles and 19 archaeological sites in the plain part of Ukraine are analyzed and summarized. Spatiotemporal differentiation of distribution of pollen of *Sambucus* sp. and *S. nigra* in the non-montane part of Ukraine during the Holocene has been revealed. It has been shown that the diagnostic characters of pollen grains can be used for more accurate identification of fossil pollen of *Sambucus* to the species level (in the cases of its good preservation) for pollen analysis of sediments of the Upper Cenozoic of Ukraine and adjacent areas.

Keywords: *Sambucus*, pollen grains, morphology, diagnostic characters, spore-pollen analysis, Ukraine, palynofloras

Вступ

У світовій флорі рід *Sambucus* L. (*Sambucaceae* / *Adoxaceae* sensu APG IV) налічує до 27 видів, які поширені головним чином у Східній Азії та східній частині Північної Америки, а також у горах Східної Африки, Австралії та Тасманії (Mabberley, 1997; Takhtajan, 2009). У різних варіантах системи А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1987, 1997, 2009) рід *Sambucus* належить до родини *Sambucaceae* Batsch ex Worckh., а за системою, що базується на молекулярно-філогенетичних даних (APG IV, 2016), – до *Adoxaceae* E. Mey. За номенклатурним списком судинних рослин (Mosyakin, Fedonchuk, 1999) для України наводиться три види роду: *S. ebulus* L., *S. racemosa* L. та *S. nigra* L. Ще вісім видів *Sambucus*, які походять переважно зі Східної Азії та Північної Америки, наводяться в Україні як культивовані (Parkho-menko, 2005).

© З.М. ЦИМБАЛЮК, Л.Г. БЕЗУСЬКО, 2017

Морфологічні особливості пилкових зерен представників роду *Sambucus* вивчали різні дослідники. У деяких працях (Erdtman, 1952; Faegri, Iversen, 1964; Moore, Webb, 1983) наводяться лише окремі ознаки пилкових зерен деяких представників роду. Л.А. Купріяною та Л.А. Альшиною (Kupriyanova, Aleshina, 1972) за допомогою світлового мікроскопа були детальніше вивчені пилкові зерна *Sambucus ebulus*, *S. racemosa* та *S. nigra*. Інші вчені досліджували пилкові зерна *S. canadensis* L. (Basset, Crompton, 1970) та *S. australasica* (Lindl.) Fritsch. (Kodala, 2006).

З використанням сканувального електронного мікроскопа досліджені пилкові зерна *S. pubens* Michaux з території Північної Америки (Donoghue, 1985) та представники флори Румунії – *S. ebulus*, *S. racemosa* та *S. nigra* (Tamas et al., 2009). В електронній базі даних PalDat є відомості про морфологію пилку *S. ebulus* та *S. nigra* (Halbritter, Diethart, 2017; Tweraser et al., 2017). За допомогою комплексу методів світлової та сканувальної

електронної мікроскопії вивчені пилкові зерна 15 видів світової флори (Samutina, 1986) та трьох видів флори Польщі (Maciejewska, 1997).

Відомо, що можливості ідентифікації викопного пилку базуються на результатах паліноморфологічного вивчення сучасних рослин. Можна стверджувати, що основні етапи становлення та розвитку палінології відкладів квартеру значною мірою були обумовлені досягненнями паліноморфології (Kurpianova, Aleshina, 1972, 1978; Grichuk, 1989; Bezusko, Bezusko, 2002; Bezusko et al., 2011). Протягом останніх десятиріч при вивченні відкладів плейстоцену та голоцену України використовувалися результати широкомасштабних паліноморфологічних досліджень видів сучасної світової флори (Tymbalyuk, Mosyakin, 2013; та ін.). Наприклад, результати паліноморфологічних досліджень представників родин *Chenopodiaceae*, *Plantaginaceae*, *Lentibulariaceae* та ін. флори України вже використовуються в практиці палеопалінологічних досліджень (Bezusko et al., 2003, 2006, 2007; Tymbalyuk et al., 2005, 2006, 2008). Такі розробки сприяють розвитку палеопалінології, палеоекології та палеофлористики.

Метою нашої роботи було дослідження та уточнення морфологічних особливостей пилкових зерен роду *Sambucus* (види флори України) для цілей палінології відкладів квартеру; узагальнення відомостей про участь пилку *Sambucus* родового та видового рівнів у паліофлорах відкладів голоцену рівнинної України.

Матеріали та методи

Зразки пилкових зерен відібрано в гербарії Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (КІВ) та Державного природознавчого музею НАН України (ЛВУ). Для дослідження під світловим мікроскопом (СМ, Biolar) матеріал обробляли за загальноприйнятим ацетолізним методом (Erdtman, 1952). При вивченні пилку під сканувальним електронним мікроскопом (СЕМ, JSM-6060 LA) матеріал фіксували у 96%-му етанолі та напилювали шаром золота за стандартною методикою (Tymbalyuk, Mosyakin, 2013). Описували пилкові зерна з використанням загальноприйнятої термінології (Kurpianova, Aleshina, 1972; Punt et al., 1994; Tokarev, 2002). Досліджували пилкові зерна трьох видів роду *Sambucus* флори України.

Укр. бот. журн., 2017, 74(2)

Матеріалом для аналізу та узагальнення відомостей про участь пилку представників роду *Sambucus* слугували викопні паліофлори відкладів верхнього плейстоцену—голоцену рівнинної України. Були використані як отримані нами результати спорово-пилкового аналізу досліджуваних відкладів (Bezusko et al., 2000, 2002, 2009, 2011), так і наявні на цей час літературні дані (Artyushenko et al., 1982; Kremenetskyi, 1991; Kalynovych, Kharmata, 2001; Resler et al., 2002; Horbenko, Pashkevych, 2010).

Результати та обговорення

Наводимо характеристики пилкових зерен вивчених видів.

***Sambucus ebulus* L.** (рис. 1, 1, 2; рис. 2, 1–4)

СМ. Пилкові зерна (п. з.) 3-борозно-порові, еліпсоїдальні за формою, в обрисі з полюса 3-лопатеві або слабко-3-лопатеві, з екватора еліптичні. Полярна вісь (п. в.) 21,3–27,9 мкм, екваторіальний діаметр (е. д.) 15,9–19,9 мкм. Борозни довгі, 2,0–3,3 мкм завширшки, з більш-менш рівними, чіткими краями і загостреними, зрідка дещо заокругленими кінцями, борозні мембрани гладенькі. Пори нечіткі, закриті краями борозен. Ширина мезокольпумів (ш. мк.) 10,6–13,3 мкм, діаметр апокольпумів (д. ак.) 2,4–2,7 мкм. Екзина 2,0–2,7 мкм завтовшки. Покрив удвічі тонший за стовпчиківий шар. Стовпчики чіткі, короткі, товсті, з чіткими округлими голівками, розташовані рідко. Скульптура екзини чітка, великосітчаста, комірки кутасті за формою. На апокольпумах комірки менших розмірів.

СЕМ. Скульптура екзини великосітчаста; комірки переважно великі, різні за формою, на дні комірок розташовані стовпчики; стінки широкі. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 1. Київська обл. Околиці Тетієва, галявина в лісі. 12.VII 1988, Е. Орнст, М. Федорончук (КІВ). 2. Тернопільська обл., м. Кременець, околиці г. Бона. 09.07.2003, І. Борбуляк, О. Ільїна, А. Слободенюк, Р. Удовиченко, Ю. Цибулько, 029896 (КІВ).

***Sambucus racemosa* L.** (рис. 1, 3, 4; рис. 2, 5–8)

СМ. П. з. 3-борозно-порові, сфероїдальні або еліпсоїдальні за формою, в обрисі з полюса 3-лопатеві, з екватора округлі або еліптичні. П. в. 15,9–21,3 мкм, е. д. 14,6–21,3 мкм. Борозни довгі, 1,3–2,4 мкм завширшки, з більш-менш рівними, чіткими краями і злегка загостреними кінцями,

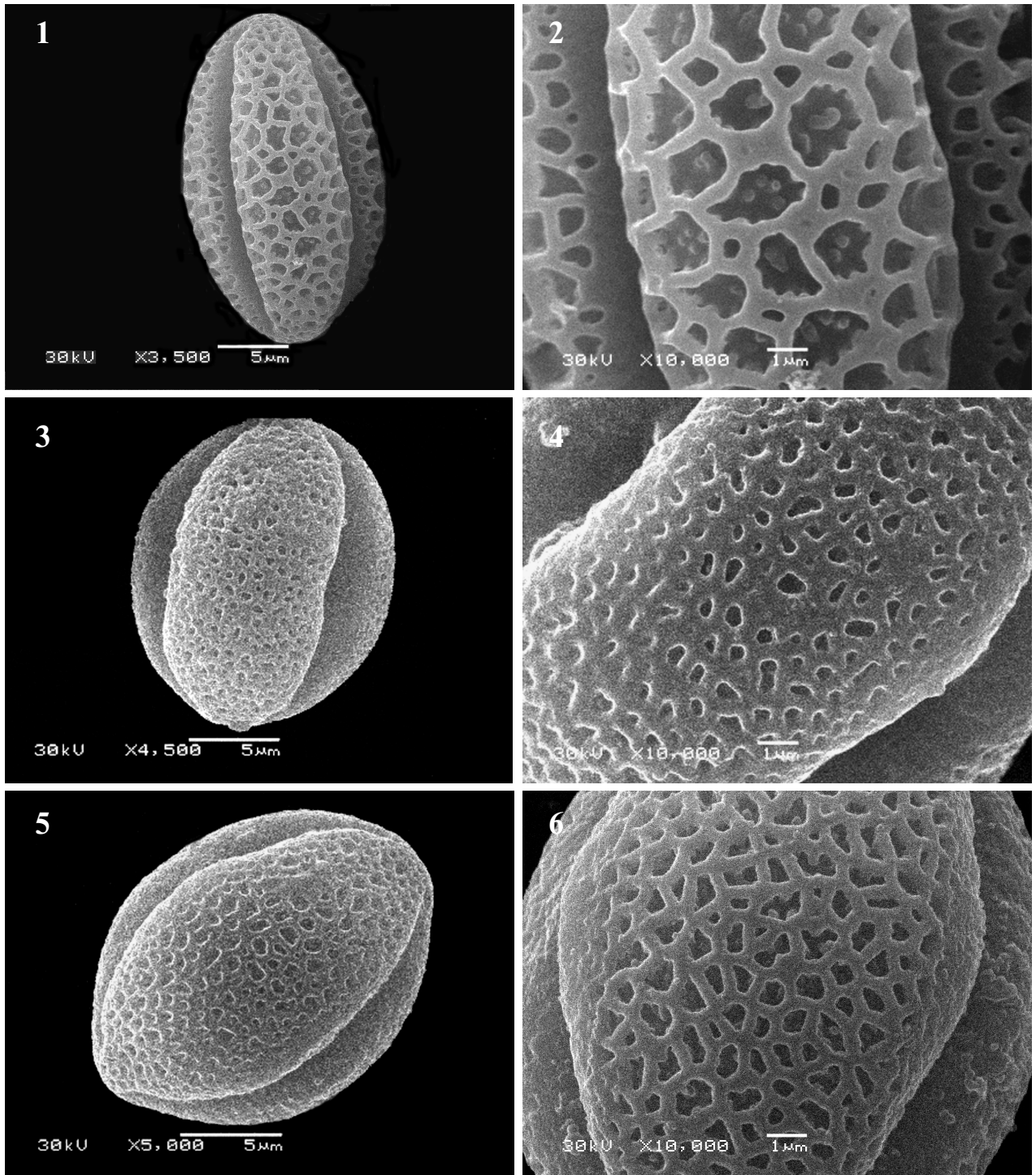


Рис. 1. Пилкові зерна роду *Sambucus* (сканувальний електронний мікроскоп): 1, 2 – *S. ebulus*, 3, 4 – *S. racemosa*, 5, 6 – *S. nigra*; 1, 3, 5 – вигляд з екватора; скульптура екзини: 2 – великосітчаста, 4, 6 – дрібносітчаста

Fig. 1. Pollen grains of *Sambucus* (scanning electron microscopy): 1, 2 – *S. ebulus*, 3, 4 – *S. racemosa*, 5, 6 – *S. nigra*; 1, 3, 5 – equatorial view; exine sculpture: 2 – macroreticulate, 4, 6 – microreticulate

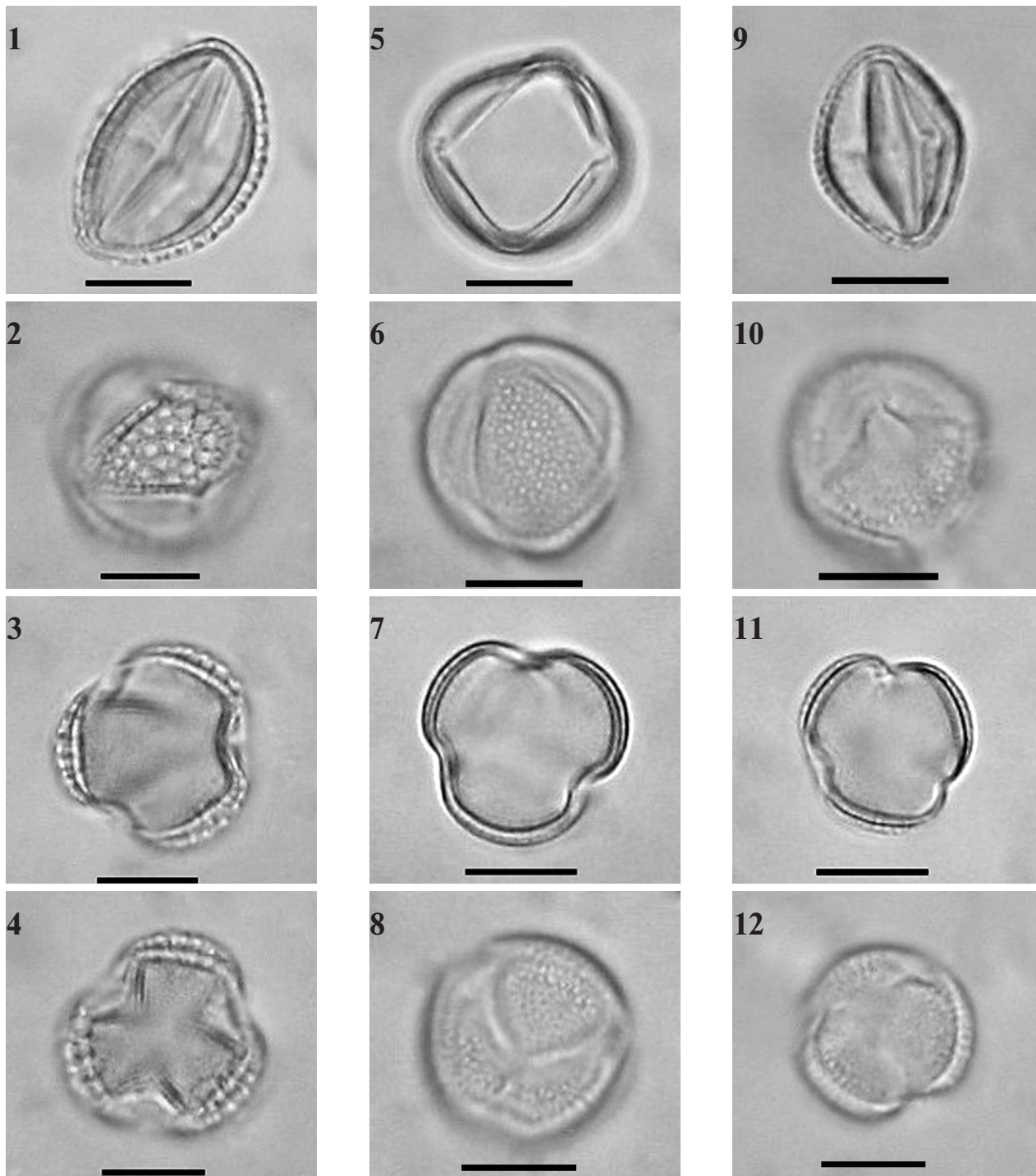


Рис. 2. Пилкові зерна роду *Sambucus* (світловий мікроскоп): 1–4 – *S. ebulus*, 5–8 – *S. racemosa*, 9–12 – *S. nigra*; 1, 2, 5, 6, 9, 10 – вигляд з екватора; 3, 4, 7, 8, 11, 12 – вигляд з полюса. Масштабна лінійка 5 мкм

Fig. 2. Pollen grains of *Sambucus* (light microscopy): 1–4 – *S. ebulus*, 5–8 – *S. racemosa*, 9–12 – *S. nigra*; 1, 2, 5, 6, 9, 10 – equatorial view; 3, 4, 7, 8, 11, 12 – polar view. Scale bars: 5 μ m

інколи майже зливаються на полюсах, борозні мембрани гладенькі. Пори нечіткі, прикриті краями борозен, зрідка чіткі, 2,7 мкм завширшки, 1,3–4,0 мкм завдовжки. Ш. мк. 10,6–13,3 мкм, д. ак. 1,3–2,4 мкм. Екзина 1,1–1,3 мкм завтовшки, зрідка потовщується на полюсах до 1,6–2,0 мкм. Покрив удвічі тонший або майже дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі, короткі, товсті, розташовані рідко. Скульптура екзини чітка або нечітка, дрібносітчаста, комірки округлі за формою. На апокольпіумах комірки менших розмірів.

СЕМ. Скульптура екзини дрібносітчаста; комірки дрібні, округлі, видовжені, округло-кутасті за формою; стінки широкі. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 1. Івано-Франківська обл., Калушський р-н, окол. с. Цвітова, дубово-грабовий ліс і луг. 23.06.1979, Бондар (*LWS*). 2. Хмельницька обл., м. Шепетівка. Ліс поблизу вул. Шешунова, дубова ділянка. 10.05.2003, Л.М. Губарь, 060108 (*KW*).

***Sambucus nigra* L.** (рис. 1, 5, 6; рис. 2, 9–12)

СМ. П. з. 3-борозно-порові, еліпсоїдальні або сфероїдальні, зрідка сплющено-сфероїдальні за формою, в обрисі з полюса 3-лопатевої, з екватора еліптичні або округлі. П. в. 15,9–21,3 мкм, е. д. 13,3–18,6 мкм. Борозни довгі, 1,3–2,7 мкм завширшки, з більш-менш рівними, чіткими краями і злегка загостреними кінцями, борозні мембрани гладенькі. Пори переважно нечіткі, прикриті краями борозен, зрідка чіткі, 2,4–2,7 мкм завширшки, 2,7–4,0 мкм завдовжки. Ш. мк. 10,6–13,3 мкм, д. ак. 2,4–2,7 мкм. Екзина 1,1–2,0 мкм завтовшки. Покрив майже дорівнює стовпчиковому шару. Стовпчики чіткі, короткі, тонкі, розташовані рідко. Скульптура екзини чітка, дрібносітчаста, комірки округлі за формою. На арокольпіумах комірки подібні, як і на мезокольпіумах або дрібніші.

СЕМ. Скульптура екзини дрібносітчаста; комірки переважно дрібні або середнього розміру, округлі, кутасті, округло-кутасті за формою, зрідка на дні комірок спостерігаються стовпчики; стінки широкі. Борозні мембрани гладенькі.

Досліджені зразки: 1. Крымский Государственный Заповедник, по дну лесной балки, заросшей лесом у ручья. 15.VII 1955. М. Котов, Л. Евзеров, В. Романов (*KW*). 2. м. Чернігів, парк культури

і відпочинку ім. М. Коцюбинського, група. 18.06.2010, С.О. Потоцька, 097816 (*KW*).

Отримані дані засвідчують, що пилкові зерна всіх досліджених видів роду *Sambucus* 3-борозно-порові. Пилкові зерна *S. ebulus* характеризуються еліпсоїдальною формою, у пилку *S. racemosa* переважає сфероїдальна форма, зрідка еліпсоїдальна, пилкові зерна *S. nigra* мають еліпсоїдальну і сфероїдальну, зрідка також сплющено-сфероїдальну форму. Обриси з екватора у *S. ebulus* еліптичні, у *S. racemosa* переважно округлі, зрідка еліптичні, тимчасом у *S. nigra* переважно еліптичні і зрідка округлі. Обриси з полюса 3-лопатевої або слабко-3-лопатевої у пилку *S. ebulus* і 3-лопатевої у *S. racemosa* та *S. nigra*. Пилкові зерна дрібних і середніх розмірів, полярна вісь становить 15,9–27,9 мкм, екваторіальний діаметр – 13,3–19,9 мкм, у *S. ebulus* розміри більші, ніж у *S. racemosa* та *S. nigra*. У пилкових зерен усіх досліджених видів борозни 1,3–3,3 мкм завширшки, з чіткими краями і переважно загостреними кінцями, у пилку *S. ebulus* зрідка кінці борозен заокруглені, а в *S. racemosa* борозни майже зливаються на полюсах. Найширші борозни характерні для *S. ebulus* (2,0–3,3 мкм). Борозні мембрани у пилкових зерен усіх видів гладенькі. Пори в *S. ebulus* закриті краями борозен, тимчасом у *S. racemosa* та *S. nigra* вони прикриті краями борозен, зрідка чіткі.

Екзина 1,1–2,7 мкм завтовшки, покривно-стовпчикова. Найтовстіша екзина характерна для пилкових зерен *S. ebulus* (2,0–2,7 мкм), тонша екзина у пилку *S. racemosa* та *S. nigra* (1,1–2,0 мкм). Під СМ в екзині вирізняється покрив та стовпчиковий шар переважно з чіткими короткими, рідко розташованими стовпчиками. Скульптура екзини добре простежується під світловим мікроскопом. У пилкових зерен *S. ebulus* скульптура великосітчаста, у *S. racemosa* та *S. nigra* – дрібносітчаста. Варто відзначити, що у пилку *S. racemosa* сітка дрібніша ніж у *S. nigra*. У пилку всіх видів на апокольпіумах комірки зменшуються, у *S. nigra* зрідка скульптура апокольпіумів подібна до такої на мезокольпіумах. Під СЕМ у пилкових зерен *S. ebulus* на дні комірок чітко спостерігаються стовпчики, у *S. nigra* вони зрідка виявлені, у пилку *S. racemosa* – не виявлені.

Зазначимо, що при ідентифікації викопних пилкових зерен представників роду *Sambucus* ми використовували діагностичні ознаки, наведені

Участь пилку *Sambucus* sp. та *S. nigra* в колективних палінофлорах відкладів голоцену рівнинної частини України
Participation of pollen of *Sambucus* sp. and *S. nigra* in collective palynofloras of the Holocene sediments in the plain part of Ukraine

Таксон	Періодизація голоцену				
	SA	SB	AT	BO	PB
Лісова зона, Правобережжя					
<i>Sambucus</i> sp.	+	–	+	+	+
<i>S. nigra</i>	+	+	+	–	–
Лісова зона, Лівобережжя					
<i>Sambucus</i> sp.	+	–	+	+	–
<i>S. nigra</i>	+	+	+	–	–
Лісостепова зона, Правобережжя					
<i>Sambucus nigra</i>	–	–	+	–	–
Лісостепова зона, Лівобережжя					
<i>Sambucus nigra</i>	+	+	+	+	–
Степова зона, Правобережжя					
<i>Sambucus</i> sp.	+	+	–	–	–
Степова зона, Лівобережжя					
<i>Sambucus</i> sp.	+	–	+	–	–
<i>S. nigra</i>	+	–	–	–	–

* SA – субатлантичний, SB – суббореальний, AT – атлантичний, BO – бореальний, PB – пребореальний часи;
** «+» – участь пилкових зерен у викопних палінофлорах; *** «–» – відсутність пилкових зерен у викопних палінофлорах.

у визначнику (Kupriyanova, Aleshina, 1972). Ми проаналізували та узагальнили наявні на цей час дані про участь пилкових зерен *Sambucus* sp. та *Sambucus nigra* в палінофлорах відкладів голоцену в 14 фонових розрізах (Artiushenko et al., 1982; Kremenetskiy, 1991; Kalynovych, Kharmata, 2001; Resler et al., 2002; Horbenko, Pashkevych, 2010; Bezusko et al., 2011) та 19 археологічних пам'яток рівнинної частини України (Bezusko et al., 2000, 2002, 2009, 2011). Поширення представників роду *Sambucus* та *S. nigra* впродовж основних етапів голоцену (субатлантичний, суббореальний, атлантичний, бореальний, пребореальний часи) розглядається для правобережної та лівобережної частин Лісової, Лісостепової та Степової зон України (таблиця).

Зазначимо, що склад колективних палінофлор ранньосередньовічних відкладів Словечансько-Овруцького кряжу та стародавнього Києва формували також пилкові зерна *Sambucus* sp. і *S. nigra*. Варто відмітити, що в зразках з цих відкладів були виявлені макрозалишки *S. nigra* (Pashkevych, 1998, 2008). Насіння бузини доволі часто трапляється серед макрозалишків, визначених у складі палеоботанічних спектрів ранньосередньовічних відкладів з території м. Києва (Pashkevych, 1998). У давні часи його досить широко вживали як в їжу, так і для приготування барвників. На території Європи

знахідки викопного насіння бузини, які людина могла збирати та включати до свого раціону, відомі з неоліту (Pashkevych, 2005).

Таким чином, за результатами аналізу нових паліноморфологічних матеріалів можна зробити висновок, що пилкові зерна роду *Sambucus* розрізняються на видовому рівні. Діагностичні ознаки пилкових зерен можуть бути використані для точнішої ідентифікації викопного пилку роду *Sambucus* при проведенні спорово-пилкового аналізу відкладів верхнього кайнозою України та суміжних територій.

Висновки

За узагальненими результатами палеофлористичних досліджень (14 фонових розрізів та 19 археологічних пам'яток) встановлено просторово-часову диференціацію поширення *Sambucus* sp. та *S. nigra* на рівнинній Україні впродовж голоцену. На прикладі участі *S. nigra* в колективних палінофлорах ранньосередньовічних відкладів (Словечансько-Овруцький кряж та стародавній Київ) обґрунтовано перспективність використання результатів палеофлористичних та палеоетноботанічних досліджень. Встановлені діагностичні ознаки пилкових зерен представників роду *Sambucus*, які можна використовувати для точнішої ідентифікації викопного пилку до видового рівня: форма та обрис, розміри зерна, будова апертур, товщина та скульптура екзини.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Angiosperm Phylogeny Group IV (APG IV). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Bot. J. Linn. Soc.*, 2016, 181: 1–20.
- Artiushenko A.T., Arap R.Ya., Bezusko L.G. *Istoriya rastitelnosti zapadnykh oblastey Ukrainy v chetvertichnom periode*, Kiev: Naukova Dumka, 1982, 136 pp. [Артиушенко А.Т., Арап Р.Я., Безусько Л.Г. *История растительности западных областей Украины в четвертичном периоде*, Киев: Наук. думка, 1982, 136 с.].
- Basset J.J., Crompton C.W. Pollen morphology of the family *Caprifoliaceae* in Canada. *Pollen Spores*, 1970, 12: 365–380.
- Bezusko L.G., Bezusko A.G., Tymbalyuk Z.M., Mosyakin S.L. *Ukr. Bot. J.*, 2007, 64(1): 3–12. [Безусько Л.Г., Безусько А.Г., Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л. Перспективи використання пилку роду *Plantago* L. (*Plantaginaceae* Juss.) при визначенні антропогенних змін рослинного покриву України в голоцені. *Укр. бот. журн.*, 2007, 64(1): 3–12].
- Bezusko L.G., Bezusko T.V., Mosyakin S.L. A partial reconstruction of the flora and vegetation in the central area of early medieval Kiev, Ukraine, based on the results of palynological investigations. *Urban Habitats*, 2002, 1(1): 105–119, available at: http://urbanhabitats.org/v01n01/medievalkiev_pdf.pdf
- Bezusko L.G., Kotova N.S., Kovalyukh N.N. Nаселение епохи неолита – раннего eneолита Zapadnogo Priazovya i okruzhayushchaya sreda. In: *Starozhytnosti stepovoho Prychornomor'ya i Krymu*, Zaporizhzhya, 2000, vol. 8, pp. 89–109. [Безусько Л.Г., Котова Н.С., Ковалюх Н.Н. Население эпохи неолита – раннего энеолита Западного Приазовья и окружающая среда. В кн.: *Старожитності степового Причорномор'я і Криму*, Запоріжжя, 2000, т. 8, с. 89–109].
- Bezusko L.G., Mosyakin S.L., Bezusko A.G. Flora and vegetation of the Ovruch Ridge (Northern Ukraine) in early medieval times (by palynological data), *Quat. International*, 2009, 203(1–2): 120–128.
- Bezusko L.G., Mosyakin S.L., Tymbalyuk Z.M. *Naukovi zapysky NaUKMA*. Prygodnychi nauky, 2003, 22(3): 392–395. [Безусько Л.Г., Мосякін С.Л., Цимбалюк З.М. Пилок родини *Chenopodiaceae* Vent. – індикатор природних та антропогенних змін рослинного покриву України в голоцені. *Наук. зап. НаУКМА*. Природ. науки, 2003, 22(3): 392–395].
- Bezusko L.G., Mosyakin S.L., Tymbalyuk Z.M. *Ukr. Bot. J.*, 2006, 63(5): 645–653. [Безусько Л.Г., Мосякін С.Л., Цимбалюк З.М. Пилок *Chenopodiaceae* Vent. як індикатор змін природних умов на території України в плейстоцені. *Укр. бот. журн.*, 2006, 63(5): 645–653].
- Bezusko L.H., Bezusko A.H. *Naukovi zapysky NaUKMA*, Spets. vur., 2002, 20(2): 425–428. [Безусько Л.Г., Безусько А.Г. Значення палиноморфології сучасних рослин для палеоекології квартеру. *Наук. записки НаУКМА*. Спец. вип., 2002, 20(2): 425–428].
- Bezusko L.H., Mosyakin S.L., Bezusko A.H. *Zakonomirnosti ta tendentsii rozvytku roslynnoho pokryvu Ukrainy u riznomu pleystotseni ta holotseni (Patterns and trends of development of the plant cover of Ukraine in the Late Pleistocene and Holocene)*, Kyiv: Alterpress, 2011, 448 pp. [Безусько Л.Г., Мосякін С.Л., Безусько А.Г. *Закономірності та тенденції розвитку рослинного покриву України у пізньому плейстоцені та голоцені*, Київ: Альтерпрес, 2011, 448 с.].
- Donoghue M.J. Pollen diversity and exine evolution in *Viburnum* and the *Caprifoliaceae* sensu lato. *J. Arnold Arb.*, 1985, 66: 421–469.
- Erdtman G. *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms*, Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952, 539 pp.
- Faegri K., Iversen J. *Textbook of pollen analysis*, Oxford: Blackwell, 1964, 237 pp.
- Grichuk V.P. *Istoriya flory i rastitelnosti Russkoy ravniny v pleystotsene*, Moscow: Nauka, 1989, 183 pp. [Гричук В.П. *История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене*, М.: Наука, 1989, 183 с.].
- Halbritter H., Diethart B. *Sambucus nigra*. In: *PalDat – a palynological database*, available at: https://www.paldat.org/pub/Sambucus_nigra/301230 (accessed 10 February 2017).
- Horbenko S.A., Pashkevych H.O. *Zemlerobstvo davnykh slov'yan*, Kyiv: Akadempriodyka, 2010, 316 pp. [Горбенко С.А., Пашкевич Г.О. *Землеробство давніх слов'ян*, Київ: Академперіодика, 2010, 316 с.].
- Kalynovych N., Kharmata K. *Visnyk Lviv. un-tu. Ser. biol.*, 2001, 27: 78–99. [Калинович Н., Хармата К. Реконструкція історії рослинності Верхньодністровської рівнини в голоцені на основі палинологічного аналізу торфових відкладів. *Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол.*, 2001, 27: 78–99].
- Kodala P.G. Pollen morphology of some rainforest taxa occurring in the Illawarra region of New South Wales, Australia. *Telopea*, 2006, 11(3): 346–389.
- Kremenetskiy K.V. *Paleoekologiya drevneyshikh zemledeltsev i skotovodov Russkoy ravniny*, Moscow: Nauka, 1991, 193 pp. [Кременецкий К.В. *Палеоэкология древнейших земледельцев и скотоводов Русской равнины*, М.: Наука, 1991, 193 с.].
- Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. *Pylytsa i spory rasteniy flory evropeyskoy chasti SSSR*, Leningrad: Nauka, 1972, vol. 1, 170 pp. [Куприянова Л.А., Алешина Л.А. *Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР*, Л.: Наука, 1972, т. 1, 170 с.].
- Kupriyanova L.A., Aleshina L.A. *Pylytsa dvudolnykh rasteniy flory evropeyskoy chasti SSSR. Lamiaceae – Zygophyllaceae*, Leningrad: Nauka, 1978, 184 pp. [Куприянова Л.А., Алешина Л.А. *Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Lamiaceae – Zygophyllaceae*, Л.: Наука, 1978, 184 с.].
- Mabberley D.J. *The plant-book: a portable dictionary of the vascular plants*. Ed. 2, Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1997, 858 pp.
- Maciejewska I. Pollen morphology of the polish species of the family *Caprifoliaceae*. Pt 1. *Acta Soc. Bot. Poloniae*, 1997, 66(2): 133–142.

- Moore P.D., Webb J.A. *An illustrated guide to pollen analysis*, London; Sydney; Auckland; Toronto: Hodder and Stoughton, 1983, 133 pp.
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*, Kiev, 1999, xxiii + 345 pp.
- Parkhomenko L.I. *Sambucaceae*. In: *Dendroflora Ukrainy. Dykorosli ykultyvovani dereva i kushchi. Pokrytonasinni. Ch. II*. Eds M.A. Kohno, N.M. Trofimenko, Kyiv: Fitosotsiotsentr, 2005, pp. 603–608. [Пархоменко Л.І. *Sambucaceae*. В кн.: *Дендрофлора України. Дикорослі й культивовані дерева і кущі. Покритонасінні. Ч. II*. За ред. М.А. Кохно, Н.М. Трофименко, Київ: Фітосоціоцентр, 2005, с. 603–608].
- Pashkevych H.O. Paleobotanichnyy kompleks davnoruskoi Ovrutskoi volosti. In: *Starodavniy Iskorosten i slov'yanski hrady*, Korosten: Korostenska filiya Zhytomyrskoho oblasnoho krajeznavchoho muzeyu, 2008, vol. 2, pp. 59–73. [Пашкевич Г.О. Палеоботанічний комплекс давньоруської Овруцької волості. В кн.: *Стародавній Іскоростень і слов'янські гради*, Коростень: Коростен. філ. Житомир. обл. краєзнавч. музею, 2008, т. 2, с. 59–73].
- Pashkevych H.O. Paleoetnobotanichni doslidzhennya materialiv z rozkopok Mykhaylivskoho Zolotoverkoho monastyru v m. Kuzevi. In: *Arkheolohichni doslidzhennya*, Kyiv, 1998, pp. 61–62. [Пашкевич Г.О. Палеоетноботанічні дослідження матеріалів з розкопок Михайлівського Золотоверхого монастиря в м. Києві. В кн.: *Археологічні дослідження*, Київ, 1998, с. 61–62].
- Pashkevych H.O. Paleoetnobotanicheskye yssledovannya Olvyi u ee okruhy. In: *Kulturnaya antropologiya, arkheologiya* (St. Petersburg), 2005, vol. 3, pp. 13–76. [Пашкевич Г.О. Палеоетноботанические исследования Ольвии и ее округи. В кн.: *Культ. антропология, археология* (СПб), 2005, т. 3, с. 13–76].
- Punt W., Blackmore S., Nilsson S., Thomas A.Le. *Glossary of pollen and spore terminology*, Utrecht: LPP Foundation, 1994, 71 pp.
- Resler I., Kalynovych N., Kharmata K. Vilshyny Verkhnodnistrovskoyi rivnyuny ta istoriya yikh pokhodzhennya. In: *Yu.D. Kleopov ta suchasna botanichna nauka*, Kyiv, 2002, pp. 279–186. [Реслер І., Калинович Н., Хармата К. Вільшини Верхньодністровської рівнини та історія їх походження. В кн.: *Ю.Д. Клепов та сучасна ботанічна наука*, Київ, 2002, с. 279–186].
- Samutina M.L. *Bot. J.*, 1986, 71(2): 168–174. [Самутина М.Л. Сравнительно-морфологический анализ пыльцы рода *Sambucus* (*Caprifoliaceae*). *Бот. журн.*, 1986, 71(2): 168–174].
- Takhtajan A.L. *Sistema magnoliifitov*, Leningrad: Nauka, 1987, 439 pp. [Тахтаджян А.Л. *Система магнолиофитов*, Л.: Наука, 1987, 439 с.].
- Takhtajan A. *Flowering Plants*, Berlin: Springer Verlag, 2009, 871 pp.
- Takhtajan A.L. *Diversity and classification of flowering plants*, New York: Columbia Univ. Press, 1997, 663 pp.
- Tamas M., Pop C., Martian A., Barbu-Tudoran L. Morphological research on indigenous *Sambucus* species pollen, *Not. Bot. Hort. Agrobot. Cluj*, 2009, 37(1): 65–69.
- Tokarev P.I. *Morfologiya i ultrastruktura pyl'tsevykh zeren*, Moscow: T-vo nauch. izd. KMK, 2002, 51 pp. [Токарев П.И. *Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен*, М.: Т-во науч. изд. КМК, 2002, 51 с.].
- Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L. *Atlas pyl'kovykh zeren predstavnykiv rodyn Plantaginaceae ta Scrophulariaceae (Atlas of pollen grains of representatives of Plantaginaceae and Scrophulariaceae)*, Kyiv: Nash format, 2013, 276 pp. [Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л. *Атлас пилкових зерен представників родин Plantaginaceae та Scrophulariaceae*, Київ: Наш формат, 2013, 276 с.].
- Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L., Bezusko L.G. *Naukovi zapysky NaUKMA. Biolohiya ta ekolohiya*, 2005, 53: 19–25. [Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л., Безусько Л.Г. Нові підходи у розробці визначника пилку лободових для цілей пилкового аналізу (таксони флори України). *Наук. зап. НаУКМА. Біологія та екологія*, 2005, 53: 19–25].
- Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L., Bezusko L.G. *Naukovi zapysky NaUKMA. Biolohiya ta ekolohiya*, 2006, 54: 24–30. [Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л., Безусько Л.Г. Морфологія пилку роду *Plantago* L. s.l. (*Plantaginaceae* Juss. s. str.) флори України для цілей спорово-пилкового аналізу. *Наук. записки НаУКМА. Біологія та екологія*, 2006, 54: 24–30].
- Tsybalyuk Z.M., Mosyakin S.L., Bezusko L.G. *Ukr. Bot. J.*, 2008, 65(4): 520–534. [Цимбалюк З.М., Мосякін С.Л., Безусько Л.Г. Порівняльно-морфологічна характеристика пилкових зерен видів *Pinguicula* L. та *Utricularia* L. флори України. *Укр. бот. журн.*, 2008, 65(4): 520–534].
- Tweraser E., Halbritter H., Schneider H. *Sambucus ebulus*. In: *PalDat – a palynological database*, available at https://www.paldat.org/pub/Sambucus_ebulus/302549 (accessed 10 February 2017).

Рекомендує до друку
Д.В. Дубина

Надійшла 09.03.2017

Цимбалюк З.М., Безусько Л.Г. Палиноморфологічні особливості представників роду *Sambucus* (*Sambucaceae* / *Adoxaceae*) флори України для цілей спорово-пилкового аналізу. Укр. бот. журн., 2017, 74(2): 122–130.

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна

Досліджено пилкові зерна видів роду *Sambucus* флори України з використанням світлового й сканувального електронного мікроскопів. Встановлено, що пилкові зерна 3-бороздно-порові; еліпсоїдальні, сфероїдальні або сплющено-сфероїдальні за формою; в обрисах з екватора еліптичні або округлі, з полюса 3-лопатеві або слабо-3-лопатеві; дрібних і середніх розмірів. Борозни довгі, зрідка середньої довжини, з загостреними, зрідка заокругленими, кінцями. Пори переважно закриті краями борозен, зрідка чіткі. Скульптура екзини великосітчаста (*S. ebulus*) та дрібносітчаста (*S. racemosa* та *S. nigra*). Проаналізовано та узагальнено дані про участь пилкових зерен *Sambucus* sp. і *S. nigra* в палинофлорах відкладів голоцену в 14 фонових розрізах та 19 археологічних пам'ятниках рівнинної частини України. Встановлено просторово-часову диференціацію поширення *Sambucus* sp. і *S. nigra* на рівнинній частині України впродовж голоцену. Показано, що виявлені діагностичні ознаки пилкових зерен можна використовувати для точнішої ідентифікації викопного пилку роду *Sambucus* до видового рівня при хорошій його збереженості під час проведення спорово-пилкового аналізу відкладів верхнього кайнозоя України та суміжних територій.

Ключові слова: *Sambucus*, пилкові зерна, морфологія, діагностичні ознаки, спорово-пилковий аналіз, палинофлора відкладів, Україна

Цымбалюк З.Н., Безусько Л.Г. Палиноморфологические особенности представителей рода *Sambucus* (*Sambucaceae* / *Adoxaceae*) флоры Украины для целей спорово-пыльцевого анализа. Укр. бот. журн., 2017, 74(2): 122–130.

Інститут ботаніки ім. Н.Г. Холодного НАН України
ул. Терещенковская, 2, Киев 01004, Украина

Исследованы пыльцевые зерна видов рода *Sambucus* флоры Украины с использованием светового и сканирующего электронного микроскопов. Установлено, что пыльцевые зерна 3-бороздно-поровые; эллипсоидальные, сфероидальные или сплющено-сфероидальные по форме; в очертаниях с экватора эллиптические или округлые, с полюса 3-лопастные или слабо-3-лопастные; мелких и средних размеров. Борозды длинные, изредка средней длины, с заостренными, изредка закругленными, концами. Пory преимущественно закрыты краями борозд, изредка четкие. Скульптура экзины крупносетчатая (*S. ebulus*) и мелкосетчатая (*S. racemosa* и *S. nigra*). Проанализированы и обобщены данные об участии пыльцевых зерен *Sambucus* sp. и *S. nigra* в палинофлорах отложений голоцена в 14 фоновых разрезах и 19 археологических памятниках равнинной части Украины. Установлена пространственно-временная дифференциация распространения *Sambucus* sp. и *S. nigra* на равнинной части Украины на протяжении голоцена. Показано, что выявленные диагностические признаки пыльцевых зерен можно использовать для более точной идентификации ископаемой пыльцы рода *Sambucus* видового уровня при хорошей ее сохранности во время проведения спорово-пыльцевого анализа отложений верхнего кайнозоя Украины и сопредельных территорий.

Ключевые слова: *Sambucus*, пыльцевые зерна, морфология, диагностические признаки, спорово-пыльцевой анализ, палинофлора отложений, Украина



doi: 10.15407/ukrbotj74.02.131

Основні тренди еволюції плодових тіл агарикоміцетів та копріноїдизація як один із них

Микола П. ПРИДЮК

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна
prydiuk@gmail.com

Prydiuk M.P. **Main trends of evolution of fruit bodies in agaricomycetes, with special reference to coprinoidization.** Ukr. Bot. J., 2017, 74(2): 131–147.

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2, Tereshchenkivska Str., Kyiv 01004, Ukraine

Abstract. Modern views on existing trends in evolution of agaricomycetes fruit bodies are summarized. The well-known evolutionary trends of basidial mushrooms, gasteromycetization and cyphellization, are outlined. Special attention is paid to coprinoidization, a recently recognized trend of evolution of agaricoid mushrooms. The coprinoidization, an ability of fruit bodies for accelerated ontogeny, which independently evolved in several evolutionary lines of fungi of the order *Agaricales* (families *Agaricaceae*, *Bolbitiaceae* and *Psathyrellaceae*), is a way of adaptation of basidial macromycetes to extreme conditions. It enables them to colonize substrates with considerably fluctuating water content. The most noticeable common feature of coprinoid fruit bodies is their fast autolysis or collapse after sporogenesis. The main morphological changes which make possible such a mode of adaptation as well as its advantages and preferences are considered. It is shown that this way of evolutionary adaptation is the most advantageous for fimicolous macromycetes but is also beneficial for mushrooms growing on other types of substrata. The present data about origin of the first coprinoid taxa of fungi and time of their origin are considered. The presumable connection with expansion of dry open grasslands followed by evolutionary radiation and diversification of large grazing mammals during the Miocene is indicated.

Keywords: coprinoidization, fruit bodies morphology, autolysis, evolution

Вступ

Процеси еволюції плодових тіл у вищих базидіомицетів мають досить складний характер. Агарикоміцети (представники класу *Agaricomycetes* Doweld відділу *Basidiomycota* R.T. Moore) мають складно організовані плодові тіла, проте шляхи їхньої еволюції все ще не повністю зрозумілі для науковців. Навіть всю різноманітність форм їхніх карпофорів непросто умістити в логічну класифікаційну схему. Проте існує кілька штучних схем типіфікації плодоношень вищих базидієвих грибів. Одну з них, найбільш поширену, згідно до якої виділяють такі основні типи карпофорів, як: агарикоїдні, пороїдні, гідноїдні, клаваріоїдні, кортиціоїдні, наземні гастероїдні та підземні гастероїдні (вони ж несправжні трюфелі) (Hibbett, Thorn, 2001) ми використовуємо у даній роботі (рис. 1). Еволюцію плодових тіл базидієвих грибів довгий час вважали досить упорядкованим процесом: із простих

розпростертих павутинчастих форм з часом розвинулися більш складні – агарикоїдні, клаваріоїдні, гастероїдні тощо. Наприклад, схему появи агарикоїдних плодових тіл (так звану "клаваріоїдну" гіпотезу) уявляли так: клаваріоїдні карпофори–гомфоїдні (рамаріоїдні) карпофори–кантарелоїдні карпофори–агарикоїдні карпофори (Zmitrovich, Wasser, 2004).

Сучасні підходи до пошуку дискримінантних елементів морфології показали, що сама по собі форма плодоношення не може бути систематичною ознакою. За допомогою молекулярних методів було виділено вісім головних клад вищих базидієвих грибів, причому в кожній опинилися щонайменше чотири основні морфотипи карпофорів. Лише серед видів *Russuloid*-клади (у більшості сучасних класифікацій – порядок *Russulales* Kreisel ex P.M. Kirk, P.F. Cannon & J.C. David) відомі всі основні морфотипи карпофорів (табл. 1). У той же час серед представників *Euagaricoid*-

© М.П. ПРИДЮК, 2017

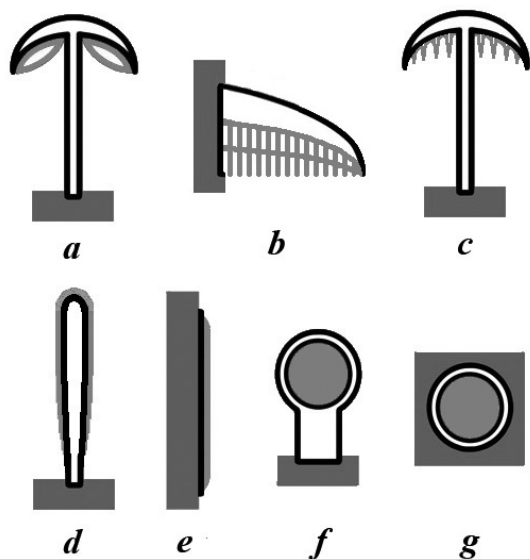


Рис. 1. Основні типи плодових тіл агарикоміцетів: *a* – агарикоїдний; *b* – пороїдний; *c* – гідноїдний; *d* – клаваріоїдний; *e* – кортиціоїдний; *f* – наземний гастероїдний; *g* – підземний гастероїдний. Спороутворювальні частини позначені світло-сірим

Fig. 1. Main types of fruit bodies of agaricomycetes: *a* – agaricoid; *b* – poroid; *c* – hydroid; *d* – clavarioid; *e* – corticioid; *f* – epigeal gasteroid; *g* – hypogeous gasteroid. Spore-forming parts are marked with light grey

Таблиця 1. Розподіл морфотипів плодових тіл серед основних клад агарикоміцетів (Hibbett, Thorn, 2001, з незначними змінами)

Table 1. Distribution of morphotypes of fruit bodies among the main clades of agaricomycetes (Hibbett, Thorn, 2001, with minor changes)

Клада	Типи плодових тіл						
	агарикоїдні	пороїдні	гідноїдні	клаваріоїдні	кортиціоїдні	гастероїдні	
						наземні	підземні
Polyporoid	*	*	*	*	*	*	—
Euagaricoid	*	*	—	*	*	*	*
Boletoid	*	*	*	—	*	*	*
Telephoroid	*	*	*	*	*	—	—
Russuloid	*	*	*	*	*	*	*
Hymenochaetoid	*	*	*	*	*	—	—
Cantharelloid	*	—	*	*	*	—	—
Gomphoid	*	—	*	*	*	—	*

клади повністю відсутні гідноїдні карпофори, в Cantharelloid- та Telephoroid-клади – гастероїдні, і так далі (Hibbett, Thorn, 2001). Це робить очевидним припущення, що в процесі еволюції одні й ті ж типи плодових тіл формувалися в різних групах грибів незалежно. Якими саме шляхами відбувалася еволюція вищих базидієвих, встановити складно. Втім з появою молекулярних методів вдалося встановити кілька цікавих фактів. Так, підтверджено, що вихідним, найбільш примітивним типом плодових тіл базидіальних макроміцетів, були розпростерті павутинчасті та кіркоподібні карпофори з гладеньким гіменієм. Доведено також, що в цілому еволюційні процеси ведуть до ускладнення будови карпофорів (Hibbett, Binder, 2002). Одночасно були одержані переконливі свідчення про існування явища вторинного спрощення будови карпофорів, чим пояснюється наявність розпростертих форм у різних неспоріднених групах агарикоміцетів. Було також встановлено, що явища паралелізму та конвергенції – звичайна річ серед вищих грибів. У цілому ж, еволюція плодових тіл у вищих гіменоміцетів виявилася настільки запутаною, що це надзвичайно об'ємне питання потребує для висвітлення більших обсягів, аніж дозволяє ця стаття. Тому в даній роботі переважно будуть розглянуті проблеми еволюції карпофорів представників порядку *Agaricales* Underw. (тобто евагарикальної класи), хоча за необхідності будуть залучатися і факти щодо еволюції інших клад агарикоміцетів.

Для більшості представників вказаної класи характерні агарикоїдні плодові тіла (діляться на шапинку та ніжку, з пластинчастим гіменофором), проте кілька молекулярних студій (Hibbett et al., 1997b; Moncalvo et al., 2002; Larsson et al., 2004; Matheny et al., 2006; Hibbett, 2004, 2007) продемонстрували два важливих факти: а) не всі види з агарикоїдними карпофорами належать виключно до неї; б) в її складі відомо чимало представників з іншими типами плодових тіл (табл. 1). Таксони з агарикоїдними карпофорами відомі, наприклад, серед представників Russuloid (роди *Lactarius* Pers. і *Russula* Pers.), Boletoid (*Gomphidius* Fr. та *Paxillus* Fr.), Cantharelloid (*Cantharellus* Adans. ex Fr.) та деяких інших клад (табл. 1). Це свідчить про те, що агарикоїдні плодові тіла незалежно утворювалися в межах класу *Agaricomycetes* щонайменше кілька разів (Hibbett et al., 1997b). І не виключено, що шляхи їхньої еволюції в кожному випадку були відмінними. Поки що вони достеменно не відомі.

Аналогічні результати були одержані й для грибів з гастероїдними, цифелоїдними та розпростертими плодовими тілами (Peintner et al., 2001; Bodensteiner et al., 2004; Larsson et al., 2004; Binder et al., 2005). Таким чином, морфологія карпофорів виявилася надзвичайно пластичною еволюційною ознакою і часто не може слугувати надійним філогенетичним індикатором. Проте вдалося встановити, що найближчий спільний предок видів порядку *Agaricales* мав агарикоїдне плодове тіло з пластинчастим гіменофором (Hibbett et al., 1997b), а також був сапротрофом або паразитом з одноядерними безбарвними спорами (Matheny et al., 2006). Зважаючи на те, що серед представників порядку відомі інші типи карпофорів (табл. 1), їх можна сміливо вважати похідними від агарикоїдного, принаймні в межах евагарикоїдної класифікації. Оскільки у більшості філогенетичних дерев порядку *Agaricales* у базальній їхній частині, як правило, опиняються види родини *Hygrophoraceae* Lohm., гіпотетичний спільний предок видів евагарикоїдної класифікації, ймовірно, був дещо подібним до них.

Подальша еволюція агарикоїдних грибів має ряд цікавих аспектів, серед яких на особливу увагу заслуговує еволюція їхніх спор. Загалом представники порядку *Agaricales*, як й інші організми, намагаються охопити якомога більше число екологічних ніш, що призводить до існування їх у суворих умовах, наприклад в аридних. Це досягається різними способами, кожен з яких включає низку морфологічних змін на макро- та мікроскопічному рівнях. Якщо на макрорівні одним із способів адаптації до суворих умов є розвиток особливих типів карпофорів (наприклад, закритих або підземних), то на мікрорівні найбільш важливим є поява спор, краще пристосованих до суворих умов. Як вважають агарикологи, вкрай важливою якістю спор є їхня стійкість до несприятливих зовнішніх факторів, зокрема висихання, механічних пошкоджень, дії ультрафіолетового випромінювання тощо (Clémenton, 2004). Згідно з дослідженнями показники живучості спор (тобто здатність до проростання) на порядок вищі у видів з товстостінними та темнозбарвленими спорами. Встановлено, що безбарвні тонкостінні спори роду *Mycena* (Pers.) Roussel зберігають здатність до проростання лише протягом лічених днів (Clémenton, 2004). У той же час темнозбарвлені товстостінні спори виживали від 8 місяців у роду *Suillus* (Haller) Kuntze (Fries,

1943) до 3-х років у *Conocybe* Fayod (Watling, 1963) та 9 років – у *Psilocybe* (Fr.) P. Kumm. (Sussman, 1968). Таким чином наявність спор із потовщеними та забравленими стінками видається вочевидь прогресивною ознакою. Деякі дослідники давно вважали таксони агарикоміцетів з безбарвними тонкостінними спорами більш примітивними і розміщували їх ближче до кореня філогенетичного дерева *Agaricales* s. l. (Kühner, 1980; Oberwinkler, 1982). Молекулярно-філогенетичні методи аналізу засвідчили їхню правоту. Нагадаймо, що найближчий спільний предок агарикальних грибів мав саме безбарвні спори (Matheny et al., 2006). Пізніше науковці, вивчаючи кореляцію між морфологією спор та положенням таксонів, на молекулярно-філогенетичних деревах одержали надзвичайно цікаві дані (Garnica et al., 2007), дивись рис. 2. За результатами їхніх досліджень, поява товстостінних пігментованих спор була однією з ключових подій в еволюції грибів Euagaricoid-класифікації. Представники останньої змогли зайняти велику кількість досі недоступних екологічних ніш внаслідок більшої стійкості товстостінних та темнозбарвлених спор до висихання, механічних пошкоджень, а також хімічних впливів. Останній чинник (здатність спор витримувати перебування в кишечнику тварин) був важливим при освоєнні такого своєрідного типу субстрату, як екскременти травоядних тварин. Безумовно, потовщені стінки спор спричинили й деякі незручності для грибів, зокрема для полегшення проростання довелося розвинути так звані ростові пори. Це місця (розташовані здебільшого на верхівці спори), де оболонка останніх дещо тонша. З рис. 2 видно, що більшість темноспорових агарикоїдних таксонів родин *Agaricaceae* Chevall., *Bolbitiaceae* Singer, *Cortinariaceae* R. Heim ex Pouzar, *Hydnangiaceae* Gaum. & C.W. Dodge, *Inocybaceae* Jülich, *Psathyrellaceae* Vilgalys, Moncalvo & Redhead та *Strophariaceae* Singer & A.H. Sm. колись давно мали спільного предка. Їх можна сміливо вважати представниками найбільш прогресивної еволюційної лінії грибів Euagaricoid-класифікації. Слід зазначити, що товстостінні спори (часом з пігментованими стінками) розвинулися незалежно і в деяких інших таксонів класифікації. Це зокрема роди *Fayodia* Kühner, *Leucocortinarius* (J.E. Lange) Singer, *Pluteus* Fr., *Volvariella* Speg. і *Ripartites* P. Karst. Судячи з усього, вони представляють кілька конвергентних еволюційних ліній (Garnica et al., 2007). Варто також згадати,

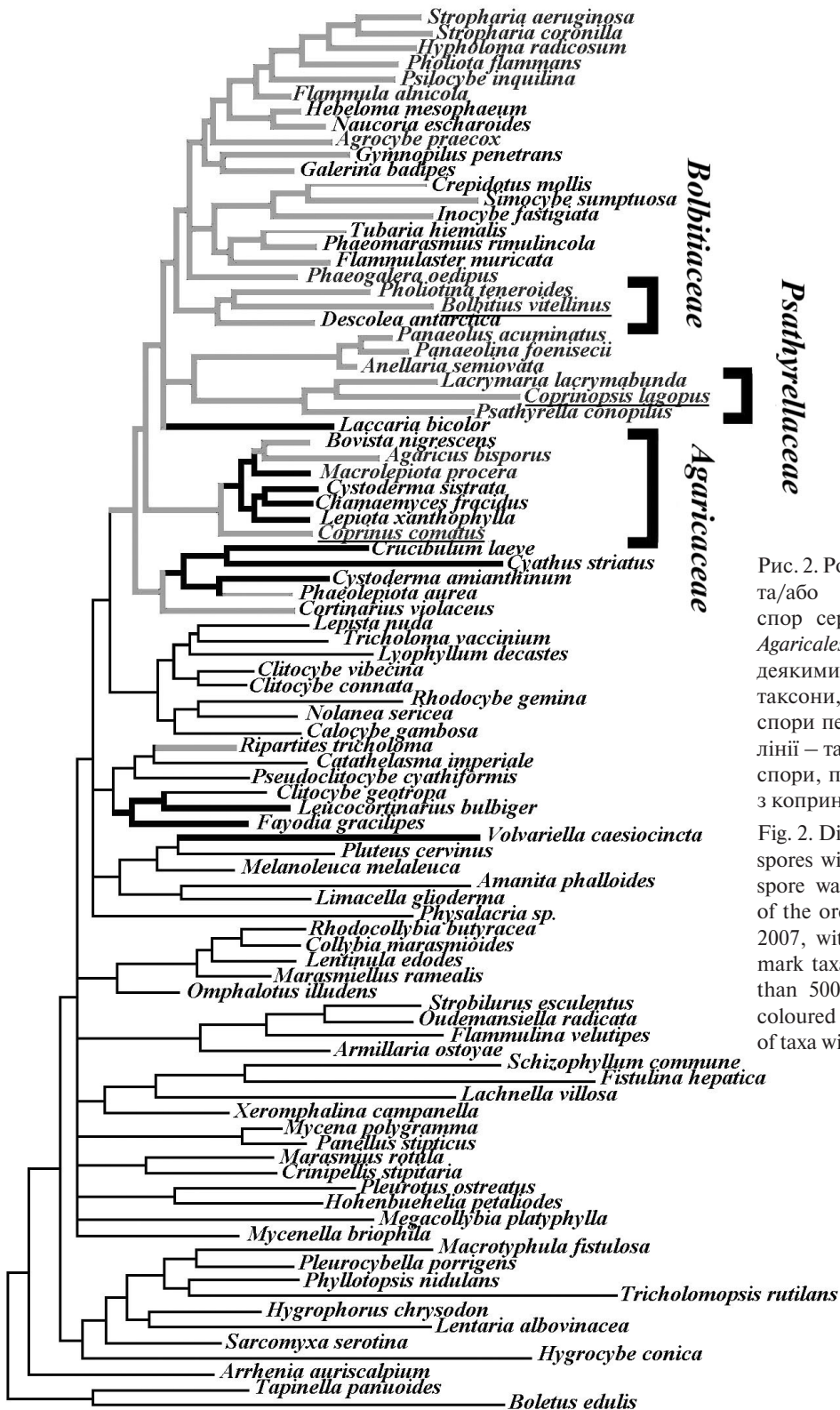


Рис. 2. Розподіл видів з потовщеними та/або забарвленими стінками спор серед представників порядку Agaricales (Garnica et al., 2007, з деякими змінами): товсті лінії – таксони, в яких товщина стінки спори перевищує 500 нм, світло-сірі лінії – таксони, що мають забарвлені спори, підкреслені – назви таксонів з коприніодними карпофорами

Fig. 2. Distribution of species possessing spores with thickened and/or coloured spore walls among the representatives of the order Agaricales (Garnica et al., 2007, with some changes): thick lines mark taxa with the spore walls thicker than 500 nm, grey lines – taxa with coloured spore walls, underlined names of taxa with coprinoid fruit bodies

що поза межами евагарикальної класи тенденція до утворення темних та товстостінних спор теж широко розповсюджена. У багатьох інших класах (руссолоїдній, телефороїдній, болетоїдній та ін.) товстостінні та темнозбарвлені спори з'явилися незалежно внаслідок конвергенції.

Повернувшись до еволюції плодових тіл грибів порядку *Agaricales*, можна константувати, що нинішнє різноманіття їхніх карпофорів можна умістити в кілька основних еволюційних трендів. Найбільш відомими з них є гастероміцетизація (утворення закритих, часто підземних плодових тіл) та цифелізація (формування кубкоподібних карпофорів з гладеньким гіменофором внаслідок редукції агарикоїдних плодових тіл). Вони також характерні для порядків *Boletales* E.-J. Gilbert та *Russulales*, як було продемонстровано М. Біндером та А. Брезінські (Binder, Bresinsky, 2002). Нещодавно дослідники почали виділяти в окремий тренд також копріноїдизацію. На останньому зупинимося докладніше.

Процес формування гастероїдних карпофорів (який тепер називають гастероміцетизацією) у порядку *Agaricales* прекрасно демонструє поширення явищ паралелізму та конвергенції в еволюції плодових тіл грибів (Hibbett et al., 1997b; Bruns et al., 1998; Binder, Bresinsky, 2002). Переважна більшість гастероїдних форм розвинулася із агарикоїдних попередників унаслідок процесів, об'єднаних під спільною назвою "секотіоїдного синдрому" (Thiers, 1984), хоча процеси гастероміцетизації ним не обмежуються. Цей синдром, згідно до гіпотези Х.Д. Тірса, є результатом пристосування агарикоїдних видів до посушливих умов внаслідок розвитку закритих карпофорів. Це відбувається як внаслідок зростання країв шапинки з ніжкою, так і в результаті посиленого розвитку загального покривала. Проміжною еволюційною ланкою виступають так звані секотіоїдні карпофори (рис. 3, *b, c, d*). Вони зберігають загальний агарикоїдний тип будови, проте їхній гіменій зазвичай залишається закритим навіть після повного дозрівання спор. Гіменофор може зберігати пластинки (хоча вони нерідко деформовані або зростаються між собою), а може бути повністю перетворений на комірчасту глебу. При цьому поступово втрачається здатність до активного відокремлення базидіоспор. Кінцевим результатом вважають види з повністю закритим та видозміненим гіменієм, перетвореним на глебу. Остання має більш-менш од-

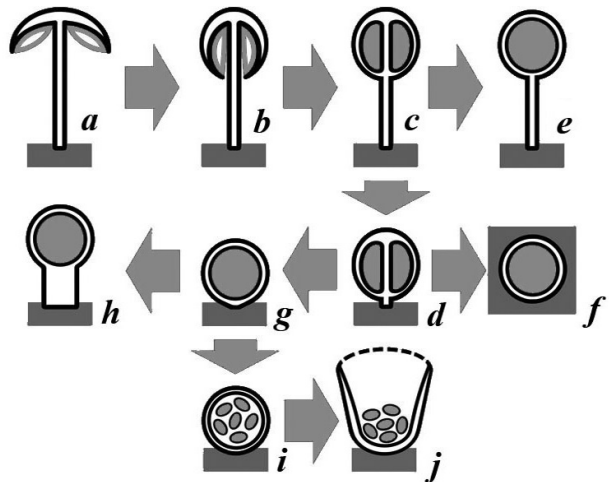


Рис. 3. Схема процесів гастероміцетизації на прикладі родини *Agaricaceae*: *a* – агарикоїдне плодове тіло; *b, c, d* – секотіоїдні плодові тіла; *e* – наземне гастероїдне плодове тіло *Tulostoma*-типу; *f* – підземне гастероїдне плодове тіло; *g* – наземне гастероїдне плодове тіло *Bovista*-типу; *h* – наземне гастероїдне плодове тіло *Lycoperdon*-типу; *i* – наземне гастероїдне плодове тіло *Mycocalia*–*Nidularia*-типу; *j* – наземне гастероїдне плодове тіло *Crucibulum*–*Cyathus*-типу. Спороутворювальні частини позначені світло-сірим

Fig. 3. A scheme of gasteromycetization processes in the family *Agaricaceae*: *a* – agaricoid fruit body; *b, c, d* – secotioid fruit bodies; *e* – epigeal gasteroid fruit body of *Tulostoma*-type; *f* – hypogeous gasteroid fruit body; *g* – epigeal gasteroid fruit body of *Bovista*-type; *h* – epigeal gasteroid fruit body of *Lycoperdon*-type; *i* – epigeal gasteroid fruit body of *Mycocalia*–*Nidularia*-type; *j* – epigeal gasteroid fruit body of *Crucibulum*–*Cyathus*-type. Spore-forming parts are marked with light grey

норідну структуру. Будова гастероїдних карпофорів у різних родів буває дуже відмінною навіть у межах однієї родини, а в межах класу *Agaricomycetes* у цілому їхнє різноманіття просто вражає.

Приклад різноманітності гастероїдних карпофорів, а саме процесів гастероміцетизації в межах родини *Agaricaceae* подано на рис. 3. Вихідний тип – агарикоїдний – на прикладі роду *Lepiota* (Pers.) Gray. Із нього еволюціонували види з секотіоїдними плодовими тілами – секотіоїдні види, наприклад види роду *Podaxis* Desv. (рис. 3, *b*). Від них можна досить легко вивести низку гастероїдних видів (Binder, Bresinsky, 2002). Так, у роді *Tulostoma* Pers. (рис. 3, *e*) карпофор зберігає довгу ніжку, але замість шапинки сформувалася округла голівка, заповнена спороносною глебою. Схожу будову має рід *Battarrea* Pers.,

який, проте, відрізняється низкою особливостей, зокрема наявністю добре розвиненого загального покривала. Від секотіюїдних попередників, які, на відміну від *Tulostoma*, поступово втратили ніжку, можна вивести такі роди, як *Bovista* Pers. (рис. 3, *g*) або *Lycoperdon* Pers. (рис. 3, *h*). Представники вказаних родів пристосувалися поширювати зрілі спори через отвір в оболонці плодового тіла внаслідок деформації карпофорів за дії механічних факторів. Хмарки спор випорскуються в повітря, коли на плодове тіло хтось наступає, або якщо воно деформується під ударами крапель дощу. Цікаво, що рід *Langemannia* Rostk., який на перший погляд має плодове тіла, аналогічні таким у роду *Bovista*, спори розповсюджує інакше. У його карпофорів екзоперидій не утворює отворів, а розпадається на великі луски й поступово повністю зникає, оголюючи округлу мочалкоподібну глебу. Остання відривається від ґрунту та вільно перекочується під дією вітру подібно перекоти-полю, одночасно розсіюючи спори. Своєрідну внутрішню будову мають види родів *Nidularia* Bull. і *Mycocalia* J.T. Palmer (рис. 3, *i*). Вони, очевидно, є наступною стадією трансформації плодових тіл наґрунтових гастероміцетів. У них глеба трансформована в кілька округлих тілець (перидіолей), в яких упаковані спори. Перидіолі звільняються після руйнування оболонки плодових тіл, і, очевидно, розносяться водою та вітром. Спори вивільняються після руйнування перидіолей. У більш еволюційно просунутих родів *Crucibulum* Tul. & C. Tul. і *Cyathus* Haller (рис. 3, *j*) перидіолі знаходяться в чашоподібних карпофорах, зтягнутих тонкою мембраною. Останню легко руйнують удари дощових крапель, вони ж "виплескують" перидіолі назовні, сприяючи їхньому поширенню. Останні два типи гастероїдних карпофорів (рис. 3, *i*, *j*) вже не можна прослідкувати від секотіюїдного попередника без залучення додаткових проміжних стадій (Binder, Bresinsky, 2002). Таким чином, навіть у межах однієї родини еволюція гастероїдних карпофорів має досить складний характер, а на рівні класу *Agaricomycetes* він ще складніший. Надалі стане ясно, що не всі гастероїдні таксони можна вважати результатом "секотіюїдного синдрому", який широко розповсюджений у межах порядку *Agaricales*. У більшості його родин можна знайти по кілька секотіюїдних представників. Існують достовірні свідчення про те, що в межах класу *Agaricomycetes* процеси гастероміцетизації шапин-

кових карпофорів продовжуються і нині. Так, з використанням методів молекулярної філогенії (Baura et al., 1992) було доведено, що північноамериканський вид із секотіюїдними карпофорами *Gastrosuillus laricinus* (Singer & Both) Thiers (порядок *Boletales*) є прямим нащадком шапинкового гриба *Suillus grevillei* (Klotzsch: Fr.) Singer. За даними авторів, ця мутантна популяція з'явилася порівняно нещодавно, приблизно за 60 років до початку їхніх досліджень. Г. Баура зі співавторами (Baura et al., 1992) вважають, що поява секотіюїдних представників серед агарикоміцетів досить звичайна річ, проте більшість з них еволюційно не надто успішні й досить швидко зникають у результаті негативного відбору. Схоже, що лише незначна їхня частина проходить "шийку пляшки" і дає початок справжнім гастероміцетним таксонам. Очевидно, на певному етапі еволюції секотіюїдні види втрачають переваги агарикоїдних видів, не набувши більшості корисних гастероміцетних адаптацій. Додатковим свідченням широкого розповсюдження процесів гастероміцетизації є факт наявності окремих секотіюїдних представників у межах родів, в яких більшість видів має типові агарикоїдні плодове тіла. У минулому ці секотіюїдні види навіть виділяли в окремі роди, проте нині доведено їхню близьку генетичну спорідненість з характерними шапинковими видами. В межах порядку *Agaricales* у якості прикладу можна згадати *Agaricus aridicola* Geml, Geiser & Royse (раніше *Gyrophragmium dunalii* (Fr.) Zeller), *Amanita torrendii* Justo (в минулому *Torrendia pulchella* Bres.) або *Chlorophyllum agaricoides* (Czern.) Vellinga (колишній *Endoptychum agaricoides* Czern.).

Проте незважаючи на широке розповсюдження секотіюїдних таксонів, далеко не всі гастероїдні з'явилися із залученням секотіюїдних проміжних ланок. Прекрасним прикладом є морський гастероміцет *Nia vibrissa* R.T. Moog & Meyers (*Agaricales*, *Niaceae*). Він має округлі або кулясті плодове тіла, заповнені гомогенною глебою, розвивається на занурених у воду фрагментах деревини. Його поява, судячи з отриманих наукових даних (Binder et al., 2001), стала наслідком процесів так званої цифелізації агарикоїдних карпофорів (Moncalvo et al., 2002). Цей еволюційний тренд представляє собою явище вторинного спрощення шапинкових грибів (рис. 4, *a*). Через проміжні ланки з ексцентричними (рис. 4, *b*), боковими (рис. 4, *c*) та відсутніми ніжками утворюються кубко- або дзвоникоподібні плодове тіла з гладеньким гіменієм (Donk, 1959,

1964; Singer, 1986). Вони прикріплені до субстрату верхівкою та спрямовані розтрубом донизу (рис. 4, *d, e*). Цифелоїдні гриби визнаються поліфілетичною групою (Donk, 1959, 1964, 1971; Agerer, 1978; Singer, 1986), а процеси цифелізації зареєстровані не лише серед представників порядку *Agaricales*, а й в Polyporoid- та Hymenochaetoid-кладах (Moncalvo et al., 2002). Еволюція такого пристосування не повністю зрозуміла і полягає, можливо, у більш швидкому розвитку спрощених плодових тіл, а також у менших енергетичних затратах на їхнє утворення. Цікаво, що майже всі цифелоїдні види є ксилотрофами, очевидно, що для представників цієї еколого-трофічної групи цифелізація найбільш вигідна. Подальша еволюція грибів з такого роду карпофорами може призвести до появи своєрідних форм. Наприклад, коли отвір цифелоїдного плодового тіла повністю заростає, утворюється гастероїдне плодове тіло (рис. 4, *f*). Саме таким, схоже, було походження *Nia vibrissa*, що підтверджено молекулярними методами дослідження (Binder et al., 2001). Крім того, у деяких таксонів цифелоїдних грибів карпофори мають тенденцію зливатися до купи, утворюючи похідні форми досить незвичайної будови. У найпростішому випадку вони просто ростуть на спільній міцеліальній основі, наприклад, як у роду *Rectipilus* Agerer (рис. 4, *g*), а у більш складних випадках можуть зростатися між собою. Такі збірні плокові тіла можуть нагадувати зовні плевротоїдні, як у *Schizophyllum commune* Fr.: Fr. (рис. 4, *h*), або пороїдні *Fistulina hepatica* (Schaeff.: Fr.) Fr. (рис. 4, *i*), хоча їхня схожість суто зовнішня, приклад конвергентної еволюції. Існує ще низка гастероїдних форм, походження яких нам поки незрозуміле, проте воно вочевидь не є наслідком секотіоїдного синдрому або цифелізації. Хороший приклад останніх – роди *Clathrus* P. Micheli ex L., *Mutinus* Fr., *Phallus* Junius ex L. та їм подібні (порядок *Phallales* E. Fisch.).

Ще один еволюційний тренд, характерний для грибів з агарикоїдними карпофорами, був виділений досить недавно. Він став наслідком вивчення таксонів шапинкових грибів, що мали властивість до швидкого автолізу після дозрівання спор. Такі таксони були відомі здавна, проте лише в останні роки привернули особливу увагу мікологів. При детальному дослідженні грибів з такого роду карпофорами виявилось, що вони мають багато спільних морфологічних рис на макро- та мікрорівнях. Дослідники звернули увагу на види, які мали

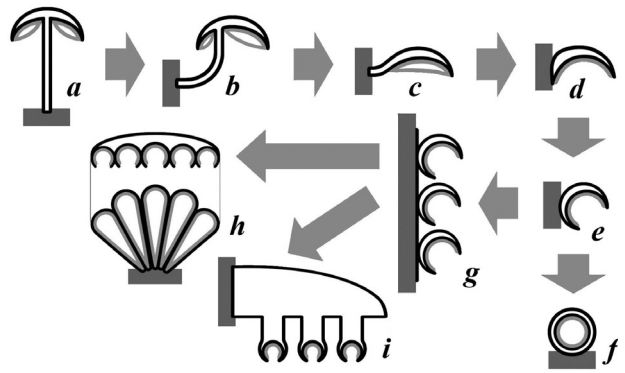


Рис. 4. Схема процесів цифелізації на прикладі порядку *Agaricales*: *a, b* – агарикоїдні плокові тіла; *c* – плевротоїдне плодове тіло; *d, e* – цифелоїдні плокові тіла; *f* – гастероїдне плодове тіло; *g* – збірне цифелоїдне плодове тіло *Rectipilus*-типу; *h* – збірне цифелоїдне плодове тіло *Schizophyllum*-типу; *i* – збірне цифелоїдне плодове тіло *Fistulina*-типу. Спороутворювальні частини позначені світло-сірим

Fig. 4. A scheme of cyphellization processes in the order *Agaricales*: *a, b* – agaricoid fruit bodies; *c* – a pleurotooid fruit body; *d, e* – cyphelloid fruit bodies; *f* – a gasteroid fruit body; *g* – a combined cyphelloid fruit body of *Rectipilus*-type; *h* – a combined cyphelloid fruit body of *Schizophyllum*-type; *i* – a combined cyphelloid fruit body of *Fistulina*-type. Spore-forming parts are marked with light grey

аналогічні морфологічні риси, хоча не проявляли здатності до класичного автолізу (натомість їхні карпофори швидко зав'ядали та колапсували після дозрівання спор). Головною особливістю всіх цих таксонів виявився надзвичайно швидкий розвиток карпофорів та короткий термін їхнього існування. Учені дійшли висновку, що утворення таких короткоживучих карпофорів – це один із способів адаптації макроміцетів до суворих природних умов, і його можна вважати однією із тенденцій еволюції агарикоїдних грибів (Hopple, Vilgalys, 1999; Hibbet, Binder, 2002; Hibbet, 2004; Nagy et al., 2011). Як вважають науковці, такі гриби є свого роду аналогом рослин-ефемероїдів, які здатні використовувати короточасні моменти сприятливих природних умов для плодоношення. Для цього способу спеціалізації карпофорів був нещодавно запропонований термін "копріноїдизація", а плокові тіла відповідної будови отримали назву копріноїдних (Nagy et al., 2009, 2010, 2011; Tóth et al., 2013). Загалом карпофори такого типу зареєстровані в трьох родинях: *Agaricaceae*, *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* (в минулому *Coprinaceae*) (рис. 2), а саме в ро-

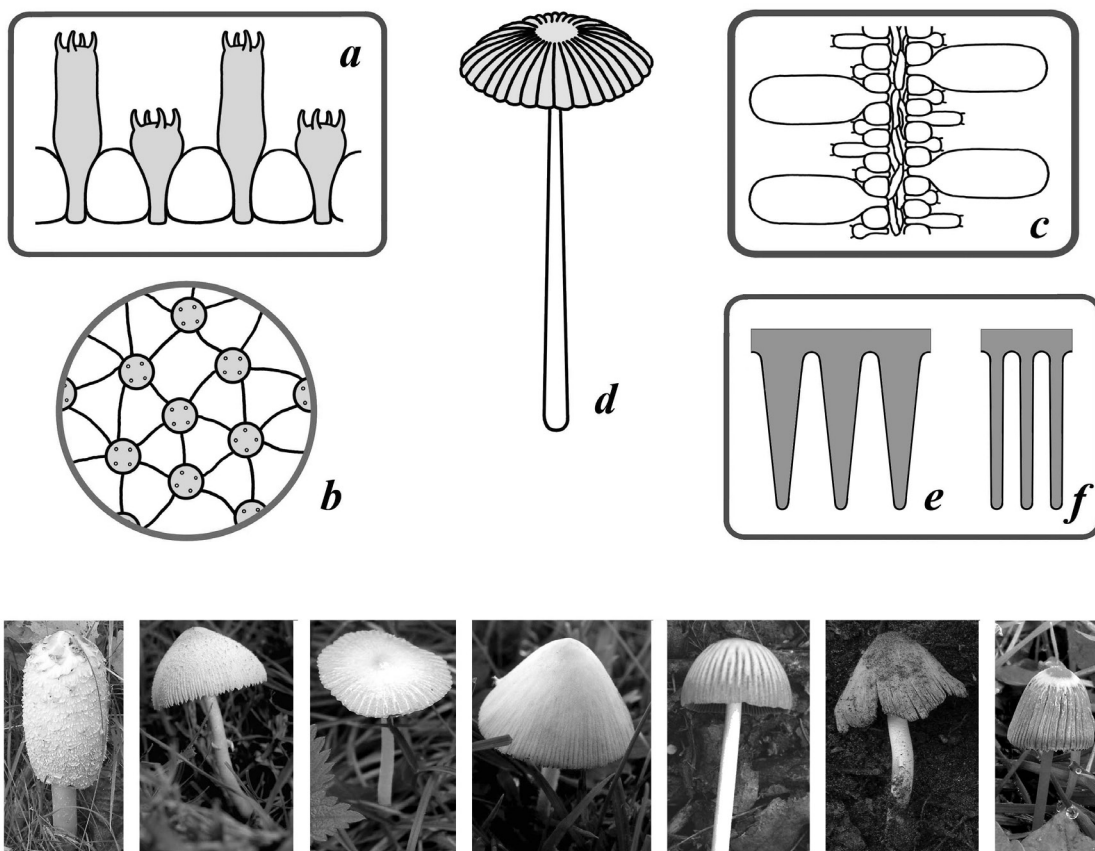


Рис. 5. Характерні морфологічні ознаки копріноїдних таксонів, а також приклади грибів з такими плодовими тілами: *a* – біморфічні базидії; *a, b* – об'ємні псевдопарафізи; *c* – великі тонкостінні гіменіальні цистиди; *d* – тендітне плодове тіло з радіально-складчастою шапінкою; *e* – поперечний зріз через пластинки некопріноїдного карпофора; *f* – поперечний зріз через пластинки копріноїдного карпофора; *g* – приклади деяких видів з копріноїдними карпофорами (зліва направо) – *Coprinus comatus*, *Leucocoprinus birnbaumii*, *Bolbitius titubans*, *Conocybe albipes*, *Coprinellus impatiens*, *Coprinopsis insignis*, *Parasola leiocephala*

Fig. 5. Characteristic morphological features of coprinoid taxa and examples of fungi with such fruit bodies: *a* – bimorphic basidia; *a, b* – presence of voluminous pseudoparaphyses; *c* – large thin-walled hymenial cystidia; *d* – slender fruit body with radially plicate pileus; *e* – cross section through lamellae of non-coprinoid carpophore; *f* – cross section through lamellae of coprinoid carpophore; *g* – examples of some species with coprinoid fruit bodies: (from left to right) – *Coprinus comatus*, *Leucocoprinus birnbaumii*, *Bolbitius titubans*, *Conocybe albipes*, *Coprinellus impatiens*, *Coprinopsis insignis*, *Parasola leiocephala*

дах *Bolbitius* Fr., *Conocybe* Fayod (секція *Candidae* Singer), *Coprinellus* P. Karst., *Coprinopsis* P. Karst., *Coprinus* Pers., *Galerella* Earle, *Leucocoprinus* Pat. та *Parasola* Redhead, Vilgalys & Hoppole (Johnson, 1999; Padamsee et al., 2008; Nagy et al., 2009, 2010, 2011, 2012; Tóth et al., 2013). Всі копріноїдні таксони мають спори з потовщеними та (за винятком роду *Leucocoprinus*) забарвленими стінками (рис. 2), і як правило, мають пору проростання.

Дослідники виділили такі морфологічні особливості (рис. 5), характерні для копріноїдних плодових тіл:

- утворення біморфічних базидій, які значно відрізняються за розмірами;
- розвиток замість базидіолей об'ємних псевдопарафіз, які відділяють базидії одну від одної;
- формування тонкостінних гіменіальних цистид великого розміру;
- відносно тендітні карпофори з радіально-складчастою шапінкою та тонкими пластинками (Nagy et al., 2010, 2011).

Необхідно окремо виділити таку спільну рису більшості копріноїдних таксонів, як малі розміри та тендітність їхніх карпофорів. Наприклад, тов-

щина м'якоті шапинки у більшості видів не перевищує 1 мм. Навіть трама пластинок, як правило, сильно редукована, через що бічні поверхні останніх практично паралельні (рис. 5, *f*) на відміну від некоприніодних таксонів, у яких пластинки на зрізі мають клиноподібну форму (рис. 5, *e*).

Практична суть всіх цих змін – забезпечити дуже швидке плодоношення з одночасним дозріванням спор. Швидкий розвиток плодових тіл – це головна вигода від коприніодизації. Для грибів посушливих місцезростань з постійними коливаннями рівня зволоженості субстратів критично важливо досягнути стадії зрілості плодового тіла, достатньої для ефективного розповсюдження спор, перш ніж висихання карпофора завадить спорношенню. Коприноїдні гриби в цьому відношенні просунулися дуже далеко. У деяких копротрофних представників роду *Coprinellus* весь цикл від появи примордія до спорношення займає лічені години. Безумовно, не у всіх коприніодних видів онтогенез настільки швидкий, проте їхні плодові тіла часто існують не довше 1–2 діб. Наприклад, для *Conocybe albipes* (G.H. Otth) Hauskn., коприніодного представника роду *Conocybe*, у Великій Британії були отримані такі погодинні дані щодо термінів існування карпофорів: зачатки плодових тіл реєструють увечері близько 20:00; протягом ночі останні повністю формуються, але спори на них починають утворюватися лише наступного ранку близько 8:00; з 9:00 до 11:00 відбувається спорношення, а опісля плодове тіло досить швидко зав'ядає та частково розпливається, швидко повністю колапсує (Hallen et al., 2003).

Варто пояснити, яким чином морфологічні особливості коприніодних грибів сприяють швидкому плодоношенню. Відомо, що агарикоїдні карпофори кардинально відрізняються за способом росту від афілофороїдних. В останніх розміри збільшуються головним чином внаслідок клітинного поділу, поступово наростаючи по краю (це добре помітно з того, як вони обростають сторонні предмети – гілочки, травинки тощо). На відміну від них плодові тіла агарикоїдного типу ростуть переважно внаслідок швидкого збільшення розмірів клітин зачатку карпофора (примордія), практично без подальшого їхнього поділу. Сторонні предмети вони не обростають, а відсувають їх убік. У коприніодних таксонів цей спосіб росту досяг свого апогею, а всі названі вище їхні характерні морфологічні ознаки сприяють карди-

нальному збільшенню швидкості розвитку плодових тіл (Kües, 2000; Nagy et al., 2011). При цьому вкрай важливим аспектом є забезпечення по можливості одномоментного дозрівання базидіоспор. У некоприніодних видів базидії формують спори не одночасно, а по чергово впродовж кількох діб. Базидії, що вже відкинули спори, колапсують, їх замінюють нові, розвиваючись із сусідніх базидіолей. У такому випадку нема проблем з наявністю вільного простору для зріючих спор. Зовсім інша справа, коли спори на сусідніх базидіях дозрівають одночасно. Тоді для їхнього нормального розвитку та вільного відділення необхідно розділити сусідні базидії в горизонтальній площині, для чого і слугують об'ємні псевдопарафізи. Схожій меті слугує формування біморфічних базидій, яке дозволяє рознести області дозрівання спор не лише в горизонтальній, а й у вертикальній площинах. Об'ємні цистиди при цьому не дають тісно упакованим у примордії пластинкам злипатися, забезпечуючи наявність між пластинками простору для активного відокремлення базидіоспор. Існує гіпотеза (Kües, 2000), що великі цистиди та псевдопарафізи можуть відігравати роль резервуарів для ензимів, необхідних для автолізу. Що стосується останнього, то форма радіально-складчастої парасолькоподібної шапинки є найвигіднішою для швидкого її розкриття в процесі онтогенезу. Слід відмітити ще одну характерну рису коприніодних карпофорів – більшу "рихлість" їхніх "тканин". Досліджуючи їхню будову, легко помітити, що в "тканинах" присутня значно більша частка великих балоніоподібних клітин зі збільшеним внутрішнім об'ємом порівняно з такими у плодових тіл видів грибів, не схильних до автолізу або колапсу. Переважно це стосується шапинки, особливо пластинок, їхня трама редукована до можливої крайньої межі, фактично являючи собою вузький прошарок між гіменіальними поверхнями (рис. 5, *c*, *f*), меншою мірою – ніжки, оскільки вона має зберігати жорсткість, достатню для утримання ваги шапинки. Все це дозволяє коприніодним карпофорам швидше досягати максимальних розмірів, причому з мінімальними енергетичними затратами. Співвідношення між масою спор і рештою плодового тіла у коприніодних та некоприніодних видів завжди буде на користь перших. Це вкрай важливо для видів, що розвиваються в суворих умовах, а таким, які зростають у більш сприятливих, дає низку переваг.

Ще одна важлива риса коприніодних макроміцетів – менший ризик пошкодження карпофорів тваринами (комахами та іншими дрібними безхребетними). Гриби по-різному борються із цим фактором, а значна частина видів (особливо підземних гастеріодних таксонів) явно пристосувалися до розповсюдження спор тваринами, що поїдають їхні плодові тіла. Інші макроміцети утворюють достатньо крупні або жорсткі плодові тіла, які важко з'їсти за короткий проміжок часу, і тому встигають розповсюдити спори. Що стосується коприніодних грибів, то вони зазвичай просто встигають відплодоносити раніше, ніж тварини пошкодять їхні карпофори.

Процес автолізу карпофорів після спороношення значною мірою залишається загадкою. Науковцям досі не зрозуміло, які саме еволюційні переваги він надає (Redhead et al., 2001; Nagy et al., 2009). Не виключено, що це просто побічний наслідок фізіологічних змін, необхідних для збільшення швидкості онтогенезу плодових тіл у цих грибів. Проте цілком ймовірно, що він має і певні адаптивні функції. Так, наприклад, можна припустити, що напіврідка слизиста суспензія спор, що залишається після автолізу плодових тіл *Coprinellus*, *Coprinopsis* та *Coprinus*, може приваблювати комах, які надалі розноситимуть спори на лапках. Крім того, така суспензія легко прилипає до стебел рослин, що ростуть по сусідству. Так спори цих грибів потрапляють разом зі з'їденою травою до шлунку трав'янистих тварин, які таким чином сприяють їхньому поширенню. Варто нагадати, що всі коприніодні види мають спори з потовщеними оболонками (рис. 2), а тому здатні витримувати перебування у шлунковому тракті трав'янистих тварин без шкоди для себе. Ця здатність особливо вигідна для копротрофних представників групи, оскільки їхні спори відразу опиняються на придатному для розвитку субстраті.

Загалом, для коприніодних таксонів характерні такі ознаки: дрібні тендітні карпофори з радіально-складчастою шапинкою, швидкий розвиток та короткий термін існування плодових тіл, швидкий автоліз останніх після спороношення, темнозабарвлені товстостінні спори з порою проростання, біморфічні базидії, псевдопарафізи та великі товстостінні цистиди в гіменії. Проте не в усіх коприніодних родів наявні одночасно всі перераховані вище ознаки "коприніодності". Так, представники роду *Coprinus* s. l. та деякі види роду

Coprinopsis (*C. atramentaria* (Bull.: Fr.) Redhead, Vilgalys & Moncalvo, *C. picacea* (Bull.: Fr.) Redhead, Vilgalys & Moncalvo, *C. insignis* (Peck) Redhead, Vilgalys & Moncalvo тощо) мають досить великі плодові тіла (діаметр шапинки зазвичай перевищує 5 см). У роду *Leucocoprinus* спори безбарвні. У *Bolbitius*, *Conocybe*, *Galerella* та *Leucocoprinus* відсутні біморфічні базидії, а коприніодні представники роду *Conocybe* не мають ані біморфічних базидій, ані великих об'ємних цистид. Ступінь автолізу плодових тіл теж відрізняється у різних таксонів, наприклад у деяких представників родів *Parasola* та *Coprinellus* карпофори швидко колапсують після дозрівання, але не розпливаються в рідину. Більш того, існує думка, що автоліз плодових тіл у останніх може мати іншу фізіологічну природу (наприклад, є результатом бактеріальної активності) ніж у таксонів *Coprinus* s. l., у яких він є результатом дії спеціальних внутрішньоклітинних ферментів, у пешу чергу хітинази (Hallen et al., 2003). Практично всі ознаки коприніодності наявні лише у представників *Coprinus* s. l. (*Coprinellus*, *Coprinopsis*, *Coprinus* і *Parasola*). Так чи інакше, науковці (Tóth et al., 2013) схильні відносити до коприніодних всі види агарикоїдних грибів, які мають більшу частину названих вище ознак. Загалом, за мінімальними оцінками, в межах порядку *Agaricales* виявлено не менше 11 окремих еволюційних ліній з коприніодними плодовими тілами. Всі вони належать до родин *Psathyrellaceae* (4 лінії), *Bolbitiaceae* (5 ліній) та *Agaricaceae* (2 лінії) (Johnson, 1999; Padamsee et al., 2008; Nagy et al., 2010; Tóth et al., 2013). Таким чином, навіть у межах однієї родини коприніодні еволюційні лінії з'явилися неодноразово та незалежно одна від одної (рис. 6–8). Як і у випадку гастероміцетизації, навіть у межах одного роду можуть бути відомі як коприніодні представники, так і види з типовими агарикоїдними карпофорами. За приклад можна взяти роди *Coprinopsis* і *Parasola* (*Psathyrellaceae*), *Conocybe* (*Bolbitiaceae*) або *Leucocoprinus* (*Agaricaceae*), дивись рис. 6–8. Наскільки нам відомо, коприніодні карпофори відомі виключно в Euagaricoid-кладі, всі подібні таксони є сапротрофами, і мають товстостінні та (за єдиним винятком) темнозабарвлені спори (Matheny et al., 2006). Це наводить на думку, що, по-перше, лише у таксонів Euagaricoid-клади фізіологія та морфологія плодових тіл сприяють розвитку коприніодних карпофорів, а по-друге, лише чистим сапротрофам коприніодизація обіцяє значні еволюційні перева-

Рис. 6. Розподіл коприніодних таксонів (виділені темним) у межах родини *Psathyrellaceae* (Nagy et al., 2010, з деякими змінами)

Fig. 6. Distribution of coprinoid taxa (marked by dark) within the family *Psathyrellaceae* (Nagy et al., 2010, with some changes)

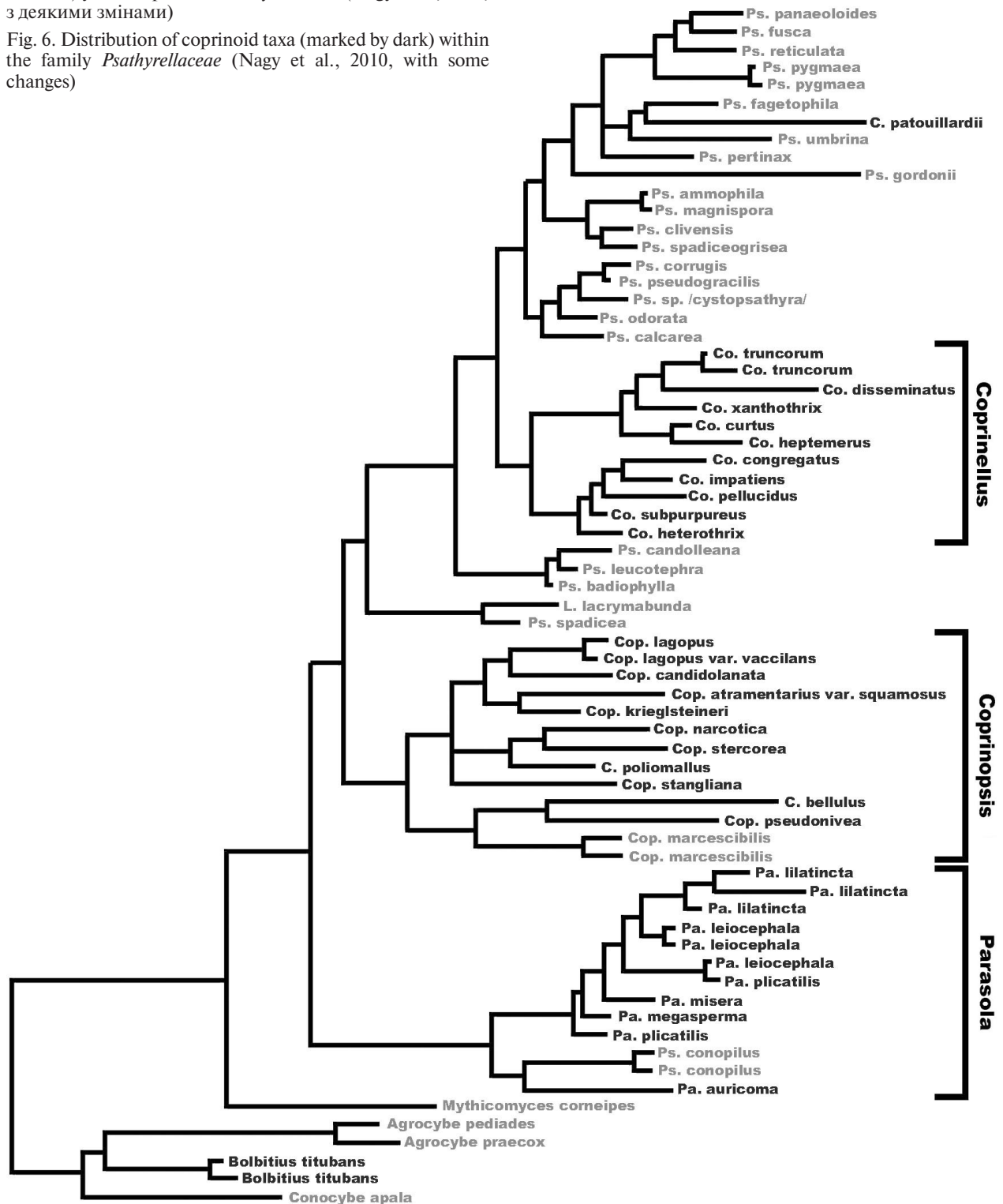
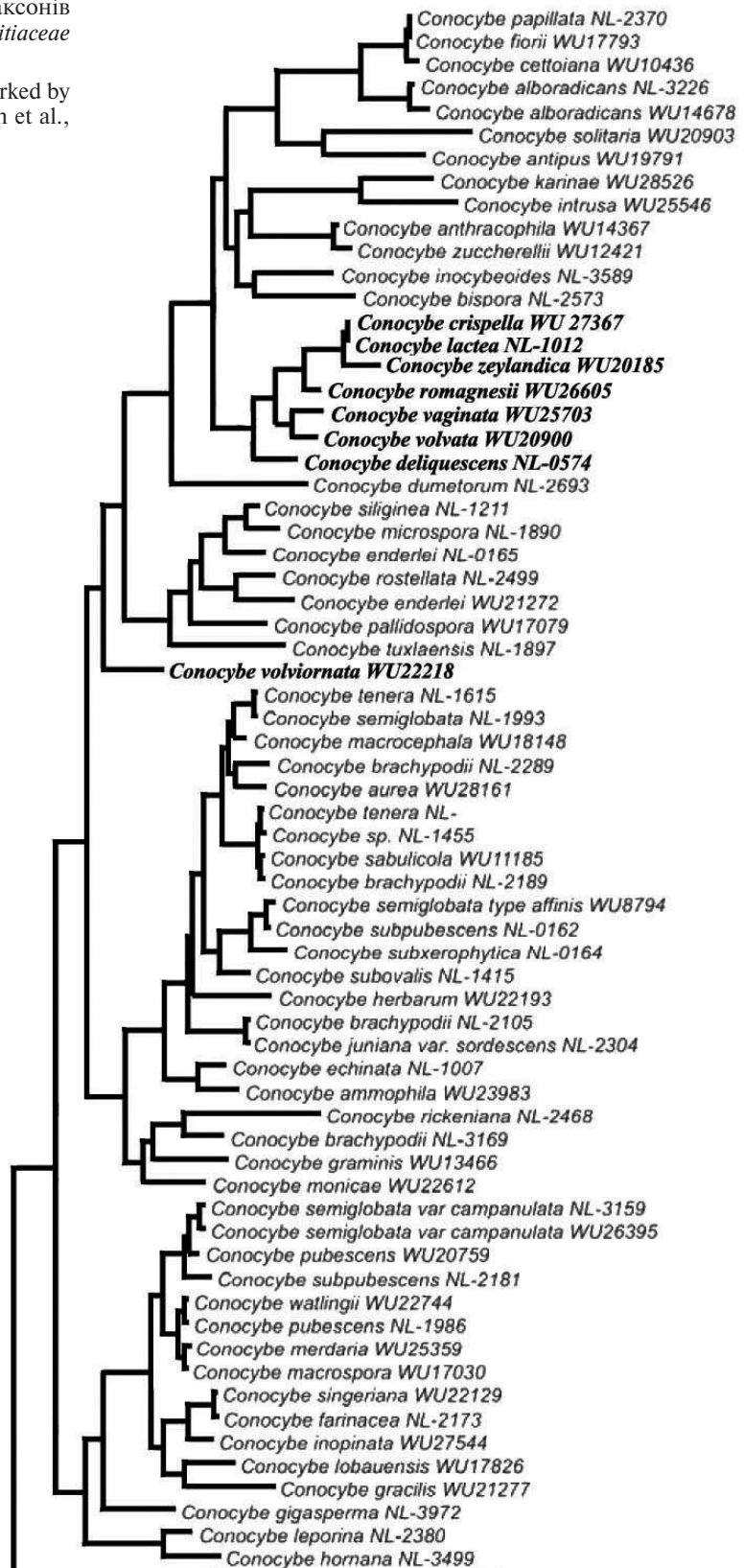
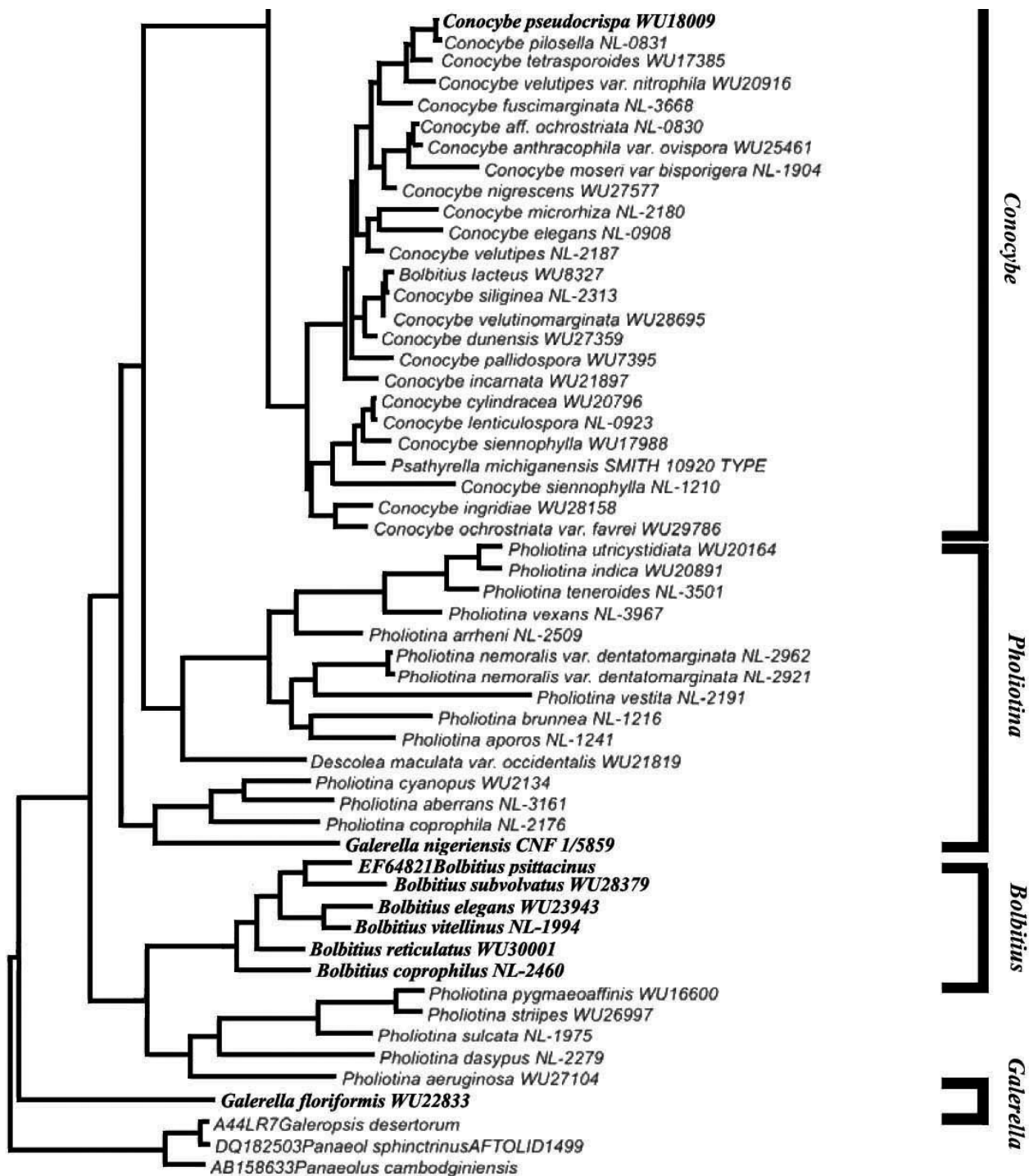


Рис. 7. Розподіл коприніодних таксонів (виділені темним) у межах родини *Bolbitiaceae* (Tóth et al., 2013, з деякими змінами)

Fig. 7. Distribution of coprinoid taxa (marked by dark) within the family *Bolbitiaceae* (Tóth et al., 2013, with some changes)





Продовження. Розподіл коприніодних таксонів (виділені темним) у межах родини *Bolbitiaceae* (Tóth et al., 2013, з деякими змінами)

Continuation. Distribution of coprinoid taxa (marked by dark) within the family *Bolbitiaceae* (Tóth et al., 2013, with some changes)

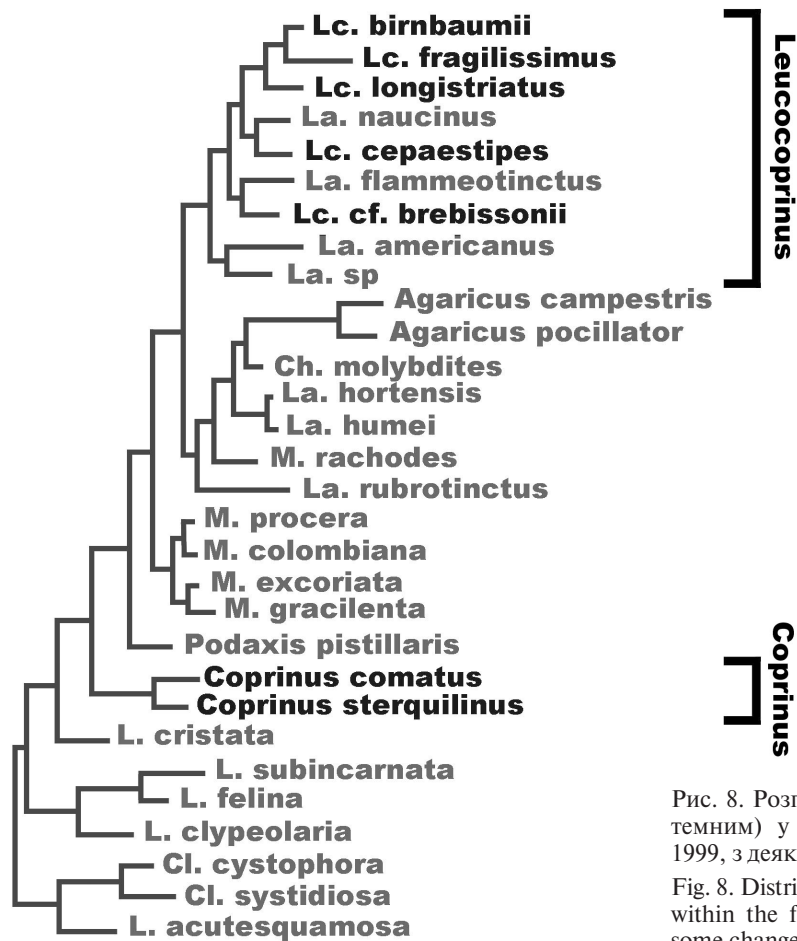


Рис. 8. Розподіл копріноїдних таксонів (виділені темним) у межах родини *Agaricaceae* (Johnson, 1999, з деякими змінами)

Fig. 8. Distribution of coprinoid taxa (marked by dark) within the family *Agaricaceae* (Johnson, 1999, with some changes)

ги. Абсолютне переважання серед них представників з темними товстостінними спорами може свідчити про те, що їхня початкова еволюція відбувалася в місцезростаннях з суворими природними умовами.

Існують деякі підстави вважати, що як мінімум значна частина копріноїдних таксонів розвинулася в ході пристосування агарикоїдних грибів до розвитку на такому специфічному субстраті, як екскременти трав'яних тварин. По-перше, частка копротрофних видів серед макроміцетів з копріноїдними карпофорами занадто висока, особливо виділяється у цьому відношенні так звана "Core Setulosi" клада роду *Coprinellus* (Nagy et al., 2012), близько 50% видів якої є копротрофними. По-друге, адаптації копріноїдних таксонів особливо ефективні під час розвитку на субстратах невеликих об'ємів, з відносно незначним терміном існування та дуже мінливим вмістом вологи. Це повною мірою стосується екскрементів трав'яних

них, які швидко висихають, часто бувають затоптані великими тваринами, а також активно поїдаються комахами, зокрема жуками-гноювиками. За таких обставин швидкий онтогенез карпофорів видається особливо вигідним для грибів-копротрофів. Проте слід вказати, що на сьогоднішній день більша частина копріноїдних таксонів розвивається на інших типах субстратів. Серед них відомо багато ксилотрофів, гумусових та підстилочних сапротрофів і навіть кілька карботрофних видів. Це можна пояснити тим, що гриби-копріноїди, які здатні ефективно використовувати періоди короткочасної наявності вологи для вибухового плодоношення, отримують ряд важливих переваг над іншими видами грибів-макроміцетів, особливо за умов дефіциту вологи. Наприклад можна згадати такий копріноїдний вид, як *Coprinellus xanthothrix* (Romagn.) Vilgalys, Hopple & Jacq. Johnson, який в усіх літературних джерелах позначається як ксилотроф, характерний для лісових або чагарникових

угруповань. Проте автор даної статті неодноразово знаходив його і в піщаному степу, де вид зростав на старих здерев'яних коренях деяких видів полину. Вочевидь саме здатність витримувати швидкі коливання рівня зволоженості дозволяє йому однаково успішно існувати в таких відмінних місцезростаннях, як ліс та піщаний степ.

На жаль, нам мало відомо про час і місце появи перших копріноїдних таксонів. Найстаріші безсумнівні викопні залишки плодових тіл агарикоїдних гомобазидіоміцетів походять із середини Крейдяного періоду, але результати датування з використанням молекулярного годинника та інші непрямі дані свідчать про існування групи вже в пізньому Триасі (Verbee, Taylor, 1993; Hibbett et al., 1997a). Викопні рештки плодових тіл агарикоїдних макроміцетів надзвичайно рідкісна річ. Зважаючи на короткий час існування їхніх карпофорів утворення скам'янілостей із них можна сміливо вважати унікальним явищем. Це особливо справедливо для копріноїдних плодових тіл, термін існування яких ще коротший. Із менше десятка викопних решток агарикоїдних грибів (переважно збережених у бурштині) лише *Coprinites dominicana* Poinar & Singer (верхній еоцен) можна з деякою певністю віднести до складу *Coprinus* s. l. (Poinar, Singer, 1990), проте його систематичне положення залишається дискусійним. Дослідники сходяться на тому, що вказаний таксон з однаковою ймовірністю може належати як до родини *Agaricaceae* (подібно роду *Leucocoprinus*), так і до одного з родів родини *Psathyrellaceae* (Hibbett et al., 1997a; Nagy et al., 2011). Наявні дані дозволяють лише припустити, що перші копріноїдні таксони з'явилися на межі між Крейдяним та Третинним періодами (Nagy et al., 2011). Крім того, для родини *Psathyrellaceae* вдалося отримати дані щодо відносного віку її копріноїдних таксонів. Так, найстарішим з них є рід *Coprinosis*, далі йдуть роди *Parasola* та *Coprinellus*, в той час як вид *Coprinus patouillardii* Qué. (систематичне положення якого в родині досі залишається дискусійним) з'явився останнім (Nagy et al., 2011). Крім того, колектив дослідників (Nagy et al., 2012), використовуючи методи філогенетичного та статистичного аналізів, отримали свідчення на користь того, що найбільш інтенсивна іррадіація видів роду *Coprinellus* мала місце в Міоцені. Автори пов'язали це із кардинальними змінами у складі рослинності та фауни на той період. Саме тоді почали набувати широкого розповсюдження

відкриті сухі трав'янисті ценози (саванного та степового типу), що супроводжувалося збільшенням видового різноманіття великих трав'янистих ссавців (Janis et al., 2000; Didukh et al., 2016). Останнє, безумовно, сприяло накопиченню великої кількості субстратів, придатних для розвитку грибів-копротрофів, і могло посприяти їхньому інтенсивному видоутворенню.

Загалом, коротко підсумовуючи все відоме нам про копріноїдизацію, можна стверджувати наступне:

- а) копріноїдизація – це спосіб адаптації агарикоїдних макроміцетів до суворих (зокрема посушливих) природних умов шляхом екстремального прискорення онтогенезу карпофорів. Він включає цілий ряд змін у морфології та фізіології цих грибів;
- б) копріноїдні таксони неодноразово з'являлися в різних еволюційних лініях грибів *Euagaricoid*-клади внаслідок конвергенції, що дозволяє говорити про існування відповідного тренду;
- в) всі вони є сапротрофними видами з товстостінними та здебільшого темнозбарвленими спорами; жоден копріноїдний таксон досі не відомий поза межами *Euagaricoid*-клади гомобазидіоміцетів;
- г) орієнтовний час появи перших копріноїдних грибів – межа між Крейдяним і Третинним періодами;
- д) можна вважати, що значна частина копріноїдних таксонів розвинулася в ході пристосування агарикоїдних макроміцетів до розвитку на екскрементах великих трав'янистих тварин;
- е) заслуговує на увагу гіпотеза, що найбільш інтенсивне видоутворення копріноїдних таксонів (принаймні, у деяких з них) було наслідком двох взаємно пов'язаних подій: поширення сухих злакових рослинних угруповань і масової іррадіації великих трав'янистих ссавців.

Подяки

Автор висловлює щирі вдячність Л.Г. Надь (L.G. Nagy, Hungary) за люб'язно надану можливість ознайомитися з його працями, присвяченими концепції копріноїдизації, а також чл.-кор. НАН України І.О. Дудці та С.Л. Мосякіну за цінні поради під час підготовки рукопису статті.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Agerer R. *Lachnella-Crinipellis*, *Stigmatolemma-Fistulina*: zwei Verwandtschaftsreihen? *Z. Mykol.*, 1978, 44: 51–70.
- Baura G., Szaro T.M., Bruns T.D. *Gastrosporella laricinus* is a recent derivative of *Suillus grevillei*: molecular evidence. *Mycologia*, 1992, 84(4): 592–597.
- Berbee M.L., Taylor J.W. Dating the evolutionary radiations of the true fungi. *Can. J. Bot.*, 1993, 71: 1114–1127.
- Binder M., Bresinsky A. Derivation of a polymorphic lineage of *Gasteromycetes* from boletoid ancestors. *Mycologia*, 2002, 94: 85–98.
- Binder M., Hibbett D.S., Larsson K.H., Larsson E., Langer E., Langer G. The phylogenetic distribution of resupinate forms across the major clades of mushroom-forming fungi (*Homobasidiomycetes*). *Syst. Biodiv.*, 2005, 3: 113–157.
- Binder M., Hibbett D.S., Molitoris H.P. Phylogenetic relationships of the marine gasteromycete *Nia vibrissa*. *Mycologia*, 2001, 93(4): 679–688.
- Bodensteiner P., Binder M., Moncalvo J.M., Agerer R., Hibbett D.S., Phylogenetic relationships of cyphelloid homobasidiomycetes. *Mol. Phylogen. Evol.*, 2004, 33: 501–515.
- Bruns T.D., Szaro T.M., Gardes M., Cullings K.W., Pan J.J., Taylor D.L., Horton D.R., Kretzer A., Garbelotto M., Li Y. A sequence database for the identification of ectomycorrhizal basidiomycetes by phylogenetic analysis. *Mol. Ecol.*, 1998, 7: 257–272.
- Cléménçon H. Cytology and Plectology of the *Hymenomycetes*, Stuttgart: J. Cramer, 2004, 488 pp.
- Didukh Ya.P., Romashchenko K.Y., Futorna O.A. *Ukr. Bot. J.*, 2016, 73(1): 21–32. doi: 10.15407/ukrbotj73.01.021. [Дідух Я.П. Ромашенко К.Ю., Футорна О.А. Етапи еволюції роду *Stipa* і формування степів. *Укр. бот. журн.*, 2016, 73(1): 21–32].
- Donk M.A. Notes on 'Cyphellaceae'. I. *Persoonia*, 1959, 1: 25–110.
- Donk M.A. A conspectus of the families of the *Aphylophorales*. *Persoonia*, 1964, 3: 199–324.
- Donk M.A. Progress in the study of the classification of higher basidiomycetes. In: *Evolution in the higher basidiomycetes*. Ed. R.H. Petersen, Knoxville: Univ. Tennessee Press, 1971, pp. 3–25.
- Fries N. Untersuchungen über Sporenkeimung und Mycelentwicklung bodenbewohnender Hymenomyceten. *Symb. Bot. Upsal.*, 1943, 6: 1–81.
- Garnica S., Weiss M., Walther G., Oberwinkler F. Reconstructing the evolution of agarics from nuclear gene sequences and basidiospore ultrastructure. *Mycol. Res.*, 2007, 111: 1019–1029.
- Hallen H.E., Watling R., Adams G.C. Taxonomy and toxicity of *Conocybe lactea* and related species. *Mycol. Res.*, 2003, 107(8): 969–979.
- Hibbett D.S. Trends in morphological evolution in homobasidiomycetes inferred using maximum likelihood: a comparison of binary and multistate approaches. *Syst. Biol.*, 2004, 53: 889–903.
- Hibbett D.S. After the gold rush, or before the flood? Evolutionary morphology of mushroom-forming fungi (*Agaricomycetes*) in the early 21st century. *Mycol. Res.*, 2007, 111: 1001–1018.
- Hibbett D.S., Binder M. Evolution of complex fruiting-body morphologies in homobasidiomycetes. *Proc. Biol. Sci.*, 2002, 269: 1963–1969.
- Hibbett D.S., Grimaldi D., Donoghue M.J. Fossil mushrooms from Miocene and Cretaceous ambers and the evolution of homobasidiomycetes. *Amer. J. Bot.*, 1997a, 84: 981–991.
- Hibbett D.S., Pine E.M., Langer E., Langer G., Donoghue M.J. Evolution of gilled mushrooms and puffballs inferred from ribosomal DNA sequences. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1997b, 94: 12002–12006.
- Hibbett D.S., Thorn R.G. *Basidiomycota: Homobasidiomycetes*. In: *Mycota. Systematics and evolution*. Eds D.J. McLauhlin, E.G. McLauhlin, P.A. Lemke, Berlin: Springer Verlag, 2001, vol. 7, pp. 121–168.
- Hopple J.S.Jr., Vilgalys R. Phylogenetic relationships in the mushroom genus *Coprinus* and dark-spored allies based on sequence data from the nuclear gene coding for the large ribosomal subunit RNA: divergent domains, outgroups, and monophyly. *Mol. Phylogen. Evol.*, 1999, 13: 1–19.
- Janis C.M., Damuth J., Theodor J.M. Miocene ungulates and terrestrial primary productivity: where have all the browsers gone? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2000, 97: 7899–7904.
- Johnson J. Phylogenetic relationships within *Lepiota* sensu lato based on morphological and molecular data. *Mycologia*, 1999, 91(3): 443–458.
- Kües U. Life history and developmental processes in the basidiomycete *Coprinus cinereus*. *Microb. Mol. Biol. Rev.*, 2000, 64: 316–353.
- Kühner R. Les Hyménomycètes agaricoides (*Agaricales*, *Tricholomatales*, *Pluteales*, *Russulales*). *Bull. Soc. Linn. Lyon.*, 1980, Num. spéc. 49: 1–1027.
- Larsson K.H., Larsson E., Kõljalg U. High phylogenetic diversity among corticioid homobasidiomycetes. *Mycol. Res.*, 2004, 108: 983–1002.
- Matheny P.B., Curtis J.M., Hofstetter V., Aime M.C., Moncalvo J.M., Ge Z.W., Yang Z.L., Slot J.C., Ammirati J.F., Baroni T.J., Bougher N.L., Hughes K.W., Lodge D.J., Kerrigan R.W., Seidl M.T., Aanen D.K., DeNitis M., Daniele G.M., Desjardin D.E., Kropp B.R., Norvell L.L., Parker A., Vellinga E.C., Vilgalys R., Hibbett D.S. Major clades of *Agaricales*: a multilocus phylogenetic overview. *Mycologia*, 2006, 98: 982–995.
- Moncalvo J.M., Vilgalys R., Redhead S.A., Johnson J.E., James T.Y. One hundred and seventeen clades of euagarics. *Mol. Phylogen. Evol.*, 2002, 23: 357–400.
- Nagy L.G., Házi J., Szappanos B.B., Koscubé S., Bálint B., Rákhely G., Vágvölgyi C., Papp T. The evolution of defense mechanisms correlate with the explosive diversification of autodigesting *Coprinellus* mushrooms (*Agaricales*, Fungi). *Systematic Biology Advance Access*, 2012, vol. 61, 13 pp. doi: 10.1093/sysbio/sys002, available at: <http://sysbio.oxfordjournals.org/> (accessed 31 January 2012).
- Nagy L.G., Koscubé S., Papp T., Vágvölgyi C. Phylogeny and character evolution of the coprinoid mushroom genus *Parasola* as inferred from LSU and ITS nrDNA sequence data. *Persoonia*, 2009, 22: 28–37.
- Nagy L.G., Urban A., Örstadius L., Papp T., Larsson E., Vágvölgyi C. The evolution of autodigestion in the

- mushroom family *Psathyrellaceae* (*Agaricales*) inferred from Maximum Likelihood and Bayesian methods. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 2010, 57: 1037–1048.
- Nagy G.L., Walther G., Házi J., Vágvölgyi C., Papp T. Understanding the evolutionary processes of fungal fruiting bodies: correlated evolution and divergence times in the *Psathyrellaceae*. *Syst. Biol.*, 2011, 60(3): 303–317.
- Oberwinkler F. The significance of the morphology of the basidium in the phylogeny of basidiomycetes. In: *Basidium and Basidiocarp*. Eds K. Wells, E.K. Wells, New York: Springer Verlag, 1982, pp. 9–35.
- Padamsee M., Matheny P.B., Dentinger B.T.M., McLaughlin D.J. The mushroom family *Psathyrellaceae*: Evidence for large-scale polyphyly of the genus *Psathyrella*. *Mol. Phylogenet. and Evol.*, 2008, 46: 415–429.
- Peintner U., Bougher N.L., Castellano M.A., Moncalvo J.M., Moser M.M., Trappe J.M., Vilgalys R. Multiple origins of sequestrate fungi related to *Cortinarius* (*Cortinariaceae*). *Amer. J. Bot.*, 2001, 88: 2168–2179.
- Poinar G.O., Singer R. Upper Eocene gilled mushroom from the Dominican Republic. *Science*, 1990, 248: 1099–1101.
- Redhead S.A., Vilgalys R., Moncalvo J.M., Johnson J., Hopple J.S. *Coprinus* Persoon and the disposition of *Coprinus* species sensu lato. *Taxon*, 2001, 50: 203–241.
- Singer R. *The Agaricales in modern taxonomy*, Königstein: Koeltz Sci. Books, 1986, 981 pp.
- Sussman A.S. Longevity and survivability of fungi. In: *The Fungi. An Advanced Treatise*. Eds G.C. Ainsworth, A.S. Sussman, New York: Acad. Press, 1968, vol. 3, pp. 447–486.
- Thiers H.D. The secotioid syndrome. *Mycologia*, 1984, 76: 1–8.
- Tóth A., Hausknecht A., Krisai-Greilhuber I., Papp T., Vágvölgyi C., Nagy L.G. Iteratively refined guide trees help improving alignment and phylogenetic inference in the mushroom family *Bolbitiaceae*. *PLoS ONE*, 2013, 8(2): 1–14.
- Watling R. Germination of basidiospores and production of fructifications of members of the agaric family *Bolbitiaceae* using herbarium material. *Nature*, 1963, 197: 717–718.
- Zmitrovich I.V., Wasser S.P. Modern view on the origin and phylogenetic reconstruction of homobasidiomycetes fungi. In: *Evolutionary theory and processes: modern horizons, papers in honour of Eviatar Nevo*. Ed. S.P. Wasser, Kluwer: Kluwer Acad. Publ., 2004, pp. 231–263.

Рекомендує до друку В.П. Гелюта
Надійшла 13.02.2017

Придюк М.П. Основні тренди еволюції плодових тіл агарикоміцетів та копріноїдизація як один із них.

Укр. бот. журн., 2017, 74(2): 131–147.

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна

У статті підсумовано сучасні наукові погляди на існуючі тенденції еволюції карпофорів агарикоїдних базидіоміцетів. У загальних рисах розглянуті такі загальновідомі еволюційні тренди агарикоїдних грибів, як гастеромі-

цетизація та цифелізація. Особливу увагу приділено нещодавно виділеному тренду еволюції агарикоїдних грибів – копріноїдизації. Остання є способом адаптації базидіальних макроміцетів до екстремальних умов, що незалежно розвинувся у кількох еволюційних лініях грибів порядку *Agaricales* (у *Agaricaceae*, *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae*) і полягає в здатності плодових тіл до надшвидкого онтогенезу. Це дозволяє їм колонізувати субстрати зі значними коливаннями вмісту вологи в них. Найбільш помітна загальна ознака копріноїдних карпофорів – їх швидкий автоліз після спороношення. Розглянуті основні морфологічні зміни, які роблять можливим такий спосіб адаптації, а також його вигоди та переваги. Продемонстровано, що цей спосіб еволюційної адаптації найбільш вигідний для копротрофних макроміцетів, але корисний і для грибів, які розвиваються на інших типах субстратів. Розглянуті наявні відомості про походження та час появи перших копріноїдних таксонів грибів. Вказано на їхній гіпотетичний зв'язок з поширенням сухих відкритих трав'янистих ценозів у міоцені та пов'язаною з цим масовою іррадіацією видів великих трав'яних ссавців.

Ключові слова: копріноїдизація, еволюція плодових тіл, автоліз, копротрофні макроміцети

Придюк Н.П. Основные тренды эволюции плодовых тел агарикоміцетов и копріноидизация как один из них.

Укр. бот. журн., 2017, 74(2): 131–147.

Інститут ботаніки ім. Н.Г. Холодного НАН України
ул. Терещенковская, 2, Киев 01004, Украина

В статье подытожены современные научные данные о существующих тенденциях эволюции карпофоров агарикоидных базидиоміцетов. В общих чертах рассмотрены такие общеизвестные эволюционные тренды агарикоидных грибов, как гастероміцетизация и цифеллизация. Особое внимание уделено недавно выделенному тренду эволюции агарикоидных грибов – копріноидизации. Последняя – это способ адаптации базидиальных макроміцетов к экстремальным условиям, который независимо развился у нескольких эволюционных линий грибов порядка *Agaricales* (у *Agaricaceae*, *Bolbitiaceae* и *Psathyrellaceae*.) и заключается в способности плодовых тел к сверхбыстрому онтогенезу. Это позволяет им колонизировать субстраты со значительными колебаниями содержания влаги в них. Наиболее заметный общий признак копріноидных карпофоров – их быстрый автолиз после спороношения. Рассмотрены основные морфологические изменения, делающие возможным такой способ адаптации, а также его выгоды и преимущества. Продемонстрировано, что этот способ эволюционной адаптации наиболее выгоден для копротрофных макроміцетов, но полезен и для грибов, развивающихся на других типах субстратов. Рассмотрены имеющиеся сведения о происхождении и времени появления первых копріноидных таксонов грибов. Указана их гипотетическая связь с распространением сухих открытых травянистых ценозов в миоцене и связанной с этим массовой иррадиацией видов больших травяных млекопитающих.

Ключевые слова: копріноидизация, эволюция плодовых тел, автолиз, копротрофные макроміцеты



doi: 10.15407/ukrbotj74.02.148

Ліхеноіндикація стану атмосферного повітря у смт Гостомель Київської області

Ніна В. ШЕРШОВА

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна
nina.s.kiev@gmail.com

Shershova N.V. **Lichen indication of air quality in Gostomel urban settlement of Kiev Region.** Ukr. Bot. J., 2017, 74(2): 148–153.
M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2, Tereshchenkivska Str., Kyiv 01004, Ukraine

Abstract. Distribution and occurrence of epiphytic lichen species that are sensitive to air pollution in Gostomel urban settlement, Kiev Region, were studied. Distribution maps of indicator species were provided. Distribution patterns were identified. Based on calculation of the Index of Atmospheric Purity (IAP) (Le Blanc & De Sloover), three zones with different air pollution were distinguished (clean, slightly polluted, moderately polluted); these zones evidently correlate with the mapping data. As a result of the study, it was determined that the environmental situation in Gostomel is quite favorable, due to relatively small number of potential pollution sources (primarily, road and rail transport, as well as the largest industrial enterprise of glassworks) and presence of large isolated green areas, parks and public gardens.

Keywords: epiphyte lichens, lichen indication, mapping, air pollution, air quality, Gostomel, Kiev Region

Вступ

В останні роки широкого використання набув метод ліхеноіндикації для оцінки стану атмосферного повітря та навколишнього середовища. Цей відносно недорогий і швидкий метод дозволяє провести оцінку ситуації в багаторічній ретроспективі. Інструментальні дослідження вимагають великих витрат, крім того, вимірювальне обладнання не в усіх місцях можна встановити, до того ж воно надає дані щодо забруднення окремих забруднювачів і тільки на момент вимірювання.

Метод ліхеноіндикації позбавлений цих недоліків. Він ґрунтується на знанні екології видів і угруповань, особливостей їхньої чутливості та реакції на різні забруднюючі речовини. Деякі види індикаторних лишайників чутливі навіть до дуже низьких концентрацій забруднюючих речовин. Вони пошкоджуються або гинуть при появі останніх в атмосферному повітрі. Інші види менш чутливі, і є третя група видів, яка має високу стійкість навіть до досить високих концентрацій поллютантів.

Як правило, ліхеноіндикаційні дослідження проводяться в певному місті чи районі, де розташовується велике промислове підприємство – потенційне джерело забруднення атмосферного повітря (Kondratyuk, Martynenko, 2006). Наприклад, на території, прилеглій до найбільшого в Івано-Франківській обл. підприємства Виробниче об'єднання "Хлорвініл" (м. Калуш), біля Івано-Франківського заводу тонкого синтезу (Kondratyuk, 2008), на території, що прилягає до Бурштинської ТЕС.

Досліджень оцінки й порівняння якості навколишнього середовища в різних за розміром населених пунктах, небагато. Останнім часом вони здійснювалися тільки в Естонії та Україні. В Україні такі дослідження проводилися здебільшого у великих і середніх містах, переважно в обласних центрах: Києві (Dumytrova, 2008), Львові (Kondratyuk et al., 1991), Тернополі, Луцьку, Рівному, Івано-Франківську (Kondratyuk et al., 1993; Kondratyuk, 1994), Чернігові (Zelenko, 1999), Кременчуці (Nekrasenko, Bayrak, 2002), Херсоні (Khodosovtsev, 1995), Полтаві (Dumytrova, 2008), Кіровограді та Черкасах (Kondratyuk, Martynenko, 2006).

© Н.В. ШЕРШОВА, 2017

На початку 2016 р. автором були вперше опубліковані результати ліхеноіндикаційних досліджень, проведених у 2013–2015 рр. у малих містах Ірпінь, Буча, Боярка Київської обл. (Shershova, 2016). Крім того, нами проводилося вивчення особливостей поширення та частоти трапляння епіфітних лишайників, чутливих до забруднення атмосферного повітря в смт Гостомелі.

Смт Гостомель розташований у басейні р. Ірпінь у центральній частині Київського Полісся. Клімат тут помірно континентальний, м'який, з достатнім зволоженням. Середня температура січня становить близько -6°C , липня $+19,5^{\circ}\text{C}$. Середня річна кількість опадів складає близько 600 мм, з максимумом улітку. Тривалість вегетаційного періоду становить 198–204 дні. В орографічному аспекті територія селища є практично цілісним утворенням.

Одним з основних чинників, які впливають на якість атмосферного повітря, є промисловість і автомобільний транспорт. У Гостомелі близько 15 потенційних стаціонарних джерел забруднення повітря, серед яких найбільшими є міжнародний вантажний аеропорт "Антонов" (вантажоперевезення; продукти згоряння авіаційного палива), акціонерне товариство "Гостомельський склозавод" (виробництво скловиробів; оксид вуглецю, оксид і діоксид азоту), приватне підприємство "Комінвент плюс" (виробництво обладнання для комунального господарства; оксид вуглецю та діоксин вуглецю, оксиди азоту).

Територією міста проходить залізниця, що з'єднує аеропорт "Антонов" з Києвом. Великих автомагістралей у Гостомелі немає. Через його центр проходять автомобільні дороги в напрямку сел Демидів (Вишгородський р-н), Нове Залісся (Бородянський р-н) та смт Буча (Києво-Святошинський р-н) Київської обл.

Матеріали та методи

Матеріали були зібрані впродовж 2014–2015 рр. Територія Гостомеля була поділена на квадрати зі стороною 1 км, які були обстежені за допомогою маршрутного методу. Всього на території міста було закладено 42 пробних ділянки. Досліджували епіфітні лишайники переважно на добре освітлених дорослих деревах (діаметр стовбура не менше 30 см). Серед них основними були *Tilia cordata* Mill., *Malus domestica* Borkh., *Acer platanoides* L.,

Acer saccharum Marshall, *Prunus domestica* L., *Pinus sylvestris* L. і *Quercus robur* L.

Вивчення лишайників проводилося переважно з південного боку стовбура, від його основи до двох метрів над рівнем ґрунту. При цьому реєструвалися всі види епіфітних лишайників і складався протокол, який включав опис всього лишайникового покриву за такими його характеристиками, як показники представленості різних видів лишайників і сформованість їхнього покриття.

Частота трапляння кожного виду лишайників визначалась як відношення кількості тих дерев, де виявлений даний вид, до загальної кількості всіх досліджених дерев на цій ділянці. Ми виділили три класи частоти трапляння: 0–10%; 10–30%; понад 30%.

Для встановлення ступеня забруднення атмосфери був використаний індекс чистоти повітря Ле Бланка і Де Слувера (Le Blanc, De Sloover, 1970). Він розраховується за формулою:

$$IAP = \sum_{i=1}^n \frac{Q_i f_i}{10},$$

де n – кількість видів лишайників на ділянці, Q_i – екологічний індекс i -го виду (середня кількість видів, супутніх виду на всіх ділянках описів), f_i – комбінований показник покриття–трапляння. Цей показник 5-бальний і розшифровується, як:

1 – вид трапляється дуже рідко або з дуже малим покриттям;

2 – рідко або з низьким покриттям;

3 – рідко або з середнім покриттям на деяких стовбурах;

4 – часто або з високим покриттям на деяких стовбурах;

5 – дуже часто або з дуже високим покриттям на більшості стовбурів.

Ділення на 10 дає зручніше для використання значення.

Індекси Q_i розраховувалися для 41 вида лишайників, знайдених під час польових робіт, за результатами обробки даних 30 пробних ділянок. Ці індекси є проміжними даними для розрахунку індексів чистоти повітря на кожному з пробних ділянок.

У дослідженні використовували класифікацію індикаторних видів, раніше запропоновану для використання в середніх містах рівнинної частини України (Kondratyuk, 2008). За цією класифікацією індикаторні лишайники поділяються на три групи: 1) дуже чутливі до забруднення атмосферного

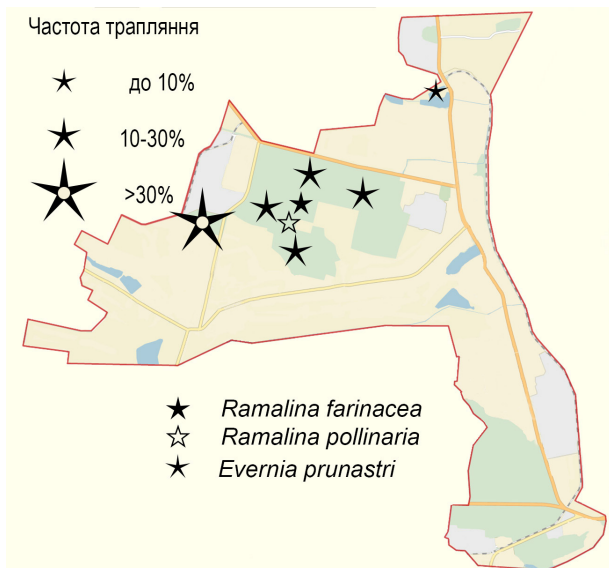


Рис. 1. Поширення дуже чутливих до атмосферного забруднення видів куцистих лишайників на території смт Гостомель

Fig. 1. Distribution map of very sensitive to air pollution fruticose species of lichens in Gostomel urban settlement

повітря куцисті лишайники родів *Ramalina* Ach. і *Evernia* Ach.; 2) середньочутливі листуваті лишайники родини *Parmeliaceae*; 3) токсикотолерантні види-індикатори кислотного й пилового забруднення. Лишайники першої групи можуть бути знайдені тільки за умов чистого атмосферного повітря, на відміну від лишайників другої групи, які є менш чутливі до забруднення. Види-індикатори третьої групи приблизно рівномірно розподілені по всій території Гостомеля. Вони поширені, як правило, на корі форофітів вуличних насаджень.

Зібрані в результаті проведеного дослідження зразки були визначені й класифіковані відповідно до наведеного вище принципу. Були проаналізовані показники їхнього поширення й частоти трапляння, а також побудовані карти розповсюдження лишайників на території міста.

Результати та обговорення

У результаті камеральної обробки зібраних зразків і аналізу літературних даних у смт Гостомель виявлено 41 вид епіфітних лишайників, з них 14 – індикаторних видів (Кондратюк, 2008) (3 види з високою чутливістю до забруднення повітря, 7 видів із середньою чутливістю і 4 види-індикатора кислотного й пилового забруднення). Також були визначені закономірності їхнього поширення.

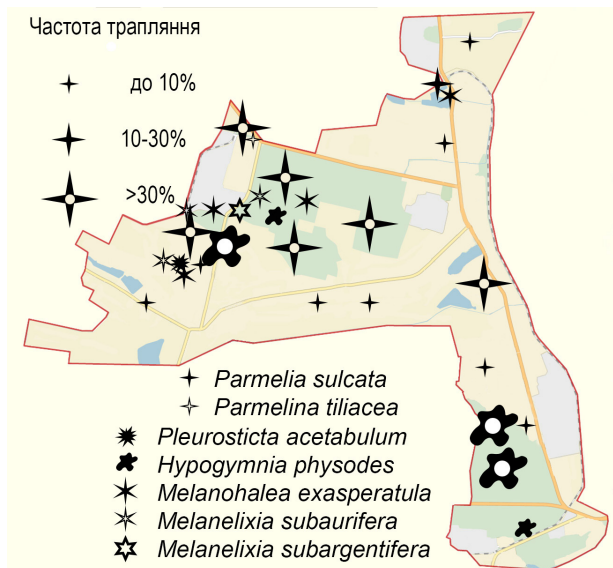


Рис. 2. Поширення середньочутливих до атмосферного забруднення видів листуватих лишайників на території смт. Гостомель

Fig. 2. Distribution map of medium sensitive to air pollution foliose species of lichens in Gostomel urban settlement

Встановлено, що найбільш чутливі до стану атмосферного повітря куцисті лишайники родів *Ramalina* і *Evernia* поширені тільки в старих яблуневих садах на півночі міста та на невеликому острові на озері в урочищі Кімерко. Причому в садах їхня частота трапляння досить висока. Так, у *Evernia prunastri* (L.) Ach. цей показник перевищує 30%, у *Ramalina pollinaria* (Westr.) Ach. він становить 10–30%, а у *Ramalina farinacea* (L.) Ach. – до 10%. В урочищі Кімерко був знайдений тільки один вид лишайника – *Evernia prunastri* з частотою трапляння 10–30% (рис. 1).

Групу лишайників з середньою чутливістю складають 7 видів, які належать до трьох класів частоти трапляння (рис. 2). У Гостомелі ці види трапляються по всій території, за винятком південно-західної частини, де знаходиться забудова дачного характеру, для якої характерна відсутність добре освітлених дерев необхідного віку. Так, *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. має високу частоту трапляння на деревах у соснових насадженнях урочища Рокач у південній частині населеного пункту. Вид трапляється і в соснових насадженнях недалеко від залізниці. У центрі села на липовій алеї біля церкви трапляється *Parmelia sulcata* Taylor. Місцезнаходження цього виду були зафіксовані й поблизу автомобільних доріг. Досить висока частота трапляння лишайників з середньою чутливістю відмічена в тих самих

старих яблуневих садах, де було знайдено три види лишайників з високою чутливістю (рис. 2).

Група токсикотолерантних видів-індикаторів кислотного й пилового забруднення в Гостомелі включає чотири види: *Lepraria incana* (L.) Ach., *Phaeophyscia orbicularis* (Necker) Moberg, *Xanthoria parietina* (L.) Beltr. і *Lecanora conizaeoides* Nyl. ex Stomb. Вони приблизно рівномірно розподілені по всій території Гостомеля і, як правило, трапляються на корі дерев, висаджених алеями, або в невеликих скверах уздовж автомобільних доріг (рис. 3).

Ці види-індикатори характерні для слабкозабрудненої та середньозабрудненої зон (Kondratyuk, 2008). Їхню появу в міських скверах і вуличних насадженнях можна пояснити тим, що поблизу проходять автомобільні дороги. Викиди від транспорту, зокрема сполуки азоту, які є токсичними речовинами, зумовили відносно високу частоту трапляння *X. parietina* уздовж автомобільних трас. Останній вид добре адаптований як до високих, так і низьких концентрацій азоту. Крім того, він містить парієтін – пігмент, який нейтралізує вільні радикали, що утворюються в слані лишайника під впливом різних токсикантів. У незабрудненій зоні трапляються тільки поодинокі сани *X. parietina*.

Ацидофільний лишайник *Lecanora conizaeoides* був виявлений на півдні Гостомеля (район склозаводу). На формування несприятливої екологічної ситуації могла вплинути автомобільна траса, а також промислові підприємства, розташовані тут. Стан цього району Гостомеля з екологічної точки зору можна охарактеризувати як відносно несприятливий.

Лишайник-індикатор пилового забруднення *Phaeophyscia orbicularis* трапляється на ділянках, прилеглих до автомобільних доріг і залізничної гілки. Там було зареєстровано його найбільше проективне покриття. Це можна пояснити тим, що повітря на цих ділянках забруднене пилом – продуктом зносу автомобільних шин. Викид його при зносі протектора шини значно перевищує викид твердих часток з відпрацьованими газами двигунів легкових автомобілів. Крім того, під час руху автомобіля викидається й азбестовий пил, який є наслідком зносу фрикційних накладок, дисків і зчеплення гальмівних колодок. Кількість пилу різного походження в повітрі на цих ділянках пропорційно збільшується при збільшенні потоку вантажних автомобілів, оскільки інтенсивність зносу протектора шин у них вище.

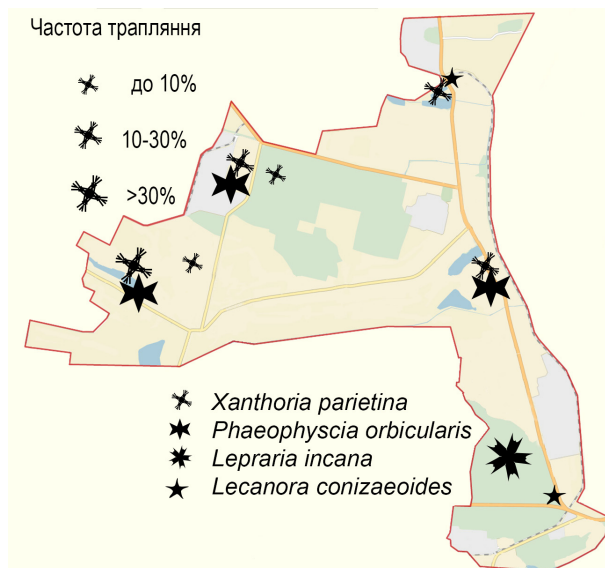


Рис. 3 Розповсюдження токсикотолерантних видів-індикаторів кислотного й пилового забруднення в смт Гостомель

Fig. 3. Distribution map of toxitolerant indicator species of lichens in Gostomel urban settlement

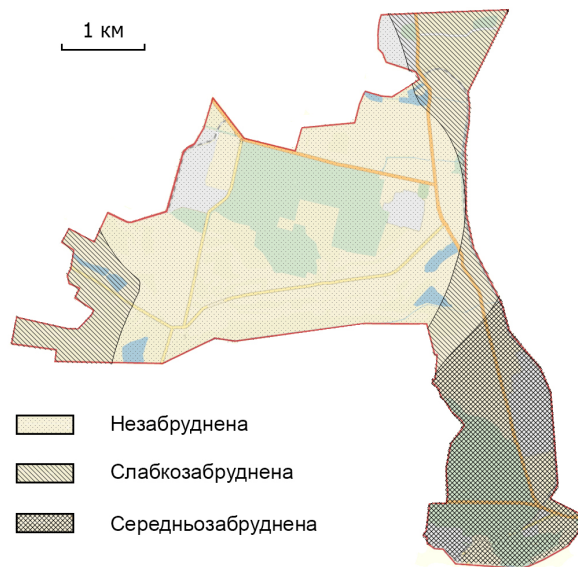


Рис. 4. Зони різних рівнів забруднення повітря на основі індекса чистоти повітря Ле Бланка и Де Слувера (IAP)

Fig. 4. Zones of different air pollution levels based on Le Blanc & De Sloover Index of Atmospheric Purity (IAP)

Lepraria incana – лишайник, властивий для кислих субстратів. Найбільш кислою є кора *Pinus sylvestris* (Kondratyuk, 2008), з якої здебільшого складаються насадження у південній частині Гостомеля.

На основі даних розрахунку індексу чистоти повітря Ле Бланка і Де Служера (IAP) в Гостомелі були виявлені три ліхеноіндикаційні зони, які значною мірою корелюють з даними картування груп видів епіфітних лишайників з різним ступенем чутливості їх до забруднення атмосферного повітря (рис. 4).

Середньозабруднена зона (IAP = 6,1–15,6) знаходиться в південно-східній частині Гостомеля. Тут трапляються лишайники-індикатори пилового й кислотного забруднення – *Lepraria incana*, *Phaeophycia orbicularis* тощо. Епіфітний покрив в цій частині відрізняється найменшою видовою різноманітністю, а види, що мають високу чутливість до атмосферного забруднення, відсутні. Серед видів із середньою чутливістю до забруднення трапляється тільки *Hypogimnia physodes* (L.) Nyl. – на околиці Гостомеля в сосновому лісі.

Слабкозабруднена зона (IAP = 15,7–25,2) на сході Гостомеля приурочена до автомобільної траси на с. Демидів і залізничної гілки, що веде до аеродрому. На заході Гостомеля розташування цієї зони обумовлене орографомікрокліматичними умовами. Тут розташована долина струмка, і при відсутності достатньої циркуляції повітря шкідливі викиди від транспорту та господарської діяльності людини застоюються, що більш негативно впливає на лишайники порівняно з територією, яка має рівніший рельєф. У цій зоні трапляються види з середньою чутливістю до забруднення, проте види з високою чутливістю до нього відсутні.

Незабруднена зона (IAP = 25,3–82,0) була виявлена в північно-західній і центральній частині Гостомеля. Характерною рисою цієї зони є найбільше видове різноманіття лишайників-індикаторів якості атмосферного повітря. Тут орографічні умови сприяють циркуляції повітря, тому викиди в атмосферу не спричиняють настільки негативного впливу на епіфітну ліхенофлору, як у разі відсутності провітрювання. В Гостомелі переважає малоповерхова забудова, що дає змогу повітряним масам вільно переміщатися і забруднене атмосфер-

не повітря не застоюється. В центральній частині Гостомеля розташовується досить великий зелений масив насаджень – старі плодові сади. В них видове різноманіття епіфітних лишайників, чутливих до забруднення атмосферного повітря, їхня частота трапляння й проективне покриття значно вищі, ніж в інших районах Гостомеля.

Виділені зони корелюють із зонами викидів забруднюючих атмосферу речовин. Основними джерелами викидів є автомобільний, залізничний транспорт та промислові підприємства.

Якщо порівнювати Гостомель з малими містами Ірпінь, Буча, Боярка Київської обл., результати картування яких були опубліковані на початку 2016 року (Shershova, 2016), можна відзначити, що, незважаючи на те, що цей населений пункт значно менший за площею, яка становить 6,4 кв. км (площа Ірпеня 37 кв. км, Бучі 26,57 кв. км, Боярки 13 кв. км), у Гостомелі було знайдено стільки ж індикаторних лишайників, як і в Боярці – 14 видів, Ірпіні – 17 та Бучі – 18.

Висновки

На основі аналізу зібраних даних і розрахунку IAP в смт Гостомель було виявлено три ліхеноіндикаційні зони, які в значній мірі корелюють з результатами картування різних груп лишайників-індикаторів стану атмосферного повітря. Дуже чутливі лишайники зустрічаються в ізольованих зелених осередках у незабрудненій зоні. Лишайники з середньою чутливістю в основному були знайдені в незабрудненій і слабкозабрудненій зонах. Види-індикатори кислотного й пилового забруднення більш-менш рівномірно розподілені по території Гостомеля, але найбільша їхня частота трапляння зафіксована поблизу автомобільних доріг. Зона із забрудненням середнього ступеня приурочена в Гостомелі до розташування найбільшого підприємства – склозаводу.

Таким чином, вважаємо, що більша частина території смт Гостомель є незабрудненою.

Подяки

Автор висловлює вдячність доктору біологічних наук, професорові С.Я. Кондратюку (Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України) за допомогу при підготовці статті.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Dymytrova L.V. *Ukr. Bot. J.*, 2008a, 65(4): 572–575. [Димитрова Л.В. Ліхеноіндикація забруднення атмосферного повітря м. Києва. *Укр. бот. журн.*, 2008a, 65(4): 572–575].
- Dymytrova L.V. *Ukr. Bot. J.*, 2008b, 65(1): 133–140. [Димитрова Л.В. Ліхеноіндикація забруднення атмосферного повітря м. Полтава. *Укр. бот. журн.*, 2008b, 65(1): 133–140].
- Khodosovtsev A.E. In: *Konstanty: Almanakh sotsialnykh doslidzhen*, 1995, 2–4: 52–60. [Ходосовцев А.Е. Ліхеноіндикационная оценка степени загрязненности воздуха в городе Херсоне. В зб.: *Константи: Альманах соціальних досліджень*, 1995, 2–4: 52–60].
- Kondratyuk S.Ya., Kucheryavyi V.O., Kramarets V.O. *Ukr. Bot. J.*, 1991, 48(2): 72–76. [Кондратюк С.Я., Кучерявий В.О., Крамарець В.О. Ліхеноіндикаційне забруднення повітря у м. Львові. *Укр. бот. журн.*, 1991, 48(2): 72–76].
- Kondratyuk S.Ya., Kucheryavyi V.O., Kramarets V.O. *Ukr. Bot. J.*, 1993, 50(4): 74–83. [Кондратюк С.Я., Кучерявий В.О., Крамарець В.О. Порівняльне ліхеноіндикаційне картування міст України. *Укр. бот. журн.*, 1993, 50(4): 74–83].
- Kondratyuk S.Ya. *Ukr. Bot. J.*, 1994, 51(2–3): 148–153. [Кондратюк С.Я. Ліхеноіндикаційне картування індустріально забруднених районів України. *Укр. бот. журн.*, 1994, 51(2–3): 148–153].
- Kondratyuk S.Y., Martynenko V.H. *Likhenoidykatsiya, Kirovohrad: Kod*, 2006, 260 pp. [Кондратюк С.Я., Мартиненко В.Г. *Ліхеноіндикація*, Кіровоград: Код, 2006, 260 с.].
- Kondratyuk S.Y. *Indikatsiya sostoyaniya okruzhayushchey sredi Ukrainy pri pomoshchi lishaynykov*, Kyiv: Naukova Dumka, 2008, 336 pp. [Кондратюк С.Я. *Індикація стану навколишнього середовища України за допомогою лишайників*, Київ: Наук. думка, 2008, 336 с.].
- Le Blanc F., De Sloover J. Relation between industrialization and the distribution and growth of epiphytic lichens and mosses in Montreal. *Can. J. Bot.* 1970, 8: 1485–1496.
- Nekrasenko L.A., Bayrak O.M. *Ukr. Bot. J.*, 2002, 59(3): 278–284. [Некрасенко Л.А., Байрак О.М. Аналіз ліхеноіндикаційного картування м. Кременчук. *Укр. бот. журн.*, 2002, 59(3): 278–284].
- Shershova N.V. *Ukr. Bot. J.*, 2016, 73(1): 56–60. [Шершова Н.В. Поширення чутливих до стану атмосферного повітря лишайників в малих містах Київської області. *Укр. бот. журн.*, 2016, 73(1): 56–60].
- Shershova N.V. In: *Ekologichna bezpeka derzhavy: tezy dopovidey IX Vseukrainskoi naukovo-praktychnoi konferentsii molodykh uchenykh i studentiv (State Environmental Safety: abstracts of IX Ukr. Sci. and Pract. Conf. of Young Scientists and Students)*, Kyiv, Vydvo National Aviation Univ., 2016, pp. 143–144. [Шершова Н.В. Ліхеноіндикація стану атмосферного повітря в малих населених пунктах Київської області (на прикладі смт Гостомель). В зб.: *Екологічна безпека держави: X Всеукр. наук.-практ. конф. молодих учених і студентів: тези доп. (Київ, 21 квітня 2016 р.)*, Київ: Вид-во Нац. авіац. ун-ту, 2016, с. 143–144].
- Zelenko S.D. *Ukr. Bot. J.*, 1999, 56(1): 64–67. [Зеленко С.Д. Ліхеноіндикаційна оцінка забрудненості повітря м. Чернігова. *Укр. бот. журн.*, 1999, 56(1): 64–67].

Рекомендує до друку
О.Є. Ходосовцев

Надійшла 15.02.2017

Шершова Н.В. Ліхеноіндикація стану атмосферного повітря у смт Гостомель Київської області. *Укр. бот. журн.*, 2017, 74(2): 148–153.

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна

Досліджені поширення та частота трапляння різних груп епіфітних видів лишайників-індикаторів стану атмосферного повітря в малому населеному пункті Київської області – селищі міського типу Гостомель. Складені карти поширення індикаторних видів лишайників. На основі даних розрахунку індексу чистоти повітря Ле Бланка і Де Служера (ІАР) в Гостомелі виявлені три ліхеноіндикаційні зони, які значно корелюють з даними картування – незабруднена, слабо- і середньозабруднена зони. Дані дослідження показують, що стан атмосферного повітря в Гостомелі в цілому сприятливий, що пояснюється порівняно невеликою кількістю потенційних джерел забруднення (у першу чергу, це автомобільний і залізничний транспорт, а також найбільше промислове підприємство – склозавод) і наявністю великих ізольованих зелених зон, парків та скверів.

Ключові слова: лишайники, епіфіти, ліхеноіндикація, картування, чистота повітря, атмосферне забруднення, якість атмосферного повітря, Гостомель, Київська область

Шершова Н.В. Ліхеноіндикація стану атмосферного повітря у пгт Гостомель Київської області. *Укр. бот. журн.*, 2017, 74(2): 148–153.

Інститут ботаніки ім. Н.Г. Холодного НАН України
ул. Терещенковская, 2, Киев 01004, Украина

Исследованы распространение и частота встречаемости разных групп эпифитных видов лишайников-индикаторов состояния атмосферного воздуха в малом населенном пункте Киевской области – поселке городского типа Гостомель. Составлены карты распространения индикаторных видов лишайников. На основе данных расчета индекса чистоты воздуха Ле Бланка и Де Служера (ІАР) в Гостомеле выявлены три лихеноиндикационные зоны, которые значительно коррелируют с данными картирования – незагрязненная, слабо- и среднезагрязненная зоны. Данные исследования показывают, что состояние атмосферного воздуха в Гостомеле в целом благоприятное, что объясняется сравнительно небольшим количеством потенциальных источников загрязнения (в первую очередь, это автомобильный и железнодорожный транспорт, а также самое крупное промышленное предприятие – стеклозавод) и наличием больших изолированных зеленых зон, парков и скверов.

Ключевые слова: эпифиты, лихеноиндикация, картирование, атмосферное загрязнение, качество атмосферного воздуха, Гостомель, Киевская область

Екологічна структура епігейних синузій мохоподібних на породних відвалах Червоноградського гірничопромислового району

Людмила І. КАРПІНЕЦЬ, Оксана В. ЛОБАЧЕВСЬКА, Роман Р. СОХАНЬЧАК

Інститут екології Карпат НАН України
вул. Стефаника, 11, Львів 79000, Україна
morphogenesis@mail.lviv.ua

Karpinets L.I., Lobachevska O.V., Sokhanchak R.R. **Ecological structure of epigeic synusiae of mosses on rock dumps of Chervonograd industrial mining region.** Ukr. Bot. J. 2017, 74(2): 154–162.

Institute of Ecology of the Carpathians, National Academy of Sciences of Ukraine
11, Stefanyk Str., Lviv 79000, Ukraine

Abstract. Stable bryophyte communities on rock dumps of the Chervonograd mining area were investigated; their rank as epigeic bryosynusiae was specified. Structure and composition of the moss cover of the region were analysed. Floristic composition, projective coverage and life forms of bryophytes, features of ecological and coenotic differentiation of the bryoflora were defined. It was established that in biomorphic structure of mosses, species with growth forms of turfs and mats predominate, while among ecomorphs, dominating are heliophytes, mezophytes and xeromezophytes as well as epigeic ones. Results of geographic analysis indicate that the studied bryoflora is boreal (13 species, 65%). A noticeable proportion of boreal moss species and wide distribution of cosmopolitans, compared to zonal vegetation, resulted from the high level of anthropogenic transformation of the coal mining area.

Keywords: rock dumps, bryosynusiae, biomorphes, ecological structure, geographical elements

Вступ

Активна антропогенна діяльність, зокрема видобування корисних копалин, негативно впливає на навколишнє середовище, трансформуючи структурні компоненти екосистем, порушує їхні трофічні зв'язки, функціональну здатність та енергетичний обмін. Важливим аспектом віталізації девастрованих територій є їхня здатність до самовідновлення, в якому важливу роль відіграють бріофіти (мохоподібні). Проявляючи значну толерантність до екстремальних умов зміненого середовища, вони утворюють стійкі одно- чи багатовидові заростання та суттєво впливають на структуру й подальший розвиток рослинного покриву. Специфічні хімічні й фізичні властивості едафотопів та нетиповий мікроклімат породних відвалів Червоноградського гірничо-промислового району (ЧГПР) є важливими чинниками, які визначають таксономічну структуру бріофлори та особливості формування мохових угруповань.

Дослідження екологічної та географічної структур мохоподібних дають змогу оцінити специфіку впливу мінливих екологічних умов трансформованого середовища та встановити походження й етапи розвитку мохового покриву (Нарон, 2012).

Тому мета нашого дослідження – встановити флористичний склад угруповань, проаналізувати синузіальну структуру мохоподібних залежно від проективного покриття видів в угрупованні, встановити розподіл за еволюційно-географічними елементами, співвідношенням біоморф та екоморф на території породних відвалів ЧГПР.

Матеріали та методи

Упродовж 2009–2016 рр. об'єктом досліджень були бріофітні угруповання, що сформувалися на рекультивованому відвалі (унаслідок нанесення шару ґрунтосуміші) діючої шахти "Надія", незарослому й частково рекультивованому Центральній збагачувальній фабриці (ЦЗФ) "Червоноградська" та природно зарослому відвалі недіючої шахти "Візейська".

Стійкі мохові угруповання розглядали у ранзі бріосинузій, які можуть бути як самостійними виділами, так і невід'ємними компонентами (у ранзі синузій) асоціацій судинних рослин (Нарон, 2010, 2013). Їхні назви констатували за домінантною класифікацією та життєвими формами діагностичних видів мохоподібних (Бойко, 1978; Ульчна, 1980; Нарон, 2011; Khodosovtsev et al., 2015), використовуючи класифікацію К. Гімінгайма і Е. Робертсона (Gimingham, Robertson, 1950), модифіковану К. Мегдефрау (Mägdefrau, 1982), П. Річардсом

(Richards, 1984) та доповнену Д. Гляйм (Glime, 2006).

Дослідження синузальної структури мохового покриву здійснювали впродовж 2015–2016 рр. маршрутно-польовим методом. На північному схилі усіх породних відвалів у різних положеннях (вершина, тераса, підніжжя) було закладено дослідні трансекти розміром 10 × 10 м, на яких для опису бріофітних синузій виділяли пробні ділянки площею всього досліджуваного бріофітного угруповання. Координати останнього встановлювали в центрі за допомогою GPS-навігатора "eTrex". В описі бріосинузії зазначали її площу, положення на відвалі, видовий склад мохоподібних видів угруповання, проективне покриття (ПП) кожного виду, визначене модифікованим методом Н. Корневої (Ulychna et al., 1989) у межах ділянки, форму росту мохів та їхні екоформи (Hapon, 2011; Khodosovtsev et al., 2015).

Класифікація та номенклатура видів мохів (*Bryophyta*) подана за М. Гіллом зі співавторами (Hill et al., 2006), печіночників (*Marchantiophyta*) – за Р. Гролем і Д. Лонгом (Grolle, Long, 2000) та Б. Крандал-Стотлер і Р. Стотлером (Crandal-Stotler, Stotler, 2000). Для таксономічного аналізу бріофітів використовували систему Б. Гофінета зі співавторами (Goffinet et al., 2009).

Аналіз екологічної та географічної структур бріофлори здійснювали за Г.Ф. Риковським, О.М. Масловським, М.Ф. Бойком (Rykovskiy, Maslovskiy, 2004, 2009; Boyko, 2010). В угрупованнях розподіл видів за відношенням до освітлення встановлювали за Х. Еленбергом та Р. Дюлом (Elenberg, Dull, 1992), інтенсивність освітлення в місцезростаннях мохів вимірювали люксметром Ю-116. Мікрокліматичні та едафічні умови на порушених територіях визначали у липні за загальноприйнятими методиками: температуру – за Є.В. Аринушкіною (Arynushkina, 1970), вміст вологи у субстраті – за С.М. Польчиною (Polchyna, 1991); у межах досліджуваних ділянок у трьох місцях відбирали зразки субстратів під мохом, змішували їх та формували середню пробу.

Результати досліджень опрацьовували статистично (Lakin, 1990).

Результати та обговорення

Мохоподібні як невід'ємна складова наземного ярусу багатьох фітоценозів одними з перших заселили породні відвали вугільних шахт та сформу-

вали подекуди майже суцільні ділянки мохового покриву, об'єднані однорідністю субстрату та гомогенністю екоотопних умов.

На початкових стадіях заселення на породних відвалах домінував піонерний епігейний вид – *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. Пізніше техногенні субстрати заселяли й інші види-поселенці з подібними екологічними потребами, переважно епігейні мохи – *Polytrichum juniperinum* Hedw., *Bryum argenteum* Hedw., *Dicranella varia* (Hedw.) Schimp., *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. та факультативний епіліт – *Polytrichum piliferum* (Hedw.) (Kuzyarin, 2013). На відвалах вони сформували моно- та маловидові угруповання.

Умовах розвиненого деревного ярусу з'являлися епігейні види бріофітів, які здебільшого є багаторічними стаєрами: *Brachythecium salebrosum* (Hoffm. ex F. Weber & D. Mohr) Schimp., *B. albicans* (Hedw.) Schimp., *Brachytheciastrum velutinum* (Hedw.) Ignatov & Huttunen тощо. Їхня присутність в угрупованнях характерна для тераси рекультивованого відвалу шахти "Надія" та тераси й підніжжя самозарослого відвалу шахти "Візейська" з майже сформованим рослинним покривом та відносно стабільним водно-термічним режимом. Досліджувані відвали відрізняються між собою як за віком, так і ступенем рекультивації й заростання.

Для наймолодшого відвалу ЦЗФ характерними є відкритість експозицій, значна висота та надмірна сонячна радіація. Переважання темної щербистої породи, що досить легко пропускає воду, призводить до дефіциту вологи у субстраті та швидкого його нагрівання. Одним із негативних лімітаційних чинників на відвалі, який суттєво впливає на поширення рослинності, є висока кислотність субстрату (pH 3,6–4,3) (Karpinets et al., 2014). Такі екотопи заселили стійкі види-інцертотфіли, які представляють мезофітну (*Pohlia nutans*) та ксеромезофітну (*Ceratodon purpureus*, *Polytrichum piliferum*) групи. На збіднених на поживні речовини субстратах переважають представники оліготрофної (*Polytrichum piliferum*) та олігомезотрофної груп (*Ceratodon purpureus* та *Pohlia nutans*).

На відвалі шахти "Надія" відзначено найбільше різноманіття екологічних груп мохоподібних, що пов'язано з різним у часі відсіпанням породи і, відповідно, досить гетерогенними умовами місцезростань – від ксероморфних та освітлених (тераса) до перезволожених і значно затінених (вершини). Імовірно, на поширення мохоподібних впливала

проведена на відвалі рекультивация (технічна та біологічна), фрагментованість деревного та трав'яного ярусів, а також активне самозаростання в підніжжі відвалу. В досліджуваних угрупованнях відвалу домінують ксеромезофіти – *Brachythecium albicans*, *Bryum caespiticium* Hedw., *B. argenteum*, *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum piliferum*, *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid., мезофіти – *Sciurohypnum starkei* (Brid.) Ignatov & Huttunen., *Polytrichastrum formosum* (Hedw.) G.L. Sm., *Brachythecium glareosum* (Bruch ex Spruce) Schimp., *Rhynchostegium murale* (Hedw.) Schimp., гірпофіти – *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr., *Bryum pseudotriquetrum* (Hedw.) Gaertn. та мезогірпофіт – *Sphagnum girgensohnii* Russow. За відношенням до хімізму субстрату домінуючу позицію займають інцертофіли – *Polytrichum piliferum*, *Aulacomnium palustre*, *Ceratodon purpureus*, *Bryum argenteum*, *Sciurohypnum starkei*, *Rhynchostegium murale*. Групу ацидофілів репрезентують три види мохоподібних – *Sphagnum girgensohnii*, *Campylopus introflexus*, *Polytrichastrum formosum*. Досліджувані угруповання представляють кальцефіли (*Brachythecium glareosum*, *Bryum pseudotriquetrum*), галофіл (*Brachythecium albicans*) та індиферентний вид – *Bryum caespiticium*.

За трофністю в угрупованнях переважають мезотрофи (*Aulacomnium palustre*, *Sphagnum girgensohnii*, *Rhynchostegium murale*, *Polytrichastrum formosum*) та олігомезотрофи (*Campylopus introflexus*, *Ceratodon purpureus*, *Brachythecium albicans*, *Bryum argenteum*). Меншу частку становлять мезоевтрофи – *Bryum caespiticium*, *Brachythecium glareosum*, *Sciurohypnum starkei*, евтроф – *Bryum pseudotriquetrum* та оліготроф – *Polytrichum piliferum*.

Відвал недіючої шахти "Візейська" є найдавнішим серед інших досліджуваних відвалів, відсіпання породи на якому завершено в 70-х роках минулого сторіччя. Відзначено зростання зімкненості рослинного покриву на породному відвалі в напрямку від вершини до підніжжя. Серед видового різноманіття досліджуваних угруповань найбільша кількість мохів представляє групу мезофітів з помірною потребою у зволоженні (*Brachythecium glareosum*, *B. salebrosum*, *Cirriphyllum crassinervium* (Taylor) Loeske & M. Fleisch., *Brachytheciastrum velutinum*, *Amblystegium serpens*, *Pohlia nutans*) і лише два види мохів належать до ксеромезофітів – *Ceratodon purpureus* та *Polytrichum juniperinum*. У бріоугрупованнях відвалу встановлено лише один мезогірпофіт – *Cephalozia bicuspidata*. За від-

ношенням до хімізму субстрату найбільшу групу становлять інцертофіли – *Pohlia nutans*, *Polytrichum juniperinum*, *Ceratodon purpureus*, *Amblystegium serpens*, *Cirriphyllum crassinervium*, *Brachythecium salebrosum*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Cephalozia bicuspidata*. І лише один *Brachythecium glareosum* представляє групу кальцефілів. За трофністю виявлено однакові за чисельністю групи мезотрофів (*Brachythecium salebrosum*, *Cirriphyllum crassinervium*, *Brachytheciastrum velutinum*), олігомезотрофів (*Pohlia nutans*, *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum juniperinum*) та мезоевтрофів (*Amblystegium serpens*, *Brachythecium glareosum*, *Cephalozia bicuspidata*).

На вершинах відвалів ЦЗФ та шахти "Візейська" присутність поодиноких екземплярів деревних рослин та розміщення угруповання на дещо затіненному краю ерозійного жолоба сприяли зменшенню інтенсивності сонячного світла, відповідно, і меншій втраті вологи у техноземі. Бріосинузії на визначених трансектах представлені здебільшого такими видами, як *Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans*, *Polytrichum piliferum* та *P. juniperinum*.

Значна мінливість екологічних умов на самозарослій вершині відвалу шахти "Надія" істотно вплинула на різноманітність видового складу мохоподібних. Прогинання поверхні субстрату та присутність деревного ярусу призвели до часткового затінення й значного перезволоження в окремих місцях, що стало передумовою для заселення видів *Sphagnum girgensohnii* та *Aulacomnium palustre*, які за потребами водного режиму суттєво відрізняються від більшості мохоподібних, приурочених до ксероморфних умов досліджуваного відвалу. На відкритих сонячних ділянках вершини переважають адвентивний вид *Campylopus introflexus* і *Ceratodon purpureus*.

На досліджуваних трансектах вершин породних відвалів визначено такі домінантні мохові синузії, у яких відповідні види одночасно є діагностичними.

Щільнодернинна синузія *Ceratodon purpureus* – сун.

Синморфологія. Флористичний склад синузії представляють *Ceratodon purpureus* (ПП 27%) та *Pohlia nutans* (ПП 5%). Загальне проективне покриття (ЗПП) мохів – 32%. Площа ділянки становить 0,3 м²; координати місцезнаходження – N 50°18'99"; E 024°13'55".

Місцезнаходження. Угруповання розміщене на вершині відвалу ЦЗФ (Львівська обл., Сокальський р-н, смт Сілець).

Інцертофільне, ксеромезофітне та мезофітне (вологість субстрату 2,3%) геліофітне угруповання (інсоляція 65,0–78,0 тис. лк), яке розміщене на похилій формі рельєфу під *Betula pendula* Roth. та *Pinus sylvestris* L.

Пухкодернинна моновидова синузія *Polytrichum piliferum* – syn.

Синморфологія. Флористичний склад синузії представляє *Polytrichum piliferum* (ПП 83,0%. Площа ділянки становить 3,75 м²; N 50°18'94"; E 024°13'55").

Синекологія. Інцертофільне, ксеромезофітне, геліофітне угруповання, що сформувалося вздовж краю жолоба, утвореного внаслідок лінійних ерозійних процесів. Інтенсивність освітлення ділянки становить 83,5–90,5 тис. лк, вологість субстрату – 1,0%.

Місцезнаходження. Вершина відвалу ЦЗФ (Львівська обл., Сокальський р-н, смт Соснівка).

Щільнодернинна синузія *Campylopus introflexus*–*Ceratodon purpureus* – syn.

Синморфологія. Флористичний склад синузії представлений *Campylopus introflexus* (ПП 70%) і *Ceratodon purpureus* (ПП 30%). ЗПП мохів – 100%. Площа ділянки становить 4,5 м²; N 50°17'79"; E 024°16'27".

Синекологія. Ксеромезофітне, геліофітне угруповання, що виявлене на галявині біля поодиноких дерев *Robinia pseudoacacia* L., *Betula pendula* та *Pinus sylvestris*, представлене ацидофілом (*Campylopus introflexus*) та інцертофілом (*Ceratodon purpureus*). Інтенсивність освітлення місцезростання угруповання становить 86–91 тис. лк, вологість субстрату – 3%.

Місцезнаходження. Вершина відвалу шахти "Надія" (Львівська обл., Сокальський р-н, смт Соснівка).

Пухкодернинна синузія *Polytrichum piliferum*–*Campylopus introflexus* – syn.

Синморфологія. Флористичний склад синузії представлений *Polytrichum piliferum* (ПП 67%) і *Campylopus introflexus* (ПП 33%). ЗПП мохів – 100%. Площа ділянки становить 2,0 м²; N 50°17'79"; E 024°16'27".

Синекологія. Ксеромезофітне, геліофітне угруповання, сформоване за участю ацидофіла *Campylopus introflexus* та інцертофіла *Polytrichum piliferum* в оточенні окремих екземплярів дерев: *Betula pendula*, *Pinus sylvestris* та *Populus tremula* L. Ступінь освітлення ділянки становить 81–90 тис. лк, вологість субстрату – 3,4%.

Місцезнаходження. Вершина відвалу шахти "Надія" (Львівська обл., Сокальський р-н, смт Соснівка).

Пухкодернинна синузія *Polytrichastrum formosum*–*Campylopus introflexus* – syn.

Синморфологія. Флористичний склад синузії представляють *Polytrichastrum formosum* (ПП 30%), *Campylopus introflexus* (ПП 30%), *Aulacomnium palustre* (ПП 10%), *Sphagnum girgensohnii* (ПП 21%), *Rhynchostegium murale* (ПП 9%). Площа ділянки становить 4,5 м²; N 49°50'19"; E 024°01'56"). ЗПП мохів – 100%.

Синекологія. Угруповання репрезентують здебільшого ацидофільні види (*Sphagnum girgensohnii*, *Campylopus introflexus*, *Polytrichastrum formosum*). В умовах значного зволоження субстрату (37,8%) при інтенсивності освітлення 25–36 тис. лк досліджувану ділянку заселяє, окрім видів з помірною потребою у зволоженні (*Polytrichastrum formosum*, *Rhynchostegium murale*), мезогірофіт *Sphagnum girgensohnii*, гірофіт *Aulacomnium palustre*, здебільшого тіньові та напівтіньові види під наметом *Robinia pseudoacacia*, *Pinus sylvestris* та *Betula pendula*. Угруповання сформувалося в мікропониженні рельєфу біля моноліту запеченої породи.

Місцезнаходження. Угруповання розміщене на вершині відвалу шахти "Надія" (Львівська обл., Сокальський р-н, смт Соснівка).

Плетивна моновидова синузія *Sciurohynnum starkei* – syn.

Синморфологія. Флористичний склад синузії представлений *Sciurohynnum starkei* (ПП 100%). Площа ділянки становить 3 м²; N 50°17'78"; E 024°16'28".

Синекологія. Інцертофільне, мезофітне, геліосціофітне угруповання, місцезростання якого приурочене до затінених умов при інтенсивності освітлення 30,5–40,5 тис. лк під наметом *Robinia pseudoacacia*, *Betula pendula* та *Pinus sylvestris*. Вологість субстрату – 3,6%.

Місцезнаходження. Вершина відвалу шахти "Надія" на насипі покривної породи (Львівська обл., Сокальський р-н, смт Соснівка).

Пухкодернинна синузія *Polytrichum juniperinum* – syn.

Синморфологія. Флористичний склад синузії представляють *Polytrichum juniperinum* (ПП 80%), *Ceratodon purpureus* (ПП 11%), *Pohlia nutans* (ПП 9%). ЗПП мохів становить 100%. Площа ділянки – 9 м²; N 50°18'70"; E 024°13'29".

Синекологія. В угрупованні мохів відзначали групи інцертофілів та олігомезотрофів, які переважають в освітлених місцях. Окрім мезофіта *Pohlia nutans* ксеромезофітну групу представляють *Polytrichum juniperinum* та *Ceratodon purpureus* в оточенні поодиноких дерев *Betula pendula* та *Pinus sylvestris*. Інтенсивність освітлення угруповання становить 89–96 тис. лк, вологість субстрату – 2,5%.

Місцезнаходження. Вершина відвалу шахти "Візейська" (Львівська обл., Сокальський р-н, смт Сілець).

На терасах відвалів ЦЗФ та шахти "Надія", для яких характерним є відкритість експозицій та значна сонячна радіація, в екстремальних ксероморфних умовах епігейні синузії здебільшого представлені стійкими видами *Ceratodon purpureus* і *Bryum argenteum*. Серед трав'яного ярусу тераси відвалу шахти "Надія" за умов оптимального водного режиму з'являються угруповання, які формують *Brachythecium glareosum* і *B. albicans*. Перший вид моху є діагностичним у бріосинузії, встановленій на терасі відвалу шахти "Візейська", пухке плетиво якого під наметом дерев утворило майже суцільний покрив.

На терасах відвалів вугільних шахт встановлено такі домінуючі мохові синузії.

Щільнодернинна моновидова синузія *Ceratodon purpureus* – syn.

Синморфологія. Флористичний склад синузії представлений *Ceratodon purpureus* (ПП 65%). Площа ділянки становить 1,5 м²; N 50°17'86"; E 024°16'12".

Синекологія. Інцертофільне, ксеромезофітне (вологість субстрату 0,6%), геліофітне угруповання, яке сформувалося на добре освітленій (95–100 тис. лк) плоскій формі рельєфу. Воно межує з поодинокими екземплярами самосіву дерев: *Betula pendula*, *Pinus sylvestris*, *Quercus robur* L., кущів: *Rubus caesius* L. і трав: *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., *Poa angustifolia* L., *Juncus effusus* L.

Місцезнаходження. Угруповання розміщене на терасі відвалу ЦЗФ (Львівська обл., Сокальський р-н, смт Соснівка).

Щільнодернинна синузія *Ceratodon purpureus*–*Bryum argenteum* – syn.

Синморфологія. Флористичний склад синузії представляють *Ceratodon purpureus* (ПП 60%) і *Bryum argenteum* (ПП 40%). ЗПП мохів – 100%.

Площа ділянки становить 1,0 м²; N 50°17'86"; E 024°16'12".

Синекологія. Інцертофільне, ксеромезофітне, геліофітне угруповання на відкритій, добре освітленій (95–100 тис. лк), ділянці екотопу. Місцезростання мохів приурочене до екстремальних гідротермічних умов (температура субстрату 42 °С, вміст води 0,4%) унаслідок окиснювальних процесів у породі, які супроводжуються її горінням.

Місцезнаходження. Тераса відвалу шахти "Надія" (Львівська обл., Сокальський р-н, смт Соснівка).

Плетивна синузія *Brachythecium glareosum*–*Brachythecium albicans* – syn.

Синморфологія. Флористичний склад синузії представлений *Brachythecium glareosum* (ПП 46%), *B. albicans* (ПП 40%), *Ceratodon purpureus* (ПП 13%). ЗПП мохів – 99,0%. Площа ділянки становить 1,0 м²; N 50°17'86"; E 024°16'12".

Синекологія. Серед здебільшого ксеромезофітних геліофітів (*Brachythecium albicans*, *Ceratodon purpureus*) в угрупованні домінуючу позицію займає мезофіт *B. glareosum*, який найчастіше трапляється у затінених умовах місцезростання. За хімізмом субстрату бріофіти належать до різних груп: *B. albicans* – галофілів, *B. glareosum* – кальцефілів та *C. purpureus* – інцертофілів, які зростають на ділянці горбистого мікрорельєфу внаслідок насипаної ґрунтосуміші серед *Calamagrostis epigeios* та *Centaurea rhenana* Vogeau. Інтенсивність освітлення становить 80–90 тис. лк, вологість субстрату – 4,5%.

Місцезнаходження. Тераса відвалу шахти "Надія" (Львівська обл., Сокальський р-н, смт Соснівка).

Плетивна синузія *Brachythecium glareosum* – syn.

Синморфологія. Флористичний склад синузії представляють *B. glareosum* (ПП 80%), *Polytrichum juniperinum* (ПП 8%), *Cirriphyllum crassinervium* (ПП 7%), *Amblystegium serpens* (ПП 4%), ЗПП мохів – 99%. Площа ділянки становить 4,0 м²; N 50°18'74"; E 024°13'24".

Синекологія. Угруповання здебільшого представлене інцертофільними (*A. serpens*, *C. crassinervium*, *P. juniperinum*), мезофітними (*B. glareosum*, *A. serpens*, *C. crassinervium*) та сціофітними видами (*B. glareosum*, *C. crassinervium*) за наявності в оточенні *Calamagrostis epigeios* та *Cladonia ochrochlora* Florke у дещо затінених умовах (72–84 тис. лк) деревною рослинністю: *B. pendula*, *Q. robur*, *Populus tremula*. Вологість субстрату становить 10,1%.

Місцезнаходження. Тераса відвалу шахти "Візейська" (Львівська обл., Сокальський р-н, смт Сілець).

Унаслідок проведення технічної рекультивації (формування стрімких схилів, насипання суглинкового чи супіщаного шару) та ерозійних процесів на відвалі ЦЗФ відбувається зсув породи та ґрунто-суміші з верхніх ярусів до його підніжжя, що створює перешкоду для заселення піонерних видів та формування рослинного покриву в цілому.

Підніжжя відвалу шахти "Надія" починає інтенсивно самозаростати. Можливість занесення діаспор рослин є досить високою, оскільки шахта оточена лісом та дачними ділянками, окрім того, з північно-східного боку відвалу були висаджені дерева *Robinia pseudoacacia* та *Betula pendula* (Lobachevs'ka, 2012). На вогких субстратах підніжжя шахти часто трапляється майже суцільний покрив мохів-поселенців *Bryum caespiticium*, *B. pseudotriquetrum* та *Ceratodon purpureus*.

За умов розвиненого деревного ярусу підніжжя відвалу шахти "Візейська" у досліджуваній синузії частка видів з біоморфою пухкого чи шільного плетива у бріофлорі є більшою, ніж на інших досліджуваних відвалах. Така форма росту в мохоподібних характерна для бокоплідних видів: *Brachythecium glareosum*, *B. salebrosum*, *Brachythecrastrum velutinum*, *Cirriphyllum crassinervium*.

У підніжжях породних відвалів встановлено такі домінуючі мохові синузії.

Шільнодернинна синузія *Bryum caespiticium* – syn.

Синморфологія. Флористичний склад синузії представляють *B. caespiticium* (ПП 90%) і *Ceratodon purpureus* (ПП 10%). ЗПП мохів – 100%. Площа ділянки становить 4,5 м²; 50°17'80"; Е 024°16'18".

Синекологія. Індиферентне, ксеромезофітне, геліофітне угруповання, сформоване на червоній перегорілій породі плоскої поверхні. Інтенсивність освітлення досліджуваної ділянки становить 76–88 тис. лк, вологість верхнього шару субстрату – 4,8%.

Місцезнаходження. Угруповання розміщене у підніжжі відвалу шахти "Надія" (Львівська обл., Сокальський р-н, смт Соснівка).

Шільнодернинна синузія *Ceratodon purpureus*–*Bryum pseudotriquetrum* – syn.

Синморфологія. Флористичний склад синузії представляють *Ceratodon purpureus* (ПП 65%), *Bryum pseudotriquetrum* (ПП 30%) і *B. caespiticium* (ПП 5%).

ЗПП мохів – 100%. Площа ділянки становить 16,0 м²; N 50°17'82"; E 024°16'11".

Синекологія. На дещо затіненій (інтенсивність освітлення 74,0–80,0 тис. лк) та зволоженої ділянці (5,9%), окрім ксеромезофітних геліофітних видів *Ceratodon purpureus* і *Bryum caespiticium*, угруповання представляє гігрофіт *B. pseudotriquetrum* у поєднанні з *B. pendula*, *P. sylvestris*, *Calamagrostis epigeios*, *Q. robur*, *Robinia pseudoacacia*, *Acer negundo* L. та лишайником *Cladonia ochrochlora* Flörke.

Місцезнаходження. Підніжжя відвалу шахти "Надія" (Львівська обл., Сокальський р-н, смт Соснівка).

Пухкодернинна синузія *Polytrichum juniperinum* – syn.

Синморфологія. Флористичний склад синузії представляють *Polytrichum juniperinum* (ПП 55%), *Brachythecium glareosum* (ПП 10%), *B. salebrosum* (ПП 10%), *Brachythecrastrum velutinum* (ПП 6%), *Ceratodon purpureus* (ПП 5%), *Cirriphyllum crassinervium* (ПП 5%), *Cephalozia bicuspidata* (ПП 5%) і *Pohlia nutans* (ПП 4%). ЗПП мохів – 100%. Площа ділянки становить 1,5 м²; N 50°18'75"; E 024°13'24".

Синекологія. Угруповання формують, окрім кальцефіла (*Brachythecium glareosum*), інцертофільні види мохів, здебільшого мезофітні (*Pohlia nutans*, *Brachythecium glareosum*, *Cirriphyllum crassinervium*, *Brachythecrastrum velutinum*, *Brachythecium salebrosum*), тіньові та напівтіньові види бріофітів (*Cirriphyllum crassinervium*, *Brachythecium glareosum*, *B. salebrosum*, *Cephalozia bicuspidata*, *Brachythecrastrum velutinum*) за умов низької інтенсивності освітлення (25–36 тис. лк) під наметом дерев (*Q. robur*, *B. pendula*, *Populus tremula*, *P. sylvestris*, *Sórbus aucupária* L.) та значної вологості (11,6%) поверхневого шару субстрату із незначним покриттям лишайника *Cladonia ochrochlora*.

Місцезнаходження. Підніжжя відвалу шахти "Візейська" (Львівська обл., Сокальський р-н, смт Сілець).

Результати аналізу бріоугруповань свідчать про те, що на досліджуваних ділянках породних відвалів переважають шільнодернинні синузії (6) із ПП 46,2%, дещо меншу частку становлять пухкодернинні синузії (4) із ПП 30,8% та плетивні синузії (3), із ПП 23,1% в основному в підніжжі самозарослого відвалу шахти "Візейська". Здебільшого діагностичним видом шільнодернинних синузій на відвалах шахт "Надія" та ЦЗФ є *Ceratodon*

purpureus (ПП 27–60%), а пухкодернинних синузій (відвал шахти "Надія" та ЦЗФ) – *Polytrichum piliferum* (ПП 67–83%) та *Polytrichum juniperinum* (ПП 55–80%) – переважно відвал шахти "Візейська". Плетивні синузії з діагностичним видом *Brachythecium glareosum* (ПП 46–80%) характерні для відвалів шахт "Надія" та "Візейська".

У бріофлорі досліджуваних угруповань виділено шість географічних елементів: космополітний, бореальний, неморальний, бореально-неморальний, бореально-монтанний та середземноморсько-неморальний. Найбільшу частку (65% загальної кількості досліджуваних мохоподібних в угрупованнях) становлять види бріофітів, які представляють бореальний елемент (13 видів): *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum*, *Sciurohypnum starkei*, *Brachythecium glareosum*, *B. albicans*, *B. salebrosum*, *Brachytheciastrum velutinum*, *Bryum caespiticium*, *B. pseudotriquetrum*, *Pohlia nutans*, *Aulacomnium palustre*, *Cephalozia bicuspidata*, *Cirriphyllum crassinervium*. На досліджуваних відвалах бореальні види мохів здебільшого приурочені до зволжених та затінених місцезростань: в умовах мікропонижень рельєфу та підніжжя відвалів із самозаростанням деревних та трав'яних рослин.

Меншу частку видового різноманіття представляють космополіти *Ceratodon purpureus*, *Bryum argenteum* і *Campylopus introflexus* (3 види, 15%). Слід зазначити, що *Ceratodon purpureus* за частотою трапляння на дослідженій території займає провідне місце серед інших бріофітів (Karpinets et al., 2014). Він є одним із синантропних видів, які часто утворюють піонерні заростання на різних типах субстратів завдяки стійкості до несприятливого впливу абіотичних чинників трансформованого середовища (Barsukov, 2015; Bondarenko, 2015). Відомо, що в рівнинно-степовому Криму мох трапляється виключно на територіях, які зазнали змін внаслідок людської діяльності (Zagorodnyuk, 2015). Також встановлено, що значна присутність *Ceratodon purpureus* на техногенних субстратах вказує на ксерофітизацію середовища, яке суттєво відрізняється від природних екоотопів регіону (Ragulina, 2015).

У спектрі географічних елементів однакову частку (по 5%) в угрупованнях займають: представник неморального елемента *Polytrichastrum formosum*, поширення якого пов'язане з широколистяними лісами (Нарон, 2012), бореально-неморального – *Amblystegium serpens*, бореально-монтан-

ного – *Sphagnum girgensohnii*, який, окрім поширення у зоні тайги, приурочений до місцезростань у гірських масивах, та термофільний середземноморсько-неморальний *Rhynchostegium murale*.

Висновки

Отже, особливості поширення мохоподібних та специфіка формування бріоугруповань значною мірою залежать від умов на відвалах, їхнього віку і стадії сукцесійних процесів. На наймолодшому відвалі ЦЗФ стійкі бріофітні угруповання здебільшого є моновидовими з переважанням ксеромезофітних, інцертофільних та олігомезотрофних видів. Формування деревного ярусу на відвалі шахти "Візейська" оптимізувало середовище, що стало передумовою для заселення представниками бріофлори мезофітної та мезогірофітної груп. Гетерогенність мікрокліматичних та едафічних умов на відвалі шахти "Надія" сприяла поширенню мохоподібних досить різних екологічних груп.

На досліджуваних ділянках породних відвалів найчисельнішою є група мохоподібних бореального типу, приурочених до зволжених та затінених місцезростань, які поширилися з фонових соснових і сосново-дубових лісових масивів. Збільшення частки космополітних елементів в угрупованнях та значна частота їхнього трапляння зумовлені широкою екологічною амплітудою видів *Bryophytes*, що дає можливість заселяти техногенні території з екстремальними або з досить мінливими умовами. Досліджувані угруповання здебільшого є маловидовими синузіями з переважанням щільно- та пухкодернинних життєвих форм.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Arynushkina E.V. *Rukovodstvo po himicheskomu analizu pochv*, Moscow: Izd-vo MGU, 1976, 488 pp. [Аринущкина Е.В. *Руководство по химическому анализу почв*, М.: Изд-во МГУ, 1970, 488 с.].
- Barsukov O.O. *Bryophytes of Kharkiv region*: Cand. Sci. Diss. Abstract, Kyiv, 2015, 22 pp. [Барсуков О.О. *Мохоподібні Харківської області*: автореф. дис. ... канд. біол. наук, Київ, 2015, 22 с.].
- Boyko M.F. *Ukr. Bot. J.*, 1978, 35(1): 87–92. [Бойко М.Ф. Про синузії мохоподібних. *Укр. бот. журн.*, 1978, 35(1): 87–92].
- Boyko M.F. *Chornomorski Bot. J.*, 2010, 6(4): 417–427. [Бойко М.Ф. Інцертофіли – домінуючий тип екохемоморф мохоподібних степової зони України. *Чорномор. бот. журн.*, 2010, 6(4): 417–427].
- Bondarenko O.Yu. *The flora in lower reaches of the Dniester-Tiligul*: Cand. Sci. Diss. Abstract, Odessa, 2015, 24 pp. [Бондаренко О.Ю. *Флора пониззя Межиріччя Дніс-*

- тер-Тулігул: автореф. ... канд. біол. наук, Одеса, 2015, 24 с.].
- Crandall-Stotler B., Stotler R.E. Morphology and classification of the *Marchantiophyta*. In: *Bryophyte Biology*, Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000, pp. 21–70.
- Elenberg H., Dull R. Zeigerwerte von Laubund Lebermoosen. Zeigerwerte von, Pflanzen in Mitteleuropa. *Scr. Geobot.*, 1992, 18: 175–214.
- Gimingham C.H., Robertson E.T. Preliminary investigations on the structure of bryophytic communities. *Trans. Brit. Bryol. Soc.*, 1950, 1: 330–344.
- Glime J.M. *Bryophyte Ecology*, 2006. E-book sponsored by Michigan Technological University (MTU), Bot. Soc. of America (BSA), Int. Assoc. of Bryologists (IAB), available at: <http://www.bryoeol.mtu.edu/>
- Goffinet B., Buck W.R., Shaw A.J. Morphology, anatomy and classification of the *Bryophyta*. In: *Bryophyte Biology*, Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2009, pp. 55–138.
- Grolle R., Long D.C. An annotated checklist of the Hepaticae and Anthocerotae of Europe and Macaronesia. *J. Bryol.*, 2000, 22: 103–140.
- Нарон С.В. *Ukr. Bot. J.*, 2010, 67(3): 446–453. [Гапон С.В. Епіфітні бріоугруповання Лісостепу України: Аналіз флори і бріосинтаксономія. *Укр. бот. журн.*, 2010, 67(3): 446–453].
- Нарон С.В. *Bryophytes of Forest-Steppe zone of Ukraine (vegetation and flora)*: Dr. Sci. Diss. Abstract, Kyiv, 2011. 45 pp. [Гапон С.В. *Мохоподібні Лісостепу України (рослинність та флора)*: автореф. дис. ... д-ра біол. наук, Київ, 2011, 45 с.].
- Нарон С.В. *Nauk. visnyk Uzhhorodskoho un-tu. Ser. biol.*, 2012, 32: 55–59. [Гапон С.В. Географічна структура бріофлори Лісостепу України. *Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. біол.*, 2012, 32: 55–59].
- Нарон С.В. *Ukr. Bot. J.*, 2013, 70(3): 292–297. [С.В. Гапон. Методичний аспект дослідження мохової рослинності. *Укр. бот. журн.*, 2013, 70(3): 292–297].
- Hill M.O., Bell N., Bruggeman-Nannenga M.A., Bruges M., Cano M.J. An annotated checklist of the mosses of Europe and Macaronesia. *J. Bryol.*, 2006, 28: 198–267. doi.org/10.1179/174328206X119998.
- Karpinets L., Lobachevska O., Varanov V. *Visnyk Lvivskoho un-tu. Ser. biol.*, 2014, 65: 255–265. [Карпінєць Л., Лобачевська О., Баранов В. Вплив бріофітного покриву на умови едафотопу породних відвалів Червоноградського гірничопромислового комплексу. *Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол.*, 2014, 65: 255–265].
- Khodosovtsev O.Ye., Voyko M.F., Nadyeina O.V., Khodosovtseva Yu.A. *Chornomorski Bot. J.*, 2015, 7(1): 44–66. [Ходосовцев О.Є., Бойко М.Ф., Надеїна О.В., Ходосовцева Ю.А. Лишайникові та мохові угруповання нижньодніпровських арен: синтаксономія та індикація дефляційних процесів. *Чорномор. бот. журн.*, 2015, 7(1): 44–66].
- Kuzyarin O.T. *Studia Biologica*, 2013, 7(1): 105–114. [Кузярін О.Т. Бріофлора вугільних відвалів Львівсько-Волинського промислового регіону. *Біол. Студії*, 2013, 7(1): 105–114].
- Lakin H.F. *Biometriya: uchebnoe posobie dlya biologicheskikh spets. vuzov*, Moscow: Vysshaya shkola, 1990, 352 pp. [Лакин Г.Ф. *Биометрия: учеб. пособ. для биологических спец. вузов*, М.: Высш. шк., 1990, 352 с.].
- Lobachevska O.V. *Chornomorski Bot. J.*, 2012, 8(1): 67–76. [Лобачевська О.В. Мохоподібні породних відвалів Червоноградського гірничопромислового району. *Чорномор. бот. журн.*, 2012, 8(1): 67–76].
- Mägdefrau K. Life-forms of bryophytes. In: *Bryophyte ecology*, London: New York: Chapman & Hall, 1982, pp. 45–58.
- Pol'chyna S.M. *Metodychni rekomendatsiyi do laboratornykh i praktychnykh robot z gruntoznavstva*, Chernivtsi: Vydvo ChDU, 1991, 60 pp. [Польчина С.М. *Методичні рекомендації до лабораторних і практичних робіт з ґрунтознавства*, Чернівці: Вид-во Чернівецьк. держ. ун-ту, 1991, 60 с.].
- Rahulina M.Ye. *Participation of the Bryophytes in the process of selfregeneration of technogenic-disturbed ecosystems of Volyno-Podillia and Precarpathians*: Cand. Sci. Diss. Abstract, Lviv, 2015, 24 pp. [Рагуліна М.Є. *Участь мохоподібних у процесах самовідновлення техногенно порушених екосистем Волино-Поділля та Передкарпаття*: автореф. дис. ... канд. біол. наук, Львів, 2015, 24 с.].
- Richards P.W. The ecology of tropical forest bryophytes. In: *New Manual of Bryology*. Ed. R.M. Schuster, Nichinan: The Hattori Bot. Lab., 1984, vol. 2, pp. 1233–1270.
- Rykovskiy H.F., Maslovskiy O.M. *Flora Belarusi. Mokhoobraznye (Flora of Belarus. Mosses)*. Ed. V.I. Parfenov, Minsk: Tekhnalogia, 2004, vol. 1, 437 pp. [Рыковский Г.Ф., Масловский О.М. *Флора Беларуси. Мохообразные*. Под ред. В.И. Парфенова, Минск: Тэхналогія, 2004, т. 1, 437 с.].
- Rykovskiy H.F., Maslovskiy O.M. *Flora Belarusi. Mokhoobraznye (Flora of Belarus. Mosses)*. Ed. V.I. Parfenov, Minsk: Belarus. Navuka, 2009, vol. 2, 213 pp. [Рыковский Г.Ф., Масловский О.М. *Флора Беларуси. Мохообразные*. Под ред. В.И. Парфенова, Минск: Беларус. навука, 2009, т. 2, 213 с.].
- Ulychna K.O. *Ukr. Bot. J.*, 1980, 37(6): 45–48. [Улична К.О. Динаміка мохових синузій бучин Опілля. *Укр. бот. журн.*, 1980, 37(6): 45–48].
- Ulychna K.O., Naron S.V., Kulyk T.G. In: *Problemy bryologii v SSSR*, Leningrad: Nauka, 1989, pp. 201–206. [Улична К.О., Гапон С.В., Кулик Т.Г. К методике изучения эпифитных моховых обрастаний. В кн.: *Проблемы бриологии в СССР*, Л.: Наука, 1989, с. 201–206].
- Zahorodnyuk N.V. In: *VI vidkrytyu z'yizd fitobiologiv Prychornomor'ya: zbirnyk tez dopovidey*, Kherson, 2015, pp. 25–27. [Загороднюк Н.В. Лісові масиви півдня України як оселища мохоподібних. У зб.: *VI Відкритий з'їзд фітобіологів Причорномор'я*: Тези доп. (Херсон, 19 травня 2015 р.), Херсон, 2015, с. 25–27].

Рекомендує до друку

Надійшла 20.09.2016

Я.П. Дідух

Карпинець Л.І., Лобачевська О.В., Соханьчак Р.Р.
Екологічна структура епігейних синузій мохоподібних на породних відвалах Червоноградського гірничопромислового району. Укр. бот. журн., 2017, 74(2): 154–162.

Інститут екології Карпат НАН України
вул. Стефаніка, 11, Львів 79005, Україна

Досліджено стійкі бріофітні угруповання на території породних відвалів Червоноградського гірничопромислового району та визначено їхній ранг як епігейних бріосинузій. Здійснено аналіз структури та складу мохового покриву регіону досліджень. Визначено флористичний склад угруповань, особливості еколого-ценотичної диференціації бріофлори, проективне покриття та життєві форми мохоподібних. Встановлено, що у біоморфологічній структурі мохоподібних переважають види з життєвими формами дернина та плетиво, серед екоморф – геліофіти, мезофіти й ксеромезофіти, а також епігеї з помітною часткою інцертофілів. Результати географічного аналізу свідчать про те, що досліджувана бріофлора є бореальною (13 видів, 65%). Помітна частка бореальних видів мохів і значне поширення космополітів, порівняно із зональною рослинністю, зумовлені високим ступенем антропогенної трансформації території видобутку вугілля.

Ключові слова: породні відвали, бріосинузії, біоморфи, екологічна структура, географічні елементи

Карпинец Л.И., Лобачевская О.В., Соханьчак Р.Р.
Экологическая структура епигейных синузий мохообразных на породных отвалах Червоноградского горнопромышленного района. Укр. бот. журн., 2017, 74(2): 154–162.

Институт экологии Карпат НАН Украины
ул. Стефаніка, 11, Львов 79005, Украина

Исследованы устойчивые бриофитные сообщества на территории породных отвалов Червоноградского горнопромышленного района и определен их ранг как епигейных бриосинузий. Проведен анализ структуры и состава мохового покрова региона исследований. Определены флористический состав, проективное покрытие и жизненные формы мохообразных, отмечены особенности эколого-ценотической дифференциации бриофлоры. Установлено, что в биоморфологической структуре мохообразных преобладают виды с жизненными формами дерновина и плетение, среди экоморф – гелиофиты, мезофиты и ксеромезофиты, а также епигеи со значительной частью инцертофитов. Результаты географического анализа свидетельствуют о том, что исследуемая бриофлора является бореальной (13 видов, 65%). Большое количество бореальных видов мхов и широкое распространение космополитов, по сравнению с зональной растительностью, обусловлены высокой степенью антропогенной трансформации территории, на которой производится добыча угля.

Ключевые слова: породные отвалы, бриосинузии, биоморфы, экологическая структура, географические элементы

Distribution and population status of rare plant species in the Marmarosh Mountains (Ukrainian Carpathians)

Yuriy KOBIV^{1,2}, Andriy PROKOPIV², Viktor NACHYCHKO², Liubov BORSUKEVYCH², Myroslava HELESH²

¹Institute of Ecology of the Carpathians, National Academy of Sciences of Ukraine

4, Kozelnytska Str., Lviv 79026, Ukraine

ykobiv@gmail.com

²Botanical Garden of Ivan Franko National University of Lviv

44, Cheremshyny Str., Lviv 79014, Ukraine

botsad@franko.lviv.ua

Kobiv Y., Prokopiv A., Nachychko V., Borsukevych L., Helesh M. **Distribution and population status of rare plant species in the Marmarosh Mountains (Ukrainian Carpathians)**. Ukr. Bot. J., 2017, 74(2): 163–176.

Abstract. The article presents the results of multiple surveys of habitats of rare plant species in the Marmarosh Mts, Ukrainian Carpathians, and depicts their exact location and population parameters. Along with the analysis of earlier literature and herbarium data, this enabled to reveal some spatio-temporal patterns in their distribution, namely habitat characteristics and trends in population dynamics, which allowed to determine their conservation status. Numerous facts of decline and extinction, as well as examples of positive dynamics in populations of the studied species were described. Cold-dependent species (*Cerastium cerastoides*, *Primula minima*, *Veronica bellidoides*) proved to be vulnerable to climate change particularly at the lower limit of their distribution. Another factor of impact is decrease of grazing, which triggers vegetation succession and consequent replacement of some low-competitive rare plants (*Genista tinctoria* subsp. *oligosperma*, *Koeleria macrantha* subsp. *transsilvanica*) with shrubs or tussock graminoids. However, another group of rare species (*Heracleum sphondylium* subsp. *transsilvanicum*, *Gentiana punctata*, *Jovibarba globifera* subsp. *preissiana*, *Veronica fruticans*) benefits from the decrease of anthropogenic impact.

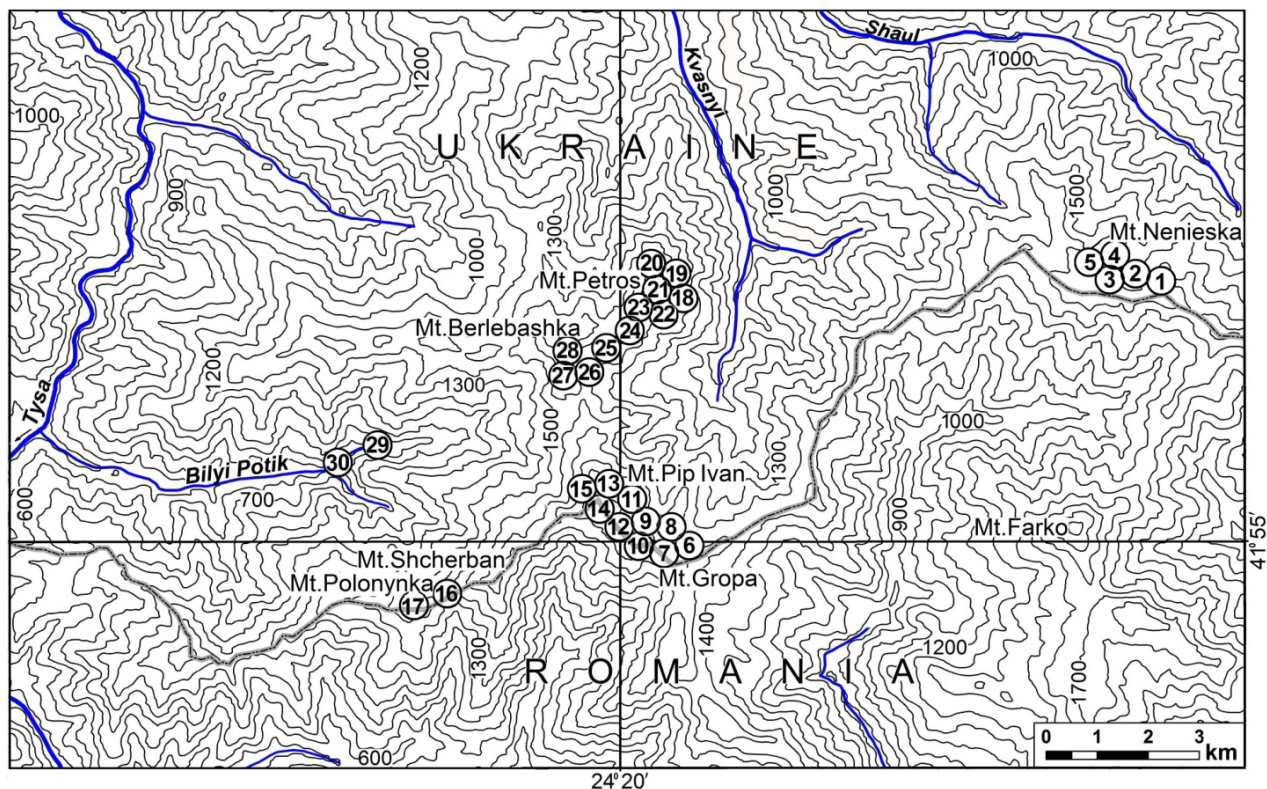
Keywords: climate change, extinction, population dynamics, locality, Carpathians

Introduction

The Marmarosh (or Maramureş – in Romanian transcription) Mountains are situated on the Ukrainian-Romanian border and belong to the Inner Carpathians. They have a very diverse geological structure with prevailing crystalline bedrock and rather frequent limestone outcrops. This significantly differs from the vast outer part of the Ukrainian Carpathians dominated by mostly uniform acidic sandstone flysch (Kondracki, 1989). The Marmarosh Mts are the steepest in the Ukrainian Carpathians (Kruhlov, 2008), therefore rock outcrops are quite common here. That mountain range is the second highest (after the Chornohora) massif in the Ukrainian Carpathians with two summits of Mt. Pip Ivan exceeding 1900 m a.s.l. This territory makes an isolated alpine "environmental island". In the Marmarosh Mts some rare and endemic plants are confined to the eastern edge of their ranges and do not occur elsewhere in the Ukrainian Carpathians. All the above reasons make these mountains unique in terms of their biodiversity and landscape value, therefore their considerable part was included into the Carpathian

Biosphere Reserve. The flora and vegetation of the Marmarosh Mts have been studied since the late 19th century. The most precise old chorological data concerning distribution of rare species were published by H. Zapałowicz (1889), I. Klášterský (1929–1931), V. Krist (1935), and M. Deyl (1940). Floristic studies during the Soviet period, i.e. in the 1950–1980s, were rather incomplete because of the limited access to that frontier territory, which remained one of the most understudied regions of the Ukrainian Carpathians. Though the "Flora of the Ukrainian SSR" (Flora RSS Ucr., 1950–1965), as well as V.I. Chopyk's (1976) and K.A. Malynovski's (1980) monographs contain much information on the flora of the Marmarosh Mts, most publications from the last decades lack the exact data on the localities of rare species and the status of their populations in the region.

The aim of this study is to fill that gap, i.e. to specify their distribution in the Marmarosh Mts and compare contemporary data with those contained in literature and herbaria in order to reveal possible dynamic patterns. Special attention was paid to population parameters of the rare species, their viability and conservation status. We indicated the exact location of their habitats to set a baseline for future monitoring.



Studied localities of rare species in the Marmarosh Mts. 1, 2 ... 30 – locality numbers

Although the presented data on the rare species are not fully comprehensive, they are supposed to depict properly their distribution and population status in the target region.

Materials and Methods

The results presented below were obtained during field surveys carried out in 2002, 2006, 2010, and 2016 in the Marmarosh Mts, Ukrainian Carpathians. The studied area stretches about 15 km along the Ukrainian-Romanian border (Figure).

Thorough analysis of the previous publications and herbarium data on rare species had been performed before surveying their known localities *in situ*.

The map of the target area with locations of the surveyed habitats of rare species is provided in the Figure where their numeration corresponds to Tables 1–3.

The species were considered as rare following K.A. Malynovski et al. (2002) compendium.

Density of populations was estimated on sets of square plots placed randomly using $0.5 \times 0.5 \text{ m}^2$ or $0.1 \times 0.1 \text{ m}^2$ frames with 10-fold repetition (Harper, 1977).

In small populations their total census was estimated (Elzinga et al., 2009).

Species abundance in Tables 1, 2 is presented according to J. Braun-Blanquet (1964) scale.

Exact site locations were determined in WGS-84 system with Garmin eTrex GPS navigator with the accuracy of measurements within 10 metres.

Content of calcium and magnesium in soil was measured complexometrically and pH(H₂O) value electrometrically (Arinushkina, 1970).

Nomenclature of vascular plants follows "Flora Europaea" (1964–1980), with modern updates for endemics by J. Kliment et al. (2016), and M.O. Hill et al. (2006) – for bryophytes.

Results and Discussion

The habitats of rare species are mostly confined to sites with special ecological conditions, geological structure or landforms, which can be considered as "hot spots" of their occurrence (Ziman et al., 2009). For instance, in the Ukrainian Carpathians those are usually alpine, rocky, marshy or calcareous localities (Kobiv, 2010).

Therefore, our results are presented with regard to such hotspots.

Mt. Nenieska. This site is remarkable for its ca. 500 m long steep rocky north-eastern slope with calcite-rich sandstone bedrock. It is a habitat of many rare saxicolous species, most of which are calciphilous (Table 1). One of them, *Leontopodium alpinum* (L.) Cass., we discovered in two localities (#3, 4), where only about a dozen of its flowering individuals occur. Local rangers confirm that the population number has decreased significantly during the last decades, because the plants have been illegally dug up by souvenir hunters. That has undermined the population viability and only some solitary individuals have survived in the most inaccessible rocky loci. Therefore, the species is critically endangered.

The rocks of Mt. Nenieska harbor an East-Carpathian endemic *Astragalus australis* (L.) Lam. subsp. *krajinae* (Domin) Domin, which is restricted to steep slopes (localities 2, 3) where the density of its flowering individuals is about 0.3 specimens per m². The population is maintained by seed recruitment.

Another rare saxicolous species, *Aster alpinus* L., is abundant in the same localities. Its clones with numerous flowering shoots may cover up to 200 cm².

The rocks are inhabited by a highly viable population of *Primula halleri* J.F. Gmel. The average density of its flowering individuals is 0.05 specimens per m². The only way for recruitment of this short-lived species is seed reproduction.

Other noteworthy alpine rare taxa are: *Cerastium alpinum* L. subsp. *lanatum* (Lam.) Asch. & Graebn., *Erigeron alpinus* L., *Minuartia verna* (L.) Hiern. subsp. *gerardii* (Willd.) Graebn., and *Ranunculus thora* L., which occur here on a rather large area of about 5 hectares though they do not exhibit high density (localities 2–5). Scarce patches of sward vegetation harbor *Achillea linguata* Waldst. & Kit.

Steep shady and moist rocks provide habitats for a rare East-South-Carpathian endemic *Achillea oxyloba* (DC.) Sch. Bip. subsp. *schurii* (Sch. Bip.) Heimerl. Due to clonal growth it forms dense patches up to 200–300 cm² with numerous flowering shoots (localities 2, 5).

Much more abundant are *Hieracium villosum* Jacq. which forms dense clones on rocky shelves and *Botrychium lunaria* (L.) Sw. mostly confined to loci of almost barren gravel. *Rhodiola rosea* L. that occupies both types of these habitats is also rather frequent but subjected to severe damage due to illegal extirpation of its rhizomes for medicinal purposes.

A small population of an East-South-Carpathian endemic, *Heracleum sphondylium* L. subsp. *transsilvanicum* (Schur) Brummitt (= *H. palmatum* Baumg.), is situated in a steep hollow near the summit of Mt. Nenieska. Its core zone is confined to the tall-forb community, which covers about 30 m² (locality 1). Density of flowering individuals of *H. sphondylium* subsp. *transsilvanicum* is 1.8 specimens per 1 m². This aclonal species is capable only of seed reproduction.

All the mentioned species are restricted to the subalpine zone within 1700–1800 m a.s.l. In terms of occurrence of the rare plants (for instance, *Achillea oxyloba* subsp. *schurii*, *Allium montanum*, *Aster alpinus*, *Astragalus australis* subsp. *krajinae*, *Draba siliquosa*, *Erigeron alpinus*, *Leontopodium alpinum*, *Primula halleri*), the rocks of Mt. Nenieska have most resemblance to saxicolous sites from the Svydovets Mts that apparently can be explained by similar geological structure.

The next cluster of rare species' localities is the highest part of the Marmarosh Mts, i.e. **Mt. Pip Ivan** with adjacent Mt. Gropa, Mt. Shcherban (aka Zherban), and Mt. Polonyinka built mostly of crystalline bedrock – gneisses, metamorphic schists and amphibolites. Considerable area is covered with alpine vegetation there. Snowbed habitats that harbor highly specialized prostrate cold-adapted species are most characteristic of the alpine environment. One of such chionophilous species is *Salix herbacea* L. We found its two small populations (localities 10, 12) confined to snowbeds on the highest elevations at the ridge on Mt. Pip Ivan on poorly insolated N and NW aspects. Due to clonal growth *S. herbacea* forms dense mats, while its patches cover small areas of 15 and 4 m².

Another chionophilous species is *Cerastium cerastoides* (L.) Britton, which inhabits bottoms of large snowbeds in the glacial cirques of Mt. Pip Ivan. It occurs mostly on gravel sites with poor floristic composition and low abundance of other herbaceous plants (locality 8). *Cerastium cerastoides* can form mats up to 100–150 cm² with 15–20 flowering shoots. However, flowering is not common and most individuals are vegetative and stunted. The species is rare now and we found only two its small populations restricted to 1745–1820 m a.s.l. altitudinal range. It is remarkable that according to M. Deyl (1940) it was much more abundant in the late 1930s being recorded in 19 localities within 1600–1910 m a.s.l. Moreover, earlier H. Zapałowicz (1889) had reported on its still lower locality at 1580 m a.s.l. Apparently, decline of *C. cerastoides* is caused

Table 1. Floristic composition in localities of rare plant species in the hotspots of Mt. Nenieska and Mt. Pip Ivan with adjacent area (names of rare species in boldface)

Number of locality	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	
Location	Mt. Nenieska					Mt. Gropa		Mt. Pip Ivan									Mt. Polonyinka	
Date of relevé (day, month, year)	21.07.06	21.07.06	21.07.06	22.07.06	22.07.06	22.07.06	22.07.06	26.07.16	25.07.92	28.07.16	25.07.02	26.07.16	26.07.16	27.06.16	27.06.16	27.07.02	28.07.16	
Area of relevé (m ²)	25	100	25	25	25	100	100	25	100	4	100	15	25	10	15	25	2	
Elevation (m a.s.l.)	1795	1730	1785	1775	1750	1530	1865	1750	1835	1855	1810	1925	1790	1910	1930	1515	1605	
Exposition	NE	NE	NE	NE	NE	E	E	NE	NE	NW	NE	N	NE	E	NE	NW	NE	
Inclination (°)	40	45	50	50	50	2	20	15	30	40	20	30	15	50	15	3	70	
Vegetation cover (%)	100	70	40	70	40	90	90	50	50	60	80	70	59	50	70	100	25	
<i>Achillea lingulata</i>	.	.	+	.	.	.	+	
<i>Achillea oxyloba</i> subsp. <i>schurii</i>	.	+	.	.	+	
<i>Achillea strictag</i>	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	
<i>Allium montanum</i>	.	+	
<i>Alnus viridis</i>	.	+	.	.	1	
<i>Anemone narcissifolia</i>	+	+	.	.	
<i>Anthemis cretica</i> subsp. <i>pyrethroides</i>	+	+	+	.	.	
<i>Anthoxanthum alpinum</i>	.	.	+	.	.	+	+	.	+	.	.	2	.	.	+	.	.	
<i>Arnica montana</i>	+	+	.	.	
<i>Aster alpinus</i>	.	1	+	
<i>Astragalus australis</i> subsp. <i>krajinae</i>	.	+	+	
<i>Botrychium lunaria</i>	.	.	.	+	
<i>Calamagrostis villosa</i>	1	2	2	2	.	
<i>Campanula alpina</i>	+	1	+	.	.	
<i>Campanula carpatica</i>	2	
<i>Campanula kladniana</i>	.	.	+	+	.	+	.	+	1	+	.	.	
<i>Cardaminopsis halleri</i>	+	
<i>Carduus kernerii</i>	.	+	+	.	.	.	
<i>Carex limosa</i>	2	
<i>Carex pauciflora</i>	2	
<i>Carex sempervirens</i>	.	1	.	.	1	.	4	.	2	1	2	.	.	3	3	.	.	
<i>Cerastium cerastoides</i>	+	
<i>Cerastium lanatum</i>	.	+	+	+	
<i>Cirsium erisihales</i>	.	+	+	+	
<i>Deschampsia caespitosa</i>	+	.	3	1	.	1	+	.	.	.	1	.	
<i>Draba siliquosa</i>	.	.	+	
<i>Erigeron alpinus</i>	.	.	+	+	
<i>Festuca airoides</i>	.	.	1	4	2	3	
<i>Festuca carpatica</i>	.	.	+	
<i>Festuca picta</i>	.	+	1	1	.	.	2	+	1	.	.	1	.	.	2	.	.	
<i>Festuca rubra</i>	.	.	2	4	.	
<i>Galium anisophyllum</i>	.	.	+	+	+	.	.	.	
<i>Galium erectum</i> subsp. <i>suberectum</i>	.	+	+	
<i>Gentiana acaulis</i>	.	.	.	+	+	+	.	.	
<i>Gentiana asclepiadea</i>	.	+	+	
<i>Gentiana lutea</i>	1	
<i>Gentiana punctata</i>	+	+	
<i>Heracleum palmatum</i>	2	
<i>Hieracium alpinum</i>	+	.	+	
<i>Hieracium umbellatum</i>	+	.	.	1	
<i>Hieracium villosum</i>	.	+	.	+	
<i>Homogyne alpina</i>	+	+	.	.	+	1	.	
<i>Huperzia selago</i>	+	.	+	
<i>Hypericum richeri</i> subsp. <i>grisebachii</i>	.	+	+	+	.	1	+	+	.	
<i>Hypochoeris uniflora</i>	+	+	.	+	
<i>Juncus trifidus</i>	2	2	.	.	3	1	.	.	.	
<i>Juniperus communis</i> subsp. <i>alpina</i>	2	+	.	2	
<i>Knautia dipsacifolia</i>	.	+	+	
<i>Laserpitium alpinum</i>	.	.	+	+	.	+	.	.	+	.	+	1	

Number of locality	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Leontopodium alpinum</i>	.	.	+	+
<i>Leucanthemum vulgare</i> subsp. <i>alpicola</i>	+	+	.	.
<i>Linum extraaxillare</i>	.	.	+	+
<i>Lotus corniculatus</i>	.	.	1	+	+	+	.	.
<i>Luzula luzuloides</i>	.	2	2	1	1	.	+	.	2	.	3
<i>Ligusticum mutellina</i>	+	+	.	.	.	+	2	2
<i>Minuarina verna</i> subsp. <i>gerardii</i>	.	.	+	+
<i>Narcissus angustifolius</i>	+	.
<i>Nardus stricta</i>	+	.	+
<i>Pedicularis hacquetii</i>	.	+	.	.	+
<i>Phyteuma orbiculare</i>	.	+	+
<i>Phyteuma vagneri</i>	+	.	+	.	+	.	.	+	+	+	.
<i>Poa granitica</i> subsp. <i>disparilis</i>	.	.	+	2	.	.	.	1	3	.	+	.	.
<i>Polygala amara</i> subsp. <i>brachyptera</i>	.	.	.	+
<i>Polygonum bistorta</i>	+	+	+	.
<i>Potentilla aurea</i>	.	.	+	.	.	.	+	+	.	+	.	.
<i>Potentilla crantzii</i>	1	.	.	.
<i>Primula elatior</i>	.	+	.	+	+
<i>Primula halleri</i>	.	+	+	+
<i>Primula minima</i>	+
<i>Pulsatilla alba</i>	1	.	+	1	.	.	.	+	+	.	.
<i>Ranunculus thora</i>	.	+	+	.	+
<i>Rhodiola rosea</i>	.	+	.	+
<i>Rhododendron myrtifolium</i>	1	.	1	4	+	.	.
<i>Rumex carpaticus</i>	+	+
<i>Salix herbacea</i>	2	.	4
<i>Saxifraga paniculata</i>	.	.	.	+	1
<i>Scabiosa lucida</i> subsp. <i>barbata</i>	.	+	+	1	+	.	.
<i>Scorzonera rosea</i>	+	.	.	.	+	+	.
<i>Sedum alpestre</i>	.	+	+	4	+	+	.	+
<i>Sempervivum carpathicum</i> subsp. <i>carpathicum</i>	+	+	.	.
<i>Silene dubia</i>	.	+	+
<i>Silene vulgaris</i>	.	+	+	+	+	.	.
<i>Soldanella hungarica</i>	+	2
<i>Solidago virgaurea</i> subsp. <i>minuta</i>	+	.	+	+	.	.	+	.	.
<i>Thymus alpestris</i>	.	+	+	+	+	.	.	+	.	.	1
<i>Vaccinium myrtillus</i>	.	.	+	.	.	+	.	.	1	.	.	+	2	1	+	.	.
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	1	+	.	.
<i>Valeriana tripteris</i>	+	+	.	.	+
<i>Veronica baumgartenii</i>	+	+
<i>Veronica bellidioides</i>	+	.
BRYOPHYTES																	
<i>Polytrichum sexangulare</i>	3	.	1
<i>Racomitrium heterostichum</i>	4	.	3
<i>Sphagnum russowii</i>	2	.	3
<i>Tortella tortuosa</i>	.	2	.	2	3

Other species occurring in a single locality (number in brackets) – *Adenostyles alliariae* (1); 2; *Alchemilla* sp. (5); +; *Asplenium septentrionale* (17); +; *Caltha laeta* (6); +; *Campanula serrata* (17); +; *Cardaminopsis halleri* (5); +; *Carex atrata* (2); +; *C. canescens* (6); 1; *C. echinata* (6); 2; *C. nigra* (6); 1; *C. ornithopoda* (17); +; *C. rostrata* (6); 3; *Carlina acaulis* (4); +; *Centaurea mollis* (2); +; *Cicerbita alpina* (1); 1; *Cirsium waldsteini* (1); 2; *Clematis alpina* (2); +; *Dianthus compactus* (7); +; *Eriophorum polystachyon* (6); 3; *E. vaginatum* (6); +; *Geranium sylvaticum* subsp. *alpestre* (1); +; *Gymnadenia conopsea* (15); +; *Leontodon croceus* (15); +; *Lilium martagon* (2); +; *Luzula alpino-pilosa* (12); +; *L. sudetica* (6); +; *Molinia caerulea* (6); 2; *Parnassia palustris* (3); +; *Picea abies* (16); 2; *Polygonum viviparum* (5); +; *Pulmonaria filarszkyana* (2); +; *Ranunculus carpaticus* (1); +; *Sedum telephium* subsp. *fabaria* (14); +; *Senecio nemorensis* (1); +; *Symphytum cordatum* (2); +; *Thesium alpinum* (14); +; *Vaccinium gaultherioides* (15); +; *Veratrum lobelianum* (12); +; *Viola biflora* (5); +; *V. declinata* (7); +; *Cetraria islandica* (10); 1; *Dicranum scoparium* (10); 3; *Grimmia anodon* (17); 1; *Homalothecium philippeanum* (17); 2; *Hylocomium splendens* (10); 3; *Lophozia excisa* (13); 4; *Pohlia nutans* (13); 3; *Polytrichastrum alpinum* (12); 3; *Pseudoleskeella nervosa* (17); 1; *Sphagnum* sp. (6); 4. **Location of the sites:** 1 – 47°57'44,9"N 24°27'53,0"E; 2 – 47°57'54,2"N 24°27'21,6"E; 3 – 47°57'56,9"N 24°27'18,6"E; 4 – 47°57'59,1"N 24°27'17,0"E; 5 – 47°58'07,0"N 24°27'09,7"E; 6 – 47°54'58,2"N 24°20'58,0"E; 7 – 47°55'05,4"N 24°20'20,6"E; 8 – 47°55'19,3"N 24°19'48,7"E; 9 – 47°55'39,5"N 24°16'41,0"E; 10 – 47°55'15,8"N 24°19'48,6"E; 11 – 47°55'83,0"N 24°19'38,9"E; 12 – 47°55'27,6"N 24°19'37,4"E; 13 – 47°55'35,4"N 24°19'38,0"E; 14 – 47°55'33,0"N 24°19'31,4"E; 15 – 47°55'35,2"N 24°19'30,5"E; 16 – 47°54'27,2"N 24°17'01,1"E; 17 – 47°54'20,6"N 24°16'39,5"E.

mainly by shrinkage of its snowbed habitats due to decreasing thickness and duration of snowpack that has been described in the Carpathians recently (Micu, 2009). Interestingly, M. Deyl (1940) admitted that some largest snowbeds on Mt. Pip Ivan even persisted throughout some growth seasons in the 1930s, though that has never happened in the last decades.

The aforementioned chionophylous species are adapted to long-lasting snow cover, short growth period and are confined to snowbed communities that belong to the class *Salicetea herbaceae* Br.-Bl. 1948. They are low-competitive and most viable on moss-dominated or barren patches with initial soil. As a result of warming-induced succession they are being gradually replaced by more competitive sward-forming cold-tolerant graminoids, for instance *Poa granitica* Br.-Bl. subsp. *disparilis* (Nyár.) Nyár. (= *P. deyllii* Chrtek & V. Jirásek). The latter taxon, which is endemic to the Eastern and Southern Carpathians, is rather common in the alpine zone of Mt. Pip Ivan.

Primula minima L. is also a cold-adapted low-statured species, which forms patches of 25–40 rosettes per 100 cm². It occurs at saxicolous alpine habitats up to the highest elevations, while the lowest locality that we found on Mt. Shcherban is on 1750 m a.s.l. Interestingly, M. Deyl (1940) reported the species locality situated 100 m lower, while H. Zapałowicz (1889) – as low as on 1580 m a.s.l.

A frequent component of many alpine communities is *Sedum alpestre* Vill. It is noteworthy that in one of the glacial cirques of Mt. Pip Ivan (locality 13) this species dominates in the snowbed community and forms dense mats that cover up to 0.25 m², which is uncommon for other regions of the Carpathians.

It is remarkable that in population replenishment of all the aforementioned alpine cold-tolerant species vegetative reproduction markedly prevails over seed recruitment. That provides for their better persistence in harsh climatic conditions.

One of the rarest and most endangered species, *Veronica bellidioides* L., occurs on the ridge at the NW summit of Mt. Pip Ivan, which is its only locality still remaining in the Ukrainian Carpathians (Kobiv, 2009). The area of its saxicolous habitat is merely about 15 m² (locality 15). Monitoring of the population showed that the number of flowering individuals has decreased in 14 years from 25 to only 3 specimens by 2016, which is critical, because seed recruitment is crucial for further survival of the species. Moreover, the density of its seedlings has decreased dramatically. Analysis of the

past data (Kláštorský, 1931; Deyl, 1940) shows that the species was much more abundant there in the 1930s, and the lowermost limit of its distribution has shifted about 100 m upwards in the altitudinal terms since then. This proves that currently *V. bellidioides* is at the brink of extinction in Ukraine. Such dynamics is in line with the decline of the species in the Sudetes (Szcześniak et al., 2011) at comparatively low elevations, as well as upward shifts of its altitudinal limits in the Alps (Pauli et al., 2007; Frei et al., 2010), which apparently have resulted from climate change.

Another cold-adapted species, *Luzula spicata* L., has also demonstrated vulnerability to climate change and consequent decline in the Alps (Pauli et al., 2007; Frei et al., 2010). It was reported from the very top of Mt. Pip Ivan at the end of the 19th century by H. Zapałowicz (1889), but we failed to find it in the Marmarosh Mts. Most probably, *L. spicata*, which was documented in several highest massifs of the Ukrainian Carpathians in the late 19th – early 20th century, has become completely extinct in the region by now, because it has not been confirmed anywhere in Ukraine since World War II.

We also did not manage to reconfirm the occurrence of another chionophylous species, *Saxifraga carpatica* Sternb., which is documented by an old herbarium specimen from Mt. Pip Ivan (LWS 46140).

According to the European compendia on ecological indicator values (Ellenberg et al., 1992; Zarzycki et al., 2002), the above mentioned species, which show declining trends in their distribution in the Marmarosh Mts (*Cerastium cerastoides*, *Luzula spicata*, *Primula minima*, *Saxifraga carpatica*, *Veronica bellidioides*), belong to the most cold-adapted plants in the Carpathian flora. Their Marmarosh habitats are restricted to the lowermost limits of their ecological ranges and the ongoing climate change has an adverse impact on them.

We managed to find the locality of an arctic-alpine saxicolous species *Potentilla crantzii* (Crantz) Beck ex Fritsch (locality 14) on a steep rocky slope at the NW summit of Mt. Pip Ivan, which was reported by M. Deyl (1940) but has not been reconfirmed ever since. The area of the site is only about 10 m². The species produces compact clones with numerous subprostrate flowering shoots.

An East-South-Carpathian endemic *Anthemis cretica* L. subsp. *pyrethriiformis* (Schur) Govaerts (= *A. carpatica* Waldst. & Kit. ex Willd. subsp. *pyrethriiformis* (Schur) Prodan) is restricted to the high-mountain zone of Mts Gropa, Pip Ivan and Shcherban. This is

the only area in Ukraine where it occurs. Apparently, *A. cretica* subsp. *pyrethriiformis* forms a metapopulation comprised of a number of local populations scattered within a rather narrow stripe along the Ukrainian-Romanian border. This suffruticose plant occurs on rocky and grassland habitats mostly in the alpine zone. Its highest density (up to 20 flowering individuals per m²) was noted alongside of the tourist path (locality 7) in the gaps among the heath or herbaceous vegetation, which result from moderate trampling. Such gaps provide suitable microhabitats for seed recruitment of *A. cretica* subsp. *pyrethriiformis* (Kobiv, 2012). Its lowermost locality is situated at 1520 m a.s.l. at the SW foot of Mt. Shcherban, where the density of individuals has decreased by 1.8 times over the 14-year monitoring period.

Rhododendron myrtifolium Schott & Kotschy, a narrow-range high-mountain species, has a similar distribution pattern. It is very abundant in the massif of Mt. Pip Ivan and occurs up to the highest elevations (localities 10, 15).

A large metapopulation of a pan-Carpathian endemic *Sempervivum carpathicum* Wettst. ex Prodan subsp. *carpathicum* (= *S. montanum* L. subsp. *carpathicum* (Wettst. ex Prodan) Wettst. ex A. Berg.) inhabits rocky outcrops in the high-mountain zone of Mt. Pip Ivan within about 5-hectare area. The species produces mats of numerous rosettes that may cover up to 300 cm². The population is sustained primarily by vegetative reproduction provided by stolon growth.

Gentiana lutea L., a high-mountain Central European species, is widely spread in glacial cirques on NE slopes of Mt. Pip Ivan and Mt. Gropa within 1600–1900 m a.s.l. The species occurs either in the open grassland habitats or at the edge of scrub vegetation. The largest population on Mt. Pip Ivan (locality 11) covers ca. 4 hectares and includes 3.5–5.5 thousand flowering individuals. Density of flowering shoots in clusters may reach 4 specimens per m².

On the saddle between Mt. Shcherban and Mt. Polonynka (locality 16) we found *Narcissus angustifolius* Curtis, a species protected by the Bern Convention. Its population, which numbers ca. 100 flowering individuals occupies about 30 m².

Not far from that site, on the rocks at the W summit of Mt. Polonynka we found a small locality of *Campanula carpatica* Jacq., a pan-Carpathian endemic (locality 17). It occurs on an area of only about 2 m², apparently being a fragment of the large metapopulation situated

mostly on the Romanian side. The species forms lax clones with about 1.5 flowering stems per 100 cm².

Gentiana punctata L., a Central European alpine species, is very common in the Marmarosh Mts. Due to clonal growth it may form clumps up to 3 m² with 8–10 flowering shoots per 1 m².

As follows from the above data, the massif of Mt. Pip Ivan with the adjacent territory is a remarkable hotspot, where localities of many rare alpine species are concentrated on a comparatively small area (Figure).

Another unique area comprises **Mt. Petros and Mt. Berlebashka** (aka Latundur). A series of alpine calcareous species occur here (Table 2), because limestone bedrock lies at a considerable altitude, which is unusual for the Ukrainian Carpathians. One of them is *Genista tinctoria* L. subsp. *oligosperma* (Andrae) Jáv., an East-South-Carpathian endemic, which does not occur anywhere else in the Ukrainian Carpathians. It is a mat-forming dwarf shrub, 10–15 cm high. The mats cover up to 300 cm² and contain 20–40 flowering shoots. It is restricted to only two small localities (#22, 28) in the subalpine zone. The area of each of them is ca. 150–200 m². However, as follows from M. Deyl's (1940) monograph, the taxon inhabited a larger range of localities in the 1930s, which leads to an assumption that it has declined significantly by now.

The same habitats harbor *Jovibarba globifera* (L.) J. Parnell subsp. *preissiana* (Domin) Holub, a West-East-Carpathian subendemic. Besides one locality on Mt. Berlebashka, its largest metapopulation inhabits the rocks on Mt. Petros and consists of several scattered subpopulations. They are replenished mainly by stolon growth. Numbers of rosettes of *J. globifera* subsp. *preissiana* ranges within 5–35 specimens in each subpopulation, while the percentage of flowering ramets may reach up to 22%.

Similar metapopulation pattern and habitat requirements refer to other clonal high-mountain saxicolous calcareous species, *Veronica fruticans* Jacq. and *Potentilla crantzii*, which often occur together. Altitudinal range of *Jovibarba globifera* subsp. *preissiana*, *V. fruticans*, and *P. crantzii* on the rocks of the S and E aspects of Mt. Petros is 1530–1755 m a.s.l. (localities 18, 19, 21, 22). Monitoring carried out in selected localities showed considerable increase in the numbers of flowering individuals of *J. globifera* subsp. *preissiana* and *V. fruticans* (2.6–4 and 2.8 times, respectively) in 14 years. This can be caused by the obvious decrease of grazing during that period.

Table 2. Floristic composition in localities of rare plant species in the hotspots of Mts Petros-Berlebashka and the Bilyi Potik Valley (names of rare species in boldface)

Number of locality	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Location	Mt. Petros							Mt. Berlebashka				Bilyi Potik Valley	
Date of relevé (day, month, year)	28.07.02	28.07.02	28.07.02	03.07.10	03.07.10	28.07.02	26.07.16	28.07.02	04.07.10	04.07.10	26.07.16	29.07.16	24.07.02
Area of relevé (m ²)	25	5	100	50	100	25	10	100	100	25	100	25	25
Elevation (m a.s.l.)	1555	1530	1765	1755	1710	1635	1615	1545	1530	1570	1645	600	585
Exposition	NE	E	N	S	S	SW	SW	SE	E	E	S	E	SE
Inclination (°)	20	40	30	30	40	40	5	3	10	30	40	15	40
Vegetation cover (%)	30	30	100	50	60	40	95	95	95	70	60	100	30
<i>Achillea stricta</i>	.	.	.	+	1	+	.	.
<i>Acinos alpinus</i>	+	+	.	.	.
<i>Aconitum anthora</i>	+
<i>Anthoxanthum alpinum</i>	1	.	.	1	.	.	1	.	.
<i>Aruncus sylvestris</i>	+	2
<i>Asplenium trichomanes</i>	+	+
<i>Asplenium viride</i>	+	.	.	.	+	.	.	.
<i>Athyrium distentifolium</i>	2	2
<i>Avenula pubescens</i>	+	+	.	.	.
<i>Bellardiachloa violacea</i>	2
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	2	1	.	.	1
<i>Calamagrostis villosa</i>	.	.	4	2	.	.
<i>Campanula carpatica</i>	.	2	.	.	.	+	2
<i>Campanula kladniana</i>	.	.	.	+	1	.	.
<i>Campanula serrata</i>	+	+	.	.
<i>Carduus kernerii</i>	.	.	.	+	+	+	+	.	.
<i>Carex pauciflora</i>	3
<i>Carex sempervirens</i>	.	.	.	1	1	.	.	.	2	2	.	.	.
<i>Carlina acaulis</i>	+	.	+	.	.
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	+	.
<i>Cortusa matthioli</i>	+
<i>Cotoneaster integerrimus</i>	.	1	.	1
<i>Cruciata glabra</i>	+	1	.	.	+	+	.	.	.
<i>Dactylorhiza cordigera</i>	+
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	+
<i>Daphne mesereum</i>	+	.	.	+	+	.	.	.
<i>Deschampsia caespitosa</i>	.	.	+	.	.	.	2	2	+
<i>Dianthus carthusianorum</i> subsp. <i>tenuifolius</i>	+	.	.	+	+	.	.
<i>Euphorbia carpatica</i>	+	+	.	.	.
<i>Fagus sylvatica</i>	3	2
<i>Festuca airoides</i>	3	2	.	1	2	2	3	.	.
<i>Festuca rubra</i>	2	2	3	.	.	.
<i>Festuca saxatilis</i>	1
<i>Fragaria vesca</i>	+	+	.	.	.
<i>Genista tinctoria</i> subsp. <i>oligosperma</i>	+	1	.	.
<i>Gentiana acaulis</i>	+
<i>Gentiana lutea</i>	.	.	1
<i>Helianthemum nummularium</i> subsp. <i>grandiflorum</i>	.	.	.	+
<i>Heracleum carpaticum</i>	1
<i>Hieracium umbellatum</i>	+	+	.	.
<i>Hypochoeris uniflora</i>	+	+	.	.
<i>Jovibarba globifera</i> subsp. <i>hirta</i>	+	+	.	+	+	.	.
<i>Juniperus communis</i> subsp. <i>alpina</i>	2	2	1	2	1	2	2	.	+	+	1	.	.
<i>Laserpitium alpinum</i>	+	.	+	+	+	+	+	.	.

Number of locality	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
<i>Linum extraaxillare</i>	+	1	.	.	.
<i>Lotus corniculatus</i>	.	.	.	+	+	.	.	.
<i>Luzula luzuloides</i>	.	.	1	+	1	.	3	.	.	.	2	.	.
<i>Nardus stricta</i>	1	.	.	1	.	.
<i>Parnassia palustris</i>	+	.	+	.	.	.
<i>Phyllitis scolopendrium</i>	2	.
<i>Phyteuma orbiculare</i>	+	+	.	.	.
<i>Phyteuma vagneri</i>	+	+	.	.
<i>Picea abies</i>	2	2	+	.	.	2	1
<i>Poa nemoralis</i>	1	1	.	.	2	2	.	.	.	3	.	.	.
<i>Polygala amara</i> subsp. <i>brachyptera</i>	+	+	.	.	.
<i>Potentilla aurea</i>	.	.	.	+	+
<i>Potentilla crantzii</i>	1	+	.	1	+	+	.	.	.	+	.	.	.
<i>Prunella vulgaris</i>	+	.	+	+	.	.	.
<i>Rhododendron myrtifolium</i>	+	.	.
<i>Saxifraga adscendens</i>	+
<i>Saxifraga paniculata</i>	.	1	.	1	.	1
<i>Scabiosa lucida</i> subsp. <i>barbata</i>	.	.	.	+	+	+	.	.	1	+	.	.	.
<i>Scopolia carniolica</i>	1	+
<i>Scorzonera rosea</i>	+	+	.	.
<i>Sedum telephium</i> subsp. <i>fabaria</i>	1	1
<i>Silene dubia</i>	.	+	.	+	+	+	+	.	.
<i>Stellaria holostea</i>	+	+	.	.
<i>Stellaria nemorum</i>	+	1	.
<i>Thymus alpestris</i>	2	2	.	1	2	1	+	.	+	2	1	.	.
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1	1	1	1	2	2	1	.	.
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	+	+	.	.
<i>Veronica fruticans</i>	+	.	.	1	+
<i>Veronica officinalis</i>	+	.	.	+	.	.	.
<i>Veronica urticifolia</i>	+	+	2
<i>Viola declinata</i>	+	+	.	.
BRYOPHYTES													
<i>Ctenidium molluscum</i>	2	2	.	2
<i>Ditrichum flexicaule</i>	1	1	.	2	2	2	.	.
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	.	1	.	3	2	2
<i>Tortella tortuosa</i>	1	1	.	.	.	2	3	.	2

Other species occurring in a single locality (number in brackets) – *Alchemilla monticola* (26): +; *Alnus viridis* (22): +; *Aposeris foetida* (22): +; *Asplenium septentrionale* (19): +; *Astrantia major* (26): 1; *Bellis perennis* (26): +; *Caltha laeta* (25): +; *Campanula abietina* (24): +; *C. glomerata* (21): +; *Cardaminopsis arenosa* (23): +; *Carex canescens* (25): 2; *C. echinata* (25): 2; *C. nigra* (25): 1; *Chrysosplenium alternifolium* (29): +; *Clematis alpina* (30): 1; *Corylus avellana* (29): 3; *Crepis conyzifolia* (21): +; *Cystopteris fragilis* (19): +; *Digitalis grandiflora* (30): 1; *Dryopteris carthusiana* (23): 2; *Epilobium collinum* (23): +; *E. roseum* (29): +; *Eriophorum polystachyon* (25): 3; *Galeobdolon luteum* (29): 1; *Geranium robertianum* (29): +; *Glechoma hederacea* (29): 1; *Hieracium auranthiacum* (24): +; *H. pilosella* (27): +; *H. richeri* subsp. *grisebachii* (20): +; *Hypericum maculatum* (27): +; *Impatiens noli-tangere* (29): 2; *Juncus conglomeratus* (25): 1; *J. trifidus* (28): 2; *Knautia dipsacifolia* (26): 1; *Lamium maculatum* (29): +; *Leucanthemum vulgare* subsp. *alpicola* (21): +; *Lilium martagon* (21): +; *Ligusticum mutellina* (25): +; *Lunaria rediviva* (29): 1; *Luzula sudetica* (25): 1; *L. sylvatica* (24): +; *Lysimachia nummularia* (29): +; *Melampyrum herbichii* (21): +; *Molinia caerulea* (25): 2; *Oxalis acetosella* (24): +; *Petasites albus* (29): 2; *Phleum alpinum* (24): +; *Polypodium vulgare* (30): 2; *Potentilla erecta* (25): +; *Ranunculus nemorosus* (22): +; *Rubus caesius* (29): 2; *R. idaeus* (23): +; *Salvia glutinosa* (30): 2; *Sambucus nigra* (29): 2; *Sedum atratum* (18): +; *Senecio papposus* (22): +; *Solidago virgaurea* subsp. *minuta* (20): +; *Spiraea chamaedryfolia* (30): 1; *Stachys sylvatica* (29): +; *Symphytum tuberosum* (23): +; *Tanacetum subcorymbosum* subsp. *clusii* (21): +; *Thesium alpinum* (18): +; *Trifolium repens* (26): +; *Urtica dioica* (29): 2; *Vaccinium gaultherioides* (22): +; *Valeriana tripteris* (18): +; *Veronica serpyllifolia* (27): +; *Plagiochila asplenioides* (21): 1; *Neckera crispa* (30): 1; *Sphagnum* sp. (25): 4. **Location of the sites:** 18 – 47°57'30,5"N 24°20'23,5"E; 19 – 47°57'33,5"N 24°20'30,5"E; 20 – 47°57'46,5"N 24°20'17,9"E; 21 – 47°57'42,4"N 24°20'11,8"E; 22 – 47°57'40,0"N 24°20'10,9"E; 23 – 47°57'35,9"N 24°20'05,6"E; 24 – 47°57'34,3"N 24°20'04,5"E; 25 – 47°57'16,9"N 24°19'38,8"E; 26 – 47°56'51,9"N 24°19'04,9"E; 27 – 47°57'54,3"N 24°19'01,7"E; 28 – 47°57'06,3"N 24°18'58,3"E; 29 – 47°56'08,9"N 24°15'26,1"E; 30 – 47°55'49,4"N 24°15'22,0"E.

We also discovered other positive examples of some rare species dynamics, namely establishment of their new populations on limestone bedrock on the S slope of Mt. Berlebashka. Thus, in 2010 we found a few individuals of *Potentilla crantzii* on anthropogenic outcrops of limestone that had appeared on the side-slope of a recently constructed road (locality 27). The species was missing there in 2002, whereas its quite viable population has developed at the site by 2016. Most probably, *P. crantzii* has dispersed from its large «mainland» population on Mt. Petros situated ca. 2 km eastwards.

A newly established population of *Acinos alpinus* (L.) Moench (= *A. baumgartenii* (Simk.) Klokov) was first found near that site on a pasture (locality 26) in 2010. It occupied about 500 m² area then, but has expanded to ca. 2000 m² by 2016. However, the average density of flowering individuals of *A. alpinus* has not changed significantly remaining within 1.1–1.3 specimens per m².

Quite opposite dynamics was revealed for *Saxifraga adscendens* L., an arctic-alpine species that occurred in the same locality in 2001, but was not found there in the later surveys.

The same refers to *Koeleria macrantha* (Ledeb.) Schult. subsp. *transsilvanica* (Schur) A. Nyár., an East-South-Carpathian endemic, which was reported from the S slope of Mt. Petros by M. Deyl (1940), but was never confirmed later. That author also indicated the altitude of the locality and published its phytosociological relevé, with a very peculiar floristic composition, which enabled to locate the site correctly (locality 22) and to make sure that *K. macrantha* subsp. *transsilvanica* has become extinct in its only known Ukrainian habitat. Its extinction could be caused by considerable decrease of grazing and consequent overgrowth of its habitat with more competitive graminoids or shrubs.

Nevertheless, *Festuca saxatilis* Schur, another East-South-Carpathian endemic, has persisted in the same locality, which is the only one we managed to find in the region. This saxicolous species forms dense tufts and occurs within about 25 m². That locality is also inhabited by a large population of *Bellardiochloa violacea* (Bellardi) Chiov.

A limestone rock in the spruce forest at the SW foothill of Mt. Petros provides a habitat for some rare calcareous species, e.g. *Aconitum anthora* L. (= *A. jacquinii* Rchb.), *Campanula carpatica*, *Symphytum tuberosum* L. (locality 23). The first of them is very rare in the region and its population numbered only 14 flowering individuals

in 2016, whereas *C. carpatica* is more common on the rocks in the forest zone.

On the same limestone bedrock nearby the above-mentioned habitat we found a small population of *Heracleum carpaticum* Porcius, an East-South-Carpathian endemic (locality 24). It occupied only ca. 10 m² in 2016 and contained 6 flowering and 19 vegetative individuals. This aclonal species is replenished only due to seed reproduction. The habitat conditions are rather unusual for that alpine species, which is confined to a forest glade there at a comparatively low elevation.

Another East-South-Carpathian endemic, *Silene nutans* L. subsp. *dubia* (Herbich) Zapał., is rather common on Mt. Petros and Mt. Berlebashka and forms a large metapopulation. *Helianthemum nummularium* (L.) Mill. subsp. *grandiflorum* (Scop.) Schinz & Thell., a high-mountain Central European subspecies, was found only in one locality (#21) on Mt. Petros.

A large population of *Gentiana lutea* stretches along steep hollows on the N and NE slopes of Mt. Petros near its summit (locality 20). The population is confined to 1660–1770 m a.s.l., occupies about 5000 m² and numbers 1.5–2.0 thousand flowering individuals.

Polygala amara L. subsp. *brachyptera* (Chodat) Hayek, a narrow-range montane taxon, occurs in some calcium-rich saxicolous or grassland sites (localities 4, 26, 27).

The last noteworthy "hotspot" of the rare species is the **Bilyi Potik Valley**, which is remarkable for numerous cliffs of marbelized limestones situated in the beech forest zone at much lower elevations in comparison with the listed above localities. *Campanula carpatica* is very abundant on such cliffs and smaller outcrops and forms lax mats, with up to 3 flowering shoots per 100 cm².

Cortusa matthioli L., a saxicolous chasmophyte, inhabits shady rock fissures. Its largest population (locality 30) contains over 100 flowering individuals. The species number is limited by the availability of suitable microhabitats and low seed productivity (Kobiv, 1999).

Some publications (Shushman, 2008) and herbarium data indicate that a very rare saxicolous species, *Sempervivum marmoreum* L., also occurs on the cliffs near the Bilyi Potik stream, but we failed to find it.

Tall-forb communities beneath the rocks harbor *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newman and *Scopolia carniolica* Jacq. Their average density is 1.2 and 0.4 individuals per 1 m², respectively (locality 29).

Calcicolous flora of these habitats is typical of the belt of Pieniny and Marmarosh limestone cliffs, which stretches along the border between the Inner and Outer Carpathians.

Table 3. Soil parameters in selected localities of rare plant species in the Marmarosh Mts

Number of locality	2	3	5	8	9	14	15	17	21	22	28	30
pH(H ₂ O)	5.86	6.78	6.56	3.75	4.15	3.91	4.76	5.21	3.86	4.40	6.19	7.05
Content of Ca (mg-eq./100 g)	34.83	12.82	24.40	1.52	1.95	9.80	12.42	13.60	9.60	10.81	18.40	36.24
Content of Mg (mg-eq./100 g)	6.02	3.22	4.80	1.50	1.62	8.15	4.01	11.21	8.00	4.82	6.40	17.31

Because of steep topography, wetlands are infrequent in the Marmarosh Mts. The largest peat bogs that cover 100–750 m² (localities 6, 25) are inhabited by *Carex limosa* L. and *C. pauciflora* Lightf.

In many of his relevés M. Deyl (1940) mentioned *Avenula pubescens* (Huds.) Dumort. subsp. *laevigata* (Schur) Holub, which could imply that this narrow-range montane plant is rather common in the Marmarosh Mts. Apparently, that results from misidentification, because thorough examination of the specimens, which we collected in the region (including the localities stated by that author) and their comparison with the type material (Nachychko et al., 2017) proved that they belong to *A. pubescens* subsp. *pubescens*, and the former taxon hardly occurs in Ukraine.

Soil analysis in the selected localities of rare species (Table 3) showed the highest pH values and content of calcium on the limestone cliffs in the Bilyi Potik Valley. Rocky habitats of Mt. Nenieska are also rich in calcium. By contrast, most acidic and calcium-poor soil is in the snowbed locality in the glacial cirque of Mt. Pip Ivan. Almost equal content of calcium and magnesium was noted in some localities on crystalline bedrock on Mt. Pip Ivan and Mt. Petros, whereas the former element prevails significantly in most soils all over the Ukrainian Carpathians. Apparently, presence of markedly basiphilous species in some of these localities is considerably contributed by magnesium.

Conclusion

In biogeographical terms, the Marmarosh Mountains are the area of remarkable biodiversity, where many rare plants occur. Some of them, namely *Anthemis cretica* subsp. *pyrethriiformis*, *Genista tinctoria* subsp. *oligosperma*, *Potentilla crantzii* and *Veronica bellidioides*, do not occur elsewhere in Ukraine, because edges of their geographical ranges slightly protrude into the Ukrainian territory only in that area, while they are much more abundant in the Romanian Carpathians. That floristic specificity is caused mostly by the geological structure of the region, which differs from the rest of the Ukrainian Carpathians. Other rare range-edge species that in addition to the Marmarosh Mts have a very limited distribution in some other

frontier regions of the Ukrainian Carpathians are: *Festuca saxatilis*, *Jovibarba globifera* subsp. *preissiana*, *Sempervivum marmoreum*, *Veronica fruticans*. Some of the listed species, for instance, *Veronica bellidioides*, are critically endangered, while *Koeleria macrantha* subsp. *transsilvanica*, has already become extinct in the Marmarosh Mts. The localities of these taxa in the Marmarosh Mts are confined to the north-eastern limit of their distribution in Central Europe and their extinction causes contraction of the species' geographical ranges and possible irreversible loss of biodiversity, because some peripheral populations have a unique gene pool (Lesica, Allendorf, 1995). As follows from the above results, many rare species of the Marmarosh Mts are narrow-range and the mentioned facts of decline or extinction are most worrying for the endemics (*Genista tinctoria* subsp. *oligosperma*, *Koeleria macrantha* subsp. *transsilvanica*). Decline of cold-adapted alpine species (*Cerastium cerastoides*, *Luzula spicata*, *Primula minima*, *Saxifraga carpatica*, *Veronica bellidioides*) has taken place mainly at the lower limit of their ecological range and can be explained by climate change.

Another factor that affects rare species is considerable decrease of grazing in the region, which has been observed lately. Along with climate change it triggers natural succession of vegetation in the habitats of some rare species and their replacement by highly competitive tussock graminoids or shrubs. For that reason, mild grazing regime that still remains in some open habitats of saxicolous or chionophylous species, e.g. on Mts Nenieska, Pip Ivan, Petros, Berlebashka is favorable for their persistence, because it mitigates adverse changes in these localities. This refers mostly to low-statured poorly competitive species (e.g. *Acinos alpinus*, *Cerastium cerastoides*, *Saxifraga adscendens*, *S. carpatica*, *Veronica bellidioides*), which need gaps in vegetation for their recruitment (Virtanen et al., 1997). The mitigating effect of grazing against warming-induced decline of alpine species has been proved experimentally (Klein et al., 2004).

On the other hand, another group of species has benefited from the decrease of grazing. They demonstrate their highest viability in undisturbed conditions. This

concerns primarily tall forbs (*Heracleum sphondylium* subsp. *transsilvanicum*, *Gentiana punctata*), but also refers to some rare saxicolous components of grassland or dwarf-shrub communities (*Jovibarba globifera* subsp. *preissiana*, *Veronica fruticans*).

Thus, various groups of rare species have different needs for their effective conservation, which should be carefully considered in implementation of land-use measures in their habitats. Supposedly, their persistence in open saxicolous and chionophilous localities could be best provided by maintenance of mild grazing regime to prevent overgrowth of their habitats with highly competitive species.

By contrast with the above-mentioned extinction events, we have revealed a few facts of colonization of new habitats by some rare species (*Acinos alpinus*, *Potentilla crantzii*), which happened recently in anthropogenically disturbed localities.

Thus, populations of many rare species in the Marmarosh Mts undergo continuing transformations responding to changes in climatic factors and varying anthropogenic pressure or resulting from succession of vegetation in their habitats.

Almost all species mentioned in this article are listed in the Red Data Book of Ukraine (Chervona knyha..., 2009). Our survey proved that some studied taxa should be included into its next edition, namely, *Koeleria macrantha* subsp. *transsilvanica* and *Luzula spicata*, both as extinct (EX); however, a few historical localities of the latter species in the Chornohora still need to be thoroughly checked for its presence.

Though *Potentilla crantzii* is rare and confined to a very small area in Ukraine, it is not prone to decline and therefore does not require any conservation status.

Acknowledgements

We are very grateful to I. Rabyk, Institute of Ecology of the Carpathians, NASU for determining the bryophytes.

REFERENCES

- Arinushkina E.V. *Rukovodstvo po khimicheskomu analizu pochv*, Moscow: Izd-vo Mosk. Univ., 1970, 487 pp. [Аринушкина Е.В. *Руководство по химическому анализу почв*, М.: Изд-во Моск. ун-та, 1970, 487 с.].
- Braun-Blanquet J. *Pflanzensoziologie, Grundzüge der Vegetationskunde*. Ed. 3, Wien; New York: Springer, 1964, 865 pp.
- Chervona knyha Ukrainy. *Roslynniy svit (Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom)*. Ed. Ya.P. Didukh, Kyiv: Globalkonsalting, 2009, 912 pp. [Червона книга України. *Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух, Київ: Глобалконсалтинг, 2009, 912 с.].
- Chopyk V.I. *Vysokohirna flora Ukrainykh Karpat*, Kyiv: Naukova Dumka, 1976, 270 pp. [Чопик В.І. *Високогірна флора Українських Карпат*, Київ: Наук. думка, 1976, 270 с.].
- Deyl M. Plants, soil and climate of Pop Ivan. Synecological study from Carpathian Ukraine. *Opera Bot. Cechica*, 1940, 2: 1–290.
- Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulissen D. *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. 2 Auflage. *Scripta Geobot.*, 1992, 18: 1–258.
- Elzinga C.L., Salzer D.W., Willoughby J.W., Gibbs J.P. *Monitoring plant and animal populations: A handbook for field biologists*, Chichester: John Wiley & Sons, 2009, 368 pp.
- Flora Europaea*, Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1964–1980, vols 1–5.
- Flora URSS (Flora RSS Ucr.)*, Kyiv: Vyd-vo Acad. Sci. URSS, 1950–1965, vols 3–12. [Флора УРСР, Київ: Вид-во АН УРСР, 1950–1965, т. 3–12].
- Frei E., Bodin J., Walther G.R. *Plant species' range shifts in mountainous areas – all uphill from here? Bot. Helv.*, 2010, 120(2): 117–128. doi:10.1007/s00035-010-0076-y.
- Harper J.L. *Population biology of plants*, New York; London; San Francisco: Acad. Press, 1977, 892 pp.
- Hill M.O., Bell N., Bruggeman-Nannenga M.A., Brugués M., Cano M.J., Enroth M.J., Flatberg K.I., Frahm J.-P., Gallego M.T., Garilleti R., Guerra J., Hedenäs L., Holyoak D.T., Hyvönen J., Ignatov M.S., Lara F., Mazimpaka V., Muñoz J., Söderström L. An annotated checklist of the mosses of Europe and Macaronesia. *J. Bryol.*, 2006, 28(3): 198–267. doi:10.1179/174328206X119998.
- Klášterský I. Ad floram Carpatorossicam additamenta critica I. *Preslia*, 1929, 8: 9–32; – II, 1930, 9: 5–21; – III, 1931, 10: 76–87.
- Klein J.A., Harte J., Zhao X.-Q. Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing, on the Tibetan Plateau. *Ecol. Letters*, 2004, 7: 1170–1179. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00677.x.
- Kliment J., Turis P., Janišova M. Taxa of vascular plants endemic to the Carpathian Mts. *Preslia*, 2016, 88: 19–76.
- Kobiv Y. *Cortusa matthioli* L. (*Primulaceae*) in the Chornohora Mts (Ukrainian Carpathians): distribution, ecology, taxonomy and conservation. *Fragm. Florist. Geobot.*, 1999, 44(2): 355–574.
- Kobiv Y.Y. *Veronica bellidioides*. In: *Chervona knyha Ukrainy. Roslynniy svit (Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom)*. Ed. Ya.P. Didukh, Kyiv: Globalkonsalting, 2009, p. 617. [Кобів Ю.Й. *Veronica bellidioides* L. В кн.: Червона книга України. Рослинний світ. Ред. Я.П. Дідух, Київ: Глобалконсалтинг, 2009, с. 617].
- Kobiv Y.Y. *Ukr. Bot. J.*, 2010, 67(3): 355–372. [Кобів Ю.Й. Екологічні особливості оселищ рідкісних видів рослин Українських Карпат. *Укр. бот. журн.*, 2010, 67(3): 355–372].
- Kobiv Y.Y. *Ukr. Bot. J.*, 2012, 69(2): 178–189. [Кобів Ю.Й. Роль придатних мікрооселищ у самовідновленні популяцій рідкісних видів рослин Українських Карпат. *Укр. бот. журн.*, 2012, 69(2): 178–189].

- Kondracki J. *Karpaty*, Warszawa: Wydawnictwo Szkolne i Pedagogiczne, 1989, 262 pp.
- Krist V. O některých nových nebo kritických rostlinách na Slovensku a Podkarpatské Rusi. *Spisy Přír. Fak. Masarykovy Univ.*, 1935, 199: 1–16.
- Kruhlov I., *Ukr. Geogr. J.*, 2008, 3: 59–68. [Круглов І. Делімітація, метризація та класифікація морфогенних екорегіонів Українських Карпат. *Укр. геогр. журн.*, 2008, 3: 59–68].
- Lesica P., Allendorf F.W. When are peripheral populations valuable for conservation? *Conserv. Biol.*, 1995, 9(4): 753–760.
- Malynovski K.A. *Roslynnist vysokohirya Ukrainskykh Karpat*, Kyiv: Naukova Dumka, 1980, 280 pp. [Малиновський К.А. *Рослинність високогір'я Українських Карпат*, Київ: Наук. думка, 1980, 280 с.].
- Malynovski K., Tsaryk Y., Kyyak V., Nesteruk Y. *Ridkisini, endemichni, reliktovi ta pohranychno-arealni vydy roslyn Ukrainskykh Karpat*, Lviv: Liga-Press, 2002, 78 pp. [Малиновський К., Царик Й., Кияк В., Нестерук Ю. *Рідкісні, ендемічні, реліктові та погранично-ареальні види рослин Українських Карпат*, Львів: Ліга-Прес, 2002, 78 с.].
- Micu D. Snow pack in the Romanian Carpathians under changing climatic conditions. *Meteorol. Atmos. Phys.*, 2009, 105: 1–16. doi:10.1007/s00703-009-0035-6.
- Nachychko V.O., Kobiv Y.Y., Sosnovsky Y.V., Helesh M.B., Prokopiv A.I. Typification of the name *Avena laevigata*, the basionym of *Avenula pubescens* subsp. *laevigata* (*Poaceae*). *Phytotaxa*, 2017, 299(2): 285–288. doi:10.11646/phytotaxa.299.2.14
- Pauli H., Gottfried M., Reiter K., Klettner C., Grabherr G. Signals of range expansions and contractions of vascular plants in the high Alps: observations (1994–2004) at the GLORIA master site Schrankogel, Tyrol, Austria. *Global Change Biology*, 2007, 13: 147–156. doi:10.1111/j.1365-2486.2006.01282.x.
- Shushman V.S. In: *Fitoriznomanityta Karpat: suchasnyi stan, okhorona ta vidtvorennya: mat. Mizhnar. nauk. konf. (Phytodiversity of the Carpathians: modern status, conservation and restoration: Proc. Int. Sci. Conf.)*, Uzhhorod: Lira, 2008, pp. 177–180. [Шушман В.С. Ботанічні нотатки про цікаві знахідки. В зб.: *Фіторізнманіття Карпат: сучасний стан, охорона та відтворення: мат. Міжнар. наук. конф.*, Ужгород: Ліра, 2008, с. 177–180].
- Szcześniak E., Krukowski M., Malicki M. Pojawy i stopień zagrożenia *Veronica bellidioides* (*Scrophulariaceae*) w Polsce. *Fragm. Flor. Geobot. Polonica*, 2011, 18(1): 3–9.
- Virtanen R., Henttonen H., Laine K. Lemming grazing and structure of a snowbed plant community: a long-term experiment at Kilpisjärvi, Finnish Lapland. *Oikos*, 1997, 79(1): 155–166. doi:10.2307/3546100.
- Zapałowicz H. Roślinna szata Gór Pokucko-Marmaroskich. *Spraw. Komis. Fizjogr.*, 1889, 24: 1–390.
- Zarzycki K., Trzcińska-Tacik H., Różański W., Szelaż Z., Wołek J., Korzeniak U. *Ecological indicator values of vascular plants of Poland*, Kraków: W. Szafer Inst. Bot., Polish Acad. Sci., 2002, 183 pp.
- Ziman S.N., Bulakh E.V., Hamor A.F. "Hot spots" within the high-mountain floras as the sectors of the integrity of the rare species (on the model of the Ukrainian Carpathians). In: *Plant, fungal and habitat diversity investigation and conservation: Proc. IV Balkan Bot. Congr.*, Sofia: Inst. Bot., Bulgar. Acad. Sci., 2009, pp. 555–561.

Recommended for publication by Submitted 16.02.2017
I.A. Korotchenko

Кобів Ю.^{1,2}, Прокопів А.², Начичко В.², Борсукевич Л.², Гелеш М.² **Поширення і стан популяцій рідкісних видів рослин у Мармароських горах (Українські Карпати).** Укр. бот. журн., 2017, 74(2): 163–176.

¹Інститут екології Карпат НАН України
вул. Козельницька, 4, Львів 790026, Україна

²Ботанічний сад Львівського національного університету ім. Івана Франка
вул. Черемшини, 44, Львів 790014, Україна

У статті подано результати обстежень оселищ рідкісних видів рослин у Мармароських горах (Українські Карпати) та описано їхнє точне розташування й популяційні параметри. У результаті аналізу попередніх літературних і гербарних матеріалів встановлено деякі просторово-часові закономірності їхнього поширення, зокрема особливості оселищ і динаміки популяцій, що уможливило визначення їхнього природоохоронного статусу. Виявлено численні факти регресування чи зникнення, а також приклади позитивної динаміки популяцій досліджених видів. Холодостійкі види (*Cerastium cerastoides*, *Primula minima*, *Veronica bellidioides*) виявилися вразливими до кліматичних змін, зокрема на нижній межі їхнього поширення. Іншим фактором впливу є послаблення випасання, що спричинило сукцесію рослинності і, як наслідок, витіснення деяких низькоконкурентних рідкісних рослин (*Genista tinctoria* subsp. *oligosperma*, *Koeleria macrantha* subsp. *transsilvanica*) чагарничками або дернинними злаками. Натомість, інша група рідкісних видів (*Heracleum sphondylium* subsp. *transsilvanicum*, *Gentiana punctata*, *Jovibarba globifera* subsp. *preissiana*, *Veronica fruticans*) позитивно реагує на зменшення антропогенного впливу.

Ключові слова: зміни клімату, вимирання, динаміка популяцій, локалітет, Карпати

Кобив Ю.^{1,2}, Прокопив А.², Начычко В.², Борсукевич Л.², Гелеш М.² **Распространение и состояние популяций редких видов растений в Мармарошских горах (Украинские Карпаты).** Укр. бот. журн., 2017, 74(2): 163–176.

¹Институт экологии Карпат НАН Украины
ул. Козельницкая, 4, Львов 79026, Украина

²Ботанический сад Львовского национального университета им. Ивана Франко
ул. Черемшины, 44, Львов 79014, Украина

Представлены результаты обследования местопроизрастаний редких видов растений в Мармарошских горах (Украинские Карпаты) и описаны их точное расположение и популяционные параметры. В результате анализа предыдущих литературных и гербарных данных установлены некоторые пространственно-временные закономерности их распространения, в частности особенности местообитаний, тенденции динамики популяций, что дало возможность определить их природоохранный статус. Выявлены многочисленные факты их регрессирования или исчезновения, а также примеры положительной динамики популяций исследованных видов. Холодоустойчивые виды (*Cerastium cerastoides*, *Primula minima*, *Veronica bellidioides*) оказались уязвимыми к климатическим изменениям, в частности на нижней границе их распространения. Еще одним влияющим фактором является ослабление выпаса, вызвавшее сукцессию растительности и последующее вытеснение некоторых низькоконкурентных редких растений (*Genista tinctoria* subsp. *oligosperma*, *Koeleria macrantha* subsp. *transsilvanica*) кустарничками или дерновинными злаками. Однако, другая группа редких видов (*Heracleum sphondylium* subsp. *transsilvanicum*, *Gentiana punctata*, *Jovibarba globifera* subsp. *preissiana*, *Veronica fruticans*) положительно реагирует на уменьшение антропогенного влияния.

Ключевые слова: изменения климата, вымирание, динамика популяций, локалітет, Карпати



doi: 10.15407/ukrbotj74.02.177

Нові види ліхенофільних грибів для України

Олександр Є. ХОДОСОВЦЕВ, Валерій В. ДАРМОСТУК

Херсонський державний університет
вул. Університетська, 27, Херсон 73000, Україна
khodosovtsev@i.ua

Khodosovtsev A.Ye., Darmostuk V.V. New for Ukraine records of lichenicolous fungi. Ukr. Bot. J., 2017, 74(2): 177–183.

Kherson State University

27, Universytetska Str., Kherson 73000, Ukraine

Abstract. Four new for Ukraine records of lichenicolous fungi from Desnyansko-Starogutskiy National Nature Park are reported. *Cornutispora pyramidalis* is a lichenicolous coelomycete with triangular hyaline conidia collected on *Parmelia sulcata*. *Epicladonia stenospora* is characterized by one-septate hyaline conidia in pycnidia on *Cladonia foliacea*. *Heterocephalacria physciacearum* is a tremelloid fungus forming pale brown to dark galls on thalli of *Physcia stellaris*. *Refractohilum intermedium* is an annelate hyphomycete with hyaline phragmoconidia growing on crustose thalli of *Pachiphyale* species. The descriptions, illustrations, localities, ecological and distribution data for these species are provided.

Keywords: *Cornutispora*, *Epicladonia*, *Heterocephalacria*, *Refractohilum*

Вступ

В унікальних ландшафтах придеснянських та старогутських лісів, розташованих у межах найпівнічнішого Національного природного парку (НПП) "Деснянсько-Старогутський", нами виявлена чимала кількість ліхенофільних грибів, серед яких декілька є невідомими в Україні видами. У цій статті ми наводимо описи, ілюстрації, екологічні особливості та місцезнаходження чотирьох нових для України видів ліхенофільних грибів *Cornutispora pyramidalis*, *Epicladonia stenospora*, *Heterocephalacria physciacearum* та *Refractohilum intermedium*.

Матеріали та методи

Зразки ліхенофільних грибів зібрано під час експедиційного виїзду до НПП "Деснянсько-Старогутський" 1–8 серпня 2016 р. Були також критично переглянуті зразки роду *Pachyphiale* Lönnr., що зберігаються в ліхенологічному гербарії Херсонського державного університету (KHER). Ідентифікацію видів проводили в лабораторії біорізноманіття та екологічного моніторингу Херсонського державного університету. Визначення ліхенофільних грибів здійснювали відповідно до сучасних поглядів у

таксономії окремих груп, які засновані на анатомо-морфологічних особливостях, кольорових реакціях окремих структур та спектрі господарів. Для визначення використовували тимчасові мікроскопічні зрізи лезом, які виготовляли під бінокулярним мікроскопом МБС–1. Деталі будови плодових тіл вивчали з використанням мікроскопа LOMO MICROMED-2. Вимірювання проводили у воді з точністю до 0,25 мкм для вегетативних гів, конідій, конідіофорів, конідіогенних клітин, базидій та базидіоспор, клітин пікнідіальної стінки; та до 5 мкм для встановлення розмірів пікнід та їхніх стінок. Цифрові значення представлені як (min. –) $x \pm SD$ (– max.) [n], де x – середнє значення, а SD – стандартне відхилення, n – кількість вимірів. Кольорові реакції структур ліхенофільних грибів визначали за допомогою таких реактивів: 10%-ний розчин КОН; розчин йоду (I) в калій йодиді (KI), розчин бриліантового крезилового синього (BCr). Фотографії були зроблені за допомогою кольорової камери для мікрооб'єктів "Levenhuk C510 NG". Зібрана колекція ліхенофільних грибів зберігається в ліхенологічному гербарії Херсонського державного університету (KHER). Назви таксонів та скорочення авторів у номенклатурних комбінаціях подано згідно з базою Index Fungorum.

© О.Є. ХОДОСОВЦЕВ, В.В. ДАРМОСТУК, 2017

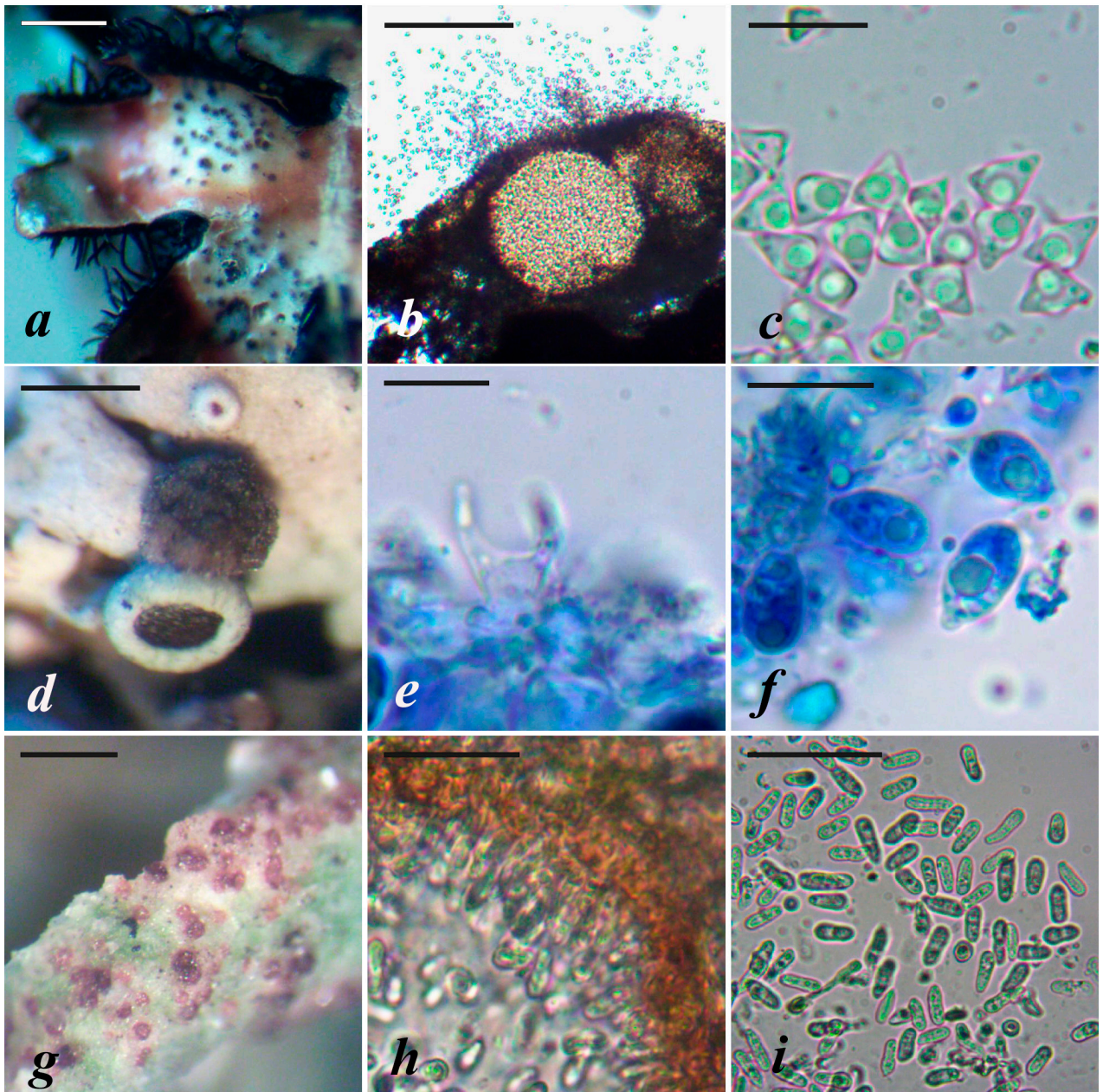


Рис. 1. *Cornutispora pyramidalis* (KHER 9907): *a* – загальний вигляд пікнід (лінійка 1000 мкм), *b* – зріз через пікніду (у воді, лінійка 100 мкм); *c* – конідії (у воді, лінійка 10 мкм). *Heterocephalacria physciacearum* (KHER 9905): *d* – загальний вигляд базидіоми (лінійка 1000 мкм), *e* – базидія (у розчині ВСr, лінійка 20 мкм), *f* – базидіоспори (у розчині ВСr, лінійка 10 мкм). *Epicladonia stenospora* (KHER 9908): *g* – загальний вигляд пікнід (лінійка 1000 мкм), *h* – стінка пікніди з конідіогенними клітинами (у воді, лінійка 20 мкм), *i* – конідії (у воді, лінійка 20 мкм).

Fig. 1. *Cornutispora pyramidalis* (KHER 9907): *a* – habit (scale 1000 μm), *b* – section through pycnidia (in water, scale 100 μm), *c* – conidia (in water, scale 100 μm). *Heterocephalacria physciacearum* (KHER 9905): *d* – habit (scale 1000 μm), *e* – basidia (in BCr solution, scale 20 μm), *f* – basidiospores (in BCr solution, scale 10 μm). *Epicladonia stenospora* (KHER 9908): *g* – habit (scale 1000 μm), *h* – pycnidial wall with conidiogenous cells (in water, scale 20 μm), *i* – conidia (in water, scale 20 μm).

Результати та обговорення

Cornutispora pyramidalis Etayo, Opuscula Philo-lichenum 8: 134 (2010) (рис. 1, a, b, c).

Веgetативні гіфи занурені в слань господаря, слабо помітні, безбарвні. Пікніди спочатку занурені, пізніше трохи виступають над поверхнею слані, світло-коричневі до темно-коричневих, кулясті, поодинокі, рідше зібрані по 2–3 у групи, (80–)105 ± 20(–135) [*n* = 15] мкм діаметром, відкриваються шляхом розриву апікальної частини стінки. Стінка пікніди складається з параплектин-хімних клітин, що розміщені 4–6 рядами, зовнішні клітини стінки жовто-коричневого кольору, (6,5–)9,25 ± 1,25(–11,75) [*n* = 20] мкм завтовшки, внутрішні клітини безбарвні, (4,0–)5,25 ± 0,5(–5,75) [*n* = 20] мкм завтовшки. Конідіофори та конідіогенні клітини нечіткі навіть у молодих пікнідах. Конідії голобластичні, безбарвні, одноклітинні, трикутної або рідше чотирикутної (дуже рідко п'ятикутної) форми з однією масляною краплею в центрі (3,0–)4,25 ± 0,5(–5,5) [*n* = 30] мкм від однієї вершини до іншої, кути конідій пірамідальної форми, без придатків, тонкостінні.

Екологія. Вид утворює знебарвлені некротичні плями на слані *Parmelia sulcata* Taylor. з червоно-чорною крайовою частиною, в центрі яких розвиваються пікніди.

Досліджені зразки. Сумська область, Середино-Будський район, окол. с. Очкіно, НПП "Деснянсько-Старогутський", урочище Уборок, 52°15'12.7" N, 33°35'5.2" E, alt. 130 м над р.м., на корі *Quercus robur*, 05.08.2016, збр. О.Є. Ходосовцев та В.В. Дармостук (KHER 9907).

Поширення. Ліхенофільний гриб був відомий лише з Середземномор'я: Італія, Іспанія, Португалія (Etayo, 2010; Brackel, 2015).

Відмічався на сланях *Flavoparmelia caperata* (L.) Hale, *Hypotrachyna revoluta* (Flörke) Hale та *Parmotrema* sp. (Etayo, 2010). Вид *P. sulcata* є новим господарем для *Cornutispora pyramidalis*.

Розміри конідій дослідженого зразка (KHER 9907) співпадають з діагнозом виду, однак розміри пікнід більші – до 130 мкм діаметром проти 50–70 мкм, як зазначено у протокозі (Etayo, 2010).

Epicladonia stenospora (Harm.) D. Hawksw., Bull. Br. Mus. nat. Hist., Bot. 9(1): 20 (1981) (рис. 1, h, i, j).

Пікніди напівзанурені в слань господаря, не утворюють гали, розсіяні, спочатку помітні лише як дрібні розриви корового шару, напівкулясті,

(73–)75 ± 10(–125) [*n* = 10] мкм у діаметрі, остіолярна частина добре розвинута лише на молодих пікнідах. Стінка пікніди безбарвна до оливкової в остіолярній частині, (5,5–)7,5 ± 1,5(–14) [*n* = 15] мкм та до 25 мкм завтовшки у верхній частині, *textura intricata*. Конідіогенні клітини голобластичні, що утворюються на стінках пікнід, видовжені, ампулоподібні, звужені біля апікальної частини, безбарвні, з гладенькими стінками, (6,5–)8,5 ± 1,5(–13,5) × (2,5–)3,25 ± 0,25(–4,0) [*n* = 15] мкм. Конідії поодинокі, еліпсоїдні, з тупою верхівкою та усіченою основою, безбарвні, одноклітинні, рідше двоклітинні, з кількома олійними краплями, тонкостінні, (6,25–)7,75 ± 1,75(–11,75) × (2,75–)3,5 ± 0,5(–4,25) [*n* = 15] мкм.

Екологія. Вид росте на лусочках слані *Cladonia foliacea* (Huds.) Willd. та викликає незначне знебарвлення слані.

Досліджені зразки. Сумська область, Середино-Будський район, окол. с. Очкіно, НПП "Деснянсько-Старогутський", урочище Уборок, 52°14'28.1" N, 33°23'28" E, alt. 131 м над р.м., на ґрунті, 03.08.2016, збр. О.Є. Ходосовцев та В.В. Дармостук (KHER 9908).

Поширення. Вид відомий з Австрії (Hawksworth, 1981), Бельгії (Sérusiaux et al., 1999), Білорусі (Tsurykau, 2014), Великобританії (Hawksworth, 1986), Данії (Søchting et al., 2007), Естонії (Suija et al., 2008), Литви (Motiejūnaitė, Andersson, 2003), Люксембурга (Diederich et al., 1991), Норвегії (Zhurbenko, Alstrup, 2004), Німеччини (Brackel, 2009), Польщі (Kukwa, 2004), Росії (Zhurbenko et al., 2012), Франції (Hawksworth, 1981), Чехії (Kocourková, 2000), Чілі (Etayo, Sancho, 2008).

Heterocephalacria physciacearum (Diederich) Millanes & Wedin, Stud. Mycol. 81: 120 (2015) (рис. 1, d, e, f, g).

Базидіома 0,1–1,2 мм у діаметрі, восково-жовтого, рожевого, світло-коричневого, сіро-коричневого майже до чорного кольору, опукла, часто зі звуженою основою, інколи формує гали або пригнічує розвиток апотеціїв господаря. Гіфи тонкостінні, 2–3,5 мкм завтовшки. Гіменій безбарвний, іноді з темно-коричневими товстостінними гіфами у зовнішній частині, (7,5–)8,5 ± 2,5(–14,5) × (3,5–)6,5 ± 1,5(–8,5) [*n* = 10] мкм, що містять численні протобазидії. Останні еліпсоїдні, проліферують на рівні базальних клампів. Гіфіди та цистиди відсутні. Базидії (25–)40 ± 5(–50) × (6,5–)7,5 ± 0,5(–9,5) [*n* = 10] мкм

циліндричні, несептовані, рідко субциліндричні, з 2–3–4 шилоподібними епібазидіями. Базидіоспори (7,5–)9,75 ± 1,75(–12,5) × (3,25–)4,5 ± 0,25(–6,0) [*n* = 15] мкм, еліпсоїдні до лимоноподібних з товстими оболонками, косо прикріплюються до стеригм.

Екологія. На слані *Phyrcia stellaris* (L.) Nyl.

Досліджені зразки. Сумська область, Середино-Будський район, окол. с. Очкіно, НПП "Деснянсько-Старогутський", 52°15'44.1" N, 33°23'23.6" E, alt. 125 м над р.м., на корі *Salix*, 01.08.2016, збір. О.Є. Ходосовцев та В.В. Дармостук (*KHER* 9905, 9906).

Поширення. *Heterocephalacria physciacearum* є космополітом, що росте на представниках родини *Physciaceae* Zahlbr. Вид відомий з Австрії (Diederich, 1996), Білорусі (Tsurukau et al., 2016), Великобританії (Diederich, 1996), Еквадору (Diederich, 1996), Естонії (Halonen et al., 2000), Ефіопії (Diederich, 1996), Ірландії (Diederich, 1996), Ісландії (Millanes et al., 2014), Іспанії (Diederich, 1996), Італії (Brackel, 2011), Канади (Diederich, 1996), Колумбії (Etayo, 2002), Латвії (Czarnota, Kukwa, 2010), Литви (Motiejūnaitė, 1999), Нідерландів (Boom, Apgroot, 1996), Папуа Нової-Гвінеї (Diederich, 1996), Польщі (Kukwa et al., 2002), Португалії (Boom, Giral, 1999), Руанди (Diederich, 1996), США (Diederich, 1996), Фінляндії (Puolasmaa et al., 2008) Чеської Республіки (van den Boom, Palice, 2006), Швеції (Diederich, 1996).

Від відомого в Україні *Heterocephalacria bachmannii* (Diederich & M.S. Christ.) Millanes & Wedin (= *Syzygospora bachmannii* Diederich & M.S. Christ.) (Khodosovtsev, 2013) відрізняється коротшими базидіями та зростанням на представниках родини *Physciaceae* Zahlbr.

Refractohilum intermedium Cl. Roux & Etayo, in Roux, Etayo, Bricaud & Le Coeur, Can. J. Bot. 75(9): 1597 (1997) (рис. 2, a, b, c).

Колонії білі, пухкі, частіше всього розростаються по всій слані *Pachyphiale*, рідше зустрічаються на краях апотеціїв. Вегетативні гіфи занурені в слань, близько 3–4 мкм завтовшки. Конідіофори безбарвні, мононематозні, прямі або злегка зігнуті, (1–)3–6(–9) септовані, нерозгалужені, 30–75 × 4,5–6 мкм з гладкими та потовщеними (близько 1,5 мкм завтовшки) клітинними оболонками. Конідіогенні клітини з 1–8 аннеляціями (аннеляції також присутні на конідіофорах), термінальні, безбарвні, 10–20 × 3,5–4,5 мкм. Конідії утворюються на верхівках конідіогенних клітин, безбарвні, поодинокі, акрогенні, кеглеподібні, тонкостінні, звужені та заокруглені біля апексу,

розширені та різко обрізані біля основи, з чітко вираженою хілою 2,5–4,0 мкм завширшки, яка відбиває сонячне випромінювання, тому виглядає трохи темнішою за інші частини конідії, (2–)3–4(–5) септовані, з них 75% конідій – 3-х септовані, а 20% – 4-х септовані (за Roux et al., 1997 (1–)3–5(–6) септовані, 3-х септовані – 10–75%, 4-х септовані – 5–20%), (14–)15,4–17,1–18,7(–20,5) × (4,5–)4,6–5,1–5,6(–6,3) мкм [*n* = 35] (за Roux et al., 1997 (10–)14,5–17,9–21,5(–29,5) × (3,5–)4,5–5,2–6(–7) мкм), відношення довжини до ширини (2,4–)3,0–3,4–3,8(–4,4) мкм.

Екологія. На сланях, рідше на апотеціях *Pachyphiale arbuti* (Bagl.) Arnold та *P. carneola*, на корі старих листяних дерев (*Aesculus*, *Magnolia*, *Quercus*, *Fraxinus*).

Досліджені зразки. АР Крим, Ялта, Масандрівський парк, на *Pachyphiale arbuti*, на *Aesculus hypocastanus*, 01.02.2005, збір. О. Ходосовцев та Ю. Ходосовцева (*KHER* 1443); Нікітський ботанічний сад, на гілочках *P. arbuti*, на *Magnolia grandiflora*, 18.04.2005, збір. О. Ходосовцев (*KHER* 1373); Сумська область, Середино-Будський район, окол. с. Очкіно, НПП "Деснянсько-Старогутський", урочище Уборок, на *Pachyphiale carneola*, на корі *Quercus robur*, 01.08.2016, збір. О. Ходосовцев та В. Дармостук (*KHER* 9870); Херсонська область, Голопристанський район, окол. с. Буркути, на *P. carneola*, на *Q. robur*, 23.11.2015, збір. О. Ходосовцев та ін. (*KHER* 9378); Чаплинський район, Біосферний заповідник "Асканія-Нова ім. Ф.Е. Фальц-Фейна", дендропарк, біля дирекції, на *P. carneola*, на *Fraxinus*, 01.12.2015, збір. О. Ходосовцев (*KHER* 9378).

Поширення. Відомий з Європи: Франція, Іспанія (Roux et al., 1997).

Рід *Refractohilum* D. Hawksw. містить всього п'ять видів (Index fungorum, 2015). На *Pachyphiale* зустрічаються три види *R. achromaticum*, *R. intermedium*, *R. pluriseptatum* (Roux et al., 1997). Вид *R. achromaticum* відрізняється дрібнішими конідіями (10–)12–14,3–17(–20) × (3–) 3,5–4,3–5(–5,5) мкм, тоншими конідіогенними клітинами 4–5 мкм та відносно меншою кількістю септ у конідіях (1–)2–3(–5). Вид *R. pluriseptatum* має більші конідії (13–)17,5–24,5–31,5(–39) × (4–)5–6,1–7(–7,5) мкм, товстіші конідіофори 5,5–7,0 мкм та відносно більшу кількість септ у конідіях – (1–)3–7(–8). Зразки з України мають розміри конідій, конідіофорів та конідіогенних клітин, що співпадають з протологом, однак ми не спостерігали 6-ти септованих конідій.



Рис. 2. *Refractohilum intermedium* (KHER 9870): *a* – загальний вигляд колоній (лінійка 1000 мкм), *b* – конідогенні клітини (у воді, стрілка вказує на аннеляції, лінійка 10 мкм), *c* – конідії (у воді, лінійка 10 мкм)

Fig. 2. *Refractohilum intermedium* (KHER 9870): *a* – general habit (scale 1000 μm), *b* – conidiogenous cells (in water, arrows indicate annulations, scale 10 μm), *c* – conidia (in water, scale 10 μm)

Подяки

Автори вдячні старшому науковому співробітнику НПП "Деснянсько-Старогутський" С.М. Панченку за запрошення та допомогу під час проведення досліджень, директору О.М. Капірулі та заступнику директора з наукової роботи, екологічної освіти та рекреації Г.П. Степаненку за організацію досліджень на території парку, а також М.П. Журбенку (Санкт-Петербург, РФ) за допомогу в роботі з літературними джерелами.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Boom P.P.G. van den, Aproot A. De lichenologische na-jaarsexcursie van 1995 naar Ameland (prov. Friesland). *Vuxbaumiella*, 1996, 39: 47–52.
- Boom P.P.G. van den, Palice Z. Some interesting lichens and lichenicolous fungi from the Czech Republic. *Czech Mycol.*, 2006, 58(1–2): 105–116.
- Boom P.P.G. van den, Giralt M. Contribution to the flora of Portugal, lichens and lichenicolous fungi II. *Nova Hedw.*, 1999, 68: 183–195.
- Brackel W. V. Weitere Funde von flechtenbewohnenden Pilzen in Bayern—Beitrag zu einer Checkliste IV. *Berich. Bayer. Bot. Gesellschaft*, 2009, 79: 5–55.
- Brackel W. V. Lichenicolous fungi and lichens from Puglia and Basilicata (southern Italy). *Herzogia*, 2011, 24: 65–101.
- Brackel W. V. Lichenicolous fungi from Central Italy with notes on some remarkable hepaticolous, algicolous and lichenized fungi. *Herzogia*, 2015, 28: 212–281.
- Czarnota P., Kukwa M. New and noteworthy lichenized and lichenicolous fungi from Latvia. *Bot. Lithuanica*, 1996, 16(1): 21–27.
- Diederich P. The lichenicolous heterobasidiomycetes. *Bibl. Lichenol.*, 1996, 61: 1–198.
- Diederich P., Sérusiaux E., van den Boom P. Lichens et champignons lichénicoles nouveaux ou intéressants pour la flore de Belgique et des régions voisines. V. *Lejeunia, Revue de Botanique*, 1991, 136: 1–47.
- Etayo J. Aportación al conocimiento de los hongos liquenícolas de Colombia, *Bibl. Lichenol.*, 2002, 84: 1–154.
- Etayo J. Lichenicolous fungi from the western Pyrenees. V. Three new ascomycetes. *Opuscula Philolichen.*, 2010, 8: 131–139.
- Etayo J., Sancho L.G. Hongos liquenícolas del sur de Sudamérica, especialmente de Isla Navarino (Chile). *Bibl. Lichenol.*, 2008, 98: 1–302.
- Roux C., Etayo J., Bricaud O., Coeur D. Lec *Refractohilum* (Hyphomycètes, Moliniacés) à conidies pluriseptés en Europa et au Canada. *Can. J. Bot.*, 1997, 75: 1592–1600.
- Halonen P., Kukwa M., Motiejūnaite J., Lohmus P., Martin L. Notes on lichen and lichenicolous fungi found during the XIV Symposium of Baltic Mycologists and Lichenologists in Jarvselja, Estonia. *Folia Cryptogam. Estonica*, 2000, 36: 17–22.
- Hawksworth D.L. The lichenicolous coelomycetes. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Bot. Ser.*, 1981, 9: 1–98.
- Hawksworth D.L. Notes on British lichenicolous fungi. V. *Notes Roy. Bot. Garden Edinb.*, 1986, 43: 497–519.
- Khodosovtsev A. Ye., *Chornomorski Bot. J.*, 2013, 9(1): 84–88. [Ходосовцев О.Є. Нові для України та Криму лишайники та ліхенофільні гриби. *Чорномор. бот. журн.*, 2013, 9(1): 84–88].
- Kocourková J. Lichenicolous fungi of the Czech Republic. *Acta Musei Nationalis Pragae. B, Hist. naturalis*, 2000, 55(3–4): 59–169.
- Kukwa M. New or interesting records of lichenicolous fungi from Poland II. Species mainly from northern Poland. *Herzogia*, 2004, 17: 67–75.
- Kukwa M., Motiejūnaite J., Rutkowski P., Zalewska A. New or interesting records of lichenicolous fungi from Poland I. *Herzogia*, 2002, 15: 129–139.
- Millanes A., Diederich P., Westberg M., Knutsson T., Wedin M. *Tremella rhizocarpicola* sp. nov. and other interesting lichenicolous *Tremellales* and *Filobasidiales* in the Nordic countries. *MycKeys*, 2014, 8: 31–41.
- Motiejūnaite J. Checklist of lichens and allied fungi of Lithuania. *Bot. Lithuanica*, 1999, 5(3): 251–269.
- Motiejūnaite J., Andersson L. Contribution to the Lithuanian flora of lichens and allied fungi. *Bot. Lithuanica*, 2003, 9(1): 71–88.
- Puolasmaa A., Pippola E., Huhtinen S., Hyvärinen H., Stenroos S. One lichen and eleven lichenicolous species new to Finland. *Graphis Scripta*, 2008, 20: 35–43.
- Sérusiaux E., Diederich P., Brand A.M., van den Boom P. New or interesting lichens and lichenicolous fungi from Belgium and Luxembourg. VIII. *Lejeunia n.s.*, 1999, 162: 1–95.
- Søchting U., Alstrup V., Kocourková J., Vondrák J., Larsen R. Additions to the lichen and lichenicolous flora of Denmark VII. *Graphis Scripta*, 2007, 19: 40–47.
- Suija A., Lõhmus P., Motiejūnaite J. New Estonian records: lichens and lichenicolous fungi. *Folia Cryptogam. Estonica*, 2008, 44: 155–159.
- Tsurykau A., Golubkov V., Kukwa M. New or otherwise interesting records of lichens and lichenicolous fungi from Belarus. *Herzogia*, 2014, 27(1): 111–120.
- Tsurykau A., Suija A., Heuchert B., Kukwa M. New or otherwise interesting records of lichens and lichenicolous fungi from Belarus. II. *Herzogia*, 2016, 29(1): 164–175.
- Zhurbenko M.P., Himelbrant D.E., Kuznetsova E.S., Stepanchikova I.S. Lichenicolous fungi from the Kamchatka Peninsula, Russia. *The Bryologist*, 2012, 115(2): 295–312.

Рекомендує до друку
П.М. Царенко

Надійшла 05.10.2016

Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. **Нові для України види ліхенофільних грибів.** Укр. бот. журн., 2017, 74(2): 177–183.

Чотири види ліхенофільних грибів уперше наведено для України з території НПП "Деснянсько-Старогутський". Целомицет *Cornutispora pyramidalis*, що був знайдений на *Parmelia sulcata*, характеризується трикутними безбарвними конідіями. *Epicladonia stenospora* має двоклітинні безбарвні конідії та зростає на *Cladonia foliacea*. Тремелляльний гриб *Heterocephalacria physciacearum* формує світло-коричневі до темних гали на слані *Physcia stellaris*. Гіфоміцет *Refractohilum intermedium* утворює чисельні анеляції на конідіогенних клітинах, безбарвні фрагмоконідії та зростає на сланях накипних лишайників з роду *Pachiphyale*. У статті наведені описи, ілюстрації, місцезнаходження, поширення та екологічні особливості для кожного виду.

Ключові слова: *Cornutispora*, *Epicladonia*, *Heterocephalacria*, *Refractohilum*

Ходосовцев А.Е., Дармостук В.В. **Новые для Украины виды лихенофильных грибов.** Укр. бот. журн., 2017, 74(2): 177–183.

Четыре вида лихенофильных грибов впервые приводятся для Украины с территории НПП "Деснянско-Старогутский". Целомицетный гриб *Cornutispora pyramidalis*, который был найден на *Parmelia sulcata*, характеризуется треугольными бесцветными конидиями. *Epicladonia stenospora* имеет двухклеточные бесцветные конидии и произрастает на *Cladonia foliacea*. Тремелляльный гриб *Heterocephalacria physciacearum* формирует светло-коричневые до темных галлы на слоевище *Physcia stellaris*. Гифомицет *Refractohilum intermedium* образует многочисленные анеляции на конидиогенных клетках, бесцветные фрагмоконидии и произрастает на слоевище накипных лишайников из рода *Pachiphyale*. В статье приводятся описания, иллюстрации, местонахождения, распространение и экологические особенности для каждого вида.

Ключевые слова: *Cornutispora*, *Epicladonia*, *Heterocephalacria*, *Refractohilum*

New records of *Uromyces erythronii* (*Pucciniales*) from Ukraine

Yuri Ya. TYKHONENKO¹, Nadiya N. SYTSCHAK², Alexander A. KAGALO², Oleksandr O. ORLOV³

¹M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2, Tereshchenkivska Str., Kyiv 01004, Ukraine
yu.ya.tykhonenko@gmail.com

²Institute of Ecology of the Carpathians, National Academy of Sciences of Ukraine
4, Kozelnytska Str., Lviv 79026, Ukraine
sytschak@ukr.net
kagalo@mail.lviv.ua

³G.M.Vysotsky Polisskiy Branch of URIFFM
2, Neskorenykh Str., Dovzhyk village, Zhytomyr District, Zhytomyr Region 10004, Ukraine
orlov.botany@gmail.com

Tykhonenko Yu.Ya., Sytschak N.N., Kagalo A.A., Orlov O.O. New records of *Uromyces erythronii* (*Pucciniales*) from Ukraine. Ukr. Bot. J., 2017, 74(2): 184–188.

Abstract. Specimens of the rust fungus *Uromyces erythronii* were recorded on *Erythronium dens-canis*, a rare species listed in the Red Data Book of Ukraine, in April 2016 near Chemeryntsi village (Lviv Region, Ukraine) and in May 2016 near Zaluzhne village (Zhytomyr Region, Ukraine). An investigation of the *Erythronium* specimens deposited in the herbaria of vascular plants of Lviv Natural History Museum (*LWS*) and M.G. Kholodny Institute of Botany (*KW*) revealed four more samples of this fungus. A list of all localities in which *U. erythronii* was recorded in Ukraine is provided. The article is illustrated by micrographs obtained by scanning electron microscopy.

Keywords: *Erythronium dens-canis*, rust fungi, distribution, morphology

Introduction

The genus *Erythronium* L. comprises about 30 species of spring-flowering perennial plants distributed in temperate regions of the Northern Hemisphere. It was established that the genus is probably sister to *Amana* Honda and that *Tulipa* L. is sister to the clade of *Erythronium* and *Amana* (Clennett et al., 2012). Within *Erythronium*, there are three strongly supported geographically distinct clades occurring in Eurasia, western North America, and eastern North America (Allen et al., 2003; Clennett et al., 2012). Its centre of diversity lies in Oregon and northern California (Allen et al., 2003). The geographic distribution of the only European species *E. dens-canis* L. is highly disjunct. There are several fragmented areas, clearly separated from one another: north-eastern Portugal, northern

Spain and the Pyrenees, the Massif Central and the western Alps, northern Italy, Hungary and the Balkans to northern Greece (Kleih, 2010). Isolated populations north of the Alps are located in the Czech Republic, Slovakia (Fischer et al., 2008), and Ukraine (Chervona knyha..., 2009).

Uromyces erythronii (DC.) Pass. parasitizes Eurasian species of *Erythronium*. In Japan and China it was also recorded on representatives of *Amana* (Hiratsuka et al., 1992; Teng, 1996), which is in concordance with the modern status of *Amana* as a genus separate from *Tulipa* and closely related to *Erythronium*. It should be noted that rusts of the genus *Uromyces* (Link) Unger do not occur on plants of the genus *Tulipa*. The earlier mentions of this fungus in Ukraine (Zerova et al., 1971; Tykhonenko, 1999) are based on the only collection from Transcarpathian Region, which, unfortunately, has been lost.

The aim of this publication is to report new records of *U. erythronii* made in Ukraine in 2016 as well as those identified from the previously collected herbarium specimens of its host plant.

Materials and Methods

Specimens collected in the field were labelled and dried for further treatment. Aeciospores and teliospores mounted in water and/or lactic acid were investigated by light microscopy under Primo Star microscope and AxioVision 4.7 software, used as well for measurements of microstructures. For scanning electron microscopy samples were coated with an ultrathin coating of gold by ion beam sputtering unit JFC-1100. Images were obtained by scanning electron microscope JEOL JSM-6060 LA. Analysis of general distribution is based on the data from many bibliographic sources, and databases available through the Internet.

The specimens are deposited in the Mycological Herbarium of M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine (*KW*) and in the herbarium of the Institute of Ecology of the Carpathians, National Academy of Sciences of Ukraine (*LWKS*).

Results and Discussion

The rust fungus *Uromyces erythronii* was recorded on *Erythronium dens-canis*, a rare species listed in the Red Data Book of Ukraine. Specimens were collected in April 2016 near Chemeryntsi village (Lviv Region, Ukraine) and in May 2016 near Zaluzhne village (Zhytomyr Region, Ukraine). Subsequent investigation of the *Erythronium* specimens stored in the herbaria of vascular plants of Lviv Natural History Museum (*LWS*) and M.G. Kholodny Institute of Botany (*KW*) revealed four more samples of this fungus. The synonymic names, description of spermogonial, aecial and telial stages, and data on distribution in Ukraine of this species are provided below. Original illustrations are followed by information on its morphology, general distribution and phenology.

Uromyces erythronii (DC.) Pass., *Comm. Soc. crittog. Ital.* 2(fasc. 3): 452 (1867). – *Aecidium erythronii* DC., in Lamarck & de Candolle, *Fl. franç.*, Edn 3 (Paris) 2: 246 (1805). – *Caecoma cynophron* Schldtl., *Linnaea* 1: 242 (1826). – *Caecoma erythroniatum* Link, in Willdenow, *Sp. pl.*, Edn 4 6(2): 42 (1825). – *Coeomurus erythronii* (DC.) Kuntze [as '*Caecomurus*'], *Revis. gen. pl.* (Leipzig) 3(2): 450 (1898). – *Uredo erythronii* DC., in

de Candolle & Lamarck, *Fl. franç.*, Edn 3 (Paris) 5/6: 67 (1815).

Spermogonia on both sides of leaves, honey-coloured, solitary or mixed with the aecia, more or less conical. Aecia mostly hypophyllous, although they may appear on the petioles, in oblong or orbicular groups on yellow spots, generally quite conspicuous, peridium 0.3–0.4 mm in diameter, at first covered by the epidermis but later cup-shaped with coarsely incised and outwardly turned margin (Figure, *a*). Peridial cells are of variable shape, generally pentagonal, rhomboid or almost square, outer wall almost smooth, inner is covered with warts. Aeciospores globose, polygonal or ellipsoidal, 20–30 × 15–24 μm, densely and finely verruculose (Figure, *b*, *c*), with a yellow-orange content. Telia on both sides of leaves in groups, rounded or elongated, 0.3–1 mm long, pulverulant (Figure, *d*), chocolate-brown. Teliospores globoid or ovoid, 22–42 × 15–25 μm, with prominent apical papilla, wall is ornamented with longitudinally, sometimes bifurcated, ridges which are transversely connected by short, thin and almost parallel striae (Figure, *e*, *f*), pedicel is short and hyaline.

0, I, III – on *Erythronium* and *Amana* species.

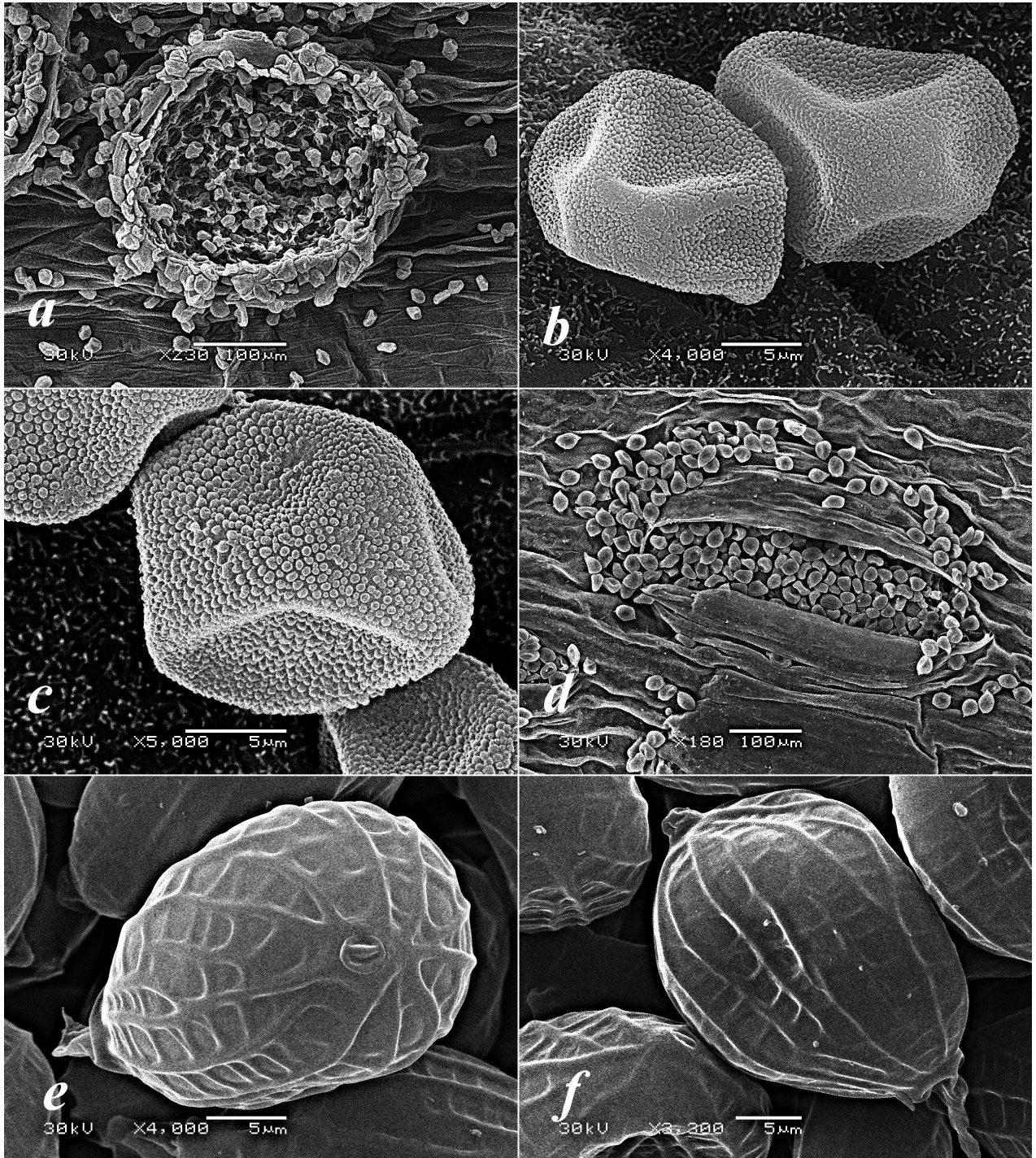
Distribution in Ukraine*:

On *Erythronium dens-canis*

0, I – Lviv Region, Peremyshlyany District, Chemeryntsi village, Golyj Kinets hamlet, Mokre wood, forest of *Fagus sylvatica* L. and *Carpinus betulus* L., 49° 40' N, 24° 44' E, 24.04.1935, leg. F. Foty-niuk (*LWS* 21164, *LWKS-B* 1192, *KW-M* 70319); *ibid.*, 08.04.2016, leg. A. Kagalo and N. Sytschak (*LWS* 31781, *LWKS-B* 1191, *KW-M* 70320). Transcarpathian Region, near Svaliava, 48° 33' N, 22° 59' E, 04.1925, leg. A. Margitai (*KW* 122870); Tiachiv District, Velyka Uholka village, near road to the tract Aldomyrove, forest of *Fagus sylvatica*, 48° 15' N, 23° 40' E, 22.04.1975, leg. L. Tassenkevych (*LWS* 21149, *KW-M* 70321).

III – Zhytomyr Region, Romaniv District, 2 km to the west of Zaluzhne village, forest of *Quercus robur* L. and *Carpinus betulus*, 50° 14' N, 27° 56' E, 12.05.2016, leg. O. Orlov (*KW-M* 70322). Lviv Region, Peremyshlyany District, Chemeryntsi village, Golyj Kinets hamlet, Mokre wood, forest of *Fagus sylvatica*

* In spring of the current year aecial stage of *U. erythronii* was collected in a new locality: Transcarpathian Region, Rakhiv District, 4.6 km to the east of Luh village, Carpathian Biosphere Reserve, Kuziy massif, hornbeam-sessile-oak-beech forest on the eastern slope of Tempa Mt., 47° 57' N, 24° 07' E, 06.04.2017, leg. N. Sytschak and A. Kagalo.



Uromyces erythronii on *Erythronium dens-canis*: a – aecium; b, c – aeciospores; d – telium; e, f – teliospores. Scale bars: a, d – 100 μm; b, c, e, f – 5 μm

and *C. betulus*, 49° 40' N, 24° 44' E, 09.05.1934, leg. F. Fotyniuk (LWS 21143, KW-M 70323).

General distribution. Europe: Austria, Bulgaria, Croatia, Czech Republic, France, Hungary, Italy, Montenegro, Romania, Slovakia, Slovenia, Spain, Switzerland, Ukraine. Asia: China, Georgia, Japan, Korea, Russian Federation (Southern Siberia). Dogtooth violets are widely cultivated in public and private gardens beyond the natural ranges of *Erythronium* species; therefore, *U. erythronii* has been also recorded in Belgium (Vanderweyen, Fraiture, 2008), Germany (Kruse et al., 2013), and the UK (Wilson, Henderson, 1966; Henderson, 2000).

Uromyces erythronii is absent from North America despite of presence of about 20 indigenous species of *Erythronium*. The only rust recorded on representatives of *Erythronium* in this continent is *U. heterodermis* Syd. & P. Syd. distributed in the western USA and Canada, which is quite different from *U. erythronii* by its morphology: it lacks aecia in its life cycle, and its teliospores are striately verrucose above and almost smooth below (Arthur, 1934). It implies that *U. erythronii* probably originated after the divergence of Eurasian and eastern North American clades of *Erythronium* but before the split of Eurasian species.

Uromyces erythronii is a typical spring species strictly dependant on phenology of its host plant. According to the special study (Fukuda, Nakamura, 1987), teliospores germinate in the soil and basidiospores infect the tightly rolled leaves at the early period of the growing season. Aecia appear about one week after the leaf emergence. Telia are produced by stomatal infection of aeciospores when aerial shoots began to yellow and after they have completely decayed, teliospores disperse to the ground. The growth period of both host and parasite lasts only for about a month. All four Ukrainian specimens of *U. erythronii* with aecial stage were collected in April and both with telia – in the first half of May.

Acknowledgements

We are grateful to V.I. Sapsay from the staff of the M.G. Kholodny Institute of Botany NASU for his assistance in scanning electron microscopy of *Uromyces erythronii*.

REFERENCES

- Allen G.A., Soltis D.E., Soltis P.S. Phylogeny and biogeography of *Erythronium* (*Liliaceae*) inferred from chloroplast *matK* and nuclear rDNA ITS sequences. *Syst. Botany*, 2003, 28(3): 512–523. doi: 10.1043/02-18.1
- Arthur J.C. *Manual of the rusts of United States and Canada*, Lafayette, Indiana: Pardue Res. Found., 1934, 438 pp.
- Chervona knyha Ukrainy. Roslynnnyi svit (Red Data Book of Ukraine. Vegetable Kingdom)*. Ed. Ya.P. Didukh, Kyiv: Globalkonsalting, 2009, 912 pp. [*Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух, Київ: Глобалконсалтинг, 2009, 912 с.]
- Clennett J.C.B., Chase M.W., Forest F., Olivier Maurin O., Wilkin P. Phylogenetic systematics of *Erythronium* (*Liliaceae*): morphological and molecular analyses. *Bot. J. Linn. Soc.*, 2012, 170(4): 504–528. doi: 10.1111/j.1095-8339.2012.01302.x
- Fischer M.A., Oswald K., Adler W. *Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol*. 3. Aufl., Linz: Biologiezentrum der Oberösterreichischen Landesmuseen, 2008, 1392 S.
- Fukuda T., Nakamura S. Biotic interaction between a rust fungus, *Uromyces erythronii* Pass., and its host plant, *Erythronium japonicum* Decne. (*Liliaceae*). *Plant Spec. Biol.*, 1987, 2: 75–83. doi: 10.1111/j.1442-1984.1987.tb00034.x
- Henderson D.M. *A Checklist of the Rust Fungi of the British Isles*, Surrey: Brit. Mycol. Soc., 2000, 36 pp.
- Hiratsuka N., Sato S., Katsuya K., Kakishima M., Hiratsuka Y., Kaneko S., Ono Y., Sato T., Harada Y., Hiratsuka T., Nakayama K. *The rust flora of Japan*, Tsukuba-shi, Ibaraki: Tsukuba Shuppankai, 1992, 1205 pp.
- Kleih M. Cartografia floristica: distribuzione di *Erythronium dens-canis* nell'Italia settentrionale e nelle regioni confinanti. *Inform. Bot. Ital.*, 2010, 42(1): 177–182.
- Kruse J., Kummer V., Thiel H. Noteworthy records of phytopathogenic micromycetes (3). *Z. Mykol.*, 2013, 80(2): 593–626.
- Teng S.C. *Fungi of China*, Ithaca: Mycotaxon Ltd., 1996, 586 pp.
- Tykhonenko Yu.Ya. Genus *Uromyces* Unger (*Uredinales*) in Ukraine. *Ukr. Bot. J.*, 1999, 56(5): 484–490.
- Vanderweyen A., Fraiture A. Catalogue des Uredinales de Belgique, 2^{ème} partie, *Pucciniaceae* (sauf *Puccinia*). *Lejeunia*. Nouv. sér., 2008, 185: 1–31.
- Wilson M., Henderson D.M. *British rust fungi*, London: Cambridge Univ. Press, 1966, 384 pp.
- Zerova M.Ya., Morochkovskiy S.F., Radziyevskiy H.H., Smitska M.F. *Vyznachnyk hrybiv Ukrainy. Bazydiomitsety: Dakrymitsetalni, Tremelalni, Aurykularialni, Sazhkovydni, Irzhasti (Handbook of the fungi of Ukraine. Basidiomycetes: Dacrymycetales, Tremellales, Auriculariales, Ustilaginales, Uredinales)*, Kyiv: Naukova Dumka, 1971, vol. 4, 316 pp. [Зерова М.Я., Морочковський С.Ф., Радзівєвський Г.Г., Сміцька М.Ф. *Визначник грибів України. Базидіоміцети: Дакриміцетальні, Тремелальні, Аурикуляріальні, Сажковидні, Іржасті*, Київ: Наук. думка, 1971, т. 4, 316 с.]

Recommended for publication by Submitted 08.02.2017
V.P. Hayova

Тихоненко Ю.Я.¹, Сичак Н.М.², Кагало О.О.², Орлов О.О.³ **Нові знахідки *Uromyces erythronii* (*Pucciniales*) з України.** Укр. бот. журн., 2017, 74(2): 184–188.

¹Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна

²Інститут екології Карпат НАН України
вул. Козельницька, 4, Львів 79026, Україна

³Поліський філіал УкрНДІЛГА ім. Г.М. Висоцького
вул. Нескорених, 2, с. Довжик, Житомирський р-н,
Житомирська обл. 10004, Україна

У квітні 2016 р. поблизу с. Чемеринці (Львівська обл.), а у травні 2016 р. поблизу с. Залужне (Житомирська обл.) були зібрані зразки гриба *Uromyces erythronii* на *Erythronium dens-canis* – рідкісній рослині, внесеній до Червоної книги України. У результаті дослідження зразків *Erythronium*, які зберігаються у гербаріях судинних рослин Львівського природознавчого музею (*LWS*) та Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного (*КИ*), було виявлено ще чотири випадки розвитку цього гриба. У статті наведено список усіх локалітетів, в яких *U. erythronii* був зареєстрований в Україні. Робота ілюстрована мікрофотографіями, отриманими за допомогою сканувального електронного мікроскопа.

Ключові слова: *Erythronium dens-canis*, іржаві гриби, поширення, морфологія

Тихоненко Ю.Я.¹, Сычак Н.Н.², Кагало А.А.², Орлов А.А.³ **Новые находки *Uromyces erythronii* (*Pucciniales*) из Украины.** Укр. бот. журн., 2017, 74(2): 184–188.

¹Інститут ботаніки ім. Н.Г. Холодного НАН України
ул. Терещенковская, 2, Киев 01004, Украина

²Інститут екології Карпат НАН України
ул. Козельницькая, 4, Львов 79026, Украина

³Полесский филиал УкрНИИЛХА им. Г.Н. Высоцкого
ул. Нескореных, 2, с. Довжик, Житомирский р-н,
Житомирская обл. 10004, Украина

В апреле 2016 г. в окрестностях с. Чемеринцы (Львовская обл.), а в мае 2016 г. в окрестностях с. Залужное (Житомирская обл.) были собраны образцы гриба *Uromyces erythronii* на *Erythronium dens-canis* – редком растении, занесенном в Красную книгу Украины. В результате исследования образцов *Erythronium*, хранящихся в гербариях сосудистых растений Львовского природоведческого музея (*LWS*) и Института ботаники им. Н.Г. Холодного (*КИ*), было выявлено еще четыре случая развития этого гриба. В статье приведен список всех локалитетов, в которых *U. erythronii* был зарегистрирован в Украине. Работа иллюстрирована микрофотографиями, полученными с помощью сканирующего электронного микроскопа.

Ключевые слова: *Erythronium dens-canis*, ржавчинные грибы, распространение, морфология



Порівняльно-анатомічна характеристика черешків листків аборигенних видів *Spiraea* (*Rosaceae*) флори України

Наталія М. БЕЛЕМЕЦЬ¹, Наталія В. НУЖИНА¹, Микола М. ФЕДОРОНЧУК²

¹Ботанічний сад ім. акад. О.В. Фоміна ННЦ "Інститут біології"
Київського національного університету імені Тараса Шевченка
вул. Симона Петлюри, 1, Київ 01032, Україна

²Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна

Belemets N.M.¹, Nuzhyna N.V.¹, Fedoronchuk M.M.² **Comparative anatomical characteristics of petiole of native species of the genus *Spiraea* (*Rosaceae*) in the flora of Ukraine.** Ukr. Bot. J., 2017, 74(2): 189–194.

¹O.V. Fomin Botanical Garden, ESC "Institute of Biology" of Taras Shevchenko National University of Kyiv
1, Simon Petliura Str., Kyiv 01032, Ukraine

²M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2, Tereshchenkivska Str., Kyiv 01004, Ukraine

Abstract. In order to find additional diagnostic features, the anatomical structure of petioles of eight species of *Spiraea* in the flora of Ukraine was studied. It was established that the following anatomical features are significant diagnostic characters: shape of petiole cross-section; presence, location and shape of trichoma; cuticle thickness on the outer cell wall of petiole epidermis; peculiarities of the structure of vascular system; number of inclusions of calcium oxalate around the main vascular bundle. It was shown that morphologically well-defined species, *S. hypericifolia*, *S. crenata*, and *S. chamaedryfolia*, essentially differ in anatomical features of petiole structure. A presence of significant distinctions in the structure of petioles of the related species *S. media* and *S. polonica* is an additional argument for taxonomic separation of the latter one, whereas the absence of such features in morphologically close species *S. ulmifolia* and *S. chamaedryfolia* may be an additional confirmation of the uncertain status of *S. ulmifolia*.

Keywords: *Spiraea*, petiole, anatomical features, morphometric parameters, taxonomy, flora of Ukraine

Вступ

Для флори України наводять сім аборигенних видів роду *Spiraea* L. Крім того, багато видів, сортів та форм є інтродукованими, які широко культивують як декоративні рослини (Boniuk, 2008). Систематичний статус деяких природних видів потребує уточнення. Зокрема, дискусійним у таксономічному відношенні є *S. ulmifolia* Scop., який деякі систематики приймають за синонім *S. chamaedryfolia* L. (Gladkova, 2001). Проблемними вважаються також описані з території України *S. polonica* Влюскі та *S. pikoviensis* Besser. Потребує додаткової таксономічної аргументації видового статусу *S. litwinowii* Dobrosz., описаний з ліво-бережної частини України Д.М. Доброчаєвою (Dobroszajeva, 1954). Тому для спростування чи підтвердження видової приналежності цих та інших таксонів необхідне залучення додаткових діагностичних ознак.

Відомо, що такими діагностичними ознаками в систематиці покритонасінних є анатомічні особливості генеративних і вегетативних органів рослин (Deer morphology..., 2003; Zamani et al., 2008; Faghir et al., 2016). Зокрема, для цих цілей нерідко використовують дані будови вузла й черешка листка (Metcalfe, Chalk, 1950; Esau, 1980; Lee et al., 2010). Елементи нодальної та петіолярної структур як консервативні ознаки вегетативних органів рослин знайшли широке застосування також при вирішенні філогенетичних проблем систематики (Fedoronchuk, 1985). У літературі вже наводяться дані про можливість використання петіолярних ознак для таксономічних цілей видів роду *Spiraea*. Зокрема, нещодавно було досліджено анатомічну структуру черешка видів *Spiraea*, поширених і культивованих на Корейському півострові (Lee et al., 2010). Автори виявили значні відмінності в анатомічних особливостях черешків

© Н.М. БЕЛЕМЕЦЬ, Н.В. НУЖИНА, М.М. ФЕДОРОНЧУК, 2017

Таблиця 1. Досліджені види та місця походження вихідного матеріалу
Table 1. List of the studied species and localities of their origin

Вид	Місце походження вихідного матеріалу
<i>Spiraea hypericifolia</i>	"Житомирська обл., Коростишівський р-н, с. Великі Кошарища, виходи гранітів до р. Тетерів, 2013 р."
<i>S. crenata</i>	"Миколаївська обл., Кривоозерський р-н, басейн р. Південний Буг, поблизу с. Голосків, 2005 р."
<i>S. litwinowii</i>	"Луганська обл., заповідник "Стрілецький степ", 1990 р."
<i>S. media</i>	"Житомирська обл., Житомирський р-н, скеля Крашевського на березі р. Гнилог'ять, 2013 р."
<i>S. pikoviensis</i>	"Вінницька обл., Калинівський р-н, околиці с. Пиків, 2015 р." (locus classicus).
<i>S. polonica</i>	"Тернопільська обл., Заліщицький р-н, с. Зелений Гай, Жежавський заказник, 2012 р." (locus classicus).
<i>S. ulmifolia</i>	"Закарпатська обл., Рахівський р-н, с. Кваси, 2013 р."
<i>S. chamaedryfolia</i>	"Иркутская обл., пос. Лиственничное, г. Крестовая, 1983 г."

деяких видів, які були використані для діагностики й розмежування критичних таксонів.

В Україні подібні дослідження для роду *Spiraea* ще не проводилися. Тому метою нашої роботи було вивчення структурно-анатомічної різноманітності черешків автохтонних видів роду *Spiraea* флори України та з'ясування можливостей використання цих даних як додаткових діагностичних ознак для систематики роду.

Матеріали та методи

Дослідження анатомічної будови черешка листка проведено у восьми видів роду *Spiraea* – семи аборигенних (*S. hypericifolia* L., *S. crenata* L., *S. litwinowii*, *S. pikoviensis*, *S. media* Schmidt, *S. polonica*, *S. ulmifolia*) та одного, що культивується (*S. chamaedryfolia*). Черешки відібрали з живих рослин, інтродукованих у ботанічному саду ім. акад. О.В. Фоміна. Географічне походження вихідного матеріалу досліджуваних рослин наведено в табл. 1.

Поперечні зрізи черешків робили у середній їх частині. Досліджували по два черешки з трьох рослин кожного виду. Нативні поперечні зрізи товщиною 10–15 мкм виготовляли за допомогою заморожувального мікротома. Отримані зрізи забарвлювали сафраніном. Виміри проводили за допомогою окуляр-мікрометра (×7-окуляр, ×4- та ×40-об'єктив) на мікроскопі XSP–146TR та програми Image J. Статистичну обробку даних проводили за допомогою програми Statistica 8. Достовірність результатів визначали за *t*-критерієм Стьюдента. Мікрофотографії виконували з використанням цифрової камери Canon Power Shot A630.

Результати та обговорення

Поперечні зрізи черешків досліджених видів різняться за формою: округло-ромбічні, з дуже опук-

лою абаксіальною та слабкоопуклою адаксіальною поверхнею (*S. hypericifolia*, *S. crenata*); трикутно-округлі, з дуже опуклою абаксіальною і майже прямою адаксіальною поверхнею (*S. media*, *S. litwinowii*, *S. pikoviensis*, *S. polonica*) та серпоподібні, з дуже опуклою абаксіальною та увігнутою адаксіальною поверхнею (*S. ulmifolia*, *S. chamaedryfolia*). В останнього виду чітко виражені також бічні відростки. Черешки *S. ulmifolia*, *S. chamaedryfolia*, особливо на абаксіальній поверхні, густо вкриті довгими незалозистими трихомами, тоді як у *S. media* їх значно менше. Для черешків *S. polonica* характерні довгі одноклітинні трихоми на обох поверхнях черешка, а черешки *S. crenata* вкриті чисельними короткими та довгими ниткоподібними трихомами. На черешках *S. hypericifolia*, *S. litwinowii* та *S. pikoviensis* трихоми відсутні.

Одношарова епідерма в усіх видів утворена щільно прилеглими клітинами округло-овальної форми. Зовнішня стінка епідермальних клітин значно потовщена й вкрита тонким шаром кутикули, лише у *S. litwinowii* товщина кутикули дорівнює товщині клітинної стінки. Внутрішня та бічні клітинні стінки епідерми в усіх видів також потовщені.

Під епідермою по периметру черешка розташована пластинчаста коленхіма, яка в латеральній його частині у більшості видів має 2–3 шари клітин. Під адаксіальною епідермою кількість шарів коленхіми може коливатися від 2–3 (*S. chamaedryfolia*) до 8 шарів (*S. crenata*), тоді як під абаксіальною поверхнею – від 3–4 шарів клітин у *S. chamaedryfolia* до 8–9 шарів у *S. crenata*. В усіх видів краще розвинена абаксіальна коленхіма. За ступенем її розвитку подібними між собою виявилися такі види: *S. crenata* і *S. media* (7–9 шарів клітин); *S. hypericifolia*, *S. litwinowii*, *S. pikoviensis*, *S. polonica* (4–6 шарів); *S. ulmifolia* та *S. chamaedryfolia* (3–4 шари).

Таблиця 2. Морфометричні показники черешків досліджуваних видів *Spiraea*
Table 2. Morphometric parameters of petiole of the studied *Spiraea* species

Вид	Товщина ($M \pm m$), мкм				
	Черешок	Адаксіальна епідерма	Зовнішня клітинна стінка адаксіальної епідерми	Абаксіальна епідерма	Зовнішня клітинна стінка абаксіальної епідерми
<i>Spiraea hypericifolia</i>	318,2±14,7	18,5±3,1	4,8±1,2*	15,4±2,8	3,1±1,3
<i>S. crenata</i>	446,1±35,6	18,8±2,1	7,4±1,6	20,5±0,9	7±1,7
<i>S. media</i>	613,4±18,7	28±3,2	8±0,8*	30±3,1	9,5±1,2
<i>S. litwinowii</i>	528,1±115,6	22,6±2,2	9,5±2	25±3,4	10,4±2,4
<i>S. pikoviensis</i>	393,6±35,4	22,4±3,8*	8,9±1,5*	28,9±1,7	13,5±3,8
<i>S. polonica</i>	623,2±16,4	18±3,3*	5,6±1,6*	21,5±1,6	10,1±1,9
<i>S. ulmifolia</i>	691,5±85,8	33,7±3,5*	7,4±2,1	28,8±3,1	7,8±0,9
<i>S. chamaedryfolia</i>	797,5±201,8	22,6±2,2*	7,1±1,6*	28,1±2,7	9,6±1,4

* Статистично значуща розбіжність за t -критерієм Стьюдента на рівні $p \leq 0,05$ показників адаксіальної епідерми порівняно з абаксіальною.

Провідна система в усіх видів завжди містить один великий пучок колатерального типу, який оточують великі клітини обкладки з потовщеними стінками. У черешках *S. hypericifolia* та *S. crenata* в середній частині крім великого є ще два бічних дрібних провідних пучки, тоді як в інших видів вони з'являються лише біля основи листкової пластинки.

Хлоренхіма в черешках досліджених видів розташована під коленхімою переважно в латеральній частині, а також у їхніх бічних виростах. У напрямку до центру з абаксіальної та адаксіальної поверхні насиченість хлоропластами клітин хлоренхіми зменшується, що пов'язано з потовщенням коленхіми в цих місцях. Найрозвиненіша хлоренхіма характерна для черешків *S. hypericifolia* і *S. crenata*. Дещо менше цієї тканини спостерігається у *S. pikoviensis*. У видів *S. media*, *S. litwinowii*, *S. polonica* хлоренхіма представлена помірно, а у *S. polonica* та *S. chamaedryfolia* паренхіма, що прилягає до ксилеми з адаксіальної поверхні, містить скупчення хлоропластів. Характерною особливістю *S. chamaedryfolia* є наявність значної кількості хлоропластів у клітинах паренхіми. В черешках *S. ulmifolia* хлоропласти трапляються переважно в паренхімі бічних відростків у незначній кількості.

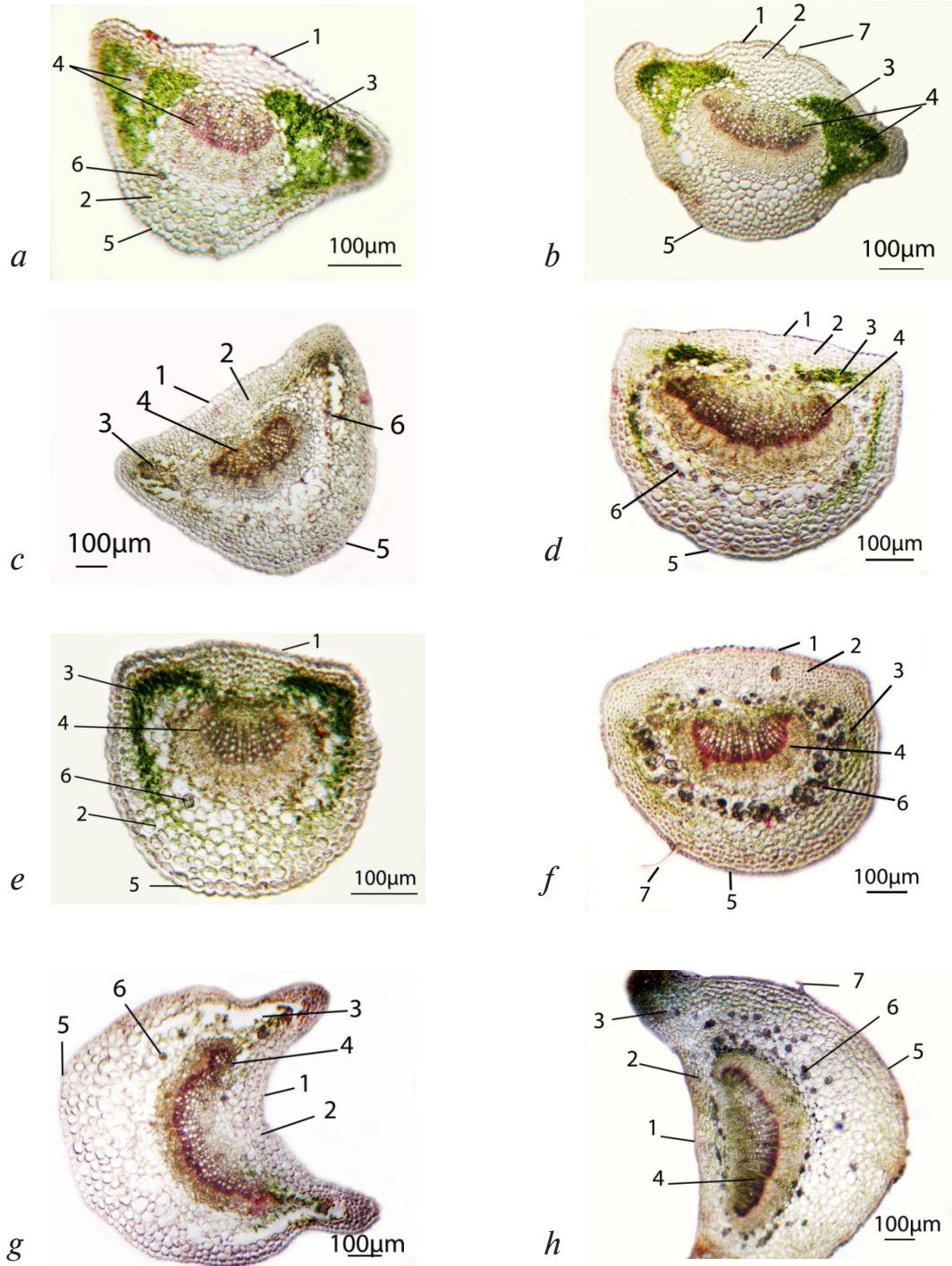
У паренхімі навколо провідного пучка наявні поодинокі включення оксалату кальцію у вигляді друз або кристалів різноманітної форми, які відмічені у всіх досліджуваних рослин, крім *S. crenata*. Найбільше включень оксалату кальцію спостерігається у черешках *S. polonica* та *S. chamaedryfolia* (рисунков, *f, h*).

Поперечні зрізи черешків досліджуваних видів різняться між собою за морфометричними показниками (табл. 2). Найменшу товщину черешка мають *S. hypericifolia* та *S. pikoviensis*, тоді як найтовстіші черешки відмічені у *S. ulmifolia* та *S. chamaedryfolia*. У більшості видів зовнішня стінка адаксіальної епідерми черешка тонша за абаксіальну, за винятком *S. hypericifolia* та *S. ulmifolia*, в яких тоншою виявилася абаксіальна. Характерним для черешків *S. litwinowii* та *S. pikoviensis* є значне потовщення шару кутикули, а також відсутність трихом та добре розвинена покривна тканина, порівняно з іншими досліджуваними видами.

За формою черешка на поперечному зрізі, кількістю включень та шарів коленхіми, значному потовщенню зовнішньої клітинної стінки епідерми, відсутністю трихом та добре розвиненою покривною тканиною найбільш подібними між собою виявилися *S. litwinowii* та *S. pikoviensis* (табл. 2), хоча за товщиною черешків, абаксіальної епідерми та її зовнішньої клітинної стінки ці види дещо відмінні.

Черешок *S. polonica* відрізняється від такого *S. media* більшою кількістю трихом, їхньою наявністю на адаксіальній поверхні, тоншою епідермою, дещо тоншою зовнішньою стінкою клітини епідерми, більшою кількістю включень та меншою кількістю шарів коленхіми. Ці ознаки можуть слугувати додатковим свідченням на користь таксономічної відокремленості *S. polonica* від *S. media*.

На основі порівняльного аналізу черешків *S. crenata*, *S. media* та *S. pikoviensis* встановлено, що *S. crenata* чітко відрізняється від двох останніх видів за формою черешка на поперечному зрізі доб-



Поперечні зрізи черешків видів роду *Spiraea*: a – *S. hypericifolia*, b – *S. crenata*, c – *S. media*, d – *S. litwinowii*, e – *S. pikoviensis*, f – *S. polonica*, g – *S. ulmifolia*, h – *S. chamaedryfolia*; 1 – адаксіальна епідерма, 2 – коленхіма, 3 – хлоренхіма, 4 – провідний пучок, 5 – абаксіальна епідерма, 6 – включення оксалату кальцію, 7 – трихома

Petiole cross-sections of *Spiraea* species: a – *S. hypericifolia*, b – *S. crenata*, c – *S. media*, d – *S. litwinowii*, e – *S. pikoviensis*, f – *S. polonica*, g – *S. ulmifolia*, h – *S. chamaedryfolia*; 1 – adaxial epidermis, 2 – collenchyma, 3 – chlorenchyma, 4 – vascular bundle, 5 – abaxial epidermis, 6 – inclusion of calcium oxalate, 7 – trichome

ре розвиненими провідними пучками та густими трихомами на епідермі, добре розвиненою колоренхімою та її характером розташування. Черешок *S. crenata* на поперечному зрізі має округло-ромбічну форму, тоді як у видів *S. media* й *S. pikoviensis* вона трикутно-округла. Вищезазначені таксони також відрізняються між собою за кількістю шарів пластинчастої колоренхіми (у *S. crenata* та *S. media* 7–9 шарів, у *S. pikoviensis* 4–6). У клітинах основної безхлорофільної паренхіми черешків *S. media* та *S. pikoviensis* відмічені кристали оксалату кальцію, тоді як у *S. crenata* вони відсутні. Черешки *S. pikoviensis* також відрізняються від таких у попередніх видів меншою товщиною, відсутністю трихом і товщою покривною тканиною.

Деякі відокремлені положення займають морфологічно схожі види *S. ulmifolia* та *S. chamaedrifolia*. Зважаючи на подібну будову черешків та відсутність статистично достовірної різниці між більшістю морфометричних показників (табл. 2), можна припустити, що *S. ulmifolia* та *S. chamaedrifolia* за цими ознаками близькі між собою.

Висновки

У результаті проведених досліджень встановлено, що для діагностики досліджених видів роду *Spiraea* додатковими діагностичними ознаками можуть бути такі анатомічні особливості черешка листка: форма черешка на поперечному зрізі; наявність, локалізація та форма трихом; товщина кутикули на зовнішній стінці клітин епідерми черешка; кількість шарів клітин пластинчастої колоренхіми.

Виявлено такі відмінності у провідній системі черешків: наявність у середній частині черешка двох бічних провідних малих пучків у *S. hypericifolia* та *S. crenata*, як і в інших видів вони з'являються лише біля основи листової пластинки, а також включення оксалату кальцію навколо основного провідного пучка, найбільша кількість яких відмічена для черешків рослин *S. polonica* та *S. chamaedryfolia*.

Результати нашого дослідження показали, що морфологічно близькі види *S. ulmifolia* та *S. chamaedryfolia* за більшістю анатомічних ознак черешка (серпоподібна форма поперечного зрізу, товщина черешка, товщина абаксіальної епідерми, товщина зовнішньої стінки клітин адаксіальної епідерми) майже не відрізняються між собою, що дає підстави сумніватися у видовому статусі *S. ulmifolia*.

Подібними між собою за анатомічними ознаками (форма черешка на поперечному зрізі, кількість включень оксалату кальцію, кількість шарів колоренхіми, товщина адаксіальної епідерми, товщина зовнішніх стінок клітин адаксіальної та абаксіальної епідерми, відсутність трихом) виявилися також *S. litwinowii* та *S. pikoviensis*. Водночас такий морфологічно добре відокремлений вид, як *S. hypericifolia* значно відрізняється від усіх інших також за більшістю анатомічних показників. Наявність суттєвих відмінностей у структурі черешків близьких видів *S. polonica*, *S. media* та *S. pikoviensis* є одним з додаткових аргументів таксономічної відокремленості *S. polonica* від *S. media*.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Boniuk Z.G. *Tavolgy (Spiraea L.): monografia*, Kyiv: Vydavnycho-poligrafichny tsestr "Kyivsky universytet", 248 pp. [Бонюк З.Т. Таволги (*Spiraea L.*): монографія, Київ: Вид.-поліграф. центр "Київський університет", 2008, 248 с.]
- Deep morphology: Toward a renaissance of morphology in plant systematics*. Eds T.F. Stuessy, V. Mayer, E. Hörandl, Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K.-G., 2003, (Regnum Vegetabile, vol. 141), ix + 326 pp.
- Dobroczaeva D.M. *Spiraea L.* In: *Flora URSS*, Kyiv: Vydvo AN URSS, 1954, vol. 4, pp. 9–23. [Доброцаева Д.М. Род Таволга – *Spiraea L.* *Флора УРСР*, Київ: Вид-во АН УРСР, 1954, т. 4, с. 9–23].
- Esau K. *Anatomiya semennykh rasteniy*, Moscow: Mir, 1980, vol. 2, 558 pp. [Эсау К. *Анатомия семенных растений*, М.: Мир, 1980, т. 2, 558 с.]
- Faghir M.B., Mehrmanesh A., Attar F. Leaf and petiole anatomical characters of the genus *Alchemilla (Rosaceae)* in Iran and their use in numerical analysis. *J. Taxonomy and Biosystematics*, 2016, 8(28): 1–20.
- Fedoronchuk M.M. *Ukr. Bot. J.*, 1985, 42(1): 9–14. [Федорончук М.М. Порівняльно-анатомічна характеристика вузлів і черешків листків видів роду *Crataegus L.* *Укр. бот. журн.*, 1985, 42(1): 9–14].
- Gladkova V.N. *Spiraea L.* In: *Flora Vostochnoi Evropy (Flora Europae Orientalis)*, St. Petersburg: Mir i semia, 2001, vol. 10, pp. 319–326. [Гладкова В.Н. Род Спирея, таволга – *Spiraea L.* *Флора Восточной Европы*, СПб.: Мир и Семья, 2001, т. 10, с. 319–326].
- Lee J.-H., Kwon O.-W., Jang T.-S., Roh H.-S., Hong S.-P. The petiole anatomy of the genus *Spiraea L. (Rosaceae)* in Korea. *Korean J. Plant Taxonomy*, 2010, 40, 1: 16–26.
- Metcalf C.R., Chalk L. In: *Anatomy of dicotyledons*, Oxford: Clarendon Press, 1950, vol. 1, pp. 539–553.
- Zamani A., Attar F., Ghahreman A., Maroofi H. Anatomical studies of the genus *Pyrus L. (Rosaceae)* in Iran and its taxonomical implications. *Iran. J. Bot.* 2008, 14(2): 132–142.

Рекомендує до друку
І.В. Косаківська

Надійшла 21.09.2016

Белемєць Н.М.¹, Нужина Н.В.¹, Федорончук М.М.²
**Порівняльно-анатомічна характеристика черешків листків
аборигенних видів *Spiraea* (*Rosaceae*) флори України.**
Укр. бот. журн., 2017, 74(2): 189–194.

¹Ботанічний сад ім. акад. О.В. Фомина
ННЦ "Інститут біології"

Київського національного університету
імені Тараса Шевченка,
вул. Симона Петлюри, 1, Київ 01032, Україна

²Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна

Досліджена анатомічна будова черешків восьми видів роду *Spiraea*, з яких сім є видами природної флори України та *S. chamaedryfolia* є видом, що культивується. Встановлено, що для діагностики видів можна використовувати такі анатомічні ознаки, як: форма черешка на поперечному зрізі, наявність, локалізація та форма трихом, товщина кутикули на зовнішній клітинній стінці епідерми черешка, особливості будови провідної системи. Доведено, що морфологічно добре окреслені види *S. hypericifolia*, *S. crenata*, *S. chamaedryfolia* суттєво відрізняються також анатомічними особливостями структури черешка. Наявність відмінностей у внутрішній будові черешків близьких видів *S. media* та *S. polonica* є одним з додаткових аргументів їхньої таксономічної відокремленості, тоді як відсутність таких ознак у морфологічно близьких *S. ulmifolia* та *S. chamaedryfolia* дає підстави сумніватися у видовому статусі *S. ulmifolia*.

Ключові слова: *Spiraea*, черешок листка, анатомічні ознаки, морфометричні показники, систематика, флора України

Белемєць Н.М.¹, Нужина Н.В.¹, Федорончук Н.М.²
**Сравнительно-анатомическая характеристика черешков
листьев аборигенных видов *Spiraea* (*Rosaceae*) флоры
Украины.** Укр. бот. журн., 2017, 74(2): 189–194.

¹Ботанический сад им. акад. А.В. Фомина,
УНЦ "Институт биологии"

Киевского национального университета
имени Тараса Шевченко
ул. Симона Петлюры, 1, Киев 01032, Украина

²Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины
ул. Терещенковская, 2, Киев 01004, Украина

Изучено анатомическое строение черешков восьми видов рода *Spiraea*, из которых семь являются видами природной флоры Украины и один вид (*S. chamaedryfolia*) культивируется на территории страны. Установлено, что определенное значение для диагностики видов имеют такие анатомические особенности, как: форма черешка на поперечном сечении, наличие, локализация и форма трихом, толщина кутикулы на внешней клеточной стенке эпидермы черешка, особенности в строении проводящей системы. Доказано, что морфологически хорошо очерченные виды *S. hypericifolia*, *S. crenata* и *S. chamaedryfolia* существенно отличаются анатомическими особенностями структуры черешка. Наличие отличий в структуре черешков близких видов *S. media* и *S. polonica* является одним из дополнительных аргументов таксономической самостоятельности последнего, тогда как отсутствие таких признаков у морфологически близких *S. ulmifolia* и *S. chamaedryfolia* даёт основание сомневаться в видовом статусе *S. ulmifolia*.

Ключевые слова: *Spiraea*, черешок листа, анатомические признаки, морфометрические показатели, систематика, флора Украины



ПАМ'ЯТІ СТЕПАНА ІВАНОВИЧА КОВАЛЬЧУКА (02.09.1933 – 25.12.2016)



Пішов з життя дослідник природи Поділля, один із організаторів Національного природного парку "Подільські Товтри", Заслужений природоохоронець України, лауреат Хмельницької обласної премії імені Петра Бачинського, кандидат біологічних наук, доцент, старший науковий співробітник НПП "Подільські Товтри" Степан Іванович Ковальчук.

Степан Іванович народився 2 вересня 1933 р. у с. Солонка Пустомитівського р-ну Львівської обл. у родині службовців. Закінчив Львівський державний університет ім. Івана Франка (1956) за спеціальністю "Біологія". Трудову діяльність розпочав на Прикарпатській сільськогосподарській станції (1956–1958) молодшим науковим співробітником, згодом виконував обов'язки завідувача лабораторією ґрунтознавства та агрохімії (1958–1961). У 1961 р. закінчив аспірантуру при Всесоюзному науково-дослідному інституті цукрових буряків АН СРСР (м. Київ). Упродовж 1961–1994 рр. працював у Кам'янець-Подільському сільськогосподарському інституті, де пройшов усі ступені педагогічної ієрархії – від асистента до завідувача кафедрою ботаніки, фізіології та захисту рослин

(1988–1994). А з травня 1998 р. працював старшим науковим співробітником НПП "Подільські Товтри".

Для С.І. Ковальчука характерними були активна життєва позиція, громадський обов'язок та відповідальність за доручену справу. Він був головою Кам'янець-Подільського відділення Українського ботанічного товариства при АН УРСР (з 1967 р.), членом обласного Географічного товариства УРСР (1977–1994), керівником секції охорони рослинного світу міської організації Товариства охорони природи, районного комітету з охорони природи, Ради з охорони навколишнього середовища і раціонального використання природних ресурсів Хмельницької області, заступником голови координаційної Ради з вирішення питань організації Подільського національного природного парку (розпорядження Президента України від 1 квітня 1990 р. № 16), членом громадської організації "Товариства Подільських природодослідників та природолюбів".

За ініціативи та безпосередньої участі С.І. Ковальчука розроблялася й впроваджувалася екологічна програма Хмельницької області, Кам'янець-Подільського району і міста. Він стояв біля витоків створення природно-заповідного фонду як Придністровського регіону, так і Хмельницької області в цілому. За його пропозиціями в області створено понад 20 заказників загальнодержавного й місцевого значення площею понад 11,5 тис. га. Він не тільки підтримував ідею створення у Подільському регіоні національного природного парку, а й втілював її у життя, був ініціатором та організатором п'яти науково-екологічних експедицій з вивчення впливу господарської діяльності та моніторингу річок Дністровського басейну. Вивчаючи біорізноманіття заповідних об'єктів природи, він сформував для області список видів, які підлягають охороні та включені до "Червоної книги України" (1980, 1996).

С.І. Ковальчук був одним з активних організаторів регіональних наукових зібрань й безпосереднім учасником багатьох конференцій, з'їздів Ботанічного та Географічного товариств України. Він систематично проводив природоохоронну та екологічну пропаганду на сторінках засобів масової інформації.

Вчений є автором майже 100 наукових публікацій, у тому числі ілюстрованого нариса "Пам'ятки природи Хмельниччини" (1995). Саме ця праця здобула широку читацьку аудиторію. Він є також співавтором колективних праць "Природні цінності Національного природного парку "Подільські Товтри" (1999), "Водні багатства Хмельниччини" (2001), "Заповідна Чемеровеччина" (2016) та понад 200 науково-публіцистичних статей.

За активну природоохоронну діяльність С.І. Ковальчук став лауреатом Хмельницької обласної премії імені Петра Бачинського (2005), отримав почесне звання "Заслужений природоохоронець України" (2007), рішенням сесії Кам'янець-Подільської районної ради Хмельницької області він був нагороджений відзнакою Кам'янець-Подільської ради "За заслуги" (2007).

Світла пам'ять про Степана Івановича Ковальчука – талановитого вченого, організатора, заслуженого природоохоронця залишиться в серцях його колег, учнів та рідних.

Л.Г. ЛЮБІНСЬКА

СВІТЛИЙ ПАМ'ЯТІ ПОЛЬСЬКОГО БОТАНІКА ПРОФЕСОРА КАРОЛЯ ЛЯТОВСЬКОГО (1939–2017)



У перший місяць 2017 року з Польщі надійшла сумна звістка — обірвалося життя видатного польського ботаніка, вченого та педагога, широкого друга України, професора Університету імені Адама Міцкевича в Познані, почесного члена Українського ботанічного товариства, доктора габлітованого, професора Кароля Лятовського. Він відійшов у вічність раптово, у розквіті творчих сил, повний задумів та планів нових досліджень, експедицій, публікацій.

Наукова спадщина професора К. Лятовського багата та різноманітна. Він залишив оригінальні праці у різних галузях ботаніки: систематиці судинних рослин, морфології, анатомії, флористиці, фітосонології, історії науки. Це була яскрава особистість, інтелігентна, обдарована, ерудована, доброзичлива людина, цікавий співрозмовник, який завжди об'єднував навколо себе добірне товариство. Кароль Лятовський був одним із організаторів кафедри таксономії рослин Університету, виховав плеяду вчених, залучаючи їх ще зі студентських часів до вивчення й розвитку ботанічної науки.

Він залишиться у нашій пам'яті як близький друг українських ботаніків насамперед завдяки ширим та плідним контактам із широким колом наших колег, а також зі своїм особливим ставленням до

© В.В. ПРОТОПОПОВА, М.В. ШЕВЕРА, А.П. ІЛЬІНСЬКА, А.В. ЄНА, С.Л. МОСЯКІН, Б. ЯЦКОВ'ЯК, З. ЦЕЛЬКА, П. СКУДЛАЖ, В.К. ТОХТАРЬ, 2017

постаті видатного польського та українського натураліста — професора Йосипа (Юзефа) Пачоського, в увіковічнення пам'яті якого К. Лятовський зробив вагомий внесок, активно працюючи над виданням другого тому "Херсонської флори" та популяризуючи наукові праці вченого.

Кароль Лятовський народився 25 листопада 1939 р. у Варшаві. Закінчив відділення біології та наук про Землю Університету імені Адама Міцкевича в Познані (1959–1964), потім до 1974 р. працював на кафедрі фармацевтичної ботаніки Медичної академії в Познані, де під керівництвом проф. Тадеуша Коваля досліджував анатомічні особливості плодів видів родів *Anthriscus* Pers., *Chaerophyllum* L. та *Erysimum* L. У 1972 р. успішно захистив дисертацію на тему "Studia nad morfologią i anatomią owoców i nasion środkowoeuropejskich gatunków rodzaju *Erysimum* L.", за яку отримав науковий ступінь доктора фармацевтичних наук. З 1974 р. і до останнього часу працював на кафедрі таксономії рослин Університету імені Адама Міцкевича в Познані, де пройшов шлях від ад'юнкта до професора; працював директором Інституту біології навколишнього середовища (1996–1999), куратором Гербарію POZ (1976–1996), був почесним наставником наукового кола натуралістів університету, а також членом Ботанічної комісії Польської академії наук (1993–2014).

Основною діяльністю К. Лятовського була педагогічна, яка його повністю поглинала. Лекції, практичні заняття, а особливо польові практики професора відзначалися високофаховою викладацькою майстерністю. Впродовж багатьох років разом із студентами він здійснював ботанічні екскурсії в Україну, зокрема в Харків, Одесу, Херсон (див. фото, зроблене його учнем).

Студенти високо цінували його — не тільки поважали, а й широко любили. Під керівництвом професора К. Лятовського були захищені понад 100 магістерських праць та три кандидатські дисертації: Елжбети Габрих (E. Gabrych, "Flora pól uprawnych Pojezierza Krajeńskiego i Równiny Charzykowskiej", 1988), Збігнева Цельки (Z. Celka, "Flora roślin naczyniowych grodzisk Wielkopolski", 1996) та Петра Скудлажа (P. Szkudlarz, "Strukturalne zróżnicowanie



Професор К. Лятовський
на березі Чорного моря
(Одеса, 2006 р.).
Фото З. Цельки

owoców i nasion w rodzinie Ericaceae i Empetraceae", 1996).

У науковій роботі вченого важливе місце займали карпологічні дослідження. Він детально вивчив анатомію плодів і насінин євразійських видів роду *Lepidium* L., склав анатомо-карпологічні описи видів, виокремив діагностичні анатомічні та морфологічні ознаки плодів і насінин, запропонував ключі для визначення видів і підвидів за цими ознаками. За результатами свого дослідження виділив дві структурні групи плодів (середземноморську та азійсько-американську), які відповідають різним формотворчим географічним центрам роду, запропонував розділити рід *Lepidium* на три підроди: типовий, *Cardaria* та *Lepia*, що згодом частково було підтверджено результатами сучасних молекулярно-біологічних досліджень, а саме – виявлені три основні філетичні лінії розвитку. К. Лятовський уперше навів для флори України *L. pinnatifidum* Ledeb. У цілому, результати оригінального дослідження роду *Lepidium* поклав в основу опублікованої ним у 1982 р. монографії "Taksonomiczne studium karpologiczne eurazjatyckich gatunków rodzaju *Lepidium* L." Він також був автором опрацювання ряду родів для багатотомного флористичного видання "Flora Polski" (1985).

Вагомі внески К. Лятовський зробив у дослідження синантропної флористики, різні аспекти

якої викладені у його численних оригінальних публікаціях у співавторстві з колегами. Вони присвячені знахідкам нових для Польщі видів адвентивних рослин; екобіоморфології окремих таксонів в антропогенних місцезростаннях; історико-географічним аспектам щодо окремих видів адвентивних рослин; біології, хорології та екології сеgetальних рослин; флорі залізниць Польщі, Болгарії та Нідерландів, на підставі яких автор зробив загальнобіологічні висновки.

Усвідомлюючи важливість охорони природи, особливої уваги вчений надавав дослідженню рідкісних видів рослин, опублікувавши разом з колегами "Red list of vascular flora of Wielkopolska (Poland)" (2007), "Wykaz gatunków roślin naczyniowych dziko rosnących w Wielkopolsce" (2013).

Кароль Лятовський спільно з Богданом Яцков'яком був автором п'яти томів бібліографії "Rozmieszczenie, ekologia i biologia chwastów segetalnych" (1996, 2001, 2006, 2011, 2016), що вміщує всі польські праці в галузі досліджень польових бур'янів, опублікованих до 2015 р. Він написав також 562 енциклопедичних статті у "Słownik Botaniczny" (2003) та 123 – у "Leksykon popularnonaukowy. Botanika" (2005), опублікованих за редакцією Аліції та Єжи Швейковських. Загалом К. Лятовський є автором та співавтором близько 150 наукових праць.

Завдяки наполегливим зусиллям К. Лятовського побачила світ ґрунтовна праця – другий том "Херсонской флоры" (Пачоский, 2008), який разом із першим, опублікованим у 1914 р., цілісно віддзеркалюють доробок Йосипа Пачоського з дослідження флори своєрідного південного регіону України. Він здійснив також добірку публікацій Й. Пачоського та написав передмову до збірника "Rozważania o sieci powiązań w świecie roślin" (Paczoski, 2012), в який увійшли цікаві та актуальні донині роботи видатного натураліста, наприклад: "Ергени как граница европейской и азиатской растительности", "Rośliny synantropijne", "Dwie socjologie" тощо.

Науковий доробок професора Кароля Лятовського, його педагогічна та різнобічна громадська діяльність не залишилися непоміченими. Він був відзначений численними нагородами Польщі, а в Україні в 2006 р. обраний Почесним членом Українського ботанічного товариства.

Упродовж 22 років вчений виконував функції опікуна Наукового кола природників – організації студентської діяльності при відділі біології Університету імені Адама Міцкевича, за вагомих вне-

сок у розвиток якого він отримав титул Почесний Опікун. За понад 90-річну історію цієї організації тільки два опікуни були відзначені цим почесним титулом.

Професор К. Лятовський поза тим, що був видатним ботаніком, був надзвичайно доброю, високодуховною людиною. Щирий до інших, приятний до колег з Польщі та з-за кордону, але передусім люблячий студентів.

Польські та українські науковці збережуть добру пам'ять про Кароля Лятовського – натхненного вченого, талановитого педагога, широго та світлого Людину.

Requiescat in pace!

*В.В. ПРОТОПОПОВА, М.В. ШЕВЕРА,
А.П. ЛЬЇНСЬКА, А.В. ЄНА, С.Л. МОСЯКІН,
Б. ЯЦКОВ'ЯК, З. ЦЕЛЬКА, П. СКУДЛАЖ,
В.К. ТОХТАРЬ*



МАРІАН РАЦИБОРСЬКИЙ / MARIAN RACIBORSKI
(1863–1917)



24 березня минає 100 років від дня смерті видатного польського міколога та ботаніка, піонера охорони природи в Польщі Маріана Раціборського.

Народився він 16 вересня 1863 р. у с. Бжозова Опатівського повіту (південно-східна Польща). Його батько був учасником польського повстання 1863 р., а тому сім'я невдовзі після народження Маріана емігрувала до Швейцарії та лише згодом повернулася до Кракова. В 17 років, закінчивши реальну школу в Кракові, він записався вільним слухачем на медицину в Ягелонському університеті, оскільки не мав гімназійної освіти.

Ще в школі М. Раціборський виявив інтерес до ботаніки. Так, у віці 14 років він знайшов перший для Польщі локалітет *Elodea canadensis* Michx. Тому природно, що в університеті він став учнем відомого ботаніка і міксоміцетолога професора Юзефа Ростафінського, а після закінчення навчання працював його асистентом на кафедрі ботаніки. Молодий науковець відзначався винятковою працьовитістю і в 29 років вже мав близько 40 наукових публікацій про слизовики, гриби, водорості, печіночники та вищі рослини різних регіонів Польщі. З доробку цього періоду особливою ґрунтовністю відзначаються роботи в галузі палеоботаніки, зокрема, присвячені флорі та систематиці викопних папоротей.

Саме за ці праці М. Раціборський в 1892 р. отримав стипендію для стажування за кордоном, де провів чотири роки, працюючи в наукових установах різних міст Німеччини. В 1896 р. як знаний спеціаліст-птеридолог отримав річний контракт для опрацювання папоротей о. Ява. За час перебування в Індонезії (тодішня Голландська Ост-Індія) М. Раціборський зібрав вели-

чезну колекцію місцевих грибів та рослин, яка зберігається у *Herbarium Bogoriense* (BO) та *Herbarium Universitatis Jagellonicae Cracoviensis* (KRA). На її основі вчений описав десятки нових для науки видів та надвидових таксонів з різних систематичних груп.

Після повернення з о. Яви в 1900 р. викладав ботаніку у Вищій рільничій школі в Дублянках поблизу Львова (тепер Львівський національний аграрний університет).

У 1904 р. він був обраний головою Польського товариства природознавців імені Коперника. Завдяки його зусиллям у 1907 р. при Львівському університеті був створений Біолого-ботанічний інститут. У 1909 р., отримавши посаду професора, переїхав до Львова.

На дублянсько-львівський період припадає найактивніша діяльність М. Раціборського як дослідника флори та мікобіоти України. Зі своїми учнями А. Врублевським, А. Водзічко, К. Руппертом, З. Хмелевським він опублікував низку піонерних робіт, присвячених видовому складу грибів Галичини, Карпат, Поділля та Буковини. 1910 року М. Раціборський переїхав до Кракова, де заснував Інститут ботаніки при кафедрі ботаніки. Того ж року став дійсним професором Ягелонського університету. У 1912 р. він обійняв посаду директора Ботанічного саду в Кракові.

Професор М. Раціборський був одним із піонерів справи охорони природи, активно пропагував ідеї природоохоронного руху, наголошуючи на важливості розбудови мережі природничо-краєзнавчих музеїв.

Вчений залишив по собі пам'ять як про дослідника, дбайливого та вимогливого педагога й вчителя, людини високої особистої культури. Один з його перших учнів, видатний ботанік професор Владислав Шафер писав: "Маріан Раціборський був і залишається світлим і полум'яним образом у картині біологічних наук Польщі на переломі XIX і XX століть".

Література про вченого:

- Kołodziejczyk J. Marian Raciborski (1863–1917). *Ziemia*, 1927, 12(24): 480–481.
- Kusniar W. Marian Raciborski jako pionier ruchu polskiego ku ochronie przyrody. *Ochrona przyrody*, 1920, 1: 24–27.
- Morozewicz J., Rostański J., Ruppert K., Godlewski E., Szafer W. Maryan Raciborski. *Kosmos*, 1917, 42(1–4): 66–95.
- Mrowczyński B. *Dutur z rajskiego ogrodu*, Warszawa: Nasza Księgarnia, 1958, 278 pp.
- Szafer W. W dziesięciolecie śmierci Mariana Raciborskiego. *Kosmos*, 1927, 52: 203–219.

Ю.Я. ТИХОНЕНКО

Український ботанічний журнал, т. 74, № 2, 2017. Національна академія наук України. Інститут ботаніки ім. 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. 74, № 2, 2017. Национальная академия наук Украины. Институт ботаники им. 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 ім. М.Г. Холодного НАН України
(протокол № 5 від 26 квітня 2017 р.)

Реєстраційне свідоцтво серії КВ № 12179-1063ПР від 11.01.2007 р.

Редактор *О.В. Пилипенко*
Технічний редактор *О.Є. Бондаренко*
Комп'ютерна верстка *Д.С. Решетников*

Здано до друку 24.05.2017. Формат 84×108/16. Ум.-друк. арк. 9,0. Обл.-вид. арк. 11,5. Тираж 178 прим. Зам. №

Віддруковано ВД "Академперіодика" НАН України
вул. Терещенківська, 4, Київ 01004
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 544 від 27.07.2001



CONTENTS

General Issues, Reviews and Discussions

Aubert D. A simple parsimony-based approach to assess ancestor-descendant relationships 103

Plant Taxonomy, Geography and Floristics

Tsybalyuk Z.M., Bezusko L.G. Pollen morphology of representatives of the genus *Sambucus* (*Sambucaceae* / *Adoxaceae*) in the flora of Ukraine for spore-pollen analysis 122

Fungi and Fungi-like Organisms

Prydiuk M.P. Main trends of evolution of fruit bodies in agaricomycetes, with special reference to coprinoidization. 131

Vegetation Science, Ecology, Conservation

Shershova N.V. Lichen indication of air quality in Gostomel urban settlement of Kiev Region 148

Karpinets L.I., Lobachevska O.V., Sokhanchak R.R. Ecological structure of epigeic synusiae of mosses on rock dumps of Chervonograd industrial mining region 154

Kobiv Y., Prokopiv A., Nachychko V., Borsukevych L., Helesh M. Distribution and population status of rare plant species in the Marmarosh Mountains (Ukrainian Carpathians) 163

Mycological Records

Khodosovtsev A.Ye., Darmostuk V.V. New for Ukraine records of lichenicolous fungi. 177

Tykhonenko Yu.Ya., Sytschak N.N., Kagalo A.A., Orlov O.O. New records of *Uromyces erythronii* (*Pucciniales*) from Ukraine 184

Structural Botany

Belemets N.M., Nuzhyna N.V., Fedoronchuk M.M. Comparative anatomical characteristics of petiole of native species of the genus *Spiraea* (*Rosaceae*) in the flora of Ukraine 189

In Memoriam

Lyubinska L.G. In memory of Stepan I. Kovalchuk (02.09.1933–25.12.2016). 195

Protopopova V.V., Shevera M.V., Ilyinska A.P., Yena A.V., Mosyakin S.L., Jackowiak B., Celka Z., Szkudlarz P., Tokhtar V.K. In memory of Polish botanist, Professor Karol Latowski (1939–2017) . 197

Explorers of Plants and Fungi of Ukraine

Tykhonenko Yu.Ya. Marian Raciborski (1863–1917). 200