

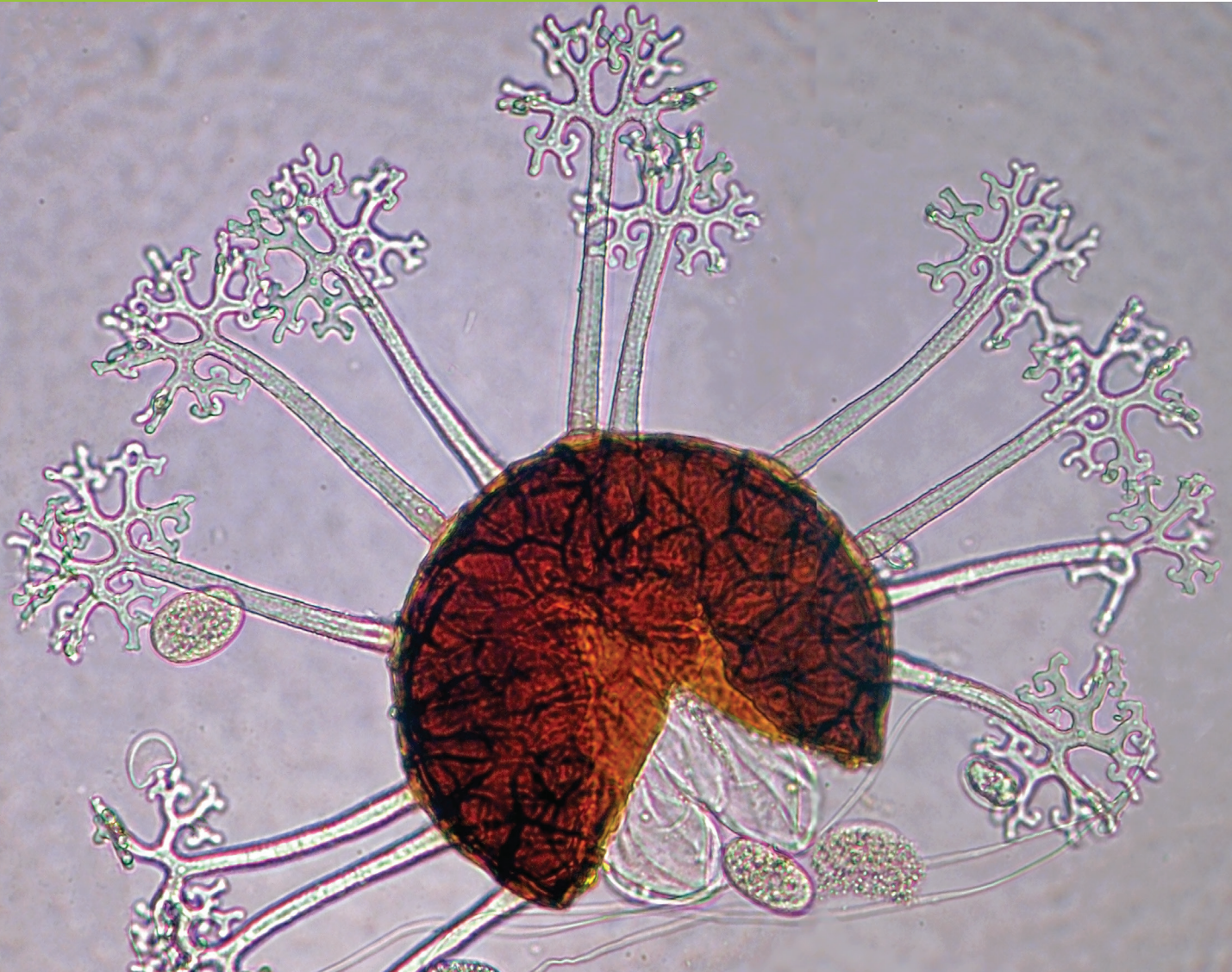


УКРАЇНСЬКИЙ БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ

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

UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL
An international journal for botany & mycology

2019 • 76 • 3



"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", "Систематика, флористика, географія рослин", "Гриби і грибоподібні організми", "Геоботаніка, екологія, охорона рослинного світу", "Червона книга України", "Флористичні знахідки", "Мікологічні знахідки", "Структурна ботаніка", "Фізіологія, біохімія, клітинна та молекулярна біологія рослин", "Гербарна справа", "Історія науки", "Хроніка", "Ювілейні дати", "Втрати науки", "Рецензії та новини літератури".

Статті друкуються українською, англійською та російською мовами

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", "Plant Taxonomy, Geography and Floristics", "Fungi and Fungi-like Organisms", "Vegetation Science, Ecology, Conservation", "Red Data Book of Ukraine", "Floristic Records", "Mycological Records", "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".

Publication languages: Ukrainian, English and Russian

РЕДАКЦІЙНА КОЛЕГІЯ

Головний редактор – Сергій Л. МОСЯКІН

Заступники головного редактора – Ганна В. БОЙКО,
Віра П. ГАЙОВА

Раїса І. БУРДА, Соломон П. ВАСЦЕР,

Філіп ВЕРЛООВ (Бельгія), Василь П. ГЕЛЮТА,

Зігмантас ГУДЖИНСКАС (Литва), Яків П. ДІДУХ,

Дмитро В. ДУБИНА, Олена К. ЗОЛОТАРЬОВА,

Сергій Я. КОНДРАТЮК, Єлізавета Л. КОРДЮМ,

Ірина А. КОРОТЧЕНКО, Ірина В. КОСАКІВСЬКА,

Кароль МАРГОЛЬД (Словаччина), Евіатар НЕВО (Ізраїль),

Віктор І. ПАРФЬОНОВ (Білорусь), Пітер РЕЙВЕН (США),

Марина М. СУХОМЛИН, Сусуму ТАКАМАЦУ (Японія),

Микола М. ФЕДОРОНЧУК, Олександр Є. ХОДОСОВЦЕВ,

Петро М. ЦАРЕНКО, Ілля І. ЧОРНЕЙ,

Мирослав В. ШЕВЕРА, Юрій Р. ШЕЛЯГ-СОСОНКО,

Наталія М. ШИЯН, Богдан ЯЦКОВЯК (Польща)

Відповідальний секретар Марія Д. АЛЕЙНІКОВА

EDITORIAL BOARD

Editor-in-Chief – Sergiy L. MOSYAKIN

Associate Editors – Ganna V. BOIKO
Vera P. HAYOVA

Raisa I. BURDA, Ilyia I. CHORNEY, Yakiv P. DIDUKH,

Dmytro V. DUBYNA, Mykola M. FEDORONCHUK,

Zigmantas GUDŽINSKAS (Lithuania), Vasyl P. HELUTA,

Bogdan JACKOWIAK (Poland), Olexander E. KHODOSOVTSSEV,

Sergei Y. KONDRATYUK, Elisaveta L. KORDYUM,

Iryna A. KOROTCHENKO, Iryna V. KOSAKIVSKA,

Karol MARHOLD (Slovakia), Eviatar NEVO (Israel),

Victor I. PARFENOV (Belarus), Peter RAVEN (USA),

Yuriy R. SHELYAG-SOSONKO, Myroslav V. SHEVERA,

Natalia M. SHYIAN, Maryna M. SUKHOMLYN,

Susumu TAKAMATSU (Japan), Petro M. TSARENKO,

Filip VERLOOVE (Belgium), Solomon P. WASSER,

Olena K. ZOLOTAREVA

Editorial Assistant – Mariya D. ALEINIKOVA

На першій сторінці обкладинки: *Erysiphe corylacearum* U. Braun & S. Takam. (*Erysiphales, Ascomycota*), хазмотецій з придатками. Фото Василя Гелюти

Front page: *Erysiphe corylacearum* U. Braun & S. Takam. (*Erysiphales, Ascomycota*), chasmothecium with appendages. Photo by Vasyl Heluta

Редакція "Українського ботанічного журналу"
✉ Інститут ботаніки НАН України
вул. Терещенківська 2, Київ 01004, Україна

(044) 235-41-82
secretary_ubzh@ukr.net
<https://ukrbotj.co.ua>

УКРАЇНСЬКИЙ 2019 • 76 • 3 БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL

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

З М І С Т

Систематика, флористика, географія рослин

Красняк О.І., Федорончук М.М. Ознаки будови епідерми пластинки листка в таксономії видів та родів триби *Bromeeae (Poaceae)* флори України 189

Гриби і грибоподібні організми

Макаренко Я.М. Гриби порядків *Agaricales*, *Boletales* і *Russulales* басейну річки Псел 211

Геоботаніка, екологія, охорона рослинного світу

Дубина Д.В., Еннан А.А.-А., Дзюба Т.П., Вакаренко Л.П., Шихалеева Г.М. Нові синтаксони степової рослинності Кюльницького лиману (Одеська обл., Україна) 220

Червона книга України

Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В., Мойсієнко І.І., Захарова М.Я., Деркач О.М. *Fulgensia desertorum (Teloschistales, Ascomycota)* та інші вразливі види лишайників в угрупованні *Toninio-Psoretum decipientis* 236

Юречко Р.Ю. Сучасний стан популяції *Cochlearia pyrenaica (Brassicaceae)* у Національному природному парку "Північне Поділля" 243

Мікологічні знахідки

Гелюта В.П., Макаренко Н.В., Аль-Маалі Г.А. Перші знахідки *Erysiphe corylacearum (Erysiphales, Ascomycota)* на *Corylus avellana* в Україні 252

Фізіологія, біохімія, клітинна та молекулярна біологія рослин

Косаківська І.В., Войтенко Л.В., Васюк В.А., Щербатюк М.М., Романенко К.О., Бабенко Л.М. Гормональний комплекс гаметофітів папороті *Dryopteris filix-mas (Dryopteridaceae)* в культурі *in vitro* 260

Ювілейні дати

Шиян Н.М., Мосякін С.Л. Світовий знавець *Cruciferae / Brassicaceae* (до 80-річного ювілею Ісана Аль-Шехбаза) . . . 270
Шевера М.В., Протопопова В.В., Оптасюк О.М. Педагогу та вченому Людмилі Григорівні Любінській – 60 274

CONTENTS

Plant Taxonomy, Geography and Floristics

- Krasnyak O.I., Fedoronchuk M.M. Foliar epidermal characters in taxonomy of genera and species of the tribe *Bromeae* (*Poaceae*) in the flora of Ukraine. 189

Fungi and Fungi-like Organisms

- Makarenko Y.M. Fungi of the orders *Agaricales*, *Boletales*, and *Russulales* in the Psel River basin 211

Vegetation Science, Ecology, Conservation

- Dubyna D.V., Ennan A.A.-A., Dziuba T.P., Vakarenko L.P., Shykhaleyeva G.M. New syntaxa of steppe vegetation of the Kuialnyk Estuary (Odesa Region, Ukraine) 220

Red Data Book of Ukraine

- Khodosovtsev A.Ye., Darmostuk V.V., Moysiienko I.I., Zakharova M.Ya., Derkach O.M. *Fulgensia desertorum* (*Teloschistales*, *Ascomycota*) and other rare species in the association *Toninio-Psoretum decipientis* 236

- Yurechko R.Y. Current state of the population of *Cochlearia pyrenaica* (*Brassicaceae*) in Northern Podillya National Nature Park 243

Mycological Records

- Heluta V.P., Makarenko N.V., Al-Maali G.A. First records of *Erysiphe corylacearum* (*Erysiphales*, *Ascomycota*) on *Corylus avellana* in Ukraine 252

Plant Physiology, Biochemistry, Cell Biology and Molecular Biology

- Kosakivska I.V., Romanenko K.O., Voytenko L.V., Vasyuk V.A., Shcherbatiuk M.M., Babenko L.M. Hormonal complex of gametophytes of *Dryopteris filix-mas* (*Dryopteridaceae*) in *in vitro* culture 260

Anniversary Dates

- Shyian N.M., Mosyakin S.L. The world expert in *Cruciferae* / *Brassicaceae* (the 80th anniversary of Ihsan Al-Shehbaz). . . . 270

- Shevera M.V., Protopopova V.V., Optasyuk O.M. Lecturer and scientist Ludmila Lyubinska (on the 60th anniversary of her birth) 274



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj76.03.189>

Ознаки будови епідерми пластинки листка в таксономії видів та родів триби *Bromeae* (*Poaceae*) флори України

Олена І. КРАСНЯК, Микола М. ФЕДОРОНЧУК

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

Krasniak O.I., Fedoronchuk M.M. 2019. **Foliar epidermal characters in taxonomy of genera and species of the tribe *Bromeae* (*Poaceae*) in the flora of Ukraine.** *Ukrainian Botanical Journal*, 76(3): 189–210.

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

Abstract. The leaf blade epidermis of 20 taxa of *Bromus* s. l. (sections *Genea*, *Bromus*, *Bromopsis* and *Ceratochloa*; tribe *Bromeae*) occurring in Ukraine were studied using SEM. The aim of the study was assessment of the taxonomic value of micromorphological characters and resolving some taxonomical and phylogenetical issues in the group. The main epidermal characters of leaf blades were shape, size and distribution of long cells, silica cells, crown cells, prickles, macrohairs, and cells of stomatal complexes, as well as cell wall shape, for some of them. Almost all mentioned types of cells occur on both abaxial and adaxial surfaces. The results show that crown cells were not observed in species of sect. *Ceratochloa* and in species *B. erectus*, *B. benekenii*, *B. ramosus*; prickles were not found in species of sect. *Genea* and some species of sect. *Bromopsis*. By some micromorphological characters (crown cells, prickles, and length of long cells), species of sect. *Bromopsis* can be subdivided into two groups. The first group consists of *Bromus erectus*, *B. benekenii*, and *B. ramosus*, the second one, of *B. riparius*, *B. cappadocicus* (incl. *Bromopsis heterophylla*, *B. calcarea*, *B. pseudocappadocica*, *B. cimmerica*), and the hybrid known as *Bromopsis* × *taurica* (nom. illeg.). *Bromus inermis* have intermediate characters. Other micromorphological features (long cells, silica cells, macrohairs and cells of stomatal complexes) in the remaining taxa were common, their variability was high. It has been found that all studied characters of the leaf blade epidermis are not specifically useful for resolution of the main taxonomic issues within tribe *Bromeae*. According to the conducted analysis of micromorphological features, the genus *Bromus* s. l. in the flora of Ukraine comprises four section-rank taxa: sect. *Bromus*, sect. *Genea* (= genus *Anisantha*), sect. *Bromopsis*, and sect. *Ceratochloa*.

Keywords: *Anisantha*, *Bromeae*, *Bromopsis*, *Bromus*, *Ceratochloa*, epidermis, micromorphology, *Poaceae*, SEM, taxonomy

Supplementary Material. Electronic Supplement (Table E1, p. e1) is available in the online version of this article at: <https://ukr.botj.co.ua/archive/76/3/189>

Submitted 30 January 2019. Published 11 July 2019

Красняк О.І., Федорончук М.М. 2019. **Ознаки будови епідерми пластинки листка в таксономії видів та родів триби *Bromeae* (*Poaceae*) флори України.** *Український ботанічний журнал*, 2019, 76(3): 189–210.

Резюме. З використанням сканувального електронного мікроскопа (СЕМ) досліджена епідерма пластинки листка 20 таксонів секцій *Bromus*, *Bromopsis*, *Ceratochloa* та *Genea* роду *Bromus* триби *Bromeae*, що трапляються в Україні, для оцінки таксономічного значення мікроморфологічних ознак та спроби вирішення деяких таксономічних проблем. Основні досліджені ознаки: розміщення та форма довгих, скрем'янелих та склепінчастих клітин, шипиків, трихом та клітин продихового апарата. Майже всі згадані типи клітин виявлені на абаксальній та адаксальній поверхнях листка. У секції *Ceratochloa* й у видів *Bromus erectus*, *B. benekenii*, *B. ramosus* не виявлено склепінчастих клітин, шипики не були знайдені в секції *Genea* й у деяких видів секції *Bromopsis*. За деякими мікроморфологічними ознаками склепінчастих, довгих клітин та шипиків види секції *Bromopsis* можна розділити на дві групи: до першої входять *B. erectus*, *B. benekenii*, *B. ramosus*, до другої – *B. riparius*, *B. cappadocicus* (incl. *Bromopsis heterophylla*, *B. calcarea*, *B. pseudocappadocica*, *B. cimmerica*) і гібрид, відомий як "*Bromopsis* × *taurica*" (nom. illeg.). Проміжне положення займає *Bromus inermis*. Інші мікроморфологічні ознаки є спільними для більшості таксонів. Тобто, досліджені ознаки епідерми пластинки листка переважно не є значущими для вирішення основних таксономічних проблем у трибі *Bromeae*.

Ключові слова: епідерма, мікроморфологія, СЕМ, таксономія, *Anisantha*, *Bromeae*, *Bromopsis*, *Bromus*, *Ceratochloa*, *Poaceae*

© 2019 O.I. Krasniak, M.M. Fedoronchuk. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited

Вступ

Триба *Bromeae* Dumort. (*Poaceae*) протягом тривалого часу, від її першоопису до сучасності, зазнавала різноманітних таксономічних перебудов, й за різними тлумаченнями монографів мала різне видове й родове наповнення. Характерними для триби морфологічними ознаками є замкнені майже по всій довжині піхви листків, волотеподібні (іноді китицеподібні) суцвіття, а також переважно двозубчасті на верхівці нижні квіткові луски (Garcke, 1972; Tzvelev, 1976; Sljussarenko, 1977; Smith, 1985; Pavlick, Anderton, 2007). У світовій флорі три-ба налічує до 400 видів (Pavlick, Anderton, 2007) й за різних підходів до інтерпретації обсягу надвидових груп від одного роду *Bromus* L. у широкому розумінні (Stebbins, 1981; Smith, 1985; Saarela et al., 2014) до семи родів у вузькому розумінні (Tzvelev, 1976, 2006; Shaw, Montgomery, 2011; Weber, Wittmann, 2011). У межах *Bromus* s. l. виділяють низку таксонів рангу секції та/або підроду (Stebbins, 1981; Smith, 1985; Saarela et al., 2014). Окресленість як родів у вузькому розумінні, так і підродів і секцій роду *Bromus* s. l. є однаковою для кожної з груп незалежно від рангу. Розмежування таксонів надвидового рівня ґрунтується головним чином на морфологічних ознаках будови колосків, колоскових лусок й біологічних особливостях (одно-, дво- чи багаторічні рослини).

У монографії "Злаки України" триба *Bromeae* представлена 18 видами, які входять до складу трьох родів: *Anisantha* K.Koch, *Bromopsis* (Dumort.) Fourg., *Bromus* s. str. (Sljussarenko, 1977). У номенклатурному зведенні для території України (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999) триба включає 27 видів з чотирьох родів: *Bromus* s. str. (= *Bromus* s. l. subgen. *Bromus* = *Bromus* sect. *Bromus*), *Anisantha* (= *Bromus* subgen. *Stenobromus* (Griseb.) Hack. = *Bromus* sect. *Genea* Dumort.), *Bromopsis* (= *Bromus* subgen. *Festucaria* Roth = *Bromus* sect. *Bromopsis* Dumort.), *Ceratochloa* DC. & P. Beauv. (= *Bromus* subgen. *Ceratochloa* (DC. & P. Beauv.) Hack. = *Bromus* sect. *Ceratochloa* (DC. & P. Beauv.) Griseb.). Найчастіше надвидовим групам надають ранг секцій (Bor, 1970; Scholz, 1981; Smith, 1985; Matthei, 1986; Sales, 1993; Petrova, Kožuharov, Ehrendorfer, 1997; Saarela et al., 2007, 2014), рідше – роду (Tzvelev, 1976, 2006; Sljussarenko, 1977; Shaw, Montgomery, 2011; Weber, Wittmann, 2011).

У цій статті ми розглядаємо рід *Bromus* у широкому розумінні; на правах секцій до нього включаємо групи, що виділялися як роди *Bromus* s. str., *Bromopsis*, *Anisantha* й *Ceratochloa*, що узгоджується з сучасною системою триби *Bromeae* (Saarela et al., 2007).

Деякі з наведених для флори України видів мають сумнівний видовий статус й невизначене систематичне положення, їх часто зводять у синоніми або знижують їхній таксономічний ранг до рівня підвиду чи навіть різновиду. Найскладнішою у таксономічному відношенні є секція *Bromopsis*. У її складі у флорі України була описана низка критичних видів, які їхній автор та деякі інші дослідники розглядали у межах роду *Bromopsis*: *B. calcarea* Klokov, *B. cimmerica* Klokov, *B. glabrata* Klokov, *B. pseudocappadocica* Klokov, *B. ×taurica* Sljuss. (див. нижче) і *B. heterophylla* (Klokov) Holub (= *Zerna heterophylla* Klokov) (Klokov, 1977). Перші п'ять видів на сьогодні не мають відповідних комбінацій у роді *Bromus* (див. таблицю). "Клоківські" види, на думку деяких авторів, замішують на території Кримського п-ова *Bromopsis cappadocica* (Boiss. & Balansa) Holub і *Bromopsis riparia* (Rehmann) Holub. Для степової зони України М.В. Клоков наводить *Bromopsis riparia* й *B. heterophylla*, з яких останній заміщує *Bromopsis cappadocica* у Північному Причорномор'ї. Л.П. Слюсаренко (Sljussarenko, 1977) описала з Криму ймовірно ендемічний таксон під незаконною назвою *Bromopsis ×taurica* (nom. illeg., детальніша номенклатурна інформація та нова назва у роді *Bromus* будуть наведені в окремій статті, яка вже подана до публікації), який вона вважала гібридом від схрещування *Bromopsis riparia* і *B. cappadocica*. Зазначені таксони за сукупністю своїх морфологічних ознак є надзвичайно подібними (Klokov, 1950a, b, 1977; Sljussarenko, 1977).

На внутрішньогрупову таксономічну диференціацію у секції / роді *Bromopsis* також існують різні погляди. Відповідно до деяких систем, вони можуть містити у своєму складі таксони надвидового рангу: секції за вузького розуміння родів (Tzvelev, 2006) й ряди (Vvedensky et al., 1934). Різні підходи до виділення цих таксонів базуються на відмінностях в оцінці таксономічної значущості ознак. Секція *Bromus* має подібні проблеми у таксонів надвидового рівня (Введенский, 1934; Bor, 1970; Tzvelev, 1976, 2006). Секція *Ceratochloa* у флорі України представлена двома видами,

занесеними з Північної й Південної Америки відповідно: *B. carinatus* та *B. catharticus* (Mosyakin, 1990, 1991). У межах первинного ареалу види цієї секції є морфологічно мінливими, що відображено в різноманітті таксономічних побудов (Matthei, 1986; Peterson, Planchuelo, 1988; Gutiérrez, Pensiero, 1998; Planchuelo, Peterson, 2000; Massa et al., 2011). На території України обидва види мають добре виражені діагностичні ознаки, за якими їх легко можна визначити як серед інших представників триби, так і відрізнити один від одного. Види секції *Genea* у флорі України також характеризуються діагностичними ознаками, за якими можна надійно їх визначити (Sljussarenko, 1977), а сама група добре окреслена.

У цій статті наведені результати дослідження ультраструктури епідерми листової пластинки, особливості якої, згідно з літературними даними, часто є важливими при внесенні певних таксономічних коректив на підвидовому, видовому й надвидовому рівнях у різних групах квіткових рослин, зокрема й злаків (Metcalf, 1960; Webb, Almeida, 1990; Terrell et al., 2001; Reimer, Cota-Sánchez, 2007; Meng, Mao, 2013; Doğan et al., 2015; Mashau et al., 2015). З метою визначення рангу кількох критичних видів нами раніше вже здійснювалися дослідження мікроморфологічних ознак (Krasniak, 2011, 2012). У межах нашої роботи ці ознаки були проаналізовані в контексті з'ясування їхнього таксономічного значення для триби *Bromeae* в цілому, а також можливості підтвердження деяких припущень щодо спорідненості певних таксонів.

Матеріали та методи

Для дослідження ультраструктури поверхні листків видів триби *Bromeae* флори України було обрано середню частину листової пластинки другого зверху листка генеративного пагона (та вегетативного, якщо листки на обох типах пагонів морфологічно різні). Воскові відклади з поверхні епідерми відмивали шляхом витримування фрагментів листової пластинки у ксилолі протягом однієї–кількох діб, після чого матеріал наклеювали на столики та напилували тонким шаром золота. У ході дослідження використовували електронний сканувальний мікроскоп JEOL JSM-35C. Основна увага була приділена таким ознакам, як форма кристалів епікутикулярного воску, тип і форма клітин, форма

антиклинальних стінок довгих і скрем'янілих клітин, особливості розміщення клітин певного типу в структурі епідерми. Опис ультраструктури поверхні проводили з використанням термінології, запозиченої із праць, присвячених вивченню епідерми листків, зокрема злакових (Metcalf, 1960; Ellis, 1979; Barthlott, Frölich, 1983; Palmer, Tucker, 1983; Ivessalo-Pfäffli, 1995; Acedo, Llamas, 2001; Yousaf et al., 2008; Ortúñez, de la Fuente, 2010; Doğan et al., 2015). *Клітини*: довгі або основні (long cells); скрем'янілі (silica cells); склепінчасті (crown cells, hooks, crochets); шипики (prickles); довгі одноклітинні трихоми (macrohairs, macrotrichomes); *форма антиклинальних стінок клітин*: пряма (straight); звивиста (sinuous, undulate); *відклади кристалів воску*: у формі пластиночок (platelets), розеткоподібні скупчення пластиночок (rosettes of platelets). Рослинний матеріал був відібраний з різних локалітетів під час експедиційних виїздів та в гербарних установах (KW, CWU, LWS). Дослідження ультраструктури поверхні епідерми пластинки листка проводилося на 2–9 зразках для кожного виду. Перелік опрацьованих таксонів поданий в табл. 1.

Ознаки критичних видів, які були описані М.В. Клоковим з півдня України та Криму (*Bromopsis calcarea*, *B. cimmerica*, *B. heterophylla*, *B. glabrata*, *B. pseudocappadocica*), а також споріднених з ними таксонів (*Bromus cappadocicus* та *B. riparius*), фактично утворюють неперервний варіаційний ряд. З цієї причини точна їхня морфологічна ідентифікація майже неможлива, й визначення звичайно проводять до рівня виду в широкому розумінні: *Bromus cappadocicus* s. l. і *B. riparius* s. l. Згідно з протоколом, лише *Bromopsis glabrata* має надійну діагностичну ознаку – голі листові пластинки. За цією ознакою ми поділили сукупність зразків *Bromus cappadocicus* s. l. і *B. riparius* s. l. на гололисткові й опушенолисткові форми з метою оцінки таксономічної значущості цієї ознаки.

Результати

Рід *Bromus* s. l.

Секція *Bromus*

Bromus squarrosus

Листкові пластинки (л. пл.) амфістоматичні, на обох поверхнях ребристі. Кристали воску – пластиночки. Абаксіальна (Абакс.) поверхня. На кілі довгі клітини (кл.) (27,64–102,63 мкм) мають

Таблиця. 1. Таксони з роду *Bromus*, представники яких були досліджені методом СЕМ, та їхні відповідні назви за Mosyakin & Fedoronchuk (1999)

Table 1. Taxa of the genus *Bromus* studied under SEM and their names according to Mosyakin & Fedoronchuk (1999)

Назва таксону в роді <i>Bromus</i>	Назва таксону за Mosyakin, Fedoronchuk (1999)
Sectio <i>Bromus</i>	Genus <i>Bromus</i> s. str.
<i>B. secalinus</i> L.	<i>B. secalinus</i> L.
<i>B. arvensis</i> L.	<i>B. arvensis</i> L.
<i>B. japonicus</i> Thunb. ex Houtt.	<i>B. japonicus</i> Thunb. ex Houtt.
<i>B. japonicus</i> var. <i>velutinus</i> (W.D.J.Koch) Asch. & Graebn.	<i>B. japonicus</i> var. <i>velutinus</i> (W.D.J.Koch) Asch. & Graebn.
<i>B. squarrosus</i> L.	<i>B. squarrosus</i> L.
<i>B. squarrosus</i> var. <i>villosus</i> Roth (syn. <i>B. wolgensis</i> Fisch. ex Jacq.f.)	<i>B. squarrosus</i> var. <i>villosus</i> Roth (syn. <i>B. wolgensis</i> Fisch. ex Jacq.f.)
<i>B. commutatus</i> Schrad.	<i>B. commutatus</i> Schrad.
<i>B. hordeaceus</i> L.	<i>B. hordeaceus</i> L.
<i>B. scoparius</i> L.	<i>B. scoparius</i> L.
Sectio <i>Genea</i> Dumort.	Genus <i>Anisantha</i> K.Koch
<i>Bromus tectorum</i> L.	<i>A. tectorum</i> (L.) Nevski
<i>B. sterilis</i> L.	<i>A. sterilis</i> (L.) Nevski
<i>B. madritensis</i> L.	<i>A. madritensis</i> (L.) Nevski
<i>B. diandrus</i> Roth	<i>A. diandra</i> (Roth) Tutin
Sectio <i>Bromopsis</i> Dumort.	Genus <i>Bromopsis</i> (Dumort.) Fourr.
<i>Bromus benekenii</i> (Lange) Trimen	<i>B. benekenii</i> (Lange) Holub
<i>B. ramosus</i> Huds.	<i>B. ramosa</i> (Huds.) Holub
<i>B. erectus</i> Huds.	<i>B. erecta</i> (Huds.) Fourr.
<i>B. inermis</i> Leyss.	<i>B. inermis</i> (Leyss.) Holub
<i>B. riparius</i> Rehmman	<i>B. riparia</i> (Rehmann) Holub
<i>B. cappadocicus</i> Boiss. & Balansa	<i>B. cappadocica</i> (Boiss. & Balansa) Holub
відповідної комбінації немає	<i>B. calcarea</i> Klokov
відповідної комбінації немає	<i>B. cimmerica</i> Klokov
відповідної комбінації немає	<i>B. heterophylla</i> (Klokov) Holub
відповідної комбінації немає	<i>B. glabrata</i> Klokov
відповідної комбінації немає	<i>B. pseudocappadocica</i> Klokov
відповідної назви немає	<i>B. × taurica</i> Sljuss.
Sectio <i>Ceratochloa</i> (DC. & P.Beauv.) Griseb.	Genus <i>Ceratochloa</i> DC. & P.Beauv.
<i>Bromus carinatus</i> Hook. & Arn.	<i>C. carinata</i> (Hook. & Arn.) Tutin
<i>B. catharticus</i> Vahl	<i>C. cathartica</i> (Vahl) Herter

прямі антиклинальні (антикл.) стінки; скрем'янілі кл. (11,83–32,67 мкм) із прямими або дещо звивистими антикл. стінками, розміщені в 7, 8 ланцюжках, прямокутні та еліптичні; склепінчасті кл. (15,07–19,63 мкм) розміщені поодинокі або у 3 ланцюжках; шипики не виявлені; наявні довгі трихоми при основі кіля. На поверхні бічних ребер довгі кл. (18,32–104,55 мкм) мають прямі антикл. стінки; скрем'янілі кл. (11,40–25,65 мкм) із прямими й звивистими антикл. стінками, розміщені в 2–3 чи 5–8 ланцюжках, прямокутні,

рідко квадратні; склепінчасті кл. (16,21–18,72 мкм) у (0)1–2 ланцюжках, рідко; шипики не виявлені; довгі трихоми численні по всій поверхні. Адаксіальна (Адакс.) поверхня: довгі кл. (52,82–130,65 мкм) із прямими антикл. стінками; скрем'янілі кл. (19,93–51,51 мкм) мають прямі або дещо звивисті антикл. стінки, розміщені на ребрах в 1–4 ланцюжках, прямокутні; склепінчасті кл. не виявлені; шипики поодинокі; трихоми різної довжини, численні; вздовж краю л. п. розташовані шипики, що утворюють один ланцюжок.

Досліджені зразки: 1. Запорізька обл., Мелітопольський р-н, 1 км від с. Нове на пд. схід, степовий схил до р. Ташенак, 31.05.2009. Зібр. Красняк О.І. (KW000134844). 2. Запорізька обл., Мелітопольський р-н, околиці с. Богатир, берег Молочного лиману, на степових схилах, 31.05.2009. Зібр. Красняк О.І. (KW000134888). 3. АР Крим, гірський масив Карадаг, східний схил хребта Беш-Таш, на кам'янистих осипах, 03.06.2009. Зібр. Красняк О.І. (KW000134872, KW000134891).

Bromus squarrosus var. *villosus* (syn. *Bromus wolgensis*)

Л. пл. амфістоматичні, на обох поверхнях ребристі. Кристали воску – пластиночки. Абакс. поверхня. На кілі довгі кл. (17,79–78,13 мкм) мають звивисті антикл. стінки; скрем'янілі кл. (10,29–22,07 мкм) із прямими антикл. стінками, розміщені в 5, 7, 8 ланцюжках, прямокутні, еліптичні, квадратні, округлі, поперечно-еліптичні (тут і далі так названо еліптичні кл., орієнтовані перпендикулярно до поздовжньої осі листка) та напівмісяцеві; склепінчасті кл. (13,78–22,89 мкм) у 4–7 ланцюжках, часто; шипики не виявлені; наявні довгі трихоми при основі кіля. На поверхні бічних ребер довгі кл. (21,6–103,12 мкм) мають прямі й звивисті антикл. стінки; скрем'янілі кл. (10,54–32,58 мкм) із прямими й звивистими антикл. стінками, розміщені в 1–6 ланцюжках, прямокутні, еліптичні, округлі й квадратні; склепінчасті кл. (13,83–22,71 мкм) у 1–4 ланцюжках; шипиків немає або поодинокі; довгі трихоми розсіяні по всій поверхні або лише у міжреберних зонах. Адакс. поверхня: довгі кл. (33,69–244,75 мкм) із прямими антикл. стінками; скрем'янілі кл. (15,11–32,11 мкм) із прямими й звивистими антикл. стінками, розміщені на ребрах в 1–5 ланцюжках, прямокутні, еліптичні; склепінчасті кл. (17,19 мкм) не виявлені, рідше поодинокі, або у 1–2 ланцюжках; шипики

не виявлені або поодинокі, утворюють один ланцюжок. Трихоми різної довжини, рясні. Вздовж краю л. пл. знаходяться шипики, що утворюють один ланцюжок.

Досліджені зразки: 1. АР Крим, Ялтинський р-н, смт Нікіта, вздовж дороги, 09.06.2009. Зібр. Красняк О.І. (KW000134890). 2. Окол. Миколаєва (Україна), "Солоница, на Рогу, по степи кое-где (по склонам обильно, но экземпляры мельче, 02.06.1929" (Копія етикетки з гербарію, зібраного П. Опперманом, KW s. n.). 3. Запорізька обл., окол. с. Богатир, степові схили до Молочного лиману, 31.05.2009. Зібр. Красняк О.І. (KW000134853).

Bromus japonicus

Л. пл. амфістоматичні, на обох поверхнях ребристі. Кристали воску – пластиночки. Абакс. поверхня. На кілі довгі кл. (14,62–113,32 мкм) мають прямі антикл. стінки; скрем'янілі кл. (5,9–33,79 мкм) також мають прямі антикл. стінки, розміщені в 6–8 ланцюжках, прямокутні, еліптичні, квадратні, напівокруглі; склепінчасті кл. (16,7–18,92 мкм) не виявлені чи поодинокі, або утворюють 1–2 ланцюжки; шипики не виявлені; при основі кіля довгі трихоми. На поверхні бічних ребер довгі кл. (7,55–141,31 мкм) мають прямі й звивисті антикл. стінки; скрем'янілі кл. (10,86–36,62 мкм) з прямими й звивистими антикл. стінками, трапляються нечасто, розміщені в 2–6(8) ланцюжках, прямокутні, еліптичні, квадратні; склепінчасті кл. (15,48–18,57 мкм) поодинокі або утворюють до 4–5 ланцюжків; шипиків немає або є поодинокі; довгі трихоми трапляються рівномірно по всій поверхні або переважно у міжреберних зонах. Адакс. поверхня: довгі кл. (16,23–136,2 мкм) із прямими антикл. стінками; скрем'янілі кл. (18,2–68,89 мкм) мають прямі й звивисті антикл. стінки, розміщені в 1–5 ланцюжках, прямокутні, рідко квадратні та еліптичні; склепінчасті кл. (17,44 мкм) поодинокі; шипики не виявлені; довгі трихоми розподілені рівномірно по всій поверхні або переважно на ребрах. Уздовж краю л. пл. знаходяться шипики, що утворюють один ланцюжок.

Досліджені зразки: 1. Миколаївська обл., Єланецький р-н, околиці с. Калинівка, узбіччя дороги, 25.05.2009. Зібр. Красняк О.І. (KW000134846). 2. Запорізька обл., Мелітопольський р-н, 1 км від с. Нове на пд. схід,

степовий схил до р. Ташенак, 31.05.2009. Зібр. Красняк О.І. (KW000134849, KW000134845).

Bromus japonicus var. velutinus

Л. пл. амфістоматичні, на обох поверхнях ребристі. Кристали воску – пластиночки. Абакс. поверхня. На кілі довгі кл. (8,18–108,12 мкм) мають прямі антикл. стінки; скрем'янілі кл. (9,76–34,42 мкм) із прямими й звивистими антикл. стінками, розміщені в 5–6 ланцюжках, прямокутні; склепінчасті кл. (16,73–19,30 мкм) розміщені рідко, або у 2 ланцюжках; шипики поодинокі або не виявлені; наявні довгі трихоми при основі кіля. На поверхні бічних ребер довгі кл. (16,19–62,85 мкм) мають прямі антикл. стінки; скрем'янілі кл. (11,17–28,06 мкм) із прямими і звивистими антикл. стінками, розміщені в 1, 3, 4, 7 ланцюжках, прямокутні; шипики і склепінчасті кл. не виявлені; довгі трихоми переважно у міжреберних зонах. Адакс. поверхня: довгі кл. (13,52–107,34 мкм) із прямими антикл. стінками; скрем'янілі кл. (11,17–49,14 мкм) з прямими і звивистими антикл. стінками, розміщені на ребрах в 1–3 ланцюжках, прямокутні; склепінчасті кл. і шипики не виявлені; довгі трихоми трапляються переважно на ребрах. Уздовж краю л. пл. знаходяться шипики, що утворюють один ланцюжок.

Досліджені зразки: 1. Крымская обл., Бахчисарайский р-н, между Новой Васильевкой и Зубакино. Саванноидные сообщества, 05.06.1978. Собр. Дидух Я.П. (KW s. n.). 2. АР Крим, гірський масив Чатир-Даг (головна гряда), нижнє плато, біля дороги поблизу входу в печеру Еміне-Баїр-Хосар, 17.08.2009. Зібр. Красняк О.І. (KW000134870). 3. АР Крим, Бахчисарайський р-н, окол. с. Берегове, на перелогах, 24.07.2009. Зібр. Красняк О.І. (KW000134871).

Bromus arvensis

Л. пл. амфістоматичні, на обох поверхнях ребристі. Кристали воску – пластиночки (рис. 1, С). Абакс. поверхня. На кілі найрясніше представлені довгі кл. (20,61–47,14 мкм), які мають прямі антикл. стінки; на його поверхні скрем'янілі кл. (8,5–18,57) із звивистими антикл. стінками, розміщені в 7 ланцюжках, прямокутні, еліптичні, квадратні й округлі; склепінчасті кл. (19,69–21,88 мкм) поодинокі або виявити їх не вдається; шипики й довгі трихоми поодинокі. На поверхні бічних ребер довгі кл. (9,11–79,15 мкм) із прямими і звивистими антикл. стінками;

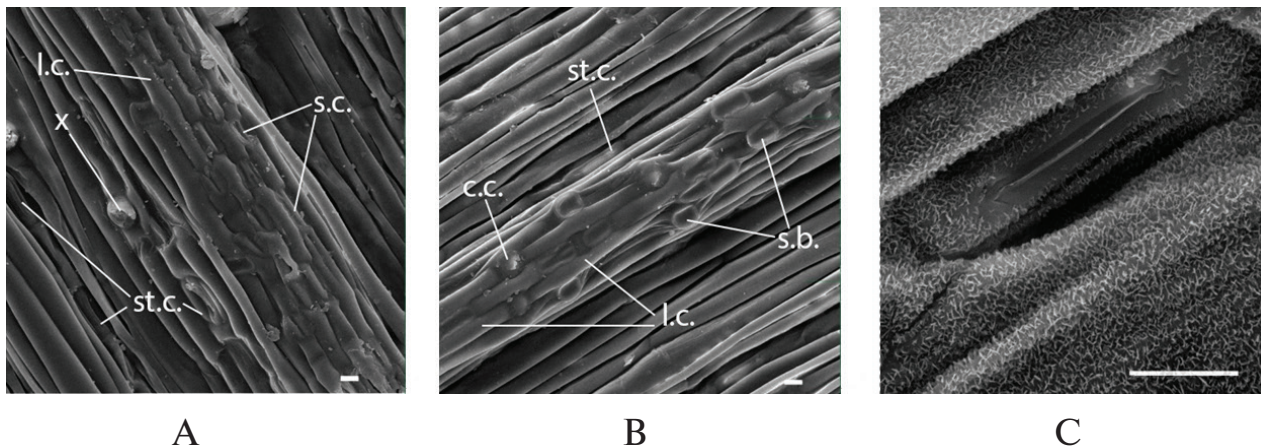


Рис. 1. Поверхня епідерми листкової пластинки. А: *Bromus hordeaceus* (абаксіальна поверхня, у складі епідерми довгі, скрем'янілі клітини, клітини продихового апарату, залишки довгих трихом), 400×, шкала 10 мкм; В: *B. secalinus* (абаксіальна поверхня, у складі епідерми довгі, скрем'янілі, склепінчасті клітини, клітини продихового апарату), 400×, шкала 10 мкм; С: *B. arvensis* (адаксіальна поверхня, кристали воску – пластиночки), 2600×, шкала 10 мкм.

l.c. – довга клітина, s.c. – скрем'яніла клітина, c.c. – склепінчаста клітина, tr. – трихома, st.c. – клітини продихового апарату, x – місце відходження видаленої трихоми

Fig. 1. Leaf blade epidermis surface. A: *Bromus hordeaceus* (abaxial surface, with long cells, silica cells, stomata, trichomes) 400×, scale 10 μm; B: *B. secalinus* (abaxial surface, with long cells, crown cells, silica cells, stomata), 400×, scale 10 μm; C: *B. arvensis* (adaxial surface, crystalloids of epicuticular waxes of platelets type) 2600×, scale 10 μm.

l.c. – long cell, s.c. – silica cell, c.c. – crown cell, tr. – trichome, st.c. – cells of stomatal complex, x – attachment point of a removed trichome

скрем'янілі кл. (14,29–31,42 мкм) із прямими і звивистими антикл. стінками, розміщені в 2–5, 7 ланцюжках, прямокутні, еліптичні, квадратні або округлі; шипики розміщені в 1–2 ланцюжках; склепінчасті кл. (19,69–21,88 мкм) утворюють один ланцюжок або виявити їх не вдається; довгі трихоми зосереджені переважно у міжреберних зонах, рідше на ребрах. Адакс. поверхня: довгі кл. (30,65–93,23 мкм) із прямими стінками; скрем'янілі кл. із прямими і звивистими антикл. стінками, розміщені в 1–4 ланцюжках, прямокутні й квадратні; склепінчасті кл. (27,14 мкм) поодинокі, утворюють один ланцюжок або виявити їх не вдається; шипики трапляються в одному ланцюжку, поодинокі або виявити їх не вдається; довгі й короткі трихоми зосереджені переважно на ребрах. Уздовж краю л. пл. знаходяться шипики, що утворюють один ланцюжок.

Досліджені зразки: 1. АР Крим, окол. с. Генеральське, неподалік від водоспаду Джур-Джур, біля стежки на відкритій місцевості, 15.06.2011. Зібр. Красняк О.І. (KW000134868). 2. Закарпатська обл., Рахівський р-н, с. Костилівка,

з краю дороги, 21.07.2010. Зібр. Красняк О.І. (KW000134869).

Bromus secalinus

Л. пл. амфістоматичні, на обох поверхнях ребристі. Кристали воску – пластиночки. Абакс. поверхня (рис. 1, В). На кілі довгі кл. (39,71–79,74 мкм) мають прямі й звивисті антикл. стінки; скрем'янілі кл. (17,87–79,74 мкм) розміщені в 1, 4–6 ланцюжках, із прямими й звивистими антикл. стінками, прямокутні, еліптичні та квадратні; склепінчасті кл. (17,42–24,89 мкм) трапляються не часто, утворюють 2–4 ланцюжки; шипики і довгі трихоми не виявлені. На поверхні бічних ребер довгі кл. (43,10–84,69 мкм) із прямими й звивистими антикл. стінками; скрем'янілі кл. (16,82–33,38 мкм) розміщені в 1, 3–5 ланцюжках, із прямими й звивистими антикл. стінками, прямокутні, еліптичні, квадратні й ниркоподібні; шипики є на деяких бічних ребрах і утворюють один ланцюжок; склепінчасті кл. (14,12–26,39 мкм) утворюють 1–4 ланцюжки, на маленьких ребрах їх немає; рідко трапляються коротенькі трихоми, довгі відсутні. Адакс. поверхня: довгі кл. (88,83–

97,96 мкм) із прямими стінками; скрем'янілі кл. (22,62–54,37 мкм) із звивистими антикл. стінками, розміщені в 1–3 ланцюжках, прямокутні та ниркоподібні; склепінчасті кл. (24,19 мкм) поодинокі або немає; шипики на деяких ребрах росташовані в одному ланцюжку або виявити їх не вдається; на всій поверхні є довгі трихоми. Вздовж краю л. пл. знаходяться шипики, що утворюють один ланцюжок.

Досліджені зразки: 1. Окр. г. Харькова, по дорозі к Купянску, 30.06.1936. Собр. Резцова (CWU s. n.). 2. Івано-Франківська обл., Надвірнянський р-н, пн. окол. с. Чорні Ослави, на стерні (з *Molinia coerulea*), 26.07.2010. Зібр. Борсукевич Л.М., Данилюк К.М. (KW000090374). 3. Ровенська обл. УкрРСР, Клеванський р-н, с. Оржів, бур'яни пшениці, 25.06.1950. Зібр. Барбарич А.І. (KW s. n.).

Bromus commutatus

Л. пл. амфістоматичні, на обох поверхнях ребристі. Кристали воску – пластиночки. Абакс. поверхня. На кілі довгі кл. (26,65–149,78 мкм) мають прямі й звивисті стінки; скрем'янілі кл. (20,97–40,55 мкм) з прямими та звивистими антикл. стінками, розміщені в 6, 8 ланцюжках, прямокутні, еліптичні та квадратні; склепінчасті кл. (15,27–28,62 мкм) поодинокі або розміщені у 2–8 ланцюжках, не рясні; шипики не виявлені; при основі кіля – довгі трихоми. На поверхні бічних ребер довгі кл. (30,46–113,14 мкм) мають прямі стінки; скрем'янілі кл. (14,61–85,01 мкм) із прямими і звивистими антикл. стінками, розміщені в 2–6 ланцюжках, прямокутні, еліптичні та квадратні, рідко лише квадратні; склепінчасті кл. (17,15–19,85) розміщені в 1–3 ланцюжках, не рясні, або виявити їх не вдається; шипики і короткі трихоми не виявлені; довгі трихоми переважно у міжреберних зонах. Адакс. поверхня: довгі кл. (41,67–131,29 мкм) із прямими антикл. стінками; скрем'янілі кл. (16,6–117,99 мкм) із прямими й звивистими антикл. стінками, розміщені в 1–3 ланцюжках, прямокутні; склепінчасті кл. (25,08 мкм) поодинокі, утворюють один ланцюжок, або їх немає; шипиків або немає, або на деяких ребрах в 1–4 ланцюжках; коротких трихом немає; довгі трихоми трапляються рівномірно по всій поверхні. Вздовж краю л. пл. знаходяться шипики, що утворюють один ланцюжок.

Досліджені зразки: 1. м. Хмельницький, поблизу залізничної станції Гречани, на коліях,

30.06.2009. Зібр. Красняк О.І. (KW000134883). 2. Закарпатська обл., Рахівський р-н, м. Рахів, уздовж дороги, 18.07.2010. Зібр. Красняк О.І. (KW000134894). 3. Окол. м.Київ, перелогі по дорозі до м. Вишневе, 06.06.2010. Зібр. Красняк О.І. (KW000134878).

Bromus hordeaceus

Л. пл. амфістоматичні, на обох поверхнях ребристі. Кристали воску – пластиночки. Абакс. поверхня (рис. 1, А). На кілі довгі кл. (16,71–108,98 мкм) мають прямі антикл. стінки; скрем'янілі кл. (15,74–30,76 мкм) із прямими і звивистими антикл. стінками, розміщені в 6, 8 ланцюжках, прямокутні та еліптичні; склепінчасті кл. (12,86–17,14 мкм) розміщені рідко, розсіяні або у 6 ланцюжках, рясні; шипики й короткі трихоми не виявлені; при основі кіля – довгі трихоми. На поверхні бічних ребер довгі кл. (8,85–120,14 мкм) мають прямі й звивисті антикл. стінки; скрем'янілі кл. (32,17–44,13 мкм) із прямими і звивистими стінками, розміщені в 1–6 ланцюжках, прямокутні, квадратні, еліптичні й поперечно-прямокутні (тут і далі так названо прямокутні кл., орієнтовані перпендикулярно до поздовжньої осі листка); шипики, короткі трихоми й склепінчасті кл. не виявлені; довгі трихоми рясні по всій поверхні. Адакс. поверхня: довгі кл. (20,99–147,19 мкм) із прямими антикл. стінками; скрем'янілі кл. (29,37–86,71 мкм) із прямими і звивистими антикл. стінками, розміщені на ребрах в 1–6 ланцюжках, прямокутні; шипики, короткі трихоми та склепінчасті кл. не виявлені; довгі трихоми розміщені рівномірно по всій поверхні або лише на ребрах. Уздовж краю л. пл. знаходяться шипики, що утворюють один ланцюжок.

Досліджені зразки: 1. м. Хмельницький, на залізничній колії поблизу станції Гречани, 30.06.2009. Зібр. Красняк О.І. (KW000134882). 2. Закарпатська обл., м. Рахів, уздовж дороги, 18.07.2010. Зібр. Красняк О.І. (KW000134863).

Bromus scoparius

Л. пл. амфістоматичні, на обох поверхнях ребристі. Кристали воску – пластиночки. Абакс. поверхня. На кілі довгі кл. (16,87–95,91 мкм) мають прямі антикл. стінки; скрем'янілі кл. (7,19–28,11 мкм) із звивистими й прямими антикл. стінками, розміщені в 6, 8 ланцюжках, прямокутні, квадратні й еліптичні; склепінчасті кл., шипики та довгі трихоми відсутні. На поверхні бічних

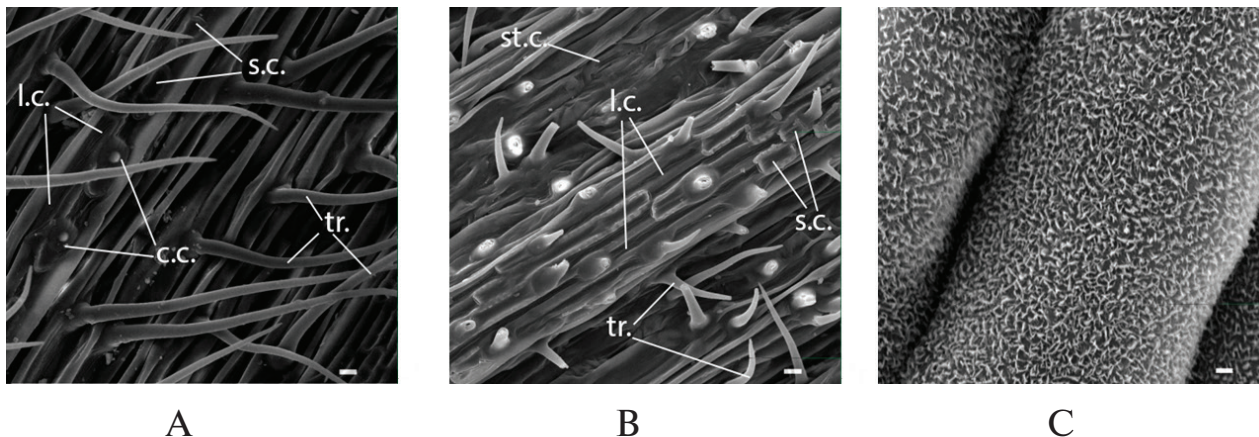


Рис. 2. Поверхня епідерми листкової пластинки. А: *Bromus tectorum* (абаксіальна поверхня, у складі епідерми довгі, склепінчасті, скрем'янілі клітини, трихоми), 400×, шкала 10 мкм; В: *B. madritensis* (адаксіальна поверхня, у складі епідерми довгі, скрем'янілі клітини, клітини продихового апарату, трихоми), 400×, шкала 10 мкм; С: *B. diandrus* (абаксіальна поверхня, воскові відклади у вигляді кристалів типу "пластиночки") 4000×, шкала 1 мкм.

l.c. – довга клітина, s.c. – скрем'яніла клітина, c.c. – склепінчаста клітина, tr. – трихома, st.c. – клітини продихового апарату

Fig. 1. Leaf blade epidermis surface: A: *Bromus tectorum* (abaxial surface, with long cells, crown cells, silica cells, trichomes), 400×, scale 10 μm; B: *B. madritensis* (adaxial surface, with long cells, silica cells, stomata, trichomes), 400×, scale 10 μm; C: *B. diandrus* (abaxial surface, crystalloids of epicuticular waxes of platelet type), 4000×, scale 1 μm.

l.c. – long cell, s.c. – silica cell, c.c. – crown cell, tr. – trichome, st.c. – cells of stomatal complex

ребер довгі кл. (11,03–52,53 мкм) мають прямі антикл. стінки; скрем'янілі кл. (11,56–23,63 мкм) із звивистими антикл. стінками, розміщені в 1–5 ланцюжках, прямокутні, квадратні й еліптичні; склепінчасті кл., шипики та довгі трихоми не виявлені. Кл. міжреберних зон гексагональні, більші за довгі кл. ребер. Адакс. поверхня: довгі кл. (24,44–99,57 мкм) із прямими антикл. стінками; скрем'янілі кл. (18,39–33,18 мкм) із звивистими й прямими антикл. стінками, розміщені в 1–5 ланцюжках, прямокутні, квадратні, округлі, напівкруглі, поперечно-прямокутні; склепінчасті кл. відсутні; шипики розміщені рідко, в 1–2 ланцюжках; довгі трихоми поодинокі або їх немає. Вздовж краю л. пл. знаходяться шипики, що утворюють один ланцюжок.

Досліджені зразки: 1. АР Крим, Балаклавський р-н, окол. с. Резервного, вздовж дороги, 15.06.2011. Зібр. Красняк О.І. (KW000105287, KW000105288).

Секція *Genea*

Bromus tectorum

Л. пл. амфістоматичні, на обох поверхнях ребристі. Кристали воску – пластиночки. Абакс. поверхня (рис. 2, А). На кілі довгі кл. (6,56–

127,4 мкм) мають прямі антикл. стінки; скрем'янілі кл. (7,56–20,92 мкм) із прямими й звивистими антикл. стінками, розміщені в 14 ланцюжках, прямокутні й еліптичні, рідко квадратні; склепінчасті кл. (13,26–17,57 мкм) поодинокі або розміщуються у 8 ланцюжках; шипики поодинокі або їх немає; довгі трихоми по боках кіля. На поверхні бічних ребер довгі кл. (11,23–91,61 мкм) мають прямі антикл. стінки; скрем'янілі кл. (10,29–26,53 мкм) із прямими й звивистими антикл. стінками, розміщені в 1–6 ланцюжках, прямокутні, рідше квадратні або поперечно-прямокутні; склепінчасті кл. (17,63–18,68 мкм) поодинокі або утворюють 1–3 ланцюжки; шипики не виявлені; довгі трихоми трапляються переважно у міжреберних зонах або розміщені рівномірно по всій поверхні. Адакс. поверхня: довгі кл. (53,76–107,23 мкм) із прямими антикл. стінками; скрем'янілі кл. (27,51–13,63) із прямими й звивистими антикл. стінками, розміщені в 1–3 ланцюжках, переважно прямокутні, рідше квадратні й поперечно-прямокутні; склепінчасті кл. й шипики виявити не вдається; довгі трихоми трапляються рівномірно по всій поверхні, або переважно на ребрах, не орієнтовані або орієнтовані до верхівки.

Досліджені зразки: 1. Київ, біля з'їзду з Повітрофлотського шляхопроводу, схил насипу, 23.05.2010. Зібр. Красняк О.І. (KW000134848). 2. Миколаївська обл., Єланецький р-н, окол. с. Калинівка, на узбіччі дороги, 25.05.2009. Зібр. Красняк О.І. (KW000134893).

Bromus sterilis

Л. пл. амфістоматичні, на обох поверхнях ребристі. Кристали воску – пластиночки. Абакс. поверхня. На кілі найчисельніші довгі кл. (6,1–89,91 мкм), які мають прямі стінки; скрем'янілі кл. (10–25,94 мкм) із прямими і звивистими антикл. стінками, розміщені в 8 або 10 ланцюжках, прямокутні, рідко квадратні; склепінчасті кл. не виявлено; шипики відсутні; при основі кіля довгі трихоми. На поверхні бічних ребер довгі кл. (7,52–106,25 мкм) мають прямі стінки; скрем'янілі кл. (14,61–32,11 мкм) із прямими і звивистими антикл. стінками, розміщені в 3, 6, 7 ланцюжках, прямокутні, рідко квадратні; склепінчасті кл. відсутні; шипики не виявлені; трихоми рівномірно розподілені по всій поверхні, переважно орієнтовані до верхівки. Адакс. поверхня: довгі кл. (12,86–122,47 мкм) із прямими антикл. стінками; скрем'янілі кл. (14,29–45,78 мкм) із прямими і звивистими антикл. стінками, розміщені в 1–8 ланцюжках, переважно прямокутні; склепінчасті кл. виявити не вдається; шипики відсутні; довгі трихоми рівномірно розподілені по всій поверхні, різноспрямовані.

Досліджені зразки: 1. АР Крим, Ялтинський р-н, смт Лівадія, порушені місцезростання поблизу Лівадійського палацу, 01.07.2010. Зібр. Красняк О.І. (KW000134859). 2. Миколаївська обл., Єланецький р-н, окол. с. Калинівка, на узбіччі дороги, 26.05.2009. Зібр. Красняк О.І. (KW000134898). 3. Запорізька обл., Мелітопольський р-н, окол. с. Нове, степовий схил до р. Ташенак, 31.05.2009. Зібр. Красняк О.І. (KW000134843).

Bromus madritensis

Л. пл. амфістоматичні, на обох поверхнях ребристі. Кристали воску – пластиночки. Абакс. поверхня: на кілі довгі кл. (19,63–98,78 мкм) мають прямі антикл. стінки. Скрем'янілі кл. (15,05–26,03 мкм) з прямими й звивистими антикл. стінками, розміщені в 8–11 ланцюжках, прямокутні, рідко еліптичні. Склепінчасті кл. поодинокі або виявити їх не вдається. Шипиків

немає. Довгі трихоми при основі кіля. На поверхні бічних ребер довгі кл. (8,45–104,44 мкм) мають прямі антикл. стінки. Скрем'янілі кл. (17,81–32,01 мкм) із звивистими стінками, розміщені в 1–7 ланцюжках, прямокутні. Склепінчасті кл. поодинокі або виявити їх не вдається. Шипики не виявлені. Довгі трихоми трапляються рівномірно по всій поверхні, орієнтовані до верхівки л. пл. Адакс. поверхня (рис. 2, В): довгі кл. (19,2–102,59 мкм) із прямими антикл. стінками. Скрем'янілі кл. (10,79–29,09 мкм) із прямими й звивистими антикл. стінками, розміщені в 1–6 ланцюжках, переважно прямокутні, рідше квадратні. Склепінчасті кл. (14,42–16,65 мкм) розміщуються поодинокі або виявити їх не вдається. Шипики не виявлені. Короткі трихоми не орієнтовані, розподілені рівномірно по всій поверхні.

Досліджені зразки: 1. АР Крим, Ялтинський р-н, смт Лівадія, порушені місцезростання поблизу Лівадійського палацу, 01.07.2010. Зібр. Красняк О.І. (KW000134856, KW000134857).

Bromus diandrus

Л. пл. амфістоматичні, на обох поверхнях ребристі. Кристали воску – пластиночки (рис. 2, С). Абакс. поверхня: на кілі довгі кл. (7,14–128,25 мкм) мають прямі антикл. стінки. Скрем'янілі кл. (21,14–36,53 мкм) із прямими і звивистими антикл. стінками, розміщені в 6 і 18 ланцюжках, еліптичні. Склепінчасті кл. і шипики не виявлені. Довгі трихоми при основі кіля або їх немає. На поверхні бічних ребер довгі кл. (13,09–107 мкм) мають прямі стінки. Скрем'янілі кл. (12,66–76,09 мкм) із прямими й звивистими антикл. стінками, розміщені в 1, 3, 6 ланцюжках, прямокутні, рідко квадратні. Склепінчасті кл. й шипики не виявлені. Довгі трихоми трапляються по всій поверхні. Адакс. поверхня: довгі кл. (10,8–158,86 мкм) із прямими антикл. стінками. Скрем'янілі кл. (19,18–28,11 мкм) із прямими і звивистими стінками, розміщені в 1, 5, 7 ланцюжках, прямокутні. Склепінчасті кл. й шипики не виявлені. Довгі трихоми численні.

Досліджені зразки: 1. АР Крим, Ялтинський р-н, смт Лівадія, нижче Лівадійського палацу на будівельному майданчику, 05.05.2010. Зібр. Красняк О.І. (KW000105273). 2. АР Крим, м. Алушта, біля паркану, що оточує будівельний майданчик, 03.05.2010. Зібр. Красняк О.І. (KW000105278). 3. АР Крим, Алушта, східні

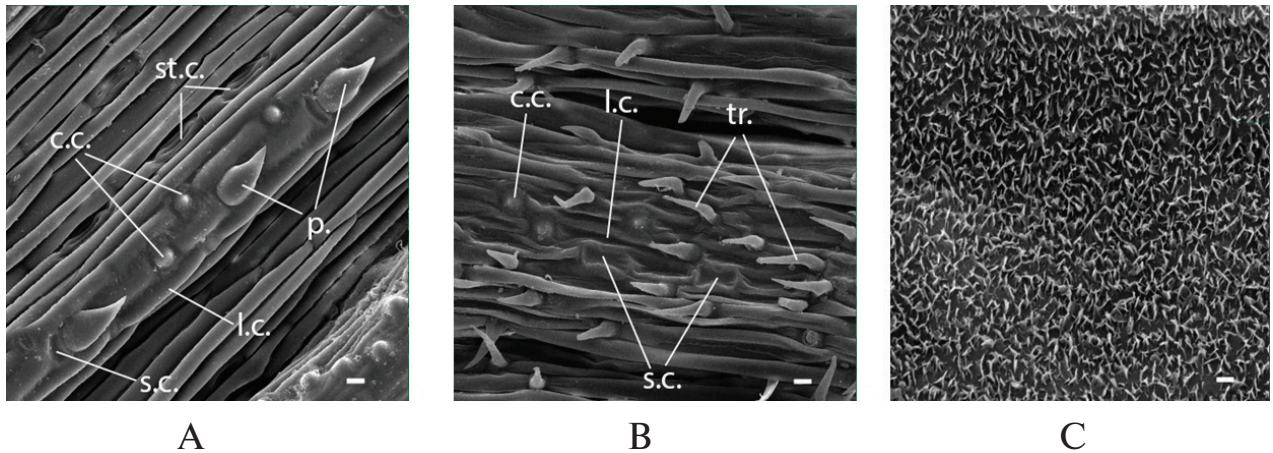


Рис. 3. Поверхня епідерми листової пластинки. А: *Bromus inermis* (абаксiальна поверхня, у складі епідерми довгi, скрем'янiлi, склепiнчастi клiтини, клiтини продихового апарату, шипики), 400 \times , шкала 10 мкм; В: *B. riparius* (адаксiальна поверхня листка генеративного пагона, у складі епідерми довгi, скрем'янiлi, склепiнчастi клiтини, трихоми), 400 \times , шкала 10 мкм; С: *B. benekeii* (адаксiальна поверхня, воскови вiдклади у виглядi кристалiв типу "пластиночки"), 4000 \times , шкала 1 мкм.

l.c. – довга клiтина, s.c. – скрем'янiла клiтина, c.c. – склепiнчаста клiтина, tr. – трихома, p. – шипик, st.c. – клiтини продихового апарату

Fig. 3. Leaf blade epidermis surface. A: *Bromus inermis* (abaxial surface, with long cells, silica cells, crown cells, stomata, prickles), 400 \times , scale 10 μ m; B: *B. riparius* (adaxial surface, with long cells, silica cells, crown cells, trichomes), 400 \times , scale 10 μ m; C: *B. benekeii* (adaxial surface, crystalloids of epicuticular waxes of platelets type), 4000 \times , scale 1 μ m.

l.c. – long cell, s.c. – silica cell, c.c. – crown cell, tr. – trichome, p. – prickle, st.c. – cells of stomatal complex

околиці, біля дороги, 03.05.2010. Зiбр. Красняк О.І. (KW000105278).

Секція *Bromopsis*

Bromus benekeii

Л. пл. амфістоматичні, на обох поверхнях ребристі. Кристали воску – пластиночки (рис. 3, С). Абакс. поверхня: на кiлi довгi кл. (27,29–208,39 мкм) мають прямi антикл. стiнки. Скрем'янилих кл. (23,34–48,81 мкм) небагато, iз прямими антикл. стiнками, утворюють 2–3 ланцюжки по боках кiля, прямокутнi та рiдко квадратнi. Склепiнчастих кл. немає. Шипики поодинокi, утворюють 1–3 ланцюжки по боках. Довгi трихоми трапляються дуже рiдко при основi або їх немає. На поверхнi бiчних ребер довгi кл. (41,56–151,03 мкм) мають прямi антикл. стiнки. Скрем'янилi кл. (9,38–155,71 мкм) трапляються нечасто, iз прямими та звивистими антикл. стiнками, розмiщенi в 1–6 ланцюжки, прямокутнi та рiдко квадратнi. Склепiнчастих кл. немає. Шипики трапляються на деяких ребрах, у 1–4 ланцюжках. Довгi трихоми поодинокi або не виявляються. Адакс. поверхня: довгi кл. (20,27–203,01 мкм) iз прямими, рiдко звивистими антикл. стiнками. Скрем'янилi кл.

(16,59–25,59 мкм) iз прямими i звивистими антикл. стiнками, розмiщенi в (0)1–9(10) ланцюжках, прямокутнi, рiдко квадратнi. Склепiнчастих кл. немає. Шипики трапляються на деяких ребрах, у 1–4(10) ланцюжках. Довгi трихоми поодинокi на ребрах або не виявляються. Вздовж краю л. пл. знаходяться шипики, що утворюють один ланцюжок.

Дослiдженi зразки: 1. АР Крим, Кримськi гори (головна гряда), Тирке-яйла, захiдний схил, буковий лiс, 09.08.2009. Зiбр. Красняк О.І. (KW000134874, KW000134879). 2. АР Крим, Сiмферопольськiй р-н, окол. с. Перевальне, лiс пiд урочищем "Крутоiр", 19.06.2010. Зiбр. Красняк О.І. (KW000134873). 3. АР Крим, Сiмферопольськiй р-н, околицi с. Перевальне, урочище "Поляна Кочемак", кам'янистий берег р. Кизил-Кобiнка, 26.06.2010. Зiбр. Красняк О.І. (KW000134877). 4. УРСР, Кiровоградськa обл., Пiдвисоцькiй р-н, с. Нерубайка, лiс "Полковнича дача", 11.06.1949. Зiбр. Гринь Ф. (KW s.n.).

Bromus ramosus

Л. пл. амфістоматичні, на обох поверхнях ребристі. Кристали воску – пластиночки. Абакс.

поверхня. На кілі довгі кл. (179,67–188,26 мкм) мають прямі антикл. стінки; скрем'янілих кл. (39,55–60,03 мкм) небагато, із прямими антикл. стінками, утворюють до 10 ланцюжків по боках кіля, прямокутні, рідко квадратні; склепінчастих кл. немає; довгі трихоми відсутні або поодинокі. На поверхні бічних ребер довгі кл. (23,05–197,17 мкм) мають прямі антикл. стінки; скрем'янілі кл. (21,2–63,07 мкм) із прямими антикл. стінками, розміщені в 1–8(10) ланцюжках, прямокутні, рідко квадратні; склепінчастих кл. немає; шипики трапляються рідко або рясні й розміщені в 1–8(10) ланцюжках; довгі трихоми поодинокі або не виявляються. Адакс. поверхня: довгі кл. (34,77–251,82 мкм) із прямими антикл. стінками; скрем'янілі кл. (23,71–42,69 мкм) із прямими й звивистими антикл. стінками, розміщені в 1–10 ланцюжках, прямокутні, рідко квадратні; склепінчастих кл. немає; шипики трапляються рідко або часто, в 1–3(10) ланцюжках; довгі трихоми трапляються зрідка на ребрах. Уздовж краю л. пл. знаходяться шипики, що утворюють один ланцюжок.

Досліджені зразки: 1. Черновицкая обл., Садгородский р-н, с. Черновка, в лесу, 29.06.1957. Собр. и опр. Светикова (CWU s. n.). 2. Закарпатская обл., Тячевский р-н, горы в окрестностях с. Теребля. В тени кустарников, 21.06.1958. Собр. и опр. Борисенко (CWU s. n.). 3. Южн. склон горы в окрестностях с. Теребля, Тячевского р-на Закарпатской обл. В тени кустарников, 21 VI.1958. Собр. Борисенко (CWU s. n.).

Bromus erectus

Л. пл. амфістоматичні, на обох поверхнях ребристі. Кристали воску – пластиночки. Абакс. поверхня. На кілі довгі кл. (63,23–175,02 мкм) мають звивисті антикл. стінки; скрем'янілі кл. (14,68–28,92 мкм) із прямими і звивистими антикл. стінками, небагато, розміщені в 12 і 14 ланцюжках, прямокутні, еліптичні, округлі та ниркоподібні; склепінчастих кл., довгих та коротких трихом немає; шипики поодинокі або їх немає. На поверхні бічних ребер довгі кл. (43,71–163,57 мкм) мають прямі й звивисті стінки; скрем'янілі кл. (9,55–23,29 мкм) із прямими та звивистими антикл. стінками, трапляються нечасто, розміщені в 3–5, 8 ланцюжках, прямокутні, еліптичні, округлі та поперечно-прямокутні; склепінчастих кл. немає; шипики поодинокі або у 1–2 ланцюжках; короткі

трихоми не виявлені або поодинокі; довгі трихоми поодинокі, розміщені у міжреберних зонах або вони відсутні. У міжреберних зонах є поодинокі короткі кл. Адакс. поверхня: довгі кл. (31,68–137,86 мкм) із прямими антикл. стінками; скрем'янілі кл. (20,17–67,87 мкм) із прямими й звивистими антикл. стінками, розміщені в 1, 3–9 ланцюжках, прямокутні та еліптичні; склепінчастих кл. немає; шипики відсутні, поодинокі або у 1–3 ланцюжках; короткі трихоми є або їх немає; довгі трихоми поодинокі на ребрах або вони відсутні. Уздовж краю л. пл. знаходяться шипики, що утворюють один ланцюжок.

Досліджені зразки: 1. Закарпатська обл., Рахівський р-н, с. Костилівка, на насипі залізничної колії, поодинокі особини, 21.07.2010. Зібр. Красняк О.І. (KW000105259). 2. Львівська обл., Золочівський р-н, с. Словіта, 02.06.1961. Колектор невідомий (KW000003759). 3. м. Львів, вул. Плеханого, на газоні, 09.06.1989. Зібр. О.Т. Кузярін (LWS s.n.). 4. Львівська обл., Золочівський р-н, півн. окол. с. Зарваниця, правобережний схил річкової долини, півд. експозиція, крутизна 10–12°, на суходольній злаковій луці, 06.06.1992. Зібр. О.Т. Кузярін (LWS s.n.).

Bromus inermis

Л. пл. амфістоматичні, на обох поверхнях ребристі. Кристали воску – пластиночки. Абакс. поверхня (рис. 3, А). На кілі довгі кл. (4,08–63,93 мкм), мають прямі й звивисті антикл. стінки; скрем'янілих кл. (8,14–9,92 мкм) із прямими антикл. стінками багато, розміщені в 6, 8 ланцюжках, напівкруглі, еліптичні, рідко округлі; склепінчасті кл. (15,11–27,33 мкм) у 8, 10 ланцюжках, майже всі асоційовані зі скрем'янілими кл.; шипики поодинокі або їх немає; довгі трихоми не виявлені. На поверхні бічних ребер довгі кл. (11,85–136,28 мкм) мають звивисті, дуже рідко прямі антикл. стінки; скрем'янілі кл. (7,95–17,87 мкм) із прямими і звивистими антикл. стінками, трапляються часто, розміщені в 1–4, 7 ланцюжках, переважно навіокруглі, еліптичні, рідко округлі й квадратні; склепінчастих кл. (18,92–25,49 мкм) багато, у 1–7, 9 ланцюжках, майже завжди асоційовані зі скрем'янілими кл.; шипики у 1–2 ланцюжках, трапляються зрідка або поодинокі. Довгі трихоми не виявлені. Адакс. поверхня: довгі кл. (27,07–84,37 мкм) із звивистими, дуже рідко з прямими антикл. стінками; скрем'янілі

кл. (7,85–28,35 мкм) із прямими та звивистими антикл. стінками, розмішені в 1–7 ланцюжках, переважно напівокруглі, еліптичні, рідко округлі та поперечно-прямокутні; склепінчасті кл. (19,13–26,13 мкм) зібрані у 2–7 ланцюжків; шипики у 2–4 ланцюжках або відсутні; довгі трихоми не виявлені. Вздовж краю л. пл. знаходяться шипики, що утворюють один ланцюжок.

Досліджені зразки: 1. Закарпатська обл., Рахівський р-н, край дороги біля лісового розсадника Діловецького лісництва, 23.07.2010. Зібр. Красняк О.І. (KW000134889). 2. Миколаївська обл., Єланецький р-н, окол. с. Калинівка, на окраїні лісосмуги, 25.05.2009. Зібр. Красняк О.І. (KW000134886). 3. Київська обл., Переяслав-Хмельницький р-н, окол. с. Єрківці, на узбіччі дороги, 26.05.2009. Зібр. Красняк О.І. (KW000134885). 4. Київська обл., Переяслав-Хмельницький р-н, окол. м. Переяслав-Хмельницький, 17.06.2004. Зібр. Федорончук М.М. (KW000037850).

Кореневищні види з сітчасто-волокнистими обгортками

Bromus riparius (з опушеними л. пл.) (= *Bromopsis cimmerica* sensu Klokov)

Л. пл. генеративних пагонів амфістоматичні, на обох поверхнях ребристі. Кристали воску – пластиночки. Абакс. поверхня. На кілі довгі кл. (10,75–116,65 мкм) мають звивисті антикл. стінки; скрем'янілі кл. (5,33–10,97 мкм) із прямими антикл. стінками, трапляються рідко, прямокутні, поперечно-прямокутні та ниркоподібні; склепінчасті кл. (19,58–28,02 мкм) розмішені у 8–10 ланцюжках; коротких трихом немає або вони є лише при основі; довгих трихом немає. На поверхні бічних ребер довгі кл. (7,77–73,61 мкм) мають звивисті антикл. стінки; скрем'янілі кл. (4,58–10,76 мкм) з прямими антикл. стінками, трапляються рідко, ниркоподібні, квадратні, поперечно-еліптичні, поперечно-прямокутні та округлі; склепінчасті кл. (20,6–28,48 мкм) розмішені у 2–9 ланцюжках; шипиків немає. У міжреберних зонах рясні або поодинокі різноспрямовані або більш-менш орієнтовані коротенькі трихоми, довгі трихоми поодинокі; дуже рідко трапляються скрем'янілі кл. Адакс. поверхня (рис. 3, В): довгі кл. 11,36–120,46 мкм із прямими антикл. стінками; скрем'янілі кл. (6,7–28,94 мкм) з прямими й звивистими антикл. стінками, розмішені рідко, у (0)1–4 ланцюжках, або розкидані, квадратні, прямокутні, ниркоподібні

та поперечно-прямокутні; склепінчасті кл. (15,6–25,47 мкм) розмішені у (0)1–6 ланцюжках; довгі трихоми поодинокі; короткі трихоми численні, лише на ребрах або по всій поверхні, різноспрямовані або орієнтовані перпендикулярно до довжини листка; шипиків немає. Продихи утворюють один ланцюжок, дещо занурені або знаходяться на однаковому рівні із рештою епідермальних кл. У деяких випадках поверхню міжреберних зон розглянути неможливо. Ребра морфологічно різні: перші – зі склепінчастими кл. й без коротких трихом; другі – з короткими трихомами й без склепінчастих кл. Уздовж краю л. пл. знаходяться шипики, що утворюють один ланцюжок.

Л. пл. вегетативних пагонів амфістоматичні, на обох поверхнях ребристі. Кристали воску – пластиночки. Абакс. поверхня. На кілі довгі кл. (11,12–63,18 мкм) мають прямі й звивисті антикл. стінки; скрем'янілі кл. (5,41–9,34 мкм) з прямими антикл. стінками, трапляються рідко, ниркоподібні (напівмісяцевої форми) й поперечно-прямокутні; склепінчасті кл. (17,16–23,73 мкм) розмішені у 6 ланцюжках; шипиків немає; довгих трихом немає, короткі трихоми поодинокі при основі. На поверхні бічних ребер довгі кл. (9,91–72,95 мкм) мають прямі й звивисті антикл. стінки; скрем'янілі кл. (5,78–9,24 мкм) з прямими антикл. стінками, трапляються рідко, поперечно-прямокутні, ниркоподібні й прямокутні; склепінчасті кл. (15,78–25,25 мкм) розмішені у 2–12 ланцюжках; Шипиків немає. У міжреберних зонах рясні або поодинокі більш чи менш орієнтовані коротенькі трихоми, які можуть бути при основі ребер; довгі трихоми поодинокі. Продихи утворюють 1 або 2 ланцюжки. Адакс. поверхня: довгі кл. (10,16–107,34 мкм) із звивистими (рідко з прямими) антикл. стінками; скрем'янілі кл. (6,1–16,73 мкм) з прямими антикл. стінками, розмішені рідко, ниркоподібні, поперечно-прямокутні, квадратні, рідко прямокутні; склепінчасті кл. (18,03–27,38 мкм) розмішені у 1–12 ланцюжках; шипиків немає. На ребрах численні різноспрямовані або орієнтовані перпендикулярно до поздовжньої осі листка коротенькі трихоми; довгі трихоми на ребрах поодинокі. Продихи утворюють один ланцюжок. Ребра морфологічно різні: перші – зі склепінчастими кл. й без коротких трихом; другі – з короткими трихомами й без склепінчастих кл. Уздовж краю л. пл. знаходяться шипики, що утворюють один ланцюжок.

Досліджені зразки: 1. Кримська обл., Українська РСР, Балаклавський р-н, окол. с. Орлине (колишне Байдари), на Бузюк-яйлі, 05.06.1955. Зібр. Барбарич А.І., Добочаєва Д.М., Кукало (KW001001886). 2. АР Крим, Кримські гори (головна гряда), півд.-зах. схил г. Демерджи, на кам'янистих схилах, 13.06.2009. Зібр. Красняк О.І. (KW000134884). 3. АР Крим, Кримські гори (головна гряда), Долгоруківська яйла (Субаткан-яйла), 20.06.2010. Зібр. Красняк О.І. (KW000134876). 4. АР Крим, Кримські гори, гірський масив Кара-Даг, півніжжя гори Малий Карадаг, 03.06.2009. Зібр. Красняк О.І. (KW000134850). 5. Запорізька обл., Мелітопольський р-н, степові схили до Молочного лиману, 01.06.2009. Зібр. Красняк О.І. (KW000134852, KW000134895). 6. Запорізька обл., Мелітопольський р-н, окол. с. Нове, степовий схил до р. Ташенак, 31.05.2009. Зібр. Красняк О.І. (KW000134897). 7. Миколаївська обл., Ново-бузький р-н, РЛП Приінгульський, урочище "Порожки", степові схили, 27.05.2009. Зібр. Красняк О.І. (KW000134896). 8. Миколаївська обл., Єланецький р-н, Єланецький степ, майже на дні балки Роза, степ 25.05.2009. Зібр. Красняк О.І. (KW000134847).

Bromus riparius (з неопушеними л. пл.)

Л. пл. генеративних пагонів амфістоматичні, на обох поверхнях ребристі. Кристали воску – пластиночки. Абакс. поверхня л. пл. На кілі довгі кл. (10,52–69,46 мкм) мають звивисті антикл. стінки; скрем'янілі кл. (8,06–10,71 мкм) із прямими антикл. стінками, трапляються рідко або у 4–8 ланцюжках прямокутні, поперечно-еліптичні та ниркоподібні; склепінчасті кл. (18,5–25,79 мкм) розміщені у 4–6 ланцюжках; шипиків, довгих та коротких трихом немає. На поверхні бічних ребер довгі кл. (14,08–70,64 мкм) мають звивисті стінки; скрем'янілі кл. (7,03–11,43 мкм) з прямими антикл. стінками, трапляються рідко або утворюють 2–7 ланцюжків, ниркоподібні, поперечно-еліптичні, поперечно-прямокутні, напівокруглі, еліптичні й округлі; склепінчастих кл. (21,05–25,03 мкм) 3–8 ланцюжків. У міжреберних зонах є поодинокі коротенькі трихоми (41,19–57,27) або їхня поверхня без трихом взагалі; довгих трихом і шипиків немає. Адакс. поверхня: довгі кл. 9,28–73,02 мкм (іноді дуже короткі) із прямими та звивистими антикл. стінками; скрем'янілі кл. (10,64–33,16 мкм) з прямими і звивистими антикл. стінками,

поодинокі або розміщені у 1–6 ланцюжках, квадратні, прямокутні, ниркоподібні, напівокруглі та поперечно-прямокутні; склепінчастих кл. (19,18–26,59 мкм) 2–5 ланцюжків; довгих трихом і шипиків немає; короткі трихоми поодинокі по краях ребер, або численні й різноспрямовані на ребрах, які не мають скрем'янілих і склепінчастих кл. Ребра двох типів. Уздовж краю л. пл. знаходяться шипики, що утворюють один ланцюжок.

Л. пл. вегетативних пагонів амфістоматичні, на обох поверхнях ребристі. Кристали воску – пластиночки. Абакс. поверхня. На кілі довгі кл. (11,71–154,29 мкм) мають звивисті антикл. стінки; скрем'янілі кл. (близько 7,78 мкм) з прямими антикл. стінками, трапляються рідко, напівокруглі й еліптичні; склепінчасті кл. (21,34–31,25 мкм) розміщені у 6–8 ланцюжках; короткі трихоми є або їх немає при основі кіля; довгих трихом і шипиків немає. На поверхні бічних ребер довгі кл. (11,32–51,80 мкм) мають звивисті антикл. стінки; скрем'янілі кл. (6,89–14,70 мкм) з прямими антикл. стінками, трапляються рідко, поперечно-прямокутні й поперечно-еліптичні; склепінчасті кл. (18,35–26,79 мкм) розміщені у 2–8 ланцюжках; короткі трихоми поодинокі або їх немає; довгі трихоми й шипики відсутні. Адакс. поверхня: довгі кл. (11,17–48,82 мкм) із прямими та звивистими антикл. стінками; скрем'янілі кл. (7,76–18,27 мкм) з прямими і звивистими антикл. стінками, розміщені рідко, квадратні, прямокутні, ниркоподібні й напівокруглі; склепінчасті кл. (20,31–30,56 мкм) розміщені у 1–6 ланцюжках; довгі трихоми й шипики відсутні. На ребрах, які не мають скрем'янілих і склепінчастих кл., є рясні коротенькі трихоми (24,39–31,33 мкм). Ребра двох типів. Уздовж краю л. пл. знаходяться шипики, що утворюють один ланцюжок.

Досліджені зразки: 1. Крымская обл., Никитская яйла, на горных лугах, 16.06.1956. Собр. Котов М.И. (KW001001855). 2. Кримська обл., Ялтинська міськрада, Аю-Даг, 01.06.1973. Зібр. Дубовик О.М. (KW s. n.). 3. Крым, Байдарские ворота, скалы, 27.07.1974. Собр. Дубовик О., Сардак А. (KW s. n.). 4. Крим, Балаклавский р-н, за 5 км на схід від с. Гончарне (колишне Барнаутка), на узліссі ялівцевого лісу, 04.06.1955. Зібр. Барбарич А.І., Кукало М.Я., Добочаєва Д.М. (KW s. n.). 5. Кримська обл., Судацький р-н, Карадагська біологічна станція, г. Карагач, 09.06.1955. Зібр. Барбарич А.І., Кукало М.Я., Добочаєва Д.М. (KW

s. п.). 6. Миколаївська обл., Новобузький р-н, РЛП Приінгульський, на степових схилах, 27.05.2009. Збір. Красняк О.І. (KW000134887).

Щільнодернинні види зі сітчасто-волокнистими обгортками

Bromus cappadocicus (з опушеними л. пл.) (incl. *Bromopsis calcarea*, *B. heterophylla*, *B. pseudocappadocica*)

Л. пл. генеративних пагонів амфістоматичні, на обох поверхнях ребристі. Кристали воску – пластиночки. Абакс. поверхня. На кілі довгі кл. (8,75–41,74 мкм) мають прямі й звивисті антикл. стінки; скрем'янілі кл. (4,27–13,2 мкм) з прямими стінками, поодинокі, еліптичні, напівокруглі й ниркоподібні; склепінчасті кл. (12,15–17,76 мкм) розміщені у 12 та 18 ланцюжках; довгих і коротких трихом, а також шипиків немає. На поверхні бічних ребер довгі кл. (3,59–35,32 мкм) мають прямі й звивисті антикл. стінки; скрем'янілі кл. (3,16–13,53 мкм) з прямими й звивистими антикл. стінками, поодинокі, ниркоподібні, квадратні, еліптичні, прямокутні й округлі; склепінчасті кл. (11,56–16,8 мкм) розміщені у 2–12 ланцюжках; шипиків немає. У міжреберних зонах і по краях деяких ребер рясні коротенькі трихоми, більшменш орієнтовані до верхівки л. пл.; поодинокі або рясні округлі, напівокруглі, еліптичні скрем'янілі кл. Адакс. поверхня: довгі кл. (4,31–70,67 мкм) із звивистими й прямими антикл. стінками; скрем'янілі кл. (7,02–29,79 мкм) з прямими і звивистими антикл. стінками, розміщені у (0)2–6 ланцюжках, дуже рясні, або розкидані, квадратні, ниркоподібні, поперечно-прямокутні, еліптичні й округлі; склепінчасті кл. (13,58–22,27 мкм) розміщені у (0)2–6 ланцюжках, або вони не виявляються; шипиків немає. У міжреберних зонах і на деяких ребрах рясні коротенькі трихоми, переважно різноспрямовані. Ребра двох типів. Уздовж краю л. пл., крім шипиків, знаходяться також поодинокі дуже великі довгі трихоми.

Л. пл. вегетативних пагонів амфістоматичні, на обох поверхнях ребристі. Кристали воску – пластиночки. Абакс. поверхня. На кілі довгі кл. (5,17–46,53 мкм) мають звивисті антикл. стінки; скрем'янілі кл. (3,88–7,79 мкм) з прямими антикл. стінками, поодинокі, ниркоподібні; склепінчасті кл. (13,96–18,32 мкм) розміщені у 11–15 ланцюжках; шипиків і довгих трихом

немає; короткі трихоми при основі. На поверхні бічних ребер довгі кл. (5,67–10,13 мкм) мають прямі й звивисті антикл. стінки; скрем'янілі кл. (2,99–9,15 мкм) з прямими й звивистими антикл. стінками, поодинокі, ниркоподібні й округлі; склепінчасті кл. (12,75–15,4 мкм) розміщені у 5–14 ланцюжках; шипиків немає. У міжреберних зонах рясні коротенькі трихоми, переважно спрямовані до верхівки л. пл. Адакс. поверхня: довгі кл. (10,41–46,11 мкм) із звивистими (рідко з прямими) антикл. стінками; скрем'янілі кл. (7,27–13,12 мкм) з прямими і звивистими антикл. стінками, розміщені у (0)2–5 ланцюжках, ниркоподібні, округлі, квадратні й прямокутні; склепінчасті кл. (12,51–17,13 мкм) розміщені у 2–5 ланцюжках; шипиків немає. У міжреберних зонах і деяких ребрах рясні коротенькі трихоми, переважно різноспрямовані. Довгі трихоми поодинокі на ребрах. Ребра двох типів. Уздовж краю л. пл. знаходяться шипики, що утворюють один ланцюжок.

Досліджені зразки: 1. Крым, Белогорск, мергелисто-меловые склоны и обнажения, 04.07.1959. Собр. Котов М., Протопопова В., Страшко В. (KW001001870). 2. Крымская обл., окрестности г. Симферополь, по дороге на Бахчисарай, каменистые мергелистые степные склоны, 11.05.1958. Собр. Котов М., Омельчук Т. (KW001001866). 3. Крымська обл., Українська РСР, Сімферопольський р-н, окол. Червоних печер, 22.05.1955. Збір. Попов М., Добочаєва Д., Барбарич А. (KW001001845). 4. АР Крим, Кримські гори (головна гряда), Долгоруківська яйла (Субаткан-яйла), 20.06.2010. Збір. Красняк О.І. (KW000134875). 5. АР Крим, м. Севастополь, мис Херсонес, біля Херсонського маяка, на порушених степових ділянках (військовий полігон), 28.07.2009. Збір. Красняк О.І. (KW000134881). 6. АР Крим, Кримські гори (головна гряда), південно-східний схил Чатир-Дагу, на кам'янистих схилах, 02.08.2009. Збір. Красняк О.І. (KW000134880).

Bromus cappadocicus (з неопушеними л. пл.) (= *Bromopsis glabrata* sensu Klokov)

Л. пл. генеративних пагонів амфістоматичні, на обох поверхнях ребристі. Кристали воску – пластиночки. Абакс. поверхня. На кілі довгі кл. (10,26–46,57 мкм) мають звивисті антикл. стінки; скрем'янілі кл. (6,75–11,56 мкм) з прямими антикл. стінками, поодинокі, ниркоподібні; склепінчасті кл. (14,13–14,65 мкм) розміщені в

13–18 ланцюжках; довгих і коротких трихом, а також шипиків немає. На поверхні бічних ребер довгі кл. (8,01–31,59 мкм) мають звивисті й прямі антикл. стінки; скрем'янілі кл. (4,91–11,72 мкм) з прямими та звивистими антикл. стінками, поодинокі, округлі й ниркоподібні; склепінчасті кл. (12,09–27,82 мкм) поодинокі або утворюють 5–11 ланцюжків; коротенькі трихоми трапляються дуже рідко у міжреберних зонах; шипики та довгі трихоми не виявлені. Адакс. поверхня: довгі кл. (6,4–54,18 мкм) із прямими та звивистими антикл. стінками; скрем'янілі кл. (6,89–43,68 мкм) із прямими та звивистими антикл. стінками, поодинокі або розміщені в 2–6 ланцюжках, ниркоподібні, округлі, квадратні й прямокутні; склепінчасті кл. (12,67–16,36 мкм) поодинокі або утворюють 1–3 ланцюжки; коротенькі трихоми (31,42–49,51 мкм) трапляються у міжреберних зонах і при основі ребер; шипиків немає або поодинокі. Ребра двох типів. Уздовж краю л. пл. знаходяться шипики, що утворюють один ланцюжок.

Л. пл. вегетативних пагонів амфістоматичні, на обох поверхнях ребристі. Кристали воску – пластиночки. Абакс. поверхня. На кілі довгі кл. (8,45–34,27 мкм) мають прямі й звивисті стінки; скрем'янілі кл. (4,58–8,15 мкм) з прямими антикл. стінками, поодинокі, еліптичні й ниркоподібні; склепінчасті кл. (14,18–14,66 мкм) розміщені у 2–12 ланцюжках; по боках кіля іноді трапляються поодинокі короткі трихоми; шипиків немає. На поверхні бічних ребер довгі кл. (5,6–25,71 мкм) мають прямі й звивисті антикл. стінки; скрем'янілі кл. (5,41–9,84 мкм) з прямими й звивистими антикл. стінками, поодинокі, ниркоподібні, квадратні, поперечно-еліптичні, поперечно-прямокутні й округлі; склепінчасті кл. (12,06–23,68 мкм) розміщені у 2–12 ланцюжках; шипики й короткі трихоми (23,74–38,68) поодинокі; довгих трихом немає. Адакс. поверхня: довгі кл. (9,11–44,44 мкм) із прямими й звивистими антикл. стінками; скрем'янілі кл. (5,61–11,56 мкм) з прямими й звивистими стінками, поодинокі або утворюють 2–6 ланцюжків, квадратні, ниркоподібні й прямокутні; склепінчасті кл. (12,22–17,11 мкм) утворюють 1–3 ланцюжки; шипиків немає. На ребрах рясні коротенькі трихоми (25,30–35,32 мкм). У міжреберних зонах трапляються поодинокі короткі трихоми. Ребра

двох типів. Уздовж краю л. пл. знаходяться шипики, що утворюють один ланцюжок.

Досліджені зразки: 1. Крымская обл., Алуштинский р-н, Крымский государственный заповедник, гора Роман-Кош, яйла, 16.07.1955. Собр. Глушенко А.И., Котов М.И. (KW001001854). 2. АР Крим, гірський масив Карадаг, східний схил хребта Беш-Таш, на кам'янистих осипах біля стежки, 03.06.2009. Збір. Красняк О.І. (KW000134855). 3. Крым, Байдарские ворота, скалы, 27.07.1974. Собр. Дубовик О., Сардак А. (KW s. n.). 4. Крымская обл., Крымское заповедно-охотничье хозяйство, ниже Никитской яйлы, Лунный камень, известняки, 19.05.1968. Собр. М. Котов, Н. Плаголева, В. Голубев (KW s. n.). 5. АР Крим, Крымські гори, нижнє плато Чатир-Дагу, біля входу до Мармурової печери, яйла 12.06.2012. Збір. Красняк О.І. (KW000134862, KW000134861).

"*Bromopsis ×taurica*" (nom. illeg.)

Л. пл. амфістоматичні, на обох поверхнях ребристі. Кристали воску – пластиночки. Абакс. поверхня. На кілі довгі кл. (13,5–61,3 мкм) мають звивисті антикл. стінки; скрем'янілі кл. (10,93–13,1 мкм) з прямими антикл. стінками, зібрані у 6–8 ланцюжків, прямокутні, округлі й напівокруглі; склепінчасті кл. (23,43–28,39 мкм) утворюють 6 і 8 ланцюжків; довгих і коротких трихом, а також шипиків немає. На поверхні бічних ребер довгі кл. (13,1–73,92 мкм) мають звивисті антикл. стінки; скрем'янілі кл. (7,55–12,75 мкм) з прямими антикл. стінками, поодинокі, квадратні, прямокутні, округлі, напівокруглі й ниркоподібні; склепінчасті кл. (23,02–28,97 мкм) розміщені у 1–6 ланцюжках; шипиків і довгих трихом немає; коротенькі трихоми трапляються дуже рідко по всій поверхні. Адакс. поверхня: довгі кл. (30,22–88,14 мкм) із звивистими стінками; скрем'янілі кл. (9,60–24,60 мкм) з прямими антикл. стінками, розміщені у (0)1–3 ланцюжках або поодинокі, напівокруглі, прямокутні, поперечно-прямокутні й поперечно-еліптичні; склепінчасті кл. (26,19–30,18 мкм) розміщені у (0)1–4 ланцюжках. На ребрах рясні коротенькі трихоми, орієнтовані або різноспрямовані; довгих трихом і шипиків немає; ребра двох типів. Уздовж краю л. пл. знаходяться шипики, що утворюють один ланцюжок.

Досліджені зразки: 1. Крымское заповедно-охотничье хозяйство, южный склон в западной

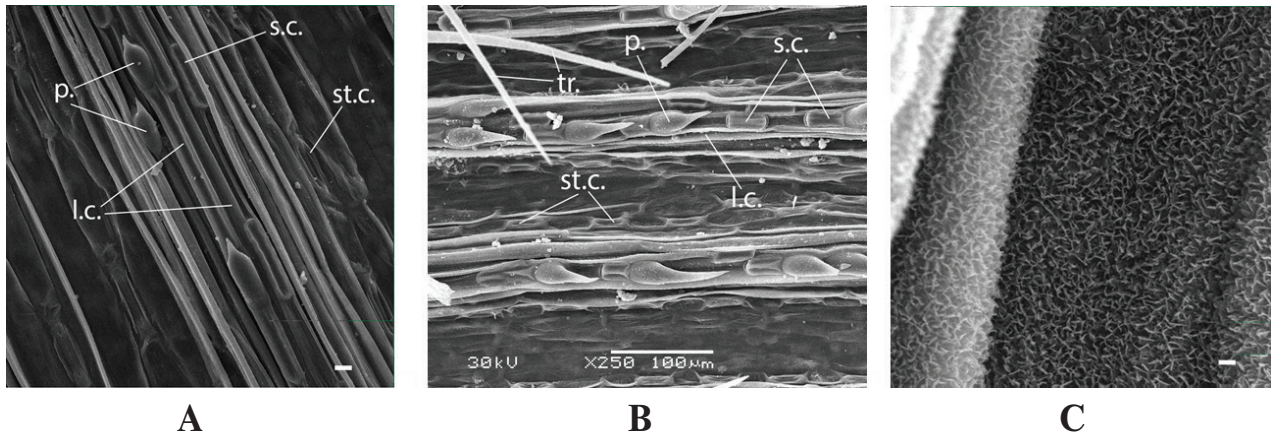


Рис. 4. Поверхня епідерми листової пластинки. А: *Bromus carinatus* (адаксіальна поверхня, у складі епідерми довгі, скрем'янілі клітини, шипики, клітини продихового апарату), 400×, шкала 10 мкм; В: *B. catharticus* (адаксіальна поверхня, у складі епідерми довгі, скрем'янілі клітини, шипики, довгі трихоми, клітини продихового апарату), 250×, шкала 100 мкм; С: *B. carinatus* (адаксіальна поверхня, воскові відклади у вигляді кристалів типу "пластиночки"), 4000×, шкала 1 мкм.

l.c. — довга клітина, s.c. — скрем'яніла клітина, tr. — трихома, p. — шипик, st.c. — клітини продихового апарату

Fig. 4. Leaf blade epidermis surface. A: *Bromus carinatus* (adaxial surface, with long cells, silica cells, prickles, stomata), 400×, scale 10 µm; B: *B. catharticus* (adaxial surface, with long cells, silica cells, prickles, stomata, trichomes), 250×, scale 100 µm; C: *B. carinatus* (adaxial surface, crystalloids of epicuticular waxes of platelets type) 4000×, scale 1 µm.

l.c. — long cell, s.c. — silica cell, tr. — trichome, p. — prickle, st.c. — cells of stomatal complex

часті Бабуган яйлы, 17.06.1969. Собр. и опр. Ю.Н. Прокудин.

Секція *Ceratochloa*

Bromus catharticus

Л. пл. амфістоматичні, на обох поверхнях ребристі. Кристали воску — пластиночки. Абакс. поверхня. На кілі довгі кл. (32,37–110,40 мкм) мають прямі антикл. стінки; скрем'янілих кл. (17,62–34,16 мкм) із прямими і звивистими антикл. стінками, їх небагато, розмішені в 6 ланцюжках з боків кіля, прямокутні, рідше квадратні; склепінчастих кл. і довгих трихом немає; шипики розмішені у 6 ланцюжках з боків кіля. На поверхні бічних ребер довгі кл. (15,08–96,06 мкм) мають прямі й звивисті антикл. стінки. Скрем'янілі кл. (19,85–80,59 мкм) із прямими і звивистими антикл. стінками, розмішені в 1–6 ланцюжках, прямокутні; склепінчастих кл. й коротких трихом немає; шипики у 1–3 ланцюжках; довгі трихоми поодинокі, в міжреберних зонах. Уздовж краю л. пл. знаходяться шипики, що утворюють один ланцюжок. Адакс. поверхня (рис. 4, В): довгі кл. (19,94–240,08 мкм) із прямими антикл. стінками; скрем'янілі кл. (17,53–68,26 мкм) із звивистими антикл. стінками, розмішені в 1–5

ланцюжках, прямокутні; склепінчастих кл. немає; довгі й короткі трихоми на ребрах; шипики у 1–5 ланцюжках. Уздовж краю л. пл. знаходяться шипики, що утворюють один ланцюжок, довгі трихоми трапляються рідко.

Досліджені зразки: 1. Київ. Подол, комбінат хлібопродуктов (ул. Межигорская), 11.10.1990. Собр. Мосякин С.Л. (KW s. n.). 2. Хмельницька обл., Городецький р-н, м. Городок, залізнична станція Вікторія, біля складів хлібоприймального підприємства, 25.09.1993. Зібр. Кльоц О.М. (KW s. n.).

Bromus carinatus

Л. пл. амфістоматичні, на обох поверхнях ребристі. Кристали воску — пластиночки (рис. 4, С). Абакс. поверхня. На кілі довгі кл. (37,83–124,2 мкм) мають прямі антикл. стінки; скрем'янілі кл. (26,76–35,75 мкм) із прямими і звивистими антикл. стінками, їх небагато, розмішені в кілька ланцюжків з боків кіля, прямокутні, рідше еліптичні; склепінчастих кл., довгих і коротких трихом немає; шипики розмішені у кілька ланцюжків з боків кіля. На поверхні бічних ребер довгі кл. (56,98–146,98 мкм) мають прямі антикл. стінки; скрем'янілі кл. (23,74–56,88 мкм)

із прямими і звивистими антикл. стінками, трапляються нечасто, розміщені в 1–4 ланцюжках, прямокутні; склепінчастих кл., довгих і коротких трихом немає; шипики у 1–4 ланцюжках. Адакс. поверхня (рис. 4, А): довгі кл. (63,33–172,81 мкм) із прямими антикл. стінками; скрем'янілі кл. (29,11–58,6 мкм) із прямими і звивистими антикл. стінками, розміщені в 1–6 ланцюжках, прямокутні; склепінчастих кл., довгих і коротких трихом немає; шипики у 1–3 ланцюжках. Уздовж краю л. пл. знаходяться шипики, що утворюють один ланцюжок.

Досліджені зразки: 1. Закарпатська обл., Рахівський р-н, окол. сел. Ясіня, біля дороги, 22.07.2010. Зібр. Красняк О.І. (KW00105262). 2. Львів, вул. Пасічна, на газоні, 10.05.2011. Зібр. Красняк О.І. (KW000134867).

Обговорення

Всі досліджені види триби *Bromeae* флори України мають низку спільних ознак (див. таблицю Е1*). Восковий покрив складається із кристалів у формі пластиночок різного ступеня щільності. Виявлені довгі, скрем'янілі та склепінчасті клітини, шипики й трихоми різної довжини, а також клітини продихового апарату. Антиклинальні стінки довгих клітин мають різну форму – від прямої до різного ступеня звивистої. Скрем'янілі клітини знайдені на обох поверхнях листової пластинки; вони або утворюють на ребрах ланцюжки, або поодинокі; форма їхніх антиклинальних стінок мінлива і може бути різною як у межах одного зразка, так і з-поміж окремих зразків одного виду. Форма цих клітин різна: квадратна, прямокутна, еліптична, ниркоподібна, округла, напівокругла, поперечно-прямокутна або поперечно-еліптична. Склепінчасті клітини трапляються на ребрах обох поверхонь листової пластинки. Одноклітинні трихоми виявляються також на обох поверхнях; вони можуть мати різну довжину, орієнтацію й особливості розміщення на поверхні листової пластинки (по всій поверхні, на ребрах, або лише в міжреберних зонах). Продихи містяться на обох поверхнях листової пластинки, знаходяться на одному й тому самому рівні, що й довгі клітини, на межі ребер й міжреберних зон. Їхні побічні клітини мають паралельні антиклинальні стінки.

* Таблицю Е1 див. у електронній версії статті на сайті <https://ukrbotj.co.ua/archive/76/3/189>

За всією сукупністю мікроморфологічних ознак види секції *Genea* роду *Bromus* s. l. досить подібні. Є ознаки, яким притаманна константність у межах секції, а також й такі, що варіюють у межах виду та роду. За морфологічними, каріологічними й біо-географічними даними саме ця секція вважається еволюційно найпросунутішою й високо спеціалізованою (Коžuharov et al., 1981; Sales, 1994). Незважаючи на добру окресленість, вона з'єднана з секцією *Bromus* через комплекс видів зі спорідненості *B. pectinatus* Thunb., який має "проміжні" ознаки між видами типової секції *Bromus* і секції *Genea* (Smith, 1972; Scholz, 1981; Sales, 1993). За результатами дослідження нуклеотидних послідовностей хлоропластної ДНК представників триби *Bromeae*, вид *B. pectinatus* філогенетично укорінений в секції *Genea* (Saarela et al., 2007). Всі досліджені види цієї секції флори України, а також *B. japonicus* s. l. і *B. hordeaceus*, мають деякі спільні мікроморфологічні ознаки. Вказані види вирізняються від решти видів секції *Bromus* відсутністю шипиків на адаксіальній поверхні листової пластинки. Тому, зазначену філогенетичну спорідненість можна вважати до певної міри підтвердженою за ознаками будови епідерми.

На підставі каріологічного вивчення видів були висунуті припущення про філогенетичну спорідненість *B. tectorum* та *B. madritensis* (Naganovska, 1993). На мікроморфологічному рівні вони також подібні за наявністю склепінчастих клітин на кілі й ребрах абаксальної поверхні, але розрізняються за наявністю шипиків у *B. tectorum* на поверхні кіля й наявністю склепінчастих клітин на адаксіальній поверхні у *B. madritensis*. Разом із тим, за каріологічними ознаками, віддаленими виявились диплоїдні види *B. sterilis* і *B. tectorum* (Naganovska, 1993). Проте, ці види, за результатами аналізу фрагментів рестрикції хлоропластної ДНК, дивергували недавно й вони мають спільного материнського предка (Pillay, Hilu, 1995). Обом видам притаманний досить мінливий набір ознак будови епідерми. У *B. sterilis* на обох поверхнях не виявлено склепінчастих клітин, а для *B. tectorum* на поверхні кіля встановлена їхня наявність, для частини зразків – наявність шипиків. Чітких підтверджень тієї чи іншої гіпотези на мікроморфологічному рівні виявити не вдається.

Нині встановлена гібридна природа поліплоїдних видів секції *Genea* й розшифрована їхня

геномна структура: *B. sterilis* (2x) SS, *B. fasciculatus* C.Presl (2x) FF, *B. tectorum* (2x) TT, та решта інших видів мають комбінації вказаних геномів: *B. madritensis* (4x) SSFF, *B. rubens* L. (4x) TTFF, *B. rigidus* Roth (6x) FFTTXX, *B. diandrus* Roth (8x) FFTTXXSS, де X – геном (субгеном) поки що не встановленого походження (Fortune et al., 2008). З огляду на наведену структуру геномів можна здійснити спробу відслідкувати прояв й комбінування мікроморфологічних ознак предкових видів у видів-нащадків. Зокрема, у *B. diandrus* слід очікувати наявність ознак, притаманних *B. sterilis*, *B. tectorum*, а також, ймовірно, *B. madritensis*. Усі досліджені нами види секції *Genea* не мають шипиків на адаксіальній та абаксіальній поверхнях листової пластинки (за виключенням *B. tectorum*, деякі зразки якого мають поодинокі шипики на поверхні кіля). Переважна більшість ознак будови епідерми подібна у цих видів, проте з деякими несуттєвими відмінностями: *B. tectorum* має прямокутні, округлі, квадратні й поперечно-прямокутні скрем'янілі клітини, *B. sterilis* – прямокутні й квадратні, *B. diandrus* – прямокутні, еліптичні, квадратні, округлі, напівкожурі. Склепінчасті клітини, які зовсім відсутні у *B. diandrus*, виявлені у деяких зразків *B. madritensis* та *B. tectorum*.

Згідно з деякими даними, види *B. japonicus* і *B. squarrosus* секції *Bromus* на макроморфологічному рівні дуже подібні до *B. arvensis* (Oja, Paal, 2007). Ознаками, за якими можна розрізнити ці види, є довжина пиляків і спосіб запилення (*B. japonicus* і *B. squarrosus* мають самозапильні клейстогамні квітки й маленькі пиляки, *B. arvensis* – лінійні, до 5 мм завдовжки пиляки й хазмогамні квітки) та ширина нижньої квіткової луски (у *B. squarrosus* вона ширша, ніж у *B. japonicus*). Серологічні дослідження (Smith, 1972), вивчення ізоферментів (Oja et al., 2003), а також дослідження методом RAPD (Ainouche et al., 1999) показали, що *B. japonicus* і *B. squarrosus* дуже близько споріднені, а *B. arvensis* – віддалений від них. На мікроморфологічному рівні ці три види дуже подібні за виключенням деяких мінливих ознак, які дещо відрізняються у межах окремих видів. Досить добре вираженою ознакою є наявність шипиків на поверхні кіля деяких зразків *B. japonicus* і *B. arvensis* та їхня повна відсутність у *B. squarrosus*. За ознакою наявності шипиків на абаксіальному боці пластинки листка *B. arvensis* більш подібний до

B. secalinus, а за ознакою наявності склепінчастих клітин на обох поверхнях – до *B. secalinus* і *B. commutatus*.

Види з дрібними нижніми квітковими лусками, серед яких є *B. scoparius*, за деякими даними вважаються найбільш еволюційно просунутими (Smith, Sales, 1993), проте якихось специфічних ознак будови епідерми листка у цього виду нам знайти не вдалося.

Bromus commutatus і *B. secalinus* тлумачаться зазвичай як самостійні види, але деякі автори зводять *B. commutatus* до підвидів *B. racemosus* (Ammann, 1981) або *B. secalinus*. Існує думка, що тетраплоїдні види *B. commutatus* і *B. secalinus* є близькоспорідненими й можуть походити від спільного диплоїдного предка, який нині не існує (Spalton, 2002). Дослідження аллозимів (Oja, Jaaska, 1998) показали, що ці види мають незалежне походження. За даними мікроморфологічного дослідження епідерми пластинки листка вони мають майже однаковий набір форм скрем'янілих клітин й різну щільність довгих трихом на абаксіальній поверхні: для *B. commutatus* характерні досить щільні довгі трихоми, а у *B. secalinus* трихоми поодинокі.

За даними аналізу різноманітності деяких аллозимів представників типової секції роду *Bromus* з Середземномор'я види *B. squarrosus* і *B. hordeaceus* генетично близькі (Ainouche, Bayet, 1996). За ознаками будови волоті й колосків вони суттєво відрізняються й за деякими даними їх відносять до різних рядів (Vvedensky et al., 1934; Vog, 1970). Обидва види дуже подібні за загальними рисами будови епідерми, проте в жодного зі зразків *B. hordeaceus* на ребрах обох поверхонь пластинки листка не виявлено ні склепінчастих клітин, ні шипиків. *Bromus squarrosus* характеризується варіабельністю цієї ознаки – одні зразки мають ці клітини, в інших вони відсутні.

У секції *Bromopsis* послідовне схрещування низки видів або їхніх цитотипів і подальше спостереження за поведінкою хромосом у мейозі дозволило до певної міри з'ясувати структуру ядерного геному цих видів. Вважаючи, що до кон'югації (повної чи неповної) здатні лише філогенетично споріднені фрагменти геному, геном А октоплоїдного виду *Bromus inermis*, ймовірно, ідентичний геному *A.B. erectus* (Armstrong, 1981). На рівні мікроморфологічних ознак поверхні пластинки листка ці два види мають як подібні,

так і відмінні риси. За ознакою наявності трихом *B. erectus* відрізняється від *B. inermis* (в останнього листкові пластинки повністю голі). Крім цієї розмежувальної ознаки, виявлена ще одна – наявність великої кількості склепінчастих клітин у *B. inermis* та їхня повна відсутність у *B. erectus*. За цією ознакою й значенням довжини довгих клітин (від 8,14 мкм) *B. inermis* більш наближений до видів із сітчасто-волокнистими обгортками при основі стебла, ніж до інших видів секції *Bromopsis*. На основі даних, отриманих у результаті аналізу макроформологічних ознак, *Bromus riparius* виник унаслідок гібридизації *Bromopsis inermis* і *B. heterophylla* (= *B. cappadocica* s. l.) (Tzvelev, 2006). Наші дослідження ультраструктури епідерми поверхні листка підтверджують це припущення, оскільки *Bromus inermis* має деякі специфічні ознаки будови епідерми листка (наявність численних склепінчастих клітин й переважно ниркоподібних скрем'янілих клітин), що наближають його до *B. cappadocicus* s. l. та *B. riparius* s. l. Спорідненість вказаних видів підтверджується також даними хромосомного аналізу, згідно з якими *B. riparius* – гібрид предків *B. inermis* з $2n=56$ й інших диплоїдних видів секції *Bromopsis* (Schulz-Schaeffer, 1960).

Мікроморфологічні дані ультраструктури поверхні листкової пластинки повністю підтверджують таксономічну окресленість типової секції *Bromopsis* sensu Tzvelev роду *Bromopsis* (Tzvelev, 2007), яку ми приймаємо у складі роду *Bromus*; представники цієї секції мають лише дві форми скрем'янілих клітин й зовсім позбавлені склепінчастих клітин. Вид *Bromus erectus* за комплексом ознак будови епідерми займає проміжне положення між типовою секцією *Bromopsis* sensu Tzvelev і видами, що належать до секції *Stepposae* Tzvelev роду *Bromopsis*. Як і види *Bromus benekenii* та *B. ramosus*, цей вид (*B. erectus*) зовсім не має склепінчастих клітин і за кількістю форм скрем'янілих клітин (крім прямокутних і еліптичних, має округлі й ниркоподібні клітини) подібний до решти видів секції *Stepposae* sensu Tzvelev. *Bromopsis inermis* разом з іншими видами, які не входять до складу флори України, віднесений Н.Н. Цвельовим до окремої секції *Rhizomatosa* Tzvelev роду *Bromopsis*. Таке таксономічне положення цього виду цілком узгоджується з мікроморфологічними ознаками поверхні листкової пластинки. Повна відсутність трихом і наявність склепінчастих клітин доповнюють його

морфологічну своєрідність, хоча за останньою ознакою він більше наближується до видів секції *Stepposae* sensu Tzvelev із сітчасто-волокнистими обгортками при основі стебла.

Види із сітчасто-волокнистими обгортками при основі стебла (*Bromus riparius* й *B. cappadocicus*) характеризуються дуже подібними макроформологічними ознаками: нещільна, досить малоколоскова волоть, наявність остюка на нижніх квіткових лусках, вузькі, часто щільно вздовж згорнуті листки (Bor, 1970; Tzvelev, 1976, 2006; Sljussarenko, 1977). Їхня таксономічна диференціація добре вивчена на хромосомному рівні (Kožuharov et al., 1981; Petrova et al., 1997). На мікроморфологічному рівні поверхня пластинки листка відзначається одноманітністю ознак будови як генеративних, так і вегетативних пагонів. Особливостями цієї групи є невелика довжина "довгих" клітин (від 5,17 мкм), відсутність шипиків, велика різноманітність форм скрем'янілих клітин (прямокутна, поперечно-прямокутна, ниркоподібна, поперечно-еліптична, напівокругла, квадратна) й висока щільність склепінчастих клітин (див. таблицю Е1). Найчастіше трапляються скрем'янілі клітини невеликої довжини: поперечно-прямокутні, ниркоподібні, поперечно-еліптичні, напівокруглі, квадратні. Єдина ознака мікроморфологічного рівня, за якою можна надійно здійснити внутрішньогрупову диференціацію усієї сукупності зразків, – опушення на абаксiальному боці листкової пластинки. Досліджені зразки всіх видів цієї спорідненості за даною ознакою можна легко об'єднати у дві групи: із досить щільним опушенням на абаксiальній поверхні, яке складається переважно з коротких трихом, та без опушення. Зразки без опушення характерні для нотовиду "*Bromopsis* × *taurica*" Sljuss. й частини зразків (гололисткових форм) видів *Bromus cappadocicus* та *B. riparius*. Досить низька таксономічна цінність ознаки опушення була продемонстрована раніше у дослідженні поверхні нижніх і верхніх квіткових лусок видів роду *Bromus* s. l. за допомогою методу СЕМ (Acedo, Llamas, 2001), що також підтверджується й нашими дослідженнями.

Згідно із сучасним, найповнішим дослідженням філогенетичних зв'язків роду *Bromus* s. l. на молекулярному рівні (Saarela et al., 2007), за даними хлоропластних і ядерних нуклеотидних послідовностей ДНК, монофілетичною є лише

секція *Ceratochloa*. В результаті вивчення спектрів фрагментів рестрикції хлоропластної ДНК для підроду *Ceratochloa* був виявлений однаковий спектр фрагментів для всіх видів, що свідчить про спільність предка за материнською лінією (Pillay, Nilu, 1990). Дані, отримані нами в результаті дослідження будови епідермистркової пластинки, в цілому підтверджують близьку філогенетичну спорідненість видів групи *Ceratochloa*.

Висновки

Досліджені мікроморфологічні ознаки поверхні пластинки листка представників триби *Bromeae* у флорі України значною мірою характеризуються варіабельністю, що робить їх переважно малоприсадними для вирішення таксономічних й філогенетичних проблем. За деякими з ознак, секція *Bromopsis* роду *Bromus* розпадається на дві групи. Перша містить види *Bromus erectus*, *B. benekenii*, *B. ramosus*, друга – *B. riparius* (incl. *Bromopsis cimmerica*), *B. cappadocicus* (incl. *Bromopsis heterophylla*, *B. calcarea*, *B. pseudocappadocica*, *B. glabrata*) й "*Bromopsis* ×*taurica*", що частково знаходить таксономічне відображення в системі злаків Н.Н. Цвельова (Tzvelev, 2006). Згідно з цією системою, види *Bromus inermis* і *B. cappadocicus* (*Bromopsis heterophylla*) є батьківськими видами *Bromus riparius*, що досить добре узгоджується з результатами дослідження мікроморфологічних ознак. Припущення про монофілетичність групи видів секції *Ceratochloa* роду *Bromus*, зроблене на основі аналізу послідовностей ДНК (Saarela et al., 2007), підтверджується схожістю більшості ознак будови епідерми листкової пластинки двох видів, які є чужорідними для флори України. Лише для видів цієї секції й небагатьох, включених до секцій *Stepposae* sensu Tzvelev й *Bromopsis* sensu Tzvelev, характерна повна відсутність склепінчастих клітин, тоді як іншим групам триби *Bromeae* притаманне варіювання за цією ознакою та за багатьма іншими.

Для таксономії секцій *Bromus*, *Genea* й частково *Bromopsis* роду *Bromus* досліджені мікроморфологічні ознаки не мають важливого значення з причини їхньої значної подібності. Таким чином, відповідно до викладеного аналізу, трибу *Bromeae* доцільно розглядати як таку, що містить єдиний рід *Bromus* s. l., у межах якого слід виділяти внутрішньородові таксони рівня секцій: *Bromus*, *Genea*, *Bromopsis* та *Ceratochloa*. Проте,

монофілетичність групи *Bromopsis* у традиційному розумінні є дуже сумнівною.

Подяки

Автори статті висловлюють подяку за допомогу в роботі з електронним мікроскопом З.М. Паніній й В.І. Сапсай (Центр колективного користування електронними мікроскопами, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України).

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Acedo C., Llamas F. 2001. Variation of morphological characters of lemma and palea in the genus *Bromus* (*Poaceae*). *Annales Botanici Fennici*, 38(1): 1–14.
- Ainouche M.L., Bayer R.J. 1996. On the origins of two Mediterranean allotetraploid *Bromus* species: *Bromus hordeaceus* L. and *B. lanceolatus* Roth. (*Poaceae*). *American Journal of Botany*, 83: 135.
- Ainouche M.L., Bayer R.J., Gourret J.-P., Defontaine A., Misser M.T. 1999. The allotetraploid invasive weed *Bromus hordeaceus* L. (*Poaceae*): genetic diversity, origin and molecular evolution. *Folia Geobotanica*, 34: 405–419. <https://doi.org/10.1007/BF02914919>
- Ammann K. 1981. Bestimmungsschwierigkeiten bei europäischer *Bromus*-Arten. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 102(1–4): 459–469.
- Armstrong K.C. 1981. The evolution of *Bromus inermis* and related species of *Bromus* sect. *Enigma*. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 102(1–4): 427–443.
- Barthlott W., Frölich D. 1983. Mikromorphologie und Orientierungsmuster epicuticularer Wachs-Kristalloide: Ein neues systematisches Merkmal bei Monokotylen. *Plant Systematics and Evolution*, 142: 171–185. <https://doi.org/10.1007/BF00985897>
- Bor N.L. 1970. Gramineae. In: *Flora Iranica*, vol. 70. Ed. K.H. Rechinger. Graz (Austria): Natural History Museum Vienna, Akademische Druck- und Verlagsanstalt, 573 pp. + 72 tab.
- Doğan M., Behçet L., Sinan A. 2015. *Pseudophleum anatolicum*, a new endemic species of *Pseudophleum* (*Poaceae*) from East Anatolia, Turkey. *Systematic Botany*, 40(2): 454–460. <https://doi.org/10.1600/036364415X688349>
- Ellis R.P. 1979. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the *Poaceae*. II. The epidermis as seen in surface view. *Bothalia*, 12(4): 641–671. <https://doi.org/10.4102/abc.v12i4.1441>
- Fortune P.M., Pourta U.N., Viro N.N., Ainouche M.L. 2008. Molecular phylogeny and reticulate origins of the polyploid *Bromus* species from section *Genea* (*Poaceae*). *American Journal of Botany*, 95(4): 454–464. <https://doi.org/10.3732/ajb.95.4.454>
- Garcke A. 1972. *Illustrierte Flora. Deutschland und angrenzende Gebiete. Gefäßkryptogamen und Blütenpflanzen*. 23. Auflage. Berlin; Hamburg: Verlag Paul Parey, 1607 S.

- Gutiérrez H.F., Pensiero J.F. 1998. Sinopsis de las especies argentinas del Género *Bromus* (Poaceae). *Darwiniana* 35(1–4): 75–114. <https://doi.org/10.14522/darwiniana.2014.351-4.397>
- Ivessalo-Pfäffli M.-S. 1995. *Fiber atlas: identification of papermaking fibers*. Berlin; Heidelberg: Springer, 407 pp.
- Klokov M.V. 1950a. *Notulae Systematicae ex Herbario Instituti Botanici nomine V.L. Komarovi Academiae Scientiarum URSS*, 12: 35–60. [Клоков М.В. 1950b. Новые украинские злаки. *Ботанические материалы гербария Ботанического института имени В.Л. Комарова АН СССР*, 12: 35–60].
- Klokov M.V. 1950b. *Gramineae*. In: *Vyznachnyk Roslyn UkrRSR*. Kyiv; Kharkiv: Derzhshilhospyvday, pp. 837–908. [Клоков М.В. 1950b. Родина Злаки. *Gramineae*. В кн.: *Визначник рослин УРСР*. Київ; Харків: Держсільгоспвидав, с. 837–908].
- Klokov M.V. 1976 (1977). In: *Novitates Systematicae Plantarum Vascularium et Non Vascularium*. Kyiv: Naukova Dumka, pp. 28–48. [Клоков М.В. 1976 (1977). О костреце прибрежном и близких к нему видах. В кн.: *Новости систематики высших и низших растений*. Киев: Наукова думка, с. 28–48].
- Kožuharov S., Petrova A., Ehrendorfer F. 1981. Evolutionary patterns in some brome grass species (*Bromus*, *Gramineae*) of the Balkan Peninsula. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 102(1–4): 381–391.
- Krasniak O.I. 2011. *Chornomorski Botanical Journal*, 7(1): 43–45. [Красняк О.И. 2011. Ознаки ультраструктури епідерми в таксономії *Bromus wolgensis* Fisch. ex J. Jacq. f. (Poaceae). *Чорноморський ботанічний журнал*, 7(1): 43–45].
- Krasniak O.I. 2012. In: *Modern Phytomorphology: materials of the 1st International scientific conference on plant morphology (Lviv, 4 April, 2012)*. Lviv, pp. 107–110. [Красняк О.И. 2012. Ознаки ультраструктури епідерми в таксономії видів *Bromopsis ramosa* (Huds.) Holub і *B. benekeii* (Lange) Holub (Poaceae). У зб.: *Сучасна фітоморфологія: матеріали 1-ої Міжнародної наукової конференції з морфології рослин (м. Львів, 4 квітня 2012 р.)*. Львів, с. 107–110].
- Lavrenko E.M. 1940. *Bromus*. In: *Flora of the Ukrainian RSR*, vol. 2. Ed. E.M. Lavrenko. Kyiv: Academy of Sciences of Ukrainian RSR, pp. 293–315. [Лавренко Є.М. 1940. *Bromus* L. – Стоколос. В кн.: *Флора УРСР*, т. 2. Київ: Вид-во АН УРСР, с. 293–315].
- Massa A.N., Jensen K.B., Larson S.R., Hole D. 2011. Morphological variation in *Bromus* sect. *Ceratochloa* germplasm of Patagonia. *Canadian Journal of Botany*, 82(1): 136–144. <https://doi.org/10.1139/b03-133>
- Mashau A.C., Fish L., Van Wyk A.E. 2015. Taxonomic significance of the abaxial lemma surface in southern African members of *Helictotrichon* (Poaceae). *Bothalia*, 45(1): 1–8. <https://doi.org/10.4102/abc.v45i1.1393>
- Matthei O. 1986. The genus *Bromus* L. Poaceae in Chile. *Gayana Botanica (Chile)*, 43(1–4): 47–110.
- Meng L., Mao P. 2013. Micromorphological and anatomical features of four species of *Elytrigia* Desv. (Poaceae). *Bangladesh Journal of Plant Taxonomy*, 20(2): 135–144. <https://doi.org/10.3329/bjpt.v20i2.17388>
- Metcalf C.R. 1960. *Anatomy of Monocotyledons, vol. 1. Gramineae*. Oxford; New York: Oxford University Press, lxi + 731 pp.
- Mosyakin S.L. 1990. *Ukrainian Botanical Journal*, 47(1): 101–102. [Мосякін С.Л. 1990. *Ceratochloa carinata* (Hook. et Arn.) Tutin (Poaceae, Bromaeae) – новий адвентивний вид флори УРСР. *Український ботанічний журнал*, 47(1): 101–102].
- Mosyakin S.L. 1991. *Ukrainian Botanical Journal*, 48(3): 45–48. [Мосякін С.Л. 1991. Нові відомості про поширення адвентивних видів родини Poaceae в м. Києві. *Український ботанічний журнал*, 48(3): 45–48].
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. 1999. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural Checklist*. Kiev, xxiii + 345 pp. <https://doi.org/10.13140/2.1.2985.0409>
- Naganowska B. 1993. Karyotypes of five *Bromus* species of *Genea* section. *Genetica Polonica*, 34(3): 197–213.
- Oja T., Jaaska V. 1998. Allozyme diversity and phylogenetic relationships among diploid annual bromes (*Bromus*, Poaceae). *Annales Botanici Fennici*, 35(2): 123–130.
- Oja T., Jaaska V., Vislap V. 2003. Breeding system, evolution and taxonomy of *Bromus arvensis*, *B. japonicus* and *B. squarrosus* (Poaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 242(1/4): 101–117. <https://doi.org/10.1007/s00606-003-0024-z>
- Oja T., Paal J. 2007. Multivariate analysis of morphological variation among closely related species *Bromus japonicus*, *B. squarrosus* and *B. arvensis* (Poaceae) in comparison with isozyme evidences. *Nordic Journal of Botany*, 24(6): 691–702. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2004.tb01939.x>
- Ortúñez E., de la Fuente V. 2010. Epidermal micromorphology of the genus *Festuca* L. (Poaceae) in the Iberian Peninsula. *Plant Systematics and Evolution*, 284(3–4): 201–218. <https://doi.org/10.1007/s00606-009-0248-7>
- Palmer P.G., Tucker A.E. 1983. A Scanning Electron Microscope Survey of the Epidermis of East African Grasses, Series II. In: *Smithsonian Contributions to Botany*, pp. 1–72. <https://doi.org/10.5479/si.0081024X.53>
- Pavlick L.E., Anderton L.K. 2007. *Bromus* L. In: *Flora of North America*, vol. 24. Eds M.E. Barkworth, K.M. Capels, S. Long, L.K. Anderton, M.B. Piep. New York; Oxford: Oxford University Press, pp. 193–237.
- Peterson P.M., Planchuelo A.M. 1988. *Bromus catharticus* in South America (Poaceae: Bromaeae). *Novon*, 8(1): 53–60. <https://doi.org/10.2307/3391893>
- Petrova A., Kožuharov S., Ehrendorfer F. 1997. Karyosystematic notes on *Bromus* (Gramineae), and a new species of the *B. riparius* polyploid complex from Bulgaria. *Bocconeia*, 5(2): 775–780.
- Pillay M., Hilu K.W. 1990. Chloroplast DNA variation in diploid and polyploid species of *Bromus* (Poaceae) subgenera *Festucaria* and *Ceratochloa*. *Theoretical and Applied Genetics*, 80(3): 326–332. <https://doi.org/10.1007/BF00210067>
- Pillay M., Hilu K.W. 1995. Chloroplast-DNA restriction site analysis in the genus *Bromus* (Poaceae). *American*

- Journal of Botany*, 82(2): 239–249. <https://doi.org/10.2307/2445531>
- Reimer E., Cota-Sánchez J.H. 2007. An SEM survey of the leaf epidermis in Danthonioid grasses (*Poaceae*). *Danthonioideae. Systematic Botany*, 32(1): 60–70. <https://doi.org/10.1600/036364407780360139>
- Planchuelo A.M., Peterson P.M. 2000. The species of *Bromus* (*Poaceae: Bromeeae*) in South America. In: *Grasses systematics and evolution*. Eds S.W.L. Jacobs, J. Everett. Collinwood, Australia: CSIRO Publishing, pp. 89–101.
- Saarela J.M., Peterson P.M., Keane R.M., Cayouette J., Graham S.W. 2007. Molecular phylogenetics of *Bromus* (*Poaceae: Pooideae*) based on chloroplast and nuclear DNA sequence data. *Aliso*, 23(1): 379–396. <https://doi.org/10.5642/aliso.20072301.35>
- Saarela J.M., Peterson P.M., Valdés-Reyna J. 2014. A taxonomic revision of *Bromus* (*Poaceae: Pooideae: Bromeeae*) in Mexico and Central America. *Phytotaxa*, 185(1): 1–147. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.185.1.1>
- Sales F. 1993. Taxonomy and nomenclature of *Bromus* sect. *Genea*. *Edinburgh Journal of Botany*, 50(1): 1–31. <https://doi.org/10.1017/S0960428600000627>
- Sales F. 1994. Evolutionary tendencies in some annual species of *Bromus* (*Bromus* L. sect. *Genea* Dum. (*Poaceae*)). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 115(3): 197–210. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1994.tb01778.x>
- Scholz H. 1981. Bemerkungen über *Bromus madritensis* und *B. rubens* (*Gramineae*). *Willdenowia*, 11(2): 249–258.
- Schulz-Schaeffer J. 1960. Cytological investigations in the genus *Bromus*. III. The cytotaxonomic significance of the satellite chromosomes. *Journal of Heredity*, 51(6): 269–277. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a107007>
- Shaw R.B., Montgomery P. 2011. *Guide to Texas Grasses*. Texas: Texas A&M University Press, College Station, 1096 pp.
- Sljussarenko L.P. 1977. *Bromeae*. In: *Grasses of Ukraine*. Kyiv: Naukova Dumka, pp. 124–153. [Слюсаренко Л.П. 1977. *Bromeae* Dum. – Костровые. В кн.: *Злаки України*. Киев: Наукова думка, с. 124–153].
- Smith P.M. 1972. Serology and species relationship in annual bromes (*Bromus* L. sect. *Bromus*). *Annals of Botany*, 36(1): 1–30. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a084562>
- Smith P.M. 1985. *Bromus*. In: *Flora of Turkey*, vol. 9. Ed. P.H. David. Edinburgh: University of Edinburgh, pp. 272–302.
- Smith P.M., Sales F. 1993. *Bromus* L. sect. *Bromus*: taxonomy and relationship of some species with small spikelets. *Edinburgh Journal of Botany*, 50(2): 149–171. <https://doi.org/10.1017/S0960428600002535>
- Spalton L.M. 2002. An analysis of the characters of *Bromus racemosus* L., *B. commutatus* Schrad. and *B. secalinus* L. (*Poaceae*). *Watsonia*, 24(2): 193–202.
- Stebbins G.L. 1981. Chromosomes and evolution in the genus *Bromus*. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, 102(1–4): 359–379.
- Terrell E.E., Peterson P.M., Wergin W.P. 2001. Epidermal Features and Spikelet Micromorphology in *Oryza* and Related Genera (*Poaceae: Oryzaceae*). *Smithsonian Institution Press Washington, D.C.*, 50 pp. <https://doi.org/10.5479/si.0081024X.91>
- Tzvelev N.N. 1976. *Grasses of the USSR*. Leningrad: Nauka, 788 pp. [Цвелев Н.Н. 1976. *Злаки СССР*. Ленинград: Наука, 788 с.].
- Tzvelev N.N. 2006. *Novitates Systematicae Plantarum Vascularium*, 38: 66–113. [Цвелев Н.Н. 2006. Краткий конспект злаков (*Poaceae*) Восточной Европы: начало системы (трибы *Vambuseae–Bromeae*). *Новості систематики вищих рослин*, 38: 66–113].
- Vvedensky A.I., Krechetovich V.I., Nevsky S.A., Sochava W.B. 1934. *Bromus*. In: *Flora of the USSR*, vol. 2. Leningrad: Academy of Sciences of the USSR, pp. 554–584. [Введенский А.И., Кречетович В.И., Невский С.А., Сочава В.Б. 1934. Костер – *Bromus* L. В кн.: *Флора СССР*, т. 2. Ленинград: Изд-во АН СССР, с. 554–584].
- Webb M.E., Almeida M.T. 1990. Micromorphology of the leaf epidermis in taxa of the *Agropyron-Elymus*-complex (*Poaceae*). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 103(2): 153–158. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1990.tb00181.x>
- Weber W.A., Wittmann R.C. 2011. *Colorado Flora: Western Slope*. 4th ed. University Press of Colorado, 608 pp.
- Yousaf Z., Shinwari Z.Kh., Asghar R., Parveen A. 2008. Leaf epidermal anatomy of selected *Allium* species, family *Alliaceae* from Pakistan. *Pakistan Journal of Botany*, 40(1): 77–90.

Рекомендує до друку Г.В. Бойко



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj76.03.211>

Гриби порядків *Agaricales*, *Boletales* і *Russulales* басейну річки Псел

Яна М. МАКАРЕНКО

Полтавський національний педагогічний університет імені В.Г. Короленка
вул. Остроградського 2, Полтава 36000, Україна
ya_makarenko@ukr.net

Makarenko Y.M. 2019. **Fungi of the orders *Agaricales*, *Boletales*, and *Russulales* in the Psel River basin.** *Ukrainian Botanical Journal*, 76(3): 211–219.

V.G. Korolenko Poltava National Pedagogical University
2 Ostrogradsky Str., Poltava 36000, Ukraine

Abstract. The article presents results of the mycological research in the Psel River basin. Taxonomic diversity, ecological and trophic peculiarities of fungi of *Agaricales*, *Boletales* and *Russulales*, as well as their distribution patterns in the main plant communities of the studied area are provided. In total, 356 species of 116 genera, of 37 families, and 3 orders of the *Agaricomycetes* were recorded. Majority of the fungi belong to *Agaricales* (276 species). The best represented families are *Agaricaceae* (67 species) and *Russulaceae* (38 species). The largest genera are *Russula* (24 species) and *Agaricus* (22 species). Of the found species, 60 were recorded for the first time in the Left Bank Forest-Steppe and 41 – in the Forest-Steppe zone of Ukraine. One species, *Agaricus iodosmus*, is so far known in Ukraine only from the studied territory. *Agaricus bresadolanus*, *A. tabularis*, and *Leucoagaricus nympharum* are listed in the *Red Data Book of Ukraine*. The highest diversity of basidiomycetes was observed in lime-oak forests (103 species) and pine forests (100 species). The prevailing ecological groups are mycorrhizal fungi (127 species) and soil saprotrophic fungi (110 species).

Keywords: *Agaricomycetes*, Left Bank Forest-Steppe zone, macromycetes, taxonomic structure, Ukraine

Submitted 14 April 2019. Published 11 July 2019

Макаренко Я.М. 2019. **Гриби порядків *Agaricales*, *Boletales* і *Russulales* басейну річки Псел.** *Український ботанічний журнал*, 76(3): 211–219.

Реферат. У статті представлені результати мікологічного обстеження басейну р. Псел, а також розглядається таксономічна структура, еколого-трофічні особливості, закономірності поширення в основних типах рослинних угруповань та практичне значення грибів порядків *Agaricales*, *Boletales* і *Russulales* (клас *Agaricomycetes*). На зазначеній території виявлено 356 видів цих грибів, які належать до 109 родів з 34 родин. Переважна більшість грибів належить до порядку *Agaricales* (276 видів). Найбільше представлені родини *Agaricaceae* (67 видів), *Russulaceae* і *Tricholomataceae* (по 38 видів). Провідними є роди *Russula* (24 види) та *Agaricus* (22 види). У результаті проведеного дослідження знайдено 60 видів, нових для Лівобережного Лісостепу, з них 41 – вперше наведені для Лісостепу України. Один вид, *Agaricus iodosmus*, поки що відомий в Україні лише з басейну р. Псел. Знайдено види, включені до Червоної книги України – *Agaricus bresadolanus*, *A. tabularis* і *Leucoagaricus nympharum*. Найбагатшими за видовим складом макроміцетів виявилися липово-дубові (103 види) і соснові (100 видів) ліси. В екологічному спектрі переважають мікоризні гриби (127 видів) та гумусові сапротрофи (110 видів).

Ключові слова: видовий склад, Лівобережний Лісостеп, макроміцети, Україна, *Agaricomycetes*

Вступ

Річка Псел є лівою притокою Дніпра, протікає в Сумській і Полтавській областях України в межах Придніпровської низовини. Довжина її становить 717 км, площа басейну – 16,3 тис. км². Долина річки у верхній частині вузька, глибока, з крутими схилами, а нижче ширша, переважно

з крутим правим і пологим лівим берегами. Річище розчленоване старицями та протоками, на окремих ділянках заболочене. Згідно з геоботанічним районуванням (Необотаничне..., 1977), долина р. Псел розташована в Роменсько-Полтавському й частково Бахмацько-Кременчуцькому геоботанічних округах Лівобережно-

© 2019 Y.M. Makarenko. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited

придніпровської підпровінції Східноєвропейської провінції Європейсько-Сибірської лісостепової області. Лісистість долини зменшується від витoku річки до її гирла: у верхній частині водозбору досягає 15–20%, а в нижній течії 5–10%. Лісова рослинність представлена кленово-липово-дубовими, липово-дубовими та дубовими лісами, приуроченими до розчленованих правих берегів річки. Основні масиви заплавної лісів зосереджені в її пониззі та представлені в центральній частині заплавами дібровами, в приуслівій – тополівниками, в притерасній – вільшняками. На борових терасах річкової долини зростають соснові та сосново-дубові ліси, переважно штучного походження. Невеликі площі на пониженнях борової тераси серед соснових масивів займають березові насадження, іноді з домішкою сосни. Лучні степи збереглися на схилах балок та річкових долин. Фрагменти справжніх та чагарникових степів локально поширені в південній та південно-східній частинах. Псамофітні степи займають безлісі ділянки борової тераси. Найбільші площі серед сучасної рослинності припадають на луки (справжні, остепнені, низинні) та болота (високотравні, осокові, рідше – чагарникові). Як бачимо, екологічні умови в долині річки Псел досить сприятливі для розвитку грибів.

Гриби порядків *Agaricales*, *Boletales* і *Russulales* представляють велику, різноманітну в систематичному й морфологічному відношенні групу вищих базидіоміцетів, яка є важливою складовою частиною гетеротрофного блоку наземних біоценозів. Ці гриби беруть активну участь у розкладі лісової підстилки та деревного опаду. Серед них є облигатні симбіотрофи, трапляються й паразитні види. Все це свідчить про те, що без вивчення грибів даної групи уявлення про стан біоценозів басейну р. Псел не може бути повним. Тому актуальним сьогодні є всебічне вивчення видового складу порядків *Agaricales*, *Boletales* і *Russulales* на вказаній території.

Матеріали та методи

Обстеження району досліджень здійснювали маршрутно-експедиційним методом. Гриби збирали та реєстрували в різноманітних фітоценозах басейну р. Псел протягом всього вегетаційного періоду (квітень–листопад) 2012–2017 рр. Збір та гербаризацію матеріалу проводили за загальноприйнятою методикою (Bondartsev,

Singer, 1950). У статті використано класифікацію грибів, прийняту в 10-му виданні "Словника грибів" (Kirk et al., 2008). Сучасні назви грибів узгоджено з номенклатурною базою даних *Index Fungorum* (<http://www.indexfungorum.org./Names/Names.asp>). Флористичну новизну видів перевіряли за електронною базою даних "Гриби України" (Andrianova et al., 2006) та випусками "Флоры грибов Украины" (Wasser, 1980, 1992; Prydiuk, 2015). Назви регіонів України подані за виданням "Флора грибов Украины. Мучнисторосяные грибы" (Heluta, 1989). Для аналізу еколого-трофічних особливостей виявлених грибів використовували класифікацію О.Є. Коваленка з доповненням О.В. Морозової (Kovalenko, 1980; Morozova, 2001).

Результати та обговорення

За результатами власних досліджень (Makarenko, 2014a, b, 2015a, c, d, 2016a, b, 2017; Makarenko, Besedina, 2015b, 2016) та з урахуванням опублікованих даних І.С. Беседіної та К.К. Карпенко (Besedina, 1988; Karpenko, 2004, 2011) для території басейну р. Псел нині відомо 356 видів грибів, які належать до 109 родів 34 родин 3 порядків класу *Agaricomycetes* (табл. 1). Переважна більшість видів належить до порядку *Agaricales* (276; 77,5%), значно менша – до *Russulales* (45; 12,6%) та *Boletales* (35; 9,8%). Серед родин найбільш чисельна *Agaricaceae* (67 видів). Значно менше представлені родини *Russulaceae* й *Tricholomataceae* (по 38 видів), *Psathyrellaceae* (28), *Strophariaceae* (25) та *Boletaceae* (21 вид). Провідними є роди *Russula* Pers. (24) і *Agaricus* L. (22 види). Найзвичайнішими для обстеженої території є: *Agaricus arvensis* Schaeff., *A. campestris* L., *Amanita muscaria* (L.) Lam., *Armillariella mellea* (Vahl) P.Karst., *Boletus edulis* Bull., *Clitocybe gibba* (Pers.) P.Kumm., *Coprinellus micaceus* (Bull.) Vilgalys, Hopple & Jacq. Johnson, *Coprinus comatus* (O.F.Müll.) Pers., *Crepidotus mollis* (Schaeff.) Staude, *Flammulina velutipes* (Curtis) Singer, *Imleria badia* (Fr.) Vizzini, *Lycoperdon perlatum* Pers., *Macrolepiota procera* (Scop.) Singer, *Marasmius rotula* (Scop.) Fr., *Mycena galericulata* (Scop.) Gray, *Paxillus involutus* (Batsch) Fr., *Pluteus cervinus* (Schaeff.) P.Kumm., *Schizophyllum commune* Fr., *Suillus granulatus* (L.) Roussel, *S. luteus* (L.) Roussel, *Tricholoma equestre* (L.) P.Kumm. та ін.

З числа виявлених у басейні р. Псел 224 види знайдені вперше, 60 – нові для Лівобережного Лісостепу та 41 – для Лісостепу України. Один

Таблиця 1. Систематична структура видового складу грибів порядків *Agaricales*, *Boletales* і *Russulales* басейну р. Псел у межах Лівобережного Лісостепу

Table 1. Taxonomic structure of fungi of *Agaricales*, *Boletales*, and *Russulales* in the Psel River basin within the Left Bank Forest-Steppe

Порядок, родина (число родів/видів)	Рід (число видів в роді)
Agaricales (82/276)	
<i>Agaricaceae</i> (15/67)	<i>Agaricus</i> L. (22), <i>Bovista</i> Pers. (4), <i>Calvatia</i> Fr. (2), <i>Chlorophyllum</i> Masee (1), <i>Coprinus</i> Pers. (1), <i>Cystoderma</i> Fayod (2), <i>Cystodermella</i> Harmaja (2), <i>Cystolepiota</i> Singer (1), <i>Echinoderma</i> (Locq. ex Bon) Bon (2), <i>Lepiota</i> (Pers.) Gray (9), <i>Leucoagaricus</i> Locq. ex Singer (2), <i>Leucocoprinus</i> Pat. (2), <i>Lycoperdon</i> Pers. (11), <i>Macrolepiota</i> Singer (5), <i>Montagnea</i> Fr. (1)
<i>Amanitaceae</i> (1/14)	<i>Amanita</i> Pers. (14)
<i>Bolbitiaceae</i> (2/4)	<i>Bolbitius</i> Fr. (1), <i>Conocybe</i> Fayod (3)
<i>Cortinariaceae</i> (1/8)	<i>Cortinarius</i> (Pers.) Gray (8)
<i>Cyphellaceae</i> (1/1)	<i>Chondrostereum</i> Pouzar (1)
<i>Entolomataceae</i> (2/6)	<i>Entoloma</i> (Fr.) P. Kumm. (5), <i>Clitopilus</i> (Fr. ex Rabenh.) P.Kumm. (1)
<i>Fistulinaceae</i> (1/1)	<i>Fistulina</i> Bull. (1)
<i>Hydnangiaceae</i> (1/2)	<i>Laccaria</i> Berk. & Broome (2)
<i>Hygrophoraceae</i> (5/8)	<i>Ampulloclitocybe</i> Redhead et al. (1), <i>Gliophorus</i> Herink (1), <i>Hygrocybe</i> (Fr.) P.Kumm. (2), <i>Hygrophorus</i> Fr. (3), <i>Lichenomphalia</i> Redhead et al. (1)
<i>Inocybaceae</i> (3/14)	<i>Crepidotus</i> (Fr.) Staude (4), <i>Inocybe</i> (Fr.) Fr. (9), <i>Tubaria</i> (W.G.Sm.) Gillet (1)
<i>Lyophyllaceae</i> (3/3)	<i>Calocybe</i> Kühner ex Donk (1), <i>Lyophyllum</i> P.Karst. (1), <i>Tricholomella</i> Zerova ex Kalamees (1)
<i>Marasmiaceae</i> (5/19)	<i>Gymnopus</i> (Pers.) Gray (5), <i>Marasmius</i> Fr. (8), <i>Marasmiellus</i> Murrill (2), <i>Mycetinis</i> Earle (2), <i>Rhodocollybia</i> Singer (2)
<i>Mycenaceae</i> (3/11)	<i>Mycena</i> (Pers.) Roussel (8), <i>Panellus</i> P.Karst. (2), <i>Xeromphalina</i> Kühner & Maire (1)
<i>Physalacriaceae</i> (5/5)	<i>Armillaria</i> (Fr.) Staude (1), <i>Flammulina</i> P. Karst. (1), <i>Hymenopellis</i> R.H.Petersen (1), <i>Strobilurus</i> Singer (1), <i>Xerula</i> Maire (1)
<i>Pleurotaceae</i> (1/5)	<i>Pleurotus</i> (Fr.) P.Kumm. (5)
<i>Pluteaceae</i> (3/14)	<i>Pluteus</i> Fr. (11), <i>Volvariella</i> Speg. (2), <i>Volvopluteus</i> Vizzini, Contu & Justo (1)
<i>Psathyrellaceae</i> (8/28)	<i>Coprinellus</i> P.Karst. (4), <i>Coprinopsis</i> P.Karst. (8), <i>Homophron</i> (Britzelm.) Örstadius & E.Larss. (1), <i>Lacrymaria</i> Pat. (1), <i>Panaeolina</i> Maire (1), <i>Panaeolus</i> (Fr.) Quéf. (2), <i>Parasola</i> Redhead, Vilgalys & Hopple (2), <i>Psathyrella</i> (Fr.) Quéf. (9)
<i>Schizophyllaceae</i> (1/1)	<i>Schizophyllum</i> Fr. (1)
<i>Strophariaceae</i> (11/25)	<i>Agrocybe</i> Fayod (5), <i>Deconica</i> (W.G. Sm.) P. Karst. (1), <i>Galerina</i> Earle (1), <i>Gymnopilus</i> P.Karst. (1), <i>Hebeloma</i> (Fr.) P.Kumm. (2), <i>Hypholoma</i> (Fr.) P.Kumm. (3), <i>Kuehneromyces</i> Singer & A.H.Sm. (1), <i>Pholiota</i> (Fr.) P.Kumm. (6), <i>Psilocybe</i> (Fr.) P.Kumm. (1), <i>Protostropharia</i> Redhead, Moncalvo & Vilgalys (1), <i>Stropharia</i> (Fr.) Quéf. (3)
<i>Tapinellaceae</i> (1/2)	<i>Tapinella</i> E.-J. Gilbert (2)
<i>Tricholomataceae</i> (9/38)	<i>Clitocybe</i> (Fr.) Staude (7), <i>Delicatula</i> Fayod (1), <i>Lepista</i> (Fr.) W.G.Sm. (5), <i>Leucocybe</i> Vizzini, P.Alvarado, G.Moreno & Consiglio (1), <i>Leucopaxillus</i> Boursier (1), <i>Melanoleuca</i> Pat. (5), <i>Myxomphalia</i> Hora (1), <i>Tricholoma</i> (Fr.) Staude (16), <i>Tricholomopsis</i> Singer (1)
Boletales (19/35)	
<i>Boletaceae</i> (11/21)	<i>Boletus</i> L. (4), <i>Caloboletus</i> Vizzini (1), <i>Chalciporus</i> Bataille (1), <i>Hortiboletus</i> Simonini, Vizzini & Gelardi (1), <i>Imleria</i> Vizzini (1), <i>Imperator</i> Koller et al. (1), <i>Leccinum</i> Gray (6), <i>Neoboletus</i> Gelardi, Simonini & Vizzini (1), <i>Suillellus</i> Murrill (1), <i>Tylopilus</i> P.Karst. (1), <i>Xerocomellus</i> Šutara (3)
<i>Gomphidiaceae</i> (2/3)	<i>Gomphidius</i> Fr. (2), <i>Chroogomphus</i> (Singer) O.K.Mill. (1)
<i>Gyroporaceae</i> (1/2)	<i>Gyroporus</i> Quéf. (2)
<i>Hygrophoropsidaceae</i> (1/1)	<i>Hygrophoropsis</i> (J.Schröt.) Maire ex Martin-Sans (1)
<i>Paxillaceae</i> (1/1)	<i>Paxillus</i> Fr. (1)
<i>Rhizopogonaceae</i> (1/1)	<i>Rhizopogon</i> Fr. (1)
<i>Sclerodermataceae</i> (1/2)	<i>Scleroderma</i> Pers. (2)
<i>Suillaceae</i> (1/4)	<i>Suillus</i> Gray (4)
Russulales (8/45)	
<i>Auriscalpiaceae</i> (3/3)	<i>Auriscalpium</i> Gray (1), <i>Artomyces</i> Jülich (1), <i>Lentinellus</i> P.Karst. (1)
<i>Bondarzewiaceae</i> (1/1)	<i>Heterobasidium</i> Bref. (1)
<i>Peniophoraceae</i> (1/2)	<i>Peniophora</i> Cooke (2)
<i>Russulaceae</i> (2/38)	<i>Lactarius</i> Pers. (14), <i>Russula</i> Pers. (24)
<i>Stereaceae</i> (1/1)	<i>Stereum</i> Hill ex Pers. (1)

вид, *Agaricus iodosmus* Heinem., поки що відомий в Україні лише з території басейну р. Псел (Макаренко, 2016а). Знайдено також ряд рідкісних та маловідомих в Україні видів, зареєстрованих тут лише в 1–5 локалітетах. Це *Agaricus augustus* Fr., *A. langei* (F.H.Møller) F.H.Møller, *Amanita nivalis* Grev., *Boletus pinophilus* Pilát & Dermek, *Bovista radicata* Masee, *Cystoderma carcharias* (Pers.) Fayod, *Cystodermella granulosa* (Batsch) Harmaja, *Coprinopsis picacea* (Bull.) Redhead, Vilgalys & Moncalvo, *Cortinarius violaceus* (L.) Gray, *Gomphidius roseus* (Fr.) Fr., *Hypholoma capnoides* (Fr.) P.Kumm., *Lactarius glyciosmus* (Fr.) Fr., *L. turpis* (Weinm.) Fr., *Lepiota castanea* Quél., *L. oreadiformis* Velen., *Lycoperdon molle* Pers., *L. radicum* Durieu & Mont., *L. umbrinum* Pers., *Macrolepiota gracilentata* (Krombh.) Wasser, *Melanoleuca humilis* (Pers.) Pat., *M. melaleuca* (Pers.) Murrill, *Marasmius graminum* (Lib.) Berk., *M. porreus* (Pers.) Fr., *M. prasiostris* (Fr.) Fr., *Mycena stylobates* (Pers.) P.Kumm., *Panellus mitis* (Pers.) Singer, *Pleurotus dryinus* (Pers.) P.Kumm., *P. pulmonarius* (Fr.) Quél., *Pluteus aurantiorugosus* (Trog) Sacc., *P. hispidulus* (Fr.) Gillet, *P. phlebophorus* (Ditmar) P.Kumm., *P. plautus* (Weinm.) Gillet, *Psathyrella spadiceogrisea* (Schaeff.) Maire, *Russula consobrina* (Fr.) Fr., *Tricholoma portentosum* (Fr.) Quél., *T. sulphureum* (Bull.) P.Kumm., *Xerocomellus porosporus* (Imler ex G.Moreno & Bon) Šutara та ін. (Макаренко, 2014а, b, 2015а, d, 2016b, 2017; Макаренко, Besedina, 2015b). Серед них до Червоної книги України (Heluta, Sarkina, 2009; Prydiuk, 2009; Prydiuk, Heluta, 2009) включені *Agaricus bresadolanus* Bohus (*A. romagnesii* Wasser), *A. tabularis* Peck і *Leucoagaricus nympharum* (Kalchbr.) Bon. (Макаренко, 2014b, 2015 c, d; Макаренко, Besedina, 2015b). Знахідки *Clitopilus prunulus* (Scop.) P.Kumm., *Coprinellus truncorum* (Scop.) Redhead, Vilgalys & Moncalvo, *Crepidotus appianatus* (Pers.) P.Kumm., *Hortiboletus rubellus* (Krombh.) Simonini, Vizzini & Gelardi, *Leucoagaricus leucothites* (Vittad.) Wasser, *Lycoperdon pratense* Pers., *Entoloma aprile* (Britzelm.) Sacc., *Pleurotus calyptratus* (Lindblad ex Fr.) Sacc., *Pluteus ephebeus* (Fr.) Gillet, *Peniophora quercina* (Pers.) Cooke і *Russula nigricans* Fr. були зроблені вперше на території Лівобережного Лісостепу (Макаренко, 2015а, d, 2017). Крім цього, виявлені *Agaricus abruptibulbus* Peck, *A. cupreobrunneus* (Jul. Schäff. & Steer) Pilát, *A. litoralis* (Wakef. & A.Pearson) Pilát, *A. macrocarpus* F.H.Møller, *A. pseudopratensis* (Bohus) Wasser, *Boletus reticulatus* Schaeff., *Cystodermella*

cinnabarina (Alb. & Schwein.) Harmaja, *Cortinarius sanguineus* (Wulfen) Fr., *C. torvus* (Fr.) Fr., *Entoloma hirtipes* (Schumach.) M.M.Moser, *Inocybe cincinnata* (Fr.) Quél., *Leccinum melaneum* (Smotl.) Pilát & Dermek, *Lepiota brunneoincarnata* Chodat & C.Martin, *L. pallida* Locq. ex Bonet Candusso, *L. subincarnata* J.E.Lange, *L. tomentella* J.E.Lange, *Leucocoprinus badhamii* (Berk. & Broome) Locq., *L. birnbaumii* (Corda) Singer, *Macrolepiota konradii* (Huijsman ex P.D.Orton) M.M.Moser, *M. mastoidea* (Fr.) Singer, *Pluteus petasatus* (Fr.) Gillet, *P. thomsonii* (Berk. & Broome) Dennis, *P. umbrosus* (Pers.) P.Kumm., *Rhodocollybia maculata* (Alb. & Schwein.) Singer, *Russula puellaris* Fr., *R. rosea* Pers. та *Volvariella bombycina* (Schaeff.) Singer, які до наших досліджень (Макаренко, 2014а, 2015а, 2016b; Макаренко, Besedina, 2015b, 2016) не наводилися для Лісостепу України.

У природних та штучних лісових угрупованнях найбільшу кількість видів зареєстровано в листяних (дубових, липово-дубових, березових, вербових, вільхових, тополевих) лісах – 243 види (45,7%). У соснових знайдено 100 видів (18,8%) та у мішаних (сосново-дубових, сосново-березових) – 74 види (13,9%). Різноманітність грибів у степових та лучно-степових екоотопах є незначною – 45 видів (8,5%). У штучних антропогенних екоотопах виявлено 69 видів (12,9%), з них в агрофітоценозах (лісосмуги, сади, поля, городи) – 53 (9,9%) та урбокультурценозах (парки, сквери, на алеях, клумбах тощо) – 16 (3%).

Мікобіоту липово-дубових лісів представляють *Agaricus sylvaticus* Schaeff., *A. xanthoderms* Genev., *Amanita phalloides* (Vaill. ex Fr.) Link, *A. verna* (Bull.) Lam., *Armillariella mellea*, *Entoloma rhodopolium* (Fr.) P.Kumm., *Calvatia gigantea* (Batsch) Lloyd, *Chlorophyllum rhacodes* (Vittad.) Vellinga, *Coprinellus disseminatus* (Pers.) J.E.Lange, *C. domesticus* (Bolton) Vilgalys, Hopple & Jacq. Johnson, *Crepidotus mollis*, *Hygrophoropsis aurantiaca* (Wulfen) Maire, *Hypholoma fasciculare* (Huds.) P.Kumm., *Kuehneromyces mutabilis* (Schaeff.) Singer & A.H.Sm., *Lepiota cristata* var. *cristata* (Bolton) P.Kumm., *Lepista nuda* (Bull.) Cooke, *Lycoperdon perlatum*, *Marasmius rotula*, *Mycena galericulata*, *Rhodocollybia butyracea* (Bull.) Lennox, *Russula foetens* Pers., *Scleroderma citrinum* Pers., *Schizophyllum commune*, *Xerocomellus chrysenteron* (Bull.) Šutara та ін. У соснових лісах найчастіше трапляються *Amanita muscaria*, *A. pantherina* (DC.) Krombh., *Boletus edulis*, *Hypholoma lateritium* (Schaeff.)

P.Kumm., *Chalciporus piperatus* (Bull.) Bataille, *Clitocybe nebularis* (Batsch) P.Kumm., *Gymnopus peronatus* (Bolton) Gray, *Imleria badia*, *Laccaria laccata* (Scop.) Cooke, *Lactarius deliciosus* (L.) Gray, *L. rufus* (Scop.) Fr., *Macrolepiota procera*, *Mycena alcalina* (Fr.) P. Kumm., *Suillus bovinus* (Pers.) Roussel, *S. granulatus*, *S. luteus*, *Tricholoma pardinum* (Pers.) Quél., *T. equestre* і *Tricholomopsis rutilans* (Schaeff.) Singer. Для березових насаджень типовими є *Amanita vaginata* (Bull.) Lam., *A. rubescens* Pers., *Clitocybe dealbata* (Sowerby) P.Kumm., *Entoloma rhodopolium* (Fr.) P.Kumm., *Laccaria proxima* (Boud.) Pat., *Leccinum scabrum* (Bull.) Gray, *Lactarius torminosus* (Schaeff.) Gray, *L. turpis*, *Parasola kuehneri* (Uljé & Bas) Redhead, Vilgalys & Hoppole, *P. plicatilis* (Curtis) Redhead, Vilgalys & Hoppole, *Russula aeruginea* Lindblad ex Fr. і *R. claroflava* Grove. Для дубових масивів характерні *Boletus subtomentosus* L., *Coprinellus micaceus*, *Fistulina hepatica* (Schaeff.) With., *Gyroporus castaneus* (Bull.) Quél., *Leucocybe candicans* (Pers.) Vizzini, P.Alvarado, G.Moreno & Consiglio, *Lactarius quietus* (Fr.) Fr., *Pholiota squarrosa* (Vahl) P.Kumm., *Russula virescens*, *Suillellus luridus* (Schaeff.) Murrill і *Xerocomellus chrysenteron*. Звичайними видами для тополевих лісів є *Hemipholiota populnea* (Pers.) Bon, *Lacrymaria lacrymabunda* (Bull.) Pat., *Leccinum aurantiacum* (Bull.) Gray, *L. duriusculum* (Schulzer ex Kalchbr.) Singer, *Marasmius epiphyllus* (Pers.) Fr., *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P.Kumm., *Paxillus involutus*, *Psathyrella candolleana* (Fr.) Maire, *P. piluliformis* (Bull.) P.D.Orton і *Tricholoma populinum* J.E.Lange. Вербові ліси мають збіднений видовий склад. Тут трапляються *Chondrostereum purpureum* (Pers.) Pouzar, *Clitocybe gibba*, *Crepidotus variabilis* (Pers.) P.Kumm., *Pluteus salicinus* (Pers.) P.Kumm. і *Tricholoma cingulatum* (Almfelt ex Fr.) Jacobasch. Дуже мало видів грибів виявлено і у вільхових лісах. Це *Clitocybe fragrans* (With.) P.Kumm., *Gymnopilus junonius* (Fr.) P.D.Orton, *Panellus stipticus* (Bull.) P.Karst. та *Pluteus cervinus*.

З-поміж трав'янистих угруповань гриби знайдені лише в лучних та степових фітоценозах, причому для останніх відома тільки *Montagnea candollei* (Fr.) Fr. (Karpenko, 2004). На заплавних та суходольних луках трапляються *Agaricus arvensis*, *A. campestris*, *Agrocybe dura* (Bolton) Singer, *Bolbitius titubans* (Bull.) Fr., *Bovista nigrescens* Pers., *Calvatia candida* (Rostk.) Hollós, *Conocybe tenera* (Schaeff.) Fayod, *Coprinus comatus*, *Coprinopsis lagopus* (Fr.) Redhead, Vilgalys & Moncalvo, *C. nivea* (Pers.) Redhead, Vilgalys & Moncalvo, *Hygrocybe conica* (Schaeff.) P.Kumm.,

Lycoperdon utriforme Bull., *Marasmius oreades* (Bolton) Fr., *Panaeolus papilionaceus* (Bull.) Quél. та *Psilocybe coronilla* (Bull.) Noordel.

У лісосмугах до найпоширеніших видів належать *Calocybe gambosa* (Fr.) Donk, *Flammulina velutipes*, *Lepista personata* (Fr.) Cooke, *Mycena pura*, *Scleroderma verrucosum* (Bull.) Pers. і *Stereum hirsutum* (Willd.) Pers.

Деякі види були відмічені у парках та на присадибних ділянках, а саме: *Agaricus bitorquis* (Quél.) Sacc., *Agrocybe pediades* (Fr.) Fayod, *A. praecox* (Pers.) Fayod, *Clitopilus prunulus*, *Coprinopsis atramentaria* (Bull.) Redhead, Vilgalys & Moncalvo, *Conocybe tenera*, *Entoloma clypeatum* (L.) P.Kumm., *Pholiota aurivella* (Batsch) P.Kumm. і *Psathyrella conopilus* (Fr.) A.Pearson & Dennis.

Leucocoprinus birnbaumii виявлений нами в горщику з рослиною *Ficus* sp. Закритий ґрунт – типове місце зростання цього чужорідного грибу у помірній зоні.

Еколого-трофічна структура видового складу грибів порядків *Agaricales*, *Boletales* і *Russulales* представлена таким чином: мікоризні (Mr) – 127 видів, гумусні сапротрофи (Hu) – 110, сапротрофи на деревині (Le) – 65, підстилкові сапротрофи (St) – 28, сапротрофи на опаді (Fd) – 9, паразити (P) – 8, копротрофи (Ex) – 6, сапротрофи на рештках трав'янистих рослин (He) – 4, сапротрофи на похованій у ґрунт деревині (Lh) – 7, карботрофи (Ca) – 2, сапротрофи на корі деревних рослин (Co) – 1 (рис. 1).

Серед зареєстрованих макроміцетів домінують наґрунтові сапротрофи (40,8% видів), які відіграють суттєву роль у розкладі опадів (листки, хвоя тощо), сприяють розщепленню складних сполук та гуміфікації ґрунтів. Досить добре представленою є група мікоризних грибів, що перебувають у симбіозі з коренями різних деревних і чагарникових рослин. Їхня частка складає 34,6% числа виявлених видів у районі дослідження. Ці гриби переважають у дубових і мішаних лісах, соснових та березових насадженнях, де зростають основні мікоризоутворюючі деревні породи. Такі родини, як *Amanitaceae*, *Boletaceae*, *Tricholomataceae* та *Russulaceae* цілком складаються з мікосимбіотрофів. Ксилотрофи, які є найважливішими редуцентами будь-якого ценозу, становлять 22%. Це спеціалізована екологічна група, представники якої зростають на живій, сухостійній і гнилій деревині, опалих гілках,

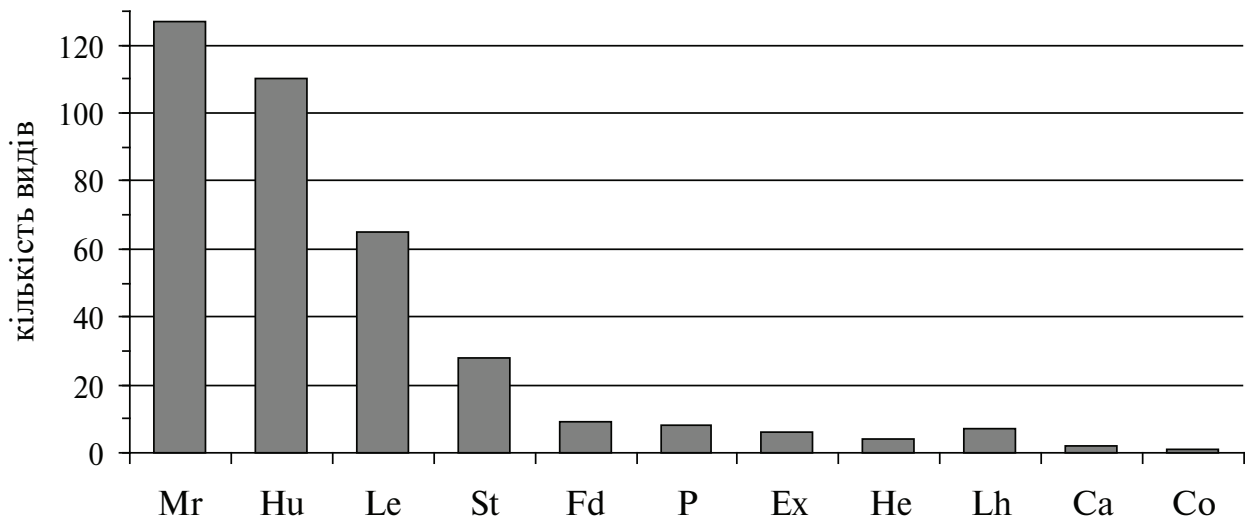


Рис. 1. Еколого-трофічна структура видового складу грибів порядків *Agaricales*, *Boletales* і *Russulales* басейну р. Псел: мікоризні види (Mr), гумусні сапротрофи (Hu), сапротрофи на деревин (Le), підстилкові сапротрофи (St), сапротрофи на опаді (Fd), паразити (P), копротрофи (Ex), сапротрофи на рештках трав'янистих рослин (He), сапротрофи на похованій у ґрунт деревині (Lh), карботрофи (Ca), сапротрофи на корі деревних рослин (Co)

Fig. 1. Ecological and trophic structure of the species of orders *Agaricales*, *Boletales*, and *Russulales* in the Psel River basin: mycorrhizal species (Mr), humus saprotrophs (Hu), lignotrophs (Le), saprotrophs on plant litter (St), saprotrophs on fallen leaves (Fd), parasitic species (P), coprotrophs (Ex), saprotrophs on herbal plant litter (He), saprotrophs on wood in soil (Lh), carbotrophs (Ca), saprotrophs on bark (Co)

коренях та пеньках. Серед них *Armillariella mellea*, *Flammulina velutipes*, *Pleurotus ostreatus*, *Schizophyllum commune* і *Volvariella bombycina* є факультативними паразитами (заселяють як живі дерева, так і мертву деревину). Інші еколого-трофічні групи грибів нечисленні й складають близько 2,5%.

Плодоношення грибів басейну р. Псел триває з травня до кінця листопада, в їхньому розвитку можна виділити три періоди – весняно-ранньолітній, літній та осінній. Одними з перших (у травні) починають з'являтися гумусові сапротрофи (*Agrocybe dura*, *A. praecox*, *Calocybe gambosa*, *Coprinus comatus*, *Entoloma clypeatum*, *Marasmius oreades*), ксилотрофи (*Coprinellus domesticus*, *C. micaceus*, *Psathyrella candolleana*) та деякі види мікоризних грибів (*Leccinum duriusculum* і *Suillus granulatus*). У червні кількість видів зростає, але вони представлені поодинокими плодовими тілами. Це гриби родів *Agaricus*, *Amanita*, *Boletus*, *Calvatia*, *Leccinum*, *Macrolepiota*, *Pluteus* та ін. З настанням сухого й спекотного літнього періоду утворення плодових тіл грибів припиняється.

Більшість видів з'являються в осінній період. Вони масово плодоносять з кінця серпня по листопад. До самих морозів здатні утворювати плодові тіла гриби з роду *Tricholoma*. У зимовий період при температурі повітря від 0 °до +5 °С плодоносять *Flammulina velutipes* і *Pleurotus ostreatus*.

Терміни плодоношення і врожайність різних видів грибів залежить від погодних умов протягом року. Так, під час аномальних відхилень кліматичних показників у 2013 р. спостерігали суттєві відмінності щодо видового різноманіття й чисельності плодових тіл грибів: масове плодоношення *Boletus edulis*, *Imleria badia*, *Suillus bovinus*, *S. granulatus* і відсутність плодоношення видів роду *Amanita*. Через посушливе та спекотне літо 2016 р. восени спостерігалось досить низьке видове різноманіття грибів.

Розподіл видів грибів з порядків *Agaricales*, *Boletales* і *Russulales* за харчовою цінністю наведений на рис. 2. До видів, які масово плодоносять, мають значну харчову цінність і найчастіше збираються місцевим населенням, належать *Armillariella mellea*,

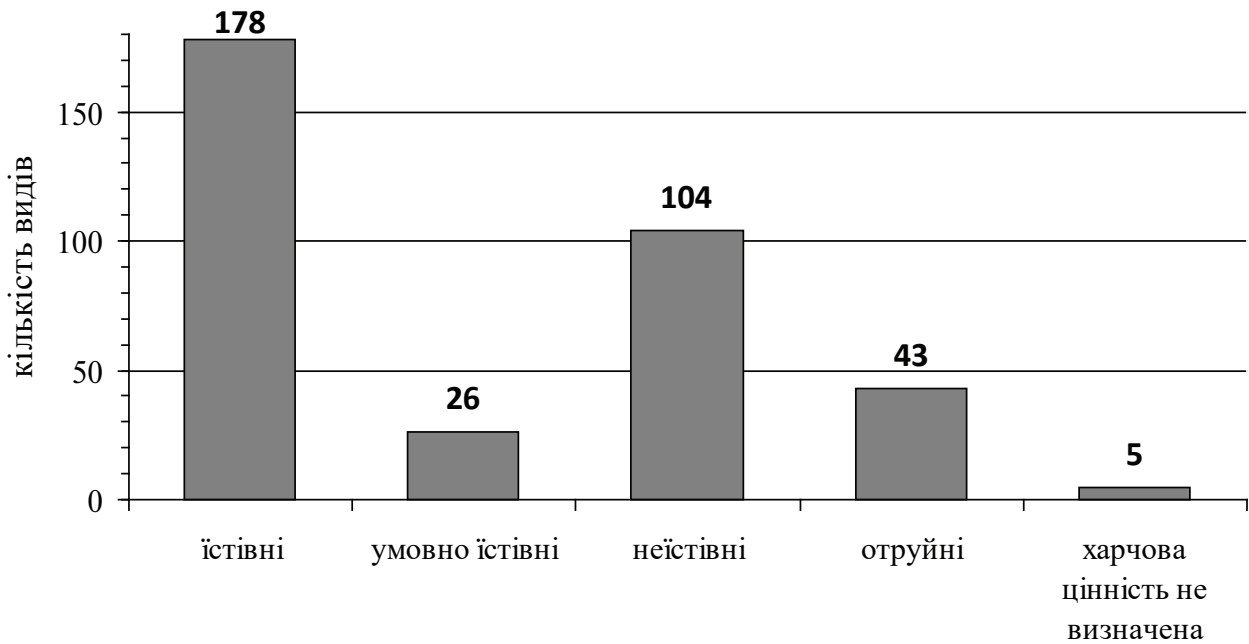


Рис. 2. Розподіл видів грибів порядків *Agaricales*, *Boletales* і *Russulales* басейну р. Псел за харчовою цінністю
 Fig. 2. Distribution of fungi of *Agaricales*, *Boletales*, and *Russulales* in the Psel River basin by nutritional value

Boletus edulis, *Imleria badia*, *Leccinum aurantiacum*, *L. scabrum*, *Macrolepiota procera*, *Pleurotus ostreatus*, *Suillus bovinus*, *S. granulatus* та *Tricholoma portentosum*. Серед отруйних найнебезпечнішими в регіоні є *Amanita phalloides*, *A. verna*, *A. virosa* Bertill., *Huopholoma fasciculare*, *Inocybe geophylla* (Bull.) P.Kumm. та *I. lacera* (Fr.) P.Kumm.

Висновки

У ході проведених досліджень виявлено 356 видів грибів, які належать до 109 родів 34 родин порядків *Agaricales*, *Boletales* і *Russulales* класу *Agaricomycetes*. Найбільшою кількістю видів представлені родини *Agaricaceae* (67 видів), *Russulaceae* (38) і *Tricholomataceae* (38), а серед родів – *Russula* (24) та *Agaricus* (22 види). Вперше для басейну р. Псел наводимо 224 види грибів, для Лівобережного Лісостепу – 60 видів, для Лісостепу України – 41 вид. Один вид (*Agaricus iodosmus*) поки що відомий в Україні лише з басейну р. Псел. Знайдено види, включені до Червоної книги України – *Agaricus bresadolanus*, *A. tabularis* і *Leucoagaricus nymphaeum*. Встановлено, що найбільше видове різноманіття грибів характерне для листяних лісів,

де зареєстровано 243 види. Виявлені в регіоні гриби належать до 10 еколого-трофічних груп, з них 40,8% складають нагрунтові сапротрофи. Велика кількість видів грибів має значну харчову цінність та масово збирається місцевим населенням, проте зареєстровано і ряд небезпечних отруйних видів. Таким чином, видовий склад грибів басейну р. Псел вивчений порівняно різнобічно, відзначається значним різноманіттям і своєрідністю.

Подяки

Автор висловлює щирю подяку доктору біологічних наук, професору В.П. Гелюті за поради при написанні статті та кандидату біологічних наук, доценту І.С. Беседіній за постійну підтримку польових мікологічних досліджень.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Andrianova T.V., Dudka I.O., Hayova V.P., Heluta V.P., Isikov V.P., Kondratiuk S.Ya., Krivomaz T.I., Kuzub V.V., Minter D.W., Minter T.J., Prydiuk M.P., Tykhonenko Yu.Ya. 2006. *Fungi of Ukraine*. Available at: <http://www.cybertruffle.org.uk/ukrafung/eng> [website, version 1.00].
- Besedina I.S. 1998. *Konspekt vydovoho skladu aharykoidnykh bazydiomitsetiv Prydniprovskoi nyzovyny (v mezhakh*

- Livoberezhnoho Lisostepu Ukrainy*). Poltava, 41 pp. [Беседина І.С. 1998. Конспект видового складу агарикоїдних базидіоміцетів Придніпровської низовини (в межах Лівобережного Лісостепу України). Полтава, 41 с. Деп. у ДНТБ України 02.02.98, № 865Ук 98].
- Bondartsev A.S., Singer R.A. 1950. *Trudy Botanicheskogo instituta AN SSSR. Series 2. Sporovye rasteniya*, 6: 499–543. [Бондарцев А.С., Зингер Р.А. 1950. Руководство по сбору высших базидиальных грибов для научно-го их изучения. Труды Ботанического института АН СССР. Серия 2. Споровые растения, 6: 499–543].
- Chervona knyha Ukrainy. Roslynnyi svit (Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom). 2009. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, 798 pp. [Червона книга України. Рослинний світ. 2009. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, 798 с.].
- Heluta V.P. 1989. *Flora gribov Ukrainy. Muchnistorosyanye gryby*. Kiev: Naukova Dumka, 256 pp. [Гелюта В.П. 1989. Флора грибов Украины. Мучнисторосяные грибы. Киев: Наукова думка, 256 с.].
- Heluta V.P., Sarkina I.S. 2009. *Leucoagaricus nympharum*. In: *Chervona knyha Ukrainy. Roslynnyi svit (Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom)*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 820. [Гелюта В.П., Саркіна І.С. 2009. Білопечериця дівоча, Гриб-зонтик дівочий. *Leucoagaricus nympharum*. В кн.: Червона книга України. Рослинний світ. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 820].
- Neobotanichne rayonivannya Ukrainy RSR*. 1977. Ed. A.I. Barbarich. Kiev: Naukova Dumka, 304 pp. [Геоботаничне районування Української РСР. 1977. Ред. А.І. Барбарич. Київ: Наукова думка, 304 с.].
- Karpenko K.K. 2004. *Ukrainian Botanical Journal*, 61(2): 34–35. [Карпенко К.К. 2004. Нові та рідкісні для України види макроміцетів із північно-східної частини Лівобережного Лісостепу. *Український ботанічний журнал*, 61(2): 34–35].
- Karpenko K.K. 2011. *Makromitsety zapovidnykh terytoriy Sum'skoi oblasti*. Sumy: PP Vinnychenko M.D., 199 pp. [Карпенко К.К. 2011. Макроміцети заповідних територій Сумської області. Суми: ПП Вінниченко М.Д., 199 с.].
- Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W., Stalpers J.A. 2008. *Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi*, 10thed. Wallingford: CAB International, 771 pp.
- Kovalenko A.E. 1980. *Mikologiya i fitopatologiya*, 14(4): 300–314. [Коваленко А.Е. 1980. Экологический обзор грибов из порядков *Polyporales* s. str., *Boletales*, *Agaricales* s. str., *Russulales* в горных лесах центральной части Северо-Западного Кавказа. *Микология и фитопатология*, 14(4): 300–314].
- Makarenko Ya.M. 2014a. *Ukrainian Botanical Journal*, 71(4): 508–510. [Макаренко Я.М. 2014а. Рідкісні для України види родів *Lepiota* та *Macrolepiota* (*Agaricales*) з басейну р. Псел. *Український ботанічний журнал*, 71(4): 508–510]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj71.04.508>
- Makarenko Ya.M. 2014b. In: *Advances in Botany and Ecology. Proceedings of the International Conference of Young Scientists*. Uman: Vydavets "Sochinskyi", pp. 46–47. [Макаренко Я.М. 2014б. Нові місцезнаходження рідкісних видів роду *Agaricus* (*Basidiomycota*, *Agaricales*). У зб.: *Актуальні проблеми ботаніки та екології: матеріали міжнародної конференції молодих учених*. Умань: Видавець "Сочінський", с. 46–47].
- Makarenko Ya.M. 2015a. *Ukrainian Botanical Journal*, 72(1): 61–65. [Макаренко Я.М. 2015а. Рідкісні для України види родів *Pluteus* та *Volvariella* (*Agaricales*) із басейну р. Псел. *Український ботанічний журнал*, 72(1): 61–65]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj72.01.061>
- Makarenko Ya.M., Besedina I.S. 2015b. *Ukrainian Botanical Journal*, 72(5): 474–477. [Макаренко Я.М., Беседина І.С. 2015б. Рідкісні для України види роду *Agaricus* (*Agaricales*) із басейну р. Псел. *Український ботанічний журнал*, 72(5): 474–477]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj72.05.474>
- Makarenko Ya.M. 2015c. In: *Regional Aspects of Floristic and Faunistic Research: Proceedings of the Second International Scientific and Practical Conference*. Eds I.V. Skilsky, A.V. Yuzuk. Chernivtsi, pp. 402–403. [Макаренко Я.М. 2015с. Нове місцезнаходження *Leucoagaricus nympharum* (Kalchbr.) Wop – гриба, занесеного до "Червоної книги України". В зб.: *Регіональні аспекти флористичних і фауністичних досліджень: матеріали Другої міжнародної науково-практичної конференції (24–25 квітня 2015 р., смт Путила, Чернівецька обл., Україна)*. Ред. І.В. Скільський, А.В. Юзик. Чернівці, с. 402–403].
- Makarenko Ya.M. 2015d. In: *Advances in Botany and Ecology. Proceedings of the International Conference of Young Scientists*. Poltava, pp. 31–32. [Макаренко Я.М. 2015d. Знахідки видів роду *Pleurotus* (*Basidiomycota*, *Agaricales*) у басейні р. Псел (Полтавська обл.). В зб.: *Актуальні проблеми ботаніки та екології: матеріали міжнародної конференції молодих учених, присвяченої 120-річчю від дня народження Д.К. Зерова (м. Полтава, 15–20 вересня 2015 р.)*. Полтава, с. 31–32].
- Makarenko Ya.M. 2016a. *Ukrainian Botanical Journal*, 73(4): 382–384. [Макаренко Я.М. 2016а. Перша знахідка в Україні *Agaricus iodosmus* (*Agaricaceae*). *Український ботанічний журнал*, 73(4): 382–384]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj73.04.382>
- Makarenko Ya.M. 2016b. In: *Advances in Botany and Ecology. Proceedings of the International Conference of Young Scientists*. Kherson, pp. 34. [Макаренко Я.М. 2016б. Знахідки видів родів *Cystoderma* та *Cystodermella* (*Basidiomycota*, *Agaricales*) у басейні р. Псел. В зб.: *Актуальні проблеми ботаніки та екології: матеріали міжнародної конференції молодих вчених (м. Херсон, 29 червня – 3 липня 2016 р.)*. Херсон, с. 34].
- Makarenko Ya.M. 2017. In: *Modern Problems of Experimental Botany. Proceedings of the 1st International Scientific Conference of Young Scientists*. Minsk: Kolorgrad, pp. 46–48. [Макаренко Я.М. 2017. Некоторые све-

- дения о гастеромицетах из бассейна р. Псел (Украина, Левобережная Лесостепь). В сб.: *Современные проблемы экспериментальной ботаники: материалы I Международной научной конференции молодых учёных, приуроченной Году науки в Республике Беларусь (г. Минск, 27–29 сентября 2017 г.)*. Минск: Колорград, с. 46–48].
- Макаренко Я.М., Besedina I.S. 2016. In: *Rare Plants and Fungi of Ukraine and Adjacent Areas: Implementing Conservation Strategies. Proceedings of the 4th International Conference*. Kyiv: Palyvoda A.V., p. 189. [Макаренко Я.М., Беседина I.C. 2016. Доповнення до списку рідкісних для України видів роду *Lepiota* (*Agaricaceae*, *Basidiomycota*) з басейну р. Псел. В зб.: *Рідкісні рослини і гриби України та прилеглих територій: реалізація природоохороних стратегій: матеріали IV Міжнародної конференції (м. Київ, 16–20 травня 2016 р.)*. Київ: Паливода А.В., с. 189].
- Morozova O.V. 2001. *Agarikoidnye bazidiomitsety podzony yuzhnoy taygi Leningradskoy oblasti*: Cand. Sci. Diss. Abstract. St. Petersburg, 250 pp. [Морозова О.В. 2001. *Агарикоидные базидиомицеты подзоны южной тайги Ленинградской области*: автореф. дис. ... канд. биол. наук: спец. 03.00.24 "Микология". СПб., Ботанический Институт РАН, 250 с.].
- Prydiuk M.P. 2009. *Agaricus romagnesii*. In: *Chervona knyha Ukrainy. Roslynniy svit (Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom)*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 787. [Придюк М.П. 2009. Печериця Романьезі. *Agaricus romagnesii*. В кн.: *Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 787].
- Prydiuk N.P. 2015. *Flora gribov Ukrainy. Bolbitievye i koprinovye griby*. Kiev: Interservis, 598 pp. [Придюк Н.П. 2015. *Флора грибів України. Больбитиевые и коприновые грибы*. Киев: Интерсервис, 598 с.].
- Prydiuk M.P., Heluta V.P. 2009. *Agaricus tabularis*. In: *Chervona knyha Ukrainy. Roslynniy svit (Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom)*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 788. [Придюк М.П., Гелюта В.П. 2009. Печериця таблитчаста. *Agaricus tabularis*. В кн.: *Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 788].
- Wasser S.P. 1980. *Flora gribov Ukrainy. Agarikovye griby*. Kiev: Naukova Dumka, 328 pp. [Вассер С.П. 1980. *Флора грибів України. Агариковые грибы*. Киев: Наукова думка, 328 с.].
- Wasser S.P. 1992. *Flora gribov Ukrainy. Amanitalnye griby*. Kiev: Naukova Dumka, 166 pp. [Вассер С.П. 1992. *Флора грибів України. Аманитальные грибы*. Киев: Наукова думка, 166 с.].

Рекомендує до друку В.П. Гайова



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj76.03.220>

Нові синтаксони степової рослинності Куяльницького лиману (Одеська обл., Україна)

Дмитро В. ДУБИНА^{1,2}, Алім А.-А. ЕННАН², Тетяна П. ДЗЮБА^{1,2}, Людмила П. ВАКАРЕНКО^{1,2}, Галина М. ШИХАЛЄЄВА²

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

²Фізико-хімічний інститут захисту навколишнього середовища і людини МОН України та НАН України
вул. Преображенська 3, Одеса 65000, Україна
i.l.monitoring@ukr.net

Dubyna D.V.^{1,2}, Ennan A.A.-A.², Dziuba T.P.^{1,2}, Vakarenko L.P.^{1,2}, Shykhaleyeva G.M.² 2019. New syntaxa of steppe vegetation of the Kuialnyk Estuary (Odesa Region, Ukraine). *Ukrainian Botanical Journal*, 76(3): 220–235.

¹M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Science of Ukraine

²Tereshchenkivska Str., Kyiv 01004, Ukraine

²Physical-Chemical Institute of Environmental and Human Protection, MES of Ukraine and NAS of Ukraine

³Preobrazhenska Str., Odesa 65000, Ukraine

Abstract. New syntaxa of steppe vegetation of the class *Festuco-Brometea* in the Kuialnyk Estuary valley (Odesa Region, Ukraine) are reported: two associations and four subassociations. Communities of the association *Festuco valesiacae-Galatellum biflorae* occupy subsaline ecotopes with slightly undulate mesorelief and shell-sandy soils, as well as slopes with eroded chernozem soils and limestone outcrops. Communities of the association *Pimpinello titanophilae-Thymetum dimorphi* are confined to the outcrops of limestone rocks on steep or flat upper and middle parts of the slopes, and to surfaces of abandoned coquina mines. This association includes two subassociations: *typicum* and *paronychietosum cephalotae*, differing in floristic composition and character of the bedrock (loose gravel or solid stone boulders). Communities of the subassociation *Stipo lessingiana-Salvietum nutantis caraganetosum fruticis* are formed on the eroded slopes of south-east and south-west expositions, where close to surface limestones stabilize the landslide processes. Communities of the subassociation *Ephedro distachyae-Stipetum capillatae stipetosum lessingiana* are confined mainly to the slopes of the western bank of the estuary with weakly developed chernozem rubbly eroded soils, often with limestone outcrops. Floro-coenotic feature of these communities compared with the eastern steppes is a combination of south-steppe species with north-steppe and meadow ones in their floristic composition. The floristic specificity of the new syntaxa is participation of subendemic species in their coeno-florocomplexes.

Keywords: *Festuco-Brometea*, Kuialnyk estuary, new associations and subassociations, Ukraine

Supplementary Material. Electronic Supplement (Table E1, p. e2) is available in the online version of this article at: <https://ukr.botj.co.ua/archive/76/3/200>

Submitted 09 August 2018. Published 11 July 2019

Дубина Д.В., Еннан А.А., Дзюба Т.П., Вакаренко Л.П., Шихалєєва Г.М. 2019. Нові синтаксони степової рослинності Куяльницького лиману (Одеська обл., Україна). *Український ботанічний журнал*, 76(3): 220–235.

Резюме. На території долини Куяльницького лиману встановлено поширення нових синтаксонів степової рослинності класу *Festuco-Brometea*: 2 асоціації та 4 субасоціації. Ценози асоціації *Festuco valesiacae-Galatellum biflorae* займають екотопи присхилових слабозасолених ділянок із мікрохвилястим мезорельєфом і черепашково-піщаними ґрунтами, та схилових – з еродованими чорноземоподібними ґрунтами і відслоненнями вапняків. Угрупування асоціації *Pimpinello titanophilae-Thymetum dimorphi* приурочені до виходів вапнякових порід на крутих і пологих верхніх і середніх частинах схилів, а також до поверхонь занедбаних виробок черепашника. Включає дві субасоціації: *typicum* і *paronychietosum cephalotae*, що відрізняються флористичним складом та характером підстилюючих порід (пухкі шебеністи або тверді кам'яні брили). Ценози субасоціації *Stipo lessingiana-Salvietum nutantis caraganetosum fruticis* формуються на еродованих пологих схилах лиману південно-східної та південно-західної експозицій, де близько до поверхні залягають і стабілізують зсувні процеси вапняки. Угрупування субасоціації *Ephedro distachyae-Stipetum capillatae stipetosum lessingiana* приурочені переважно до схилів західного берега лиману з малопотужними чорноземоподібними шебеністими еродованими ґрунтами, часто з виходами вапняків. Особливості встановлених угруповань порівняно зі східними степами полягають у поєднанні в їхньому флористичному складі південностепових видів з північностеповими і лучними, що є умовою їхнього формування. Флористичну специфічність нових синтаксонів підкреслює також участь в їхніх ценофлорокомплексах субендемичних видів.

Ключові слова: Куяльницький лиман, нові асоціації та субасоціації, Україна, *Festuco-Brometea*

© 2019 D.V. Dubyna, A.A.-A. Ennan, T.P. Dziuba, L.P. Vakarenko, G.M. Shykhaleyeva. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited

Вступ

Куяльницький лиман – унікальна гіпергалінна природна водойма, розташована на висоті 3–5 м нижче р. м. Його довжина 28 км, ширина 2–4 км, середня глибина 3 м (0,5–7,0 м), солоність становить близько 300‰. Водойма оточена високими крутими схилами, висота яких змінюється з півночі на південь від 70–80 до 15–20 м (Dubyna et al., 2017; Vasilyeva et al., 2017).

Степова рослинність на схилах Куяльницького лиману займає значні площі та є одним із найзбереженіших унікальних осередків степів у Північному Причорномор'ї. Степові угруповання виконують вкрай важливі середовищеві, ландшафтостабілізуючі функції у регіоні, забезпечуючи збереження й підтримання різноманітності степової біоти. Формуючись на досить крутих схилах лиману, угруповання мають протиерозійне ґрунтозахисне значення. Останнім часом степові ценози внаслідок посилення антропогенного пресингу, катастрофічного екологічного стану лиману та створення на цій території курорту державного значення знаходяться під загрозою зникнення.

Досліджуючи сучасний стан і синтаксономічний склад степової та петрофітної рослинності долини лиману, автори виявили декілька нових угруповань, раніше не описаних у фітосоціологічній літературі. Вони відображають специфічність флористичного та фітоценотичного складу даного типу рослинності на понтичних вапнякових породах, є багатими на реліктові й ендемічні види та надзвичайно цінними з огляду на збереження генофонду та ценофонду степового біому.

Синтаксономія степової рослинності в Україні ще недостатньо розроблена. З позицій флористичної класифікації більш дослідженими є угруповання лісостепової зони і окремі ділянки Лівобережного степу (Korotchenko, Didukh, 1997; Smetana, 2002; Didukh, Korotchenko, 2003; Tyshchenko, 2006; Korotchenko et al., 2009a, b; etc.). В останні роки здійснено узагальнення накопичених даних і критична ревізія синтаксонів (Kuzemko et al., 2014; Vynokurov, Kolomiychuk, 2015; Škodová et al., 2015; Vynokurov, 2016; Kolomiychuk, Vynokurov, 2016; Mucina et al., 2016).

Метою роботи є характеристика нових для науки синтаксонів степової рослинності Куяльницького лиману та з'ясування їхніх особливостей.

Сподіваємося, що нові свідчення доповнять базу даних описів європейської степової рослинності та сприятимуть розвитку класифікації класу *Festuco-Brometea* в Україні та понтичному регіоні Європи в цілому.

Матеріали та методи

Об'єктом досліджень була степова та петрофітна рослинність долини Куяльницького лиману. Матеріалом для розроблення фітоценотичної класифікації та встановлення нових синтаксонів слугували понад 200 геоботанічних описів, здійснених авторами у серпні–вересні 2016 р., а також у травні–червні, вересні 2017 р. за методом Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964). Описи виконувалися з прив'язкою до географічних координат за допомогою GPS-навігатора Garmin eTrex10, на основі чого побудована картосхема їхнього розташування (рис. 1). Обирали ділянки стандартної площі, 25 м², рідше (на великих однорідних ділянках) площа опису становила 50 і 100 м². База даних фітоценотичних описів була складена у форматі TURBOVEG 2.79 (Hennekens, Schaminée, 2001), для всіх типів рослинності лиману вона об'єднала 720 описів. Обробку описів проводили, застосовуючи модифікований алгоритм методу двофакторного індикаторного аналізу видів (TWINSPAN) (Hill, 1979; Roleček et al., 2009), що є складовою частиною пакету програм JUICE 7.0 (Tichý, 2002). Рівнями зрізу для "псевдовидів" слугували значення проективного покриття (ПП) 0; 5; 15; 25%, мірою гетерогенності кластерів – "Уітекерова бета" (Whittaker, 1978). Діагностичні види синтаксонів визначали відповідно до значень коефіцієнта вірності *phi* (Chytrý et al., 2002; Willner et al., 2009), порогові значення якого прийняли на рівні 0,25, у т. ч. для високодіагностичних – 0,5. Останні в переліку діагностичних видів синтаксонів виділені напівжирним шрифтом. З метою стандартизації всіх груп описів до рівного розміру використовували тест Фішера (значення $P < 0,001$). При визначенні константних видів значення константності становило понад 40%, доміантних – ПП 25% і більше. Напівжирним шрифтом в тексті виділені константні види зі значеннями константності IV і V та доміантні види, ПП яких у більшості описів становило понад 40%.



Рис. 1. Картохема розташування описів нових синтаксонів степової рослинності Куяльницького лиману (за базою даних)

Fig. 1. A schematic map of plots for relevés of new syntaxa of steppe vegetation in the Kuialnyk Estuary (according to database)

Нові синтаксони встановлювали шляхом порівняння фітоценонів один з одним та з описаними раніше синтаксонами (Korotchenko, Didukh, 1997; Krasova, Smetana, 1999; Moysiienko et al., 2005; Korotchenko et al., 2009a, b; Vynokurov, 2014a, 2016; Kolomiychuk, Vynokurov, 2016; Willner et al., 2017; etc.). Для порівняння використано 174 описи, результати відображені в синоптичній таблиці (табл. E1*). За основу одиниць вищого рангу прийнята класифікація рослинності Європи (Mucina et al., 2016).

У таблицях (табл. 1–4) даної статті застосована модифікована шкала Б.М. Міркіна (Mirkin et al., 1989): 5 – ПП 50% і більше, 4 – 26–49%, 3 – 16–25%, 2 – 6–15%, 1 – 1–5%, + – менше 1%. Номенклатура таксонів наведена за "Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist" (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999), фітосоціологічна номенклатура нових синтаксонів складена з дотриманням вимог і рекомендацій ICPN (Weber et al., 2000).

* Таблицю E1 див. у електронній версії статті на сайті <https://ukrbotj.co.ua/archive/76/3/220>

Результати та обговорення

Угрупування справжньої степової рослинності традиційно об'єднуються в клас *Festuco-Brometea*, що включає ксерофітні луки й степи в середземноморській, неморальній та гемібореальній зонах Європи (Mucina et al., 2016). Порядок *Tanaceto achilleifolii-Stipetalia lessingianae* об'єднує степові угруповання континентальних регіонів Східної Європи й Північного Казахстану. Нові синтаксони рангу асоціації та субасоціації території долини Куяльницького лиману за своїми екологічними та флористичними ознаками належать до союзу *Stipo lessingianae-Salvion nutantis*, який включає ксерофітні угруповання типчаково-ковилиових степів на глибоких ґрунтах степової й півдня лісостепової зон України (Vynokurov, 2014b).

***Festuco valesiacae-Galatetum biflorae* Dubyna, Dziuba et Vakarenko ass. nova hoc loco** (табл. 1)

Номенклатурний тип асоціації (holotypus): опис № 3 (табл. 1), виконаний Л.П. Вакаренко 12.09.2016 в неглибокому зниженні на схилі лиману північно-східної експозиції, в околицях селища Котовка

Таблиця 1. Асоціація *Festuco valesiacaе-Galatelletum biflorae* Dubyna, Dziuba et Vakarenko ass. nova hoc loco
Table 1. Association *Festuco valesiacaе-Galatelletum biflorae* Dubyna, Dziuba et Vakarenko ass. nova hoc loco

Номер опису табличний	1	2	3*	4	5	6	7	8
Номер опису в базі даних	88	472	195	194	199	197	198	201
Дата опису	12.09.2016	03.06.2017	12.09.2016	12.09.2016	12.09.2016	12.09.2016	12.09.2016	12.09.2016
Площа опису, кв. м	25	25	25	100	25	25	25	25
Експозиція	-	Пн-Сх	Пн-Сх	Сх	Пл	-	Пн-Сх	-
Крутизна схилу, град.	1	20	5	20	30	1	30	1
Загальне проективне покриття, %	100	100	70	90	80	90	90	100
Покриття трав'яного ярусу, %	100	100	70	90	80	90	90	100
Висота верхнього трав'яного під'ярусу, см	40	60	50	70	60	50	70	60
Висота нижнього трав'яного під'ярусу, см	10	10	10	12	10	12	10	12
Кількість видів	8	22	18	19	11	23	19	13
D. sp. ass. <i>Festuco valesiacaе-Galatelletum biflorae</i>								
<i>Galatella biflora</i>	5	5	4	1	3	3	4	5
<i>Galatella villosa</i>	+	+	2	2	1	1	1	1
<i>Cephalaria uralensis</i>	.	.	+	+	.	1	+	+
<i>Limonium platyphyllum</i>	2	.	+	+	.	+	.	+
<i>Lathyrus tuberosus</i>	.	+	+	.	+	.	+	.
<i>Melilotus albus</i>	.	.	+	.	.	+	+	1
<i>Artemisia santonica</i>	.	.	1	.	1	.	.	.
<i>Poa compressa</i>	.	.	.	1
D. sp. cl. <i>Festuco-Brometea</i>								
<i>Festuca valesiaca</i>	4	+	2	2	4	4	3	2
<i>Salvia nemorosa</i>	.	1	+	+	+	+	+	.
<i>Tanacetum millefolium</i>	1	1	1	.
<i>Stipa lessingiana</i>	.	.	.	4	.	.	1	.
<i>Stipa capillata</i>	+	.	.	4
<i>Silene otites</i>	.	.	+	+

Біляївського р-ну Одеської обл., N 46°37.398', E 30°42.152'.

Діагностичні види: *Artemisia santonica* L., *Cephalaria uralensis* (Murray) Schrad. ex Roem. & Schult., *Consolida regalis* S.F.Gray, *Falcaria vulgaris* Bernh., *Galatella biflora* (L.) Nees, *G. linoxyris* (L.) Rchb.f., *G. villosa* (L.) Rchb.f., *Lathyrus tuberosus* L., *Limonium platyphyllum* Lincz., *Melilotus albus* Medik., *Poa compressa* L.

Номер опису табличний	1	2	3*	4	5	6	7	8
<i>Potentilla obscura</i>	.	+	.	.	.	+	.	.
<i>Kohlruschia prolifera</i>	.	.	+	.	+	.	.	.
<i>Thymus dimorphus</i>	.	+	.	.	.	+	.	.
D. sp. cl. <i>Stellarietea mediae</i>								
<i>Consolida regalis</i>	.	.	+	+	.	1	.	+
<i>Atriplex tatarica</i>	+	.	+
D. sp. cl. <i>Artemisietea vulgaris</i>								
<i>Elytrigia repens</i>	+	.	1	.	.	2	4	2
<i>Xeranthemum annuum</i>	.	+	1	+	.	1	1	.
<i>Falcaria vulgaris</i>	+	+	+	+
<i>Artemisia austriaca</i>	.	.	.	1	.	.	+	.
D. sp. cl. <i>Festucetea vaginatae</i>								
<i>Euphorbia seguieriana</i>	+	+	.	.
D. sp. cl. <i>Rhamno-Prunetea</i>								
<i>Crataegus monogyna</i>	.	.	.	+	.	.	+	+
<i>Rosa canina</i>	.	.	.	+	.	.	+	.
Інші види:								
<i>Securigera varia</i>	.	+	1	.

Трапились лише в одному описі (тут і далі в дужках наведені: номер опису та бал проективного покриття): *Achillea millefolium* (7:+); *A. setacea* (7:+); *Agropyron pectinatum* (4:1); *Alyssum tortuosum* (6:+); *Amygdalus nana* (6:+); *Anthemis ruthenica* (10:+); *A. tinctoria* (10:+); *Asparagus verticillatus* (6:+); *Bromopsis riparia* (2:1); *Bromus japonicus* (6:+); *Calamagrostis epigeios* (10:1); *Cerastium pumilum* (7:+); *Cerasus mahaleb* (juv.) (6:+); *Cotinus coggygria* (11:+); *Daucus carota* (12:+); *Echinops sphaerocephalus* (7:+); *Eryngium campestre* (6:1); *Galatella linoxyris* (8:+); *Galium octonarium* (6:1); *Kochia prostrata* (10:1); *Lactuca tatarica* (5:+); *Lappula squarrosa* (6:+); *Lapsana communis* (12:+); *Marrubium peregrinum* (6:+); *Medicago romanica* (2:+); *Milium vernale* (6:+); *Phragmites australis* (9:2); *Potentilla argentea* (6:+); *Salvia nutans* (2:+); *Scabiosa ochroleuca* (8:+); *Senecio vernalis* (6:1); *Seseli campestre* (6:+); *Sisymbrium orientale* (6:+); *Teucrium polium* (4:1); *Tragopogon major* (4:+).
Автори описів: 1, 2 – Д.В. Дубина, Т.П. Дзюба; 3–8 – Л.П. Вакарєнко

Константні види: *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Festuca valesiaca* Gaudin, *Salvia nemorosa* L., *Xeranthemum annuum* L.

Домінантні види: *Elytrigia repens*, *Festuca valesiaca*, *Galatella biflora*, *G. villosa*, *Stipa capillata* L., *S. lessingiana* Trin. & Rupr.

Місцезростання та поширення. Угруповання формуються переважно в нижній частині західного берега долини лиману, на північ від селища Котовка. На східних схилах трапляються значно рідше. Займають екотопи присхилових слабкозасолених

Таблиця 2. Субасоціація *Ephedro distachyae-Stipetum capillatae stipetosum lessingianae* Dubyna, Dziuba et Vakarenko subass. nova hoc loco

Table 2. Subassociation *Ephedro distachyae-Stipetum capillatae stipetosum lessingianae* Dubyna, Dziuba et Vakarenko subass. nova hoc loco

Номер опису табличний	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11*	12	13	14	15	16	17	18
Номер опису в базі даних	179	183	190	202	207	209	210	203	215	208	206	213	217	218	222	235	238	240
Дата опису	09.09.2016	09.09.2016	11.09.2016	13.09.2016	13.09.2016	14.09.2016	14.09.2016	13.09.2016	15.09.2016	14.09.2016	13.09.2016	14.09.2016	15.09.2016	15.09.2016	15.09.2016	17.09.2016	17.09.2016	17.09.2016
Площа опису, кв. м	100	100	100	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	100	100	100
Експозиція	3х	3х	3х	Пд-Сх	Сх	Сх	Сх	Пд-Сх	Пд-Сх	Сх	Сх	Сх	Сх	Сх	Сх	Пн	-	Пд
Крутизна схилу, град.	30	30	30	10	30	35	10	10	40	30	-	30	20	25	20	10	-	20
Загальне проективне покриття, %	60	60	60	70	60	60	90	70	80	100	100	70	100	100	70	100	80	70
Покриття чагарникового ярусу, %	1	1	1	1	1	1	1	1	20	30	1	1	1	1	1	1	1	1
Покриття трав'яного ярусу, %	60	60	60	70	60	60	90	70	70	80	100	70	100	100	70	100	80	70
Висота верхнього трав'яного під'ярусу, см	70	50	60	70	70	60	60	60	70	70	70	60	40	40	50	60	60	55
Висота нижнього трав'яного під'ярусу, см	10	10	8	10	12	10	12	10	10	10	10	12	10	12	10	10	12	12
Кількість видів	15	21	24	31	22	20	22	25	31	25	30	19	17	13	13	21	21	21

D. sp. subass. *Ephedro distachyae-Stipetum capillatae stipetosum lessingianae*

<i>Stipa lessingiana</i>	·	3	5	+	2	4	3	3	2	2	·	·	2	2	3	·	1	5
<i>Teucrium polium</i>	+	+	+	+	1	1	1	1	1	1	1	1	·	1	+	1	1	1
<i>Xeranthemum annuum</i>	1	1	+	+	+	1	+	+	+	1	1	+	+	1	+	·	+	+
<i>Iris pumila</i>	·	·	·	+	1	+	+	+	+	+	+	+	·	·	·	·	+	·
<i>Thymelaea passerina</i>	·	·	+	+	·	·	·	+	+	+	·	·	+	·	·	·	+	+
<i>Silene otites</i>	+	+	·	+	·	+	·	·	·	+	+	·	·	·	·	+	·	·
<i>Veronica spicata</i>	·	·	+	+	+	·	+	·	+	+	·	·	·	·	·	+	·	·
<i>Hypericum perforatum</i>	·	·	·	·	+	·	+	+	+	·	+	·	·	·	·	·	·	+

D. sp. ass. *Ephedro distachyae-Stipetum capillatae*

<i>Stipa capillata</i>	2	3	2	5	2	2	3	3	4	3	5	4	2	3	·	5	4	·
<i>Agropyron pectinatum</i>	2	3	1	+	2	·	1	+	·	·	2	1	·	·	2	·	2	1
<i>Eryngium campestre</i>	+	·	+	1	·	·	+	+	·	·	·	1	·	·	·	+	+	+
<i>Ephedra distachya</i>	·	·	·	·	2	1	2	·	1	+	1	3	·	·	·	·	·	+
<i>Tanacetum millefolium</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	+	2	+	·	·	·	1	·	2	·

D. sp. cl. *Festuco-Brometea*

<i>Festuca valesiaca</i>	·	·	2	2	2	·	2	3	3	3	2	2	·	·	2	2	3	·
<i>Salvia nutans</i>	·	·	+	+	·	+	+	+	2	+	1	+	+	+	+	+	+	1
<i>Teucrium chamaedrys</i>	·	·	1	1	+	·	1	1	1	1	1	·	·	1	·	+	·	·
<i>Linum austriacum</i>	+	+	+	+	·	·	+	·	+	+	+	+	·	·	·	·	+	+
<i>Galatella villosa</i>	·	·	1	1	·	1	+	1	1	1	+	·	2	2	·	·	·	·
<i>Thymus dimorphus</i>	·	+	+	1	+	2	1	+	·	·	·	·	·	·	1	·	1	·
<i>Salvia nemorosa</i>	·	1	·	+	·	·	·	+	+	+	1	·	·	·	·	·	·	1
<i>Botriochloa ischaemum</i>	4	·	·	3	·	2	·	2	1	·	·	·	5	5	·	·	·	4
<i>Phlomis pungens</i>	·	1	+	+	·	·	·	·	+	·	+	+	+	·	·	+	·	·

Номер опису табличний	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11*	12	13	14	15	16	17	18
<i>Oxytropis pilosa</i>	.	.	+	+	.	.	+	+	1	+	+
<i>Cephalaria uralensis</i>	.	.	.	+	+	+	.	.	.	+	+	.	+	+
<i>Potentilla obscura</i>	.	+	.	+	.	+	.	+	+
<i>Alyssum desertorum</i>	+	+	.	+	+
<i>Dianthus pseudarmeria</i>	+	+	+
<i>Taraxacum serotinum</i>	.	.	.	+	+	+
<i>Kohlrauschia prolifera</i>	+	+	1
<i>Allium rotundum</i>	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	+
<i>Euphorbia stepposa</i>	.	.	.	+	+
<i>Achillea setacea</i>	.	+	+	.	.
<i>Thalictrum minus</i>	+	+	.	.
<i>Astragalus ucrainicus</i>	+	+
D. sp. cl. Artemisietea vulgaris																		
<i>Marrubium peregrinum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	.
<i>Tragopogon major</i>	.	+	.	+	+	.	+	+
<i>Artemisia austriaca</i>	.	1	1	1	.	1	.	.	.	1	1	.	.
<i>Elytrigia repens</i>	2	.	2	.	1	2	1	.
D. sp. cl. Stellarietea mediae																		
<i>Bromus japonicus</i>	.	2	1
<i>Bromus squarrosus</i>	1	2
D. sp. cl. Rhamno-Prunetea																		
<i>Crataegus monogyna</i>	1	.	+	2	2
<i>Rosa canina</i> (juv.)	+	1
<i>Amygdalus nana</i>	1	+	+
D. sp. cl. Festucetea vaginatae																		
<i>Euphorbia seguieriana</i>	+	.	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+
Інші види																		
<i>Kochia prostrata</i>	1	1	+	+	1	2	.	1	+
<i>Caragana frutex</i>	1	.	.	1	2	1	+	1	1	1
<i>Elytrigia intermedia</i>	2	1	+
<i>Onosma macrochaeta</i>	.	+	.	.	.	2	.	.	+
<i>Medicago romanica</i>	+	.	1	.	.
<i>Stachys recta</i>	.	+	+
<i>Helichrysum arenarium</i>	.	.	.	1	+
<i>Goniolimon besseranum</i>	.	.	.	+	.	.	.	1
<i>Dianthus guttatus</i>	.	.	+	.	+
<i>Poterium polygamum</i>	+	+
<i>Sideritis comosa</i>	+	+	.	.
<i>Pimpinella titanophila</i>	+	+	.	.

Трапились лише в одному описі: *Adonis vernalis* (16:1); *Agrimonia eupatoria* (13:+); *Allium flavescens* (11:+); *Alyssum hirsutum* (2:+); *A. tortuosum* (4:+); *Androsace elongata* (2:+); *Asparagus verticillatus* (16:+); *Astragalus albidus* (11:+); *A. onobrychis* (3:+); *Carduus acanthoides* (13:+); *Centaurea adpressa* (12:1); *C. ruthenica* (16:+); *Cerastium pumilum* (6:+); *Consolida regalis* (9:+); *Cotinus coggygria* (juv.) (10:+); *C. coggygria* (6:1); *Daucus carota* (13:+); *Falcaria vulgaris* (13:+); *Galium ruthenicum* (3:+); *Jurinea mollissima* (6:+); *J. multiflora* (18:+); *Knautia arvensis* (3:+); *Koeleria cristata* (3:+); *Lactuca serriola* (13:+); *Ligustrum vulgare* (10:+); *Linaria genistifolia* (8:+); *Polygonum aviculare* (1:+); *Potentilla arenaria* (3:+); *Rosa canina* (10:2); *Salvia aethiopis* (1:+); *Sedum acre* (5:+); *Seseli campestre* (1:+); *Silene bupleuroides* (5:+); *Stipa ucrainica* (11:1); *Verbascum phoeniceum* (9:+); *Vincetoxicum hirsundinaria* (11:+).

Автор описів: 1–18 – Л.П. Вакаренко

Таблиця 3. Субасоціація *Stipo lessingianae-Salvietum nutantis caraganetosum fruticis* Dubyna, Dziuba et Vakarenko subass. nova hoc loco

Table 3. Subassociation *Stipo lessingianae-Salvietum nutantis caraganetosum fruticis* Dubyna, Dziuba et Vakarenko subass. nova hoc loco

Номер опису табличний	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21*	22	23	24
Номер опису в базі даних	219	223	291	367	371	373	411	410	422	429	427	431	432	430	434	433	435	467	552	556	557	558	555	559
Дата опису	15.09.2016	15.09.2016	31.05.2017	01.06.2017	02.06.2017	02.06.2017	02.06.2017	02.06.2017	02.06.2017	02.06.2017	02.06.2017	02.06.2017	02.06.2017	02.06.2017	02.06.2017	02.06.2017	02.06.2017	03.06.2017	02.06.2017	02.06.2017	02.06.2017	02.06.2017	02.06.2017	02.06.2017
Площа опису, кв. м	25	25	50	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	25	100	25	25	25	25	25	25
Експозиція	Cx	Cx	Cx	3x	Пл-3x	Пл-3x	Пл-3x	Пл-3x	Пл	3x	Пл	Пл-Сx	Пл	Cx	Пл	Cx	Пл	Пл-Сx	3x	Пл	Пл-3x	3x	Пл	Пл-3x
Крутизна схилу, град.	25	40	25	35	25	20	45	45	20	25	25	45	45	35	15	30	10	70	30	20	20	25	25	20
Загальне проективне покриття, %	100	90	90	40	70	90	90	100	100	100	90	80	80	90	80	100	100	100	90	70	90	70	80	100
Покриття чагарникового ярусу, %	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	100	1	1	1	1	1	1
Покриття трав'яного ярусу, %	100	90	90	40	70	90	90	100	100	100	90	80	80	90	80	100	100	15	90	70	90	70	80	100
Висота верхнього трав'яного під'ярусу, см	50	55	60	50	70	70	100	40	60	50	50	50	30	50	50	35	30	150	70	60	60	70	70	80
Висота нижнього трав'яного під'ярусу, см	12	10	10	10	12	15	15	12	10	15	10	15	10	12	15	12	8	15	10	10	10	10	10	10
Кількість видів	20	29	27	24	27	27	24	18	12	18	22	15	13	21	12	16	14	15	30	28	28	23	25	27

D. sp. subass. *Stipo lessingianae-Salvietum nutantis caraganetosum fruticis*

<i>Caragana frutex</i>	3	3	1	2	1	3	4	+	5	2	+	1	+	+	4	2	·	5	1	1	2	2	1	1
<i>Stipa lessingiana</i>	·	5	3	1	3	4	+	·	+	4	+	4	2	5	+	5	4	·	4	3	5	2	5	·
<i>Salvia nutans</i>	1	+	1	1	+	1	+	+	1	+	·	·	·	+	·	+	+	+	+	+	+	1	1	+
<i>Linum hirsutum</i>	·	·	·	·	1	1	1	5	·	+	·	·	·	4	1	·	·	·	·	·	2	2	2	·
<i>Bellevia sarmatica</i>	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	+	+	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	+
<i>Nepeta pannonica</i>	·	1	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	·	·	·	·	·	·
<i>Oberna behen</i>	·	·	·	·	·	·	+	+	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·

D. sp. cl. *Festuco-Brometea*

<i>Festuca valesiaca</i>	2	3	2	3	3	2	3	1	+	4	2	4	2	1	1	3	4	1	·	·	·	2	·	2
<i>Potentilla obscura</i>	+	+	+	·	+	+	+	+	·	+	·	·	·	+	·	+	+	·	+	+	·	+	+	+
<i>Teucrium chamaedrys</i>	+	1	+	+	1	2	+	·	3	·	2	·	·	·	4	1	·	·	1	+	+	·	+	1
<i>Eryngium campestre</i>	1	·	+	·	·	+	+	·	·	+	+	·	·	+	+	+	+	+	+	+	+	·	+	+
<i>Stipa capillata</i>	·	1	2	+	·	2	+	1	1	2	·	2	·	·	·	·	+	+	2	·	2	3	·	5
<i>Salvia nemorosa</i>	1	·	+	·	+	+	·	+	1	+	·	·	+	·	·	1	·	+	·	+	+	+	+	1
<i>Galatella villosa</i>	1	2	·	·	1	+	+	·	·	·	·	+	5	1	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Linum austriacum</i>	+	·	·	+	+	+	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	+	+	·
<i>Tanacetum millefolium</i>	·	·	·	·	·	1	·	·	+	5	1	1	+	·	·	3	+	1	·	·	·	·	·	+
<i>Euphorbia stepposa</i>	·	·	·	·	+	+	2	+	·	·	+	·	·	1	1	+	·	·	·	·	·	·	·	+
<i>Jurinea mollissima</i>	·	·	+	+	·	+	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	+	·	·	+
<i>Teucrium polium</i>	1	1	·	·	1	1	·	·	·	·	·	·	·	2	·	·	·	·	+	·	+	·	+	·
<i>Astragalus austriacus</i>	+	+	+	+	+	+	·	·	·	·	·	·	2	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Oxytropis pilosa</i>	+	+	+	+	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Nepeta parviflora</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	+	·	·	·	·	·	+	+	+	+	·	+	+
<i>Botriochloa ischaemum</i>	5	·	·	·	1	1	·	·	·	·	·	1	·	·	4	·	·	·	·	·	4	3	5	·
<i>Astragalus ucrainicus</i>	·	·	+	+	+	·	·	·	+	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	+
<i>Phlomis pungens</i>	·	·	·	·	+	·	·	·	2	·	·	·	·	·	+	·	+	·	+	·	·	·	·	+
<i>Potentilla arenaria</i>	·	·	·	·	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	+	+	+
<i>Dianthus pseudarmeria</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	+	+
<i>Koeleria cristata</i>	·	·	2	·	+	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·
<i>Astragalus albidus</i>	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	+	·	·	·	+	·	·	+	·

Номер опису таблицийний	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21*	22	23	24	
<i>Bromopsis riparia</i>	1	1	+	1	.	.	+
<i>Crambe tataria</i>	+	+	+	.	.	.
<i>Alyssum desertorum</i>	.	+	.	.	.	+	+
<i>Seseli campestre</i>	.	.	+	.	.	+	1
<i>Thymus marschallianus</i>	.	.	+	1
<i>Cephalaria uralensis</i>	+	+
<i>Achillea setacea</i>	.	.	+	+
<i>Viola ambigua</i>	.	.	+	+	.	.	.
<i>Hypericum elegans</i>	+	+
<i>Astragalus onobrychis</i>	.	.	+	+
<i>Phlomis hybrida</i>	.	.	+	+	.	.	.
D. sp. cl. <i>Artemisietea vulgaris</i>																									
<i>Tragopogon major</i>	+	+	+	+	+	.	+	+	.	.	.	+
<i>Elytrigia repens</i>	.	2	+	.	.	+	+	.	+	+
<i>Falcaria vulgaris</i>	.	+	.	+	.	.	1	+	.	+	+	.
<i>Reseda lutea</i>	+	.	1	+	.	.	.	+	.	.
<i>Marrubium peregrinum</i>	+	.	+	1	1
<i>Carduus acanthoides</i>	.	+	+
<i>Artemisia austriaca</i>	.	.	+	+
D. sp. cl. <i>Stellarietea mediae</i>																									
<i>Senecio vernalis</i>	.	.	+	.	+	+	+	.	.	+	+	+	+	+	.	.	.
<i>Crepis ramosissima</i>	+	+	.	.	+	+	+
<i>Thymelaea passerina</i>	.	+	+	.
D. sp. cl. <i>Festucetea vaginatae</i>																									
<i>Euphorbia seguieriana</i>	.	1	.	+	1	+	+	+	+	+	+	.
<i>Agropyron pectinatum</i>	1	.	.	+	.	.	+	+
<i>Seseli tortuosum</i>	+	.	.	+
D. sp. cl. <i>Rhamno-Prunetea</i>																									
<i>Crataegus monogyna</i>	+	.	2
D. sp. cl. <i>Sedo-Scleranthetea</i>																									
<i>Poa bulbosa</i>	.	.	.	1	1	2
Інші види																									
<i>Stachys recta</i>	.	.	.	+	+	+	.	+	1	.	+	.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Syrenia cana</i>	+	+	+	.	.	+	+	.	+	.	+	.	+	+
<i>Medicago romanica</i>	+	.	+	1	1	+	.	+	+	.
<i>Achillea millefolium</i>	.	+	+	+	.	+
<i>Scorzonera mollis</i>	+	+	.	.	+	+
<i>Anthemis tinctoria</i>	+	+	.	+	+
<i>Linaria genistifolia</i>	+	+
<i>Galium ruthenicum</i>	2	+	.	.	.
<i>Leontodon biscutellifolius</i>	+	.	.	.	+	.	.
<i>Convolvulus lineatus</i>	.	.	.	+	4	4	.	.	.	+	.	+	1	+
<i>Poterium polygamum</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ajuga chia</i>	+	+	+	+	.	.	+	+	.	.	.
<i>Onosma macrochaeta</i>	.	+	+	.	.	+	+
<i>Elytrigia intermedia</i>	1	1
<i>Coronilla varia</i>	1	1	+
<i>Erucastrum armoracioides</i>	+	+
<i>Alyssum tortuosum</i>	+	.	1

Трапились лише в одному описі: *Androsace maxima* (20:+); *Anthemis ruthenica* (19:+); *Aster amellus* (2:+); *Bromus japonicus* (3:+); *Crataegus monogyna* (juv.) (7:+); *Erucastrum gallicum* (5:+); *Gypsophila collina* (19:+); *G. paniculata* (14:+); *Inula germanica* (2:1); *I. oculus-christi* (18:+); *Iris pumila* (4:+); *Jurinea multiflora* (6:+); *Kochia prostrata* (7:+); *Koeleria brevis* (19:+); *Lactuca serriola* (1:+); *Lappula squarrosa* (21:+); *Linum nervosum* (16:+); *Lithospermum officinale* (17:+); *Medicago minima* (4:+); *Melilotus albus* (4:+); *Muscari neglectum* (20:+); *Pimpinella titanophila* (2:+); *Plantago lanceolata* (2:+); *P. media* (6:+); *Salvia austriaca* (5:+); *Sisymbrium orientale* (3:+); *Stipa ucrainica* (19:2); *Thalictrum minus* (2:+); *Thesium ramosum* (5:+); *Thymus dimorphus* (21:+); *Veronica spicata* (2:+); *Vinca herbacea* (19:+); *Vincetoxicum hirsutiflorum* (1:+); *Xeranthemum annuum* (2:+).

Автори описів: 1–6, 19–24 – Л.П. Вакаренко; 7–18 – Д.В. Дубина, Т.П. Дзюба

Таблиця 4. Асоціація *Pimpinello titanophilae-Thymetum dimorphi* Dubyna, Dziuba et Vakarenko ass. nova hoc loco
 Table 4. Association *Pimpinello titanophilae-Thymetum dimorphi* Dubyna, Dziuba et Vakarenko ass. nova hoc loco

Номер опису табличний	1	2	3	4	5	6	7	8	9*	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24*	25	26
Номер опису в базі даних	112	265	262	383	243	247	228	232	229	244	263	266	242	230	111	236	231	227	261	258	548	550	423	424	549	425
Дата опису	15.09.2016	30.05.2017	30.05.2017	02.06.2017	30.05.2017	30.05.2017	17.09.2016	17.09.2016	17.09.2016	30.05.2017	30.05.2017	30.05.2017	30.05.2017	17.09.2016	15.09.2016	17.09.2016	17.09.2016	17.09.2016	30.05.2017	30.05.2017	02.06.2017	02.06.2017	02.06.2017	02.06.2017	02.06.2017	02.06.2017
Площа опису, кв. м	25	15	25	6	25	25	25	25	25	25	25	15	25	25	25	100	25	25	25	15	25	100	25	25	6	25
Експозиція	Пн-3х	Пд-3х	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Пн	-	-	Пн-3х	-	-	-	-	-	-	-	3х	-	-	-
Крутизна схилу, град.	60	30	1	1	1	1	1	1	1	1	1	50	1	1	25	1	1	1	1	1	1	10	1	1	1	1
Загальне проективне покриття, %	50	60	80	60	40	60	50	50	60	40	70	60	60	60	70	70	50	60	60	40	30	30	70	40	50	60
Покриття чагарникового ярусу, %	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Покриття трав'яного ярусу, %	50	60	80	60	40	60	50	50	60	40	70	60	60	60	70	70	50	60	60	40	30	30	70	40	50	60
Висота верхнього трав'яного під'ярусу, см	30	25	30	20	25	20	25	20	20	20	25	25	25	25	20	20	20	25	25	20	40	40	40	30	40	35
Висота нижнього трав'яного під'ярусу, см	10	10	10	8	10	10	8	8	8	10	10	10	10	8	10	10	10	8	10	10	8	8	8	8	10	10
Кількість видів	18	15	17	10	17	23	15	18	19	20	22	14	22	18	10	22	18	16	16	11	25	23	27	27	20	28
Номер синтаксону										1												2				

D. sp. ass. *Pimpinello titanophilae-Thymetum dimorphi*

<i>Thymus dimorphus</i>	3	4	4	5	3	2	3	4	4	2	5	5	3	4	4	5	3	2	3	2	+	1	3	2	2	·
<i>Pimpinella titanophila</i>	·	·	·	·	1	2	1	1	1	1	·	·	2	2	·	2	1	1	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Poa bulbosa</i>	+	+	+	·	1	2	1	2	2	1	1	1	2	2	·	2	1	·	1	2	3	3	·	·	2	1
<i>Minuartia leiosperma</i>	·	+	·	·	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	1	+	·	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Poterium polygamum</i>	·	·	1	·	·	2	·	+	+	1	+	+	1	·	·	+	1	·	1	+	+	+	+	2	·	1
<i>Sideritis comosa</i>	·	·	·	·	·	·	+	+	+	·	·	·	·	+	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Cleistogenes bulgarica</i>	·	·	·	·	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Leontodon biscutellifolius</i>	·	·	+	·	·	·	·	·	·	+	+	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·

D. sp. subass. *Pimpinello titanophilae-Thymetum dimorphi paronychietosum cephalotae* Dubyna, Dziuba et Vakarenko subass. nova hoc loco

<i>Paronychia cephalotes</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1	·	2	2	3	1	2
<i>Koeleria brevis</i>	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1	·	2	·	1	+	+	2	1
<i>Onosma macrochaeta</i>	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	+	+	+	+	+
<i>Alyssum tortuosum</i>	·	·	·	·	·	+	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	+	1	+
<i>Ajuga chia</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	·	+	+
<i>Crambe tataria</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	·	·	·
<i>Gypsophila collina</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	+	·	+
<i>Linum flavum</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	·	·	+
<i>Linum tenuifolium</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Allium flavescens</i>	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·
D. sp. cl. <i>Festuco-Brometea</i>																										
<i>Potentilla obscura</i>	+	1	1	+	·	1	+	·	·	·	1	+	1	·	·	·	+	·	2	·	+	+	+	+	+	+
<i>Teucrium polium</i>	+	·	·	·	·	+	1	+	1	·	·	·	+	+	1	2	+	1	·	+	·	+	·	·	·	+
<i>Jurinea mollissima</i>	·	+	+	·	·	+	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Linum austriacum</i>	+	·	+	+	+	+	·	·	·	·	1	+	+	·	·	+	·	·	+	·	·	·	+	·	·	·
<i>Koeleria cristata</i>	1	2	+	·	·	1	1	1	1	+	·	·	·	1	·	·	1	·	·	·	·	·	·	·	·	·
<i>Stipa capillata</i>	+	·	·	·	·	+	1	+	·	·	·	·	·	+	·	2	·	4	·	·	1	·	·	+	·	·
<i>Festuca valesiaca</i>	1	·	·	2	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	2	2	1	2	·	·	1	·	1	·	·	·
<i>Teucrium chamaedrys</i>	+	1	1	+	·	+	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	+	·	·	+	+	1	·	·	·
<i>Eryngium campestre</i>	·	+	+	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	1	+	+	·	+	·	·	·	·	·	·	·	+
<i>Astragalus ucrainicus</i>	·	·	·	·	·	+	·	+	+	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	1	·	·	1

Номер опису табличний	1	2	3	4	5	6	7	8	9*	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24*	25	26
<i>Euphorbia stepposa</i>	+	+	.	+
<i>Jurinea multiflora</i>	.	.	.	+	.	+	+	+
<i>Dianthus pseudarmeria</i>	+	+	+	.	+
<i>Seseli campestre</i>	.	.	+	+	.	+	+
<i>Salvia nemorosa</i>	+	.	.	.	1	+
<i>Tanacetum millefolium</i>	.	+	+	+	.	.	.
<i>Potentilla arenaria</i>	+	+	1	.	.
<i>Alyssum desertorum</i>	.	+	1	+	+
<i>Taraxacum serotinum</i>	1	+	+
<i>Galatella villosa</i>	+	+	+
<i>Cephalaria uralensis</i>	.	.	.	1	+	.	.	.	+
<i>Salvia nutans</i>	+	+
<i>Alyssum hirsutum</i>	+	+
<i>Botriochloa ischaemum</i>	+	+
<i>Astragalus albidus</i>	+	+	.	.	.
<i>Stipa lessingiana</i>	+	+
<i>Oxytropis pilosa</i>	+	.	.	.	+
D. sp. cl. <i>Stellarietea mediae</i>																										
<i>Bromus japonicus</i>	.	.	2	.	1	1	.	2	2	2	1	.	1	2	.	1	2	1	1	.	+	.	.	+	.	2
<i>Senecio vernalis</i>	+	+	.	.	.	+	+	.	.	+
<i>Anisantha tectorum</i>	.	+	1	1	+	+	.
<i>Crepis ramosissima</i>	+	+	.
<i>Echium biebersteinii</i>	+	+
D. sp. cl. <i>Artemisietea vulgaris</i>																										
<i>Xeranthemum annuum</i>	1	.	.	.	1	+	+	+	1	1	+	.	1	+	.	+	1	+	.	.	+	+	.	.	.	1
<i>Tragopogon major</i>	.	+	+	+	.	.	.	+	.	+
<i>Melilotus albus</i>	.	.	+	.	+	+	+
<i>Reseda lutea</i>	+	.	.	.	+
<i>Chondrilla juncea</i>	.	+	+
<i>Poa compressa</i>	+	1
D. sp. cl. <i>Festucetea vaginatae</i>																										
<i>Euphorbia seguieriana</i>	.	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	.	+	+
<i>Agropyron pectinatum</i>	+	2	+	.	1	+	1
<i>Seseli tortuosum</i>	+	+	.	.
Інші види																										
<i>Milium vernale</i>	.	.	1	.	1	+	.	.	.	1	1	1
<i>Medicago minima</i>	1	.	+	+	+	.	.	.	+	.
<i>Linaria genistifolia</i>	+	+	.	+	.
<i>Coronilla varia</i>	+	+	+	+
<i>Potentilla argentea</i>	.	+	+	+	+
<i>Kochia prostrata</i>	+	1
<i>Stachys recta</i>	+	+
<i>Scorzonera mollis</i>	+	.	+
<i>Anthemis tinctoria</i>	+	.	.	.	+
<i>Trigonella monspeliaca</i>	+	+
<i>Centaurea marschalliana</i>	+
<i>Potentilla astracana</i>	+	.	+
<i>Grindelia squarrosa</i>	+	.	+

Трапились лише в одному описі: *Achillea millefolium* (5:+); *Acinos arvensis* (10:+); *Allium rotundum* (1:+); *Anthemis ruthenica* (24:+); *Astragalus austriacus* (8:+); *A. onobrychis* (25:+); *Bromopsis riparia* (23:+); *Bromus mollis* (22:+); *B. squarrosus* (1:+); *Campanula sibirica* (13:+); *Caragana frutex* (1:+); *Carex supina* (5:+); *Centaurea adpressa* (16:+); *C. ruthenica* (12:+); *Crataegus monogyna* (1:1); *Ephedra distachya* (1:1); *Erucastrum armoracioides* (21:+); *Erysimum repandum* (24:+); *Galium mollugo* (10:+); *Helichrysum arenarium* (14:1); *Hypericum elegans* (22:+); *H. perfoliatum* (17:+); *Iris pumila* (16:+); *Kohlruschia prolifera* (9:+); *Limosella australis* (18:+); *Linum hirsutum* (4:+); *Marrubium peregrinum* (25:+); *Plantago lanceolata* (18:+); *Rosa canina* (19:+); *Salsola ruthenica* (14:+); *Sclerochloa dura* (14:+); *Silene nutans* (1:+); *Sisymbrium orientale* (24:+); *Valerianella mixta* (24:+); *Verbascum phoeniceum* (12:+); *Veronica verna* (10:+); *Viola kitaibeliana* (10:+).

Автори описів: 1–3, 11, 12, 15, 19, 23, 24, 26 – Д.В. Дубина, Т.П. Дзюба; 4–10, 13, 14, 16–18, 20–22, 25 – Л.П. Вакаренко. Номерами позначені синтаксони: 1 – *Pimpinello titanophilae-Thymetum dimorphi typicum* Dubyna, Dziuba et Vakarenko subass. nova; 2 – *Pimpinello titanophilae-Thymetum dimorphi paronychietosum cephalotae* Dubyna, Dziuba et Vakarenko subass. nova

рівнинних ділянок з мікрохвилястим мезорельєфом і черепашково-пщаними ґрунтами, улоговини на терасах, де затримується вода, що стікає зі схилів. Рідше відмічені у верхніх і середніх частинах схилів переважно північно-східної експозиції крутизною 20–30° з еродованими внаслідок зсувних процесів чорноземоподібними ґрунтами і відслоненнями вапняків.

Склад і структура. Угрупування характеризуються густим (90–100%) одноярусним травостоєм, до 80 см заввишки. Іноді спостерігається сильно розріджений (10–20%) чагарниковий ярус, висотою до 150 см. Фізіономічно угрупування визначає індикатор слабкозасолених степів і пасовищної деградації рослинного покриву *Galatella biflora*, яка виступає безумовним домінантом, її ПП сягає 60–80%. Угрупування створюють переривчасту смугу рослинності в нижній частині правобережних схилів, надаючи перевагу північно-східній експозиції. Антропогенний вплив призводить до випадіння з травостою типових степових видів (*Astragalus austriacus* Jacq., *A. onobrychis* L., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Botriochloa ischaemum* (L.) Keng, *Bellevalia sarmatica* (Pall. ex Georgi) Woronow, *Teucrium chamaedrys* L., *Stipa* ssp.), натомість вселяються бур'янові діагностичні види класів *Artemisietea vulgaris* Lohmeyer et al. in Tx. ex von Rochow 1951 та *Stellarietea mediae* Tx. et al. in Tx. 1950, а також види широкої екологічної амплітуди (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Securigera varia* (L.) Lassen, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth тощо).

Угрупування асоціації *Ephedro distachyae-Stipetum capillatae* трапляються часто. Вони займають екотопи на схилах долини лиману та балок, що їх прорізують. Мають досить широке поширення. *Stipa capillata* найбільш стійкий до пасквальних навантажень порівняно з іншими видами ковили, що дозволяє йому швидко відновлюватися після випасу та формувати демутаційні ценози. Травостій зазвичай одноярусний з двома під'ярусами, 10–30 і 35–80 см заввишки. Іноді спостерігається розріджений (до 30%) чагарниковий ярус, висотою до 100 см (*Rosa canina* L., *Crataegus monogyna* Jacq., *Caragana frutex* (L.) K.Koch). На ділянках зі щербеним ґрунтом і відслоненнями вапняків у складі травостою переважають петрофітні види: *Ephedra distachya* L., *Thymus dimorphus* Klokov & Des.-Shost. та ін. Різноманітність угрупувань відображають дві субасоціації: *Ephedro distachyae-*

Stipetum capillatae typicum і *Ephedro distachyae-Stipetum capillatae stipetosum lessingianae*.

***Ephedro distachyae-Stipetum capillatae stipetosum lessingianae* Dubyna, Dziuba et Vakarenko subass. nova hoc loco**

Номенклатурний тип субасоціації (holotypus): опис № 11 (табл. 2), виконаний Л.П. Вакаренко 13.09.2016 в околицях с. Іллінка Біляївського р-ну Одеської обл. на уступі схилу східної експозиції лиману, N 46°40.571', E 30°40.298'.

Діагностичні види: *Hypericum perforatum* L., *Iris pumila* L., *Silene otites* (L.) Wib., *Stipa capillata*, *Teucrium polium* L., *Thymelaea passerina* (L.) Coss. & Germ., *Veronica spicata* L., *Xeranthemum annuum*.

Константні види: *Caragana frutex*; *Agropyron pectinatum* (M.Bieb.) P.Beauv., *Botriochloa ischaemum* (L.) Keng, *Ephedra distachya*, *Eryngium campestre* L., *Euphorbia seguieriana* Neck., *Festuca valesiaca*, *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Galatella villosa*, *Linum austriacum* L., *Marrubium peregrinum* L., *Phlomis pungens* Willd., *Salvia nutans* L., *Stipa lessingiana*, *Teucrium chamaedrys*, *Thymus dimorphus*.

Домінантні види: *Botriochloa ischaemum*, *Stipa capillata*, *S. lessingiana*

Місцезростання та поширення. Угрупування субасоціації приурочені переважно до схилів західного берега лиману східної та південно-східної експозиції, крутизною від 10–20 до 30–35(45)° (відповідно) з малопотужними чорноземоподібними щербеними еродованими ґрунтами, часто з виходами вапняків. Значно рідше трапляються на східному березі на вирівняних ділянках терас. Великих площ не займають.

Склад і структура. Травостій менш густий, ніж в угрупуваннях типової субасоціації, одноярусний, до 80 см заввишки, з двома нечітко вираженими під'ярусами. Загальне ПП від 60–70 до 80–90%, часто спостерігаються ділянки оголеного змитого ґрунту або виходи вапняків. Домінують *Stipa capillata* (від 10–15 до 40–50%), *S. lessingiana* (від 10–15 до 30–40%) і *Festuca valesiaca* (15–20%). Помітну участь беруть представники ксерофітного флорокомплексу – *Agropyron pectinatum*, *Artemisia austriaca* Jacq., *Ephedra distachya*, *Galatella villosa*, *Botriochloa ischaemum*, *Salvia nutans*, *Teucrium chamaedrys*, які характеризуються також високою константністю. Частіше, порівняно з ценозами типової субасоціації, зростають карбонатofilні види кам'янистих степів – *Onosma macrochaeta*

Klokov & Dobroc., *Alyssum tortuosum* Waldst. & Kit. ex Willd., *Poterium polygamum* Waldst. & Kit., *Pimpinella titanophila* Woronow, *Minuartia leiosperma* Klokov, *Acinos arvensis* (Lam.) Dandy, *Cephalaria uralensis*. Зрідка одинично або з покриттям до 10%, трапляються чагарники *Caragana frutex*, *Rosa canina*, *Crataegus monogyna*, *Amygdalus nana* L. (*Crataego-Prunetea* Tx. 1962).

Угрупування асоціації *Stipo lessingiana*-*Salvietum nutantis* представляють типові степові типчаково-ковиліві ценози і відзначаються значним флористичним різноманіттям. У долині лиману вони поширені на великих площах, до кількох сотень гектарів, займають середні й верхні частини некрутих схилів різної експозиції. Формуються в умовах найменшого антропогенного навантаження. Домінують діагностичні види: *Festuca valesiaca* та *Stipa lessingiana*. Трав'яний покрив частіше одноярусний, до 80 см заввишки з нечітко вираженими 2–3 під'ярусами. Розріджений (до 20%) чагарниковий ярус зрідка утворює *Caragana frutex*. Залежно від експозиції схилів і механічного складу ґрунтів розрізняються дві субасоціації: *Stipo lessingiana*-*Salvietum nutantis typicum* і *Stipo lessingiana*-*Salvietum nutantis caraganetosum fruticis*.

***Stipo lessingiana*-*Salvietum nutantis caraganetosum fruticis* Dubyna, Dziuba et Vakarenko subass. nova hoc loco** (табл. 3, описи 1–24)

Номенклатурний тип субасоціації (*holotypus*): опис № 21 (табл. 3), виконаний Л.П. Вакаренко 02.06.2017 в околицях с. Новокубанка Лиманського р-ну Одеської обл. на еродованому схилі північно-західної експозиції неглибокої балки. Ґрунт щебенистий, N 46°44.673', E 30°37.615'.

Діагностичні види: *Caragana frutex*, *Bellevalia sarmatica*, *Linum hirsutum* L., *Nepeta pannonica* L., *Oberna behen* (L.) Ikonn.

Константні види: *Eryngium campestre*, *Festuca valesiaca*, *Galatella villosa*, *Linum austriacum*, *Potentilla obscura* Willd., *Salvia nemorosa*, *S. nutans*, *Stachys recta* L., *Stipa capillata*, *S. lessingiana*, *Teucrium chamaedrys*.

Домінантні види: *Caragana frutex*; *Botriochloa ischaemum*, *Festuca valesiaca*, *Stipa lessingiana*.

Місцезростання та поширення. Ценози приурочені переважно до пологих схилів лиману, крутизною 20–30°, південно-східної та південно-західної (в балках) експозиції. Найбільшого поширення сягають у верхній частині східного

берега долини лиману, де близько до поверхні залягають і стабілізують зсувні процеси вапняки. Формуються в екотопіх відкритих ділянок верхніх, середніх і рідше – нижніх частин схилів долини лиману й великих балок, а також уступів і відкритих терас шириною 5–10 м. Займають місцезростання з сильно еродованими, часто з глибокими тріщинами, глинистими щебенистими чорноземоподібними ґрунтами з виходами вапняків; характеризуються порівняно невеликими площами – до 150–200 м².

Склад і структура. Травостій дво-, зрідка триярусний, густий, його загальне ПП 80–100%, висота до 70 см. Характерний для степової зони чагарник *Caragana frutex* на території лиману сильно пригнічений внаслідок частих пожеж. Його висота, на відміну від зональних степових угруповань, не перевищує 35–40 см, ПП 10–15, рідко 40–50%. *Linum hirsutum* має високий ступінь константності й бере участь також з невеликим ПП від 5–10 до 20–25% (рідко 50–60%). *Oberna behen*, *Nepeta pannonica* і *Bellevalia sarmatica* трапляються в ценозах рідко з ПП до 5%, однак характеризуються досить високою вірністю, тобто приуроченістю до ценозів даної субасоціації. Домінують діагностичні види асоціації та класу *Festuco-Brometea* – *Stipa lessingiana* (25–50%), *S. capillata* (5–15%), *Festuca valesiaca* (в середньому 15–25%) і *Salvia nutans* (5–10%). Від типової субасоціації ценози відрізняються більшим ПП *Stipa lessingiana* і меншим – *Festuca valesiaca* та *Salvia nutans*. Меншу участь беруть також карбонатотрофи (*Thymus marschallianus*, *Cephalaria uralensis*, *Convolvulus lineatus*, *Poterium polygamum*, *Onosma macrochaeta* тощо) і види-індикатори процесів спустелювання (*Agropyron pectinatum*, *Aegilops cylindrica* Host та ін.). За чисельністю переважають і характеризуються високою постійністю представники класу *Festuco-Brometea*. Види інших класів (*Stellarietea mediae*, *Artemisietea vulgaris*) беруть значно меншу участь у ценотичній структурі субасоціації та відображають існуючі ерозійні процеси.

Порядок *Stipo pulcherrimae*-*Festucetalia pallentis* включає ксерофітні відкриті степові угруповання на збіднених кам'янистих та силікатних субстратах Центральної та Південно-Східної Європи, союз *Potentillo arenariae*-*Linion czernjajevii* – ксерофітні степові ценози на кам'янистих вапнякових відслоненнях південної частини України. На території долини Куяльницького лиману петрофітні

стеги поширені фрагментарно серед масивів типчакково-ковилкових степів і заростей чагарників, тут вони займають ділянки з відслоненнями й близькими до поверхні понтичними вапняковими породами.

Синтаксономія петрофітної степової рослинності в Україні розроблена ще недостатньо. На території вапнякових схилів Куяльницького лиману виявлені раніше неописані угруповання, які можна об'єднати в нові синтаксони рангу асоціації та субасоціації.

***Pimpinello titanophilae-Thymetum dimorphi* Dubyna, Dziuba et Vakarenko ass. nova hoc loco** (табл. 4)

Номенклатурний тип асоціації (holotypus): опис № 9 (табл. 4), виконаний Л.П. Вакаренко 17.09.2016 в околицях с. Ковалівка Біляївського р-ну Одеської обл. на території закинутого кар'єру виробки черепашника, N 46°42.875', E 30°35.061'.

Діагностичні види: *Cleistogenes bulgarica* (Bornm.) Keng, *Leontodon biscutellifolius* DC., *Milium vernale* M.Bieb., *Minuartia leiosperma*, *Paronychia cephalotes* (M.Bieb.) Besser, *Pimpinella titanophila*, *Poa bulbosa* L., *Poterium polygamum*, *Sideritis comosa* (Rochel ex Benth.) Stank., *Thymus dimorphus*.

Константні види: *Bromus japonicus* Thunb., *Euphorbia seguieriana*, *Jurinea mollissima* Klokov, *Linum austriacum*, *Minuartia leiosperma*, *Pimpinella titanophila*, *Poa bulbosa*, *Potentilla obscura*, *Poterium polygamum*, *Teucrium polium*, *Thymus dimorphus*, *Xeranthemum annuum*.

Домінантні види: *Thymus dimorphus*.

Місцезростання та поширення. Ценози асоціації приурочені до виходів вапнякових порід уздовж обривів плато і верхніх частин схилів західного й східного берегів долини лиману (верхів'я Ковалівської балки, околиці с. Ковалівка Біляївського р-ну, верхні частини схилів навпроти сел Стара Еметівка та Ковалівка), а також до ділянок зруйнованих вапняків з виходами великих каменів на крутих і пологих верхніх і середніх частинах схилів. Поширені на поверхні занедбаних виробок ракушняка (кар'єри в околицях с. Ковалівка). Займають невеликі площі від 6 до 25 м². Ґрунти шебеністі, малогумусні.

Склад і структура. Діагностичними видами асоціації є представники петрофітного різнотрав'я, більшість з них домінують у рослинному покриві. Лише *Minuartia leiosperma* та *Sideritis comosa* мають невисоку константність і проективне

покриття, проте відрізняються високими значеннями коефіцієнта вірності *phi*. В цілому травостій одноярусний, з нечітко вираженими двома під'ярусами, до 60 см заввишки. Зрідка спостерігається розріджений моховий ярус. Загальне ПП угруповань коливається від 40–50 до 70–80%, часті оголені ділянки ґрунту або виходи ракушнякового вапняку. Переважають діагностичні види асоціації – *Thymus dimorphus* (від 15–25 до 50–60%), *Pimpinella titanophila* (5–10%), *Poa bulbosa* (5–10(20)%), а також представники класів *Festuco-Brometea* – *Festuca valesiaca* (5–10%), *Koeleria cristata* (L.) Pers. (5–10%), *Potentilla obscura* (5–10%), *Stipa capillata* (5–15(30)%), *Teucrium polium* (5–10%), *Stellarietea mediae* – *Bromus japonicus* (5–10%) та *Artemisieteae vulgaris* – *Xeranthemum annuum* (до 5%), які відзначаються також високою константністю.

Субасоціації відрізняються приуроченістю до підстилаючих порід (пухких шебеністих або твердих кам'яних брил) і флористичним складом.

***Pimpinello titanophilae-Thymetum dimorphi typicum* Dubyna, Dziuba et Vakarenko subass. nova hoc loco** (табл. 4, оп. 1–19)

Номенклатурний тип субасоціації (holotypus) співпадає з номенклатурним типом, вказаним для асоціації (оп. 9, табл. 4).

Діагностичні види: *Cleistogenes bulgarica*, *Euphorbia seguieriana*, *Leontodon biscutellifolius*, *Milium vernale*, *Minuartia leiosperma*, *Pimpinella titanophila*, *Poa bulbosa*, *Poterium polygamum*, *Sideritis comosa*, *Thymus dimorphus*.

Константні види: *Bromus japonicus*, *Jurinea mollissima*, *Koeleria cristata*, *Linum austriacum*, *Potentilla obscura*, *Stipa capillata*, *Teucrium polium*, *Xeranthemum annuum*.

Домінантні види: *Thymus dimorphus*.

Місцезростання та поширення. Угруповання поширені переважно на зруйнованих пухких вапняках з відслоненнями порід на крутих і пологих верхніх і середніх частинах схилів західного та східного берегів лиману, а також на виробках черепашника, що заростають в околицях с. Ковалівка.

Склад і структура. Угруповання двоярусні, моховий ярус має ПП 20%, трав'яний 40–60%, загальне ПП 40–60(80)%. Переважають, як і в угрупованнях асоціації в цілому, *Thymus dimorphus*, *Pimpinella titanophila*, *Poa bulbosa*, *Festuca valesiaca*,

Potentilla obscura тощо. Характерною є висока постійність представників класу *Festuco-Brometea* – *Linum austriacum*, *Teucrium chamaedrys*, *Koeleria cristata*, а також видів нестабільних екоотопів – *Euphorbia seguieriana*, *Xeranthemum annuum*, *Leontodon biscutellifolius*, *Milium vernale*, *Teucrium polium*, *Bromus japonicus* та ін.

***Pimpinello titanophilae-Thymetum dimorphi paronychietosum cephalotae* Dubyna, Dziuba et Vakarenko subass. nova hoc loco** (табл. 4, оп. 20–26)

Номенклатурний тип субасоціації (holotypus): опис № 24, табл. 4, виконаний Д.В. Дубиною і Т.П. Дзюбою 02.06.2017 на найвищій ділянці східного берега долини лиману, на пласкій вершині схилу на траверзі с. Стара Еметівка Біляївського р-ну Одеської обл., N 46°44.744', E 30°37.689'.

Діагностичні види: *Ajuga chia* Schreb., *Alyssum tortuosum*, *Crambe tataria* Sebeók, *Crepis ramosissima* D'Urv., *Erysimum repandum* L., ***Gypsophila collina*** Steven ex Ser., *Jurinea mollissima*, ***Koeleria brevis*** Steven, *Linaria genistifolia* (L.) Mill., *Linum flavum* L., *L. tenuifolium* L., *Minuartia leiosperma*, ***Onosma macrochaeta***, ***Paronychia cephalotes***, *Pimpinella titanophila*, *Poa bulbosa*, *Poterium polygamum*, *Scorzonera mollis* M.Bieb., *Thymus dimorphus*

Константні види: ***Agropyron pectinatum***, *Bromus japonicus*, *Dianthus pseudarmeria*, *Euphorbia stepposa* Zoz ex Prokh., *Galatella villosa*, ***Potentilla obscura***, *Senecio vernalis* Waldst. & Kit., *Teucrium polium*, *Tragopogon major* Jacq., *Xeranthemum annuum*.

Домінантні види: *Paronychia cephalotes*, *Poa bulbosa*, *Thymus dimorphus*.

Місцезростання та поширення. Угруповання займають вузькі смуги вздовж обривів плато на вершинах схилів з виходами вапняків у вигляді великих пласких каменів, ерозійні ділянки вапнякових відслонень з глибокими тріщинами, де схил сповзає вниз.

Склад і структура. Диференційними видами субасоціації є представники петрофітного різнотрав'я. Більшість з них характеризуються високими значеннями константності та вірності в межах класу *Festuco-Brometea*. Загальне ПП травостою частіше невисоке – 40–50(60)%. Помітну участь в ньому беруть *Koeleria brevis*, *Agropyron pectinatum*, *Thymus dimorphus*, *Poa bulbosa*, *Paronychia cephalotes*, *Festuca valesiaca* та ін. На відміну від типової субасоціації, високою

постійністю характеризуються карбонатofilьні види – *Ajuga chia*, *Crambe tataria*, *Linum flavum*, *Dianthus pseudarmeria*, *Jurinea mollissima*. В тріщинах каменів до 15–20% покриття займає мохова синузія.

Фітосоціологічна класифікація нововиділених синтаксонів:

Festuco-Brometea Br.-Bl. & Tx. ex Soó 1947

Tanacetum achilleifolii-Stipetalia lessingiana Lysenko & Mucina in Mucina et al. 2016

Stipion lessingiana Soó 1947

Festuco valesiaca-Galatetum biflorae Dubyna, Dziuba et Vakarenko ass. nova

Ephedro distachyae-Stipetum capillatae stipetosum lessingiana Dubyna, Dziuba et Vakarenko subass. nova

Stipo lessingiana-Salvietum nutantis caraganetosum fruticis Dubyna, Dziuba et Vakarenko subass. nova

Stipo pulcherrimae-Festucetalia pallentis Pop 1968

Potentilla arenariae-Linion czernjajevii Krasova et Smetana 1999

Pimpinello titanophilae-Thymetum dimorphi Dubyna, Dziuba et Vakarenko ass. nova

Pimpinello titanophilae-Thymetum dimorphi typicum Dubyna, Dziuba et Vakarenko subass. nova

Pimpinello titanophilae-Thymetum dimorphi paronychietosum cephalotae Dubyna, Dziuba et Vakarenko subass. nova

Для території України в класі *Festuco-Brometea* був виділений союз *Stipo lessingiana-Salvion nutantis* Vynokurov 2014 з низкою асоціацій, які діагностуються комплексом видів: *Adonis wolgensis* Steven, *Astragalus austriacus*, *A. onobrychis*, *Bromopsis riparia* (Rehmann) Holub, *Caragana frutex*, *Euphorbia stepposa*, *Jurinea arachnoidea* Bunge, *Marrubium praecox* Janka, *Nepeta parviflora* M.Bieb., *Phlomis pungens*, *Plantago urvillei* Opiz, *Salvia nutans*, *Stachys recta*, *Stipa lessingiana*, *Viola ambigua* Waldst. & Kit. (Vynokurov, 2014b; Vynokurov, Kolomiychuk, 2015; Kolomiychuk, Vynokurov 2016). На нашу думку, зведення його до синонімів союзу *Stipion lessingiana* Soó 1947 у роботі *Vegetation of Europe...* (Mucina et al., 2016) є дискусійним. Але з огляду на прийняття у сучасній європейській фітосоціології за основу класифікації рослинності саме *Vegetation of Europe...* (2016), у даній роботі приймаємо приналежність наших ценозів до союзу *Stipion lessingiana*. Описані нами нові синтаксони за флористичним складом

найближчі до угруповань правобережжя степової зони та південної частини лісостепової зон (табл. E1). Синтаксономія петрофітних степів в Україні розроблена ще недостатньо, тому нова асоціація, сподіваємося, її доповнить.

Висновки

Степова рослинність схилів Куяльницького лиману відзначається високим рівнем ценотичного різноманіття та значною збереженістю в межах степової зони України. Нові її синтаксони, описані з території лиману (2 асоціації та 4 субасоціації), свідчать про своєрідність фітоценотичного складу степової рослинності даного регіону, яка розвивається на понтичних вапнякових породах.

Флороценотичні особливості розглянутих угруповань, порівняно зі східними степами, полягають у поєднанні в їхньому флористичному складі південностепових видів з північностеповими й лучними, що пояснюється умовами, що історично склалися на території долини Куяльницького лиману. Флористичну специфічність нових синтаксонів підкреслює також участь субендемичних видів ценофлорокомплексів: *Bellevalia sarmatica*, *Phlomis hybrida* Zelen., *Gypsophila collina*, *Onosma macrochaeta*, *Polygonum patulum* M.Bieb., *Astragalus ucrainicus* M.Pop. & Klokov, *Centaurea marschalliana* Spreng., *Stipa ucrainica* P.A.Smirn., *Paronychia cephalotes*, *Jurinea molissima*, *Thymus dimorphus*, *Minuartia leiosperma*, *Cephalaria uralensis* та ін. Синсозологічної цінності їм надають зростання *Stipa ucrainica*, *S. capillata*, *S. lessingiana*, *Adonis vernalis*, *Crambe tatarica*, включених до Червоної книги України (Chervona..., 2009), а також *Amygdalus nana*, *Iris pumila*, *Muscari neglectum* Guss. ex Ten., *Centaurea ruthenica* Lam., *Helichrysum arenarium* (L.) Moench, *Kohlruschia prolifera* (L.) Kunth, *Linum flavum*, *Ephedra distachya*, що охороняються на регіональному рівні (Andriyenko, Perehrym, 2012).

Усі без винятку угруповання степової рослинності долини Куяльницького лиману потребують збереження, що стане можливим лише зі створенням на цій території Національного природного парку "Куяльницький".

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

Andriyenko T.L., Perehrym M.M. 2012. *Official list of regional rare plants of administrative territories of Ukraine (reference edition)*. Kyiv: Alterpress, 148 pp. [Андрі-

енко Т.Л., Перегрим М.М. 2012. *Офіційні переліки регіонально рідкісних рослин адміністративних територій України (довідкове видання)*. Київ: Альтерпрес, 148 с.].

Braun-Blanquet J. 1964. *Pflanzensoziologie. Grundzuge der Vegetationskunde*. 3 Aufl. Wien; New York: Springer-Verlag, 865 pp.

Chervona knyha Ukrainy. Roslynnnyi svit (Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom). 2009. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, 2009, 912 pp. [Червона книга України. Рослинний світ. 2009. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, 912 с.].

Chytrý M., Tichý L., Holt J., Botta-Dukát J. 2002. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. *Journal of Vegetation Science*, 13: 79–90. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02025.x>

Didukh Ya.P., Korotchenko I.A. 2003. *Visnyk Lvivskoho natsionalnoho universytetu. Series Biology*, 34: 82–91. [Дідух Я.П., Коротченко І.А. 2003. Ксеротермна рослинність північно-західного Поділля. *Вісник Львівського національного університету. Серія біологічна*, 34: 82–91].

Dubyna D.V., Ennan A.A., Vakarenko L.P., Dziuba T.P., Shykhaleeva H.M. 2017. *Chornomorski Botanical Journal*, 13(4): 428–443. [Дубина Д.В., Еннан А.А., Вакаренко Л.П., Дзюба Т.П., Шихалеева Г.М. 2017. Особливості територіальної та еколого-ценотичної диференціації рослинності долини Куяльницького лиману (Одеська область). *Чорноморський ботанічний журнал*, 13(4): 428–443]. <http://ekhsuir.kpsu.edu/handle/123456789/6803>

Hennekens S.M., Schaminée J.H.J. 2001. TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data. *Journal of Vegetation Science*, 12: 589–591. <https://doi.org/10.2307/3237010>

Hill M.O. 1979. *TWINSPAN – a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and the attributes*. New York: Ithaca, 48 pp.

Kolomiychuk V., Vynokurov D. 2016. Syntaxonomy of the Festuco-Brometea class vegetation of the Azov sea coastal zone. *Hacquetia*, 15(2): 79–104. <https://doi.org/10.1515/hacq-2016-0018>

Korotchenko I.A., Didukh Ya.P. 1997. *Ukrainian Phytosociological Collection. Series A*, 1(6): 20–39. [Коротченко І.А., Дідух Я.П. 1997. Степова рослинність південної частини Лівобережного Лісостепу України. II. Клас *Festuco-Brometea*. *Український фітоценологічний збірник. Серія А*, 1(6): 20–39].

Korotchenko I.A., Mala Yu.I., Fitsaylo T.V. 2009a. *Naukoviy visnyk Chernivetskoho natsionalnoho universytetu. Series biologiya, biologichni systemy*, 1(1): 73–84. [Коротченко І.А., Мала Ю.І., Фіцайло Т.В. 2009а. Синтаксономія степової рослинності крайньої півночі Правобережного Степу України. *Науковий вісник Чернівецького національного університету. Серія біологія, біологічні системи*, 1(1): 73–84].

Korotchenko I.A., Mala Yu.I., Fitsaylo T.V. 2009b. *Naukovi zapysky NaUKMA. Biologiya ta ekolohiya*, 93: 54–69. [Коротченко І.А., Мала Ю.І., Фіцайло Т.В. 2009б.

- Синтаксономія степової рослинності крайнього півдня Правобережного Лісостепу України. *Наукові записки НАУКМА. Біологія та екологія*, 93: 54–69].
- Krasova O.O., Smetana M.H. 1999. *Ukrainian Phytosociological Collection. Series A*, 1–2(12–13): 21–30. [Красова О.О., Сметана М.Г. 1999. Степова рослинність балки Кобильної. *Український фітоценологічний збірник. Серія А*, 1–2 (12–13): 21–30].
- Kuzemko A., Becker T., Didukh Ya.P., Ardelean I.V., Becker U., Beldean M., Dolnik Ch., Jeschke M., Naqinezhad A., Uğurlu E., Ünal A., Vassilev K., Vorona E.I., Yavorska O.H., Dengler J. 2014. Dry grassland vegetation of Central Podolia (Ukraine) – a preliminary overview of its syntaxonomy, ecology and biodiversity. *Tuexenia*, 34: 391–430. <https://doi.org/10.14471/2014.34.013>
- Mirkin B.M., Rozenberg G.S., Naumova L.G. 1989. *Slovar ponyatiy i terminov sovremennoy fitotsenologii*. Moscow: Nauka, 223 pp. [Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. 1989. *Словарь понятий и терминов современной фитоценологии*. Москва: Наука, 223 с.].
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. 1999. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kiev, xxiii + 346 pp.
- Moysiyenko I.I., Solomakha V.A., Drabynyuk H.V., Solomakha T.D. 2005. *Chornomorski Botanical Journal*, 1(2): 83–91. [Мойсієнко І.І., Соломаха В.А., Драбнюк Г.В., Соломаха Т.Д. 2005. Еколого-ценотичні особливості *Scutellaria verna* Besser в умовах природного заповідника "Єланецький степ" (Миколаївська обл., Україна). *Чорноморський ботанічний журнал*, 1(2): 83–91].
- Mucina L., H. Bültmann, K. Dierßen, J.P. Theurillat, T. Raus, A. Čarni, K. Šumberová. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*, 19(1): 1–783. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
- Roleček J., Tichý L., Zelený D., Chytrý M. 2009. Modified TWINSpan classification in which the hierarchy respects cluster heterogeneity. *Journal of Vegetation Science*, 20: 596–602. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01062.x>
- Škodová I., Janišová M., Hegedúsová K., Borsukevych L., Smatanová J., Kish R., Piš V. 2015. Sub-montane semi-natural grassland communities in the Eastern Carpathians (Ukraine). *Tuexenia*, 35: 355–380. <https://doi.org/10.14471/2015.35.009>
- Smetana M.H. 2002. *Syntaxonomiya stepovoi ta ruderalnoi roslynnosti Kryvorizhzhya*. Kyyv: I.B.I., 132 pp. [Сметана М.Г. 2002. *Синтаксономія степової та рудеральної рослинності Криворіжжя*. Кривий Ріг: І.В.І., 132 с.].
- Tichý L. 2002. JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science*, 13: 451–453. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x>
- Tyshchenko O.V. 2006. *Vegetation of the Northern Azov sea coast maritime spits*. Kyiv: Phytosociotsentr, 156 pp. [Тищенко О.В. 2006. *Рослинність приморських кіс північного узбережжя Азовського моря*. Київ: Фітосоціоцентр, 156 с.].
- Vasilyeva T.V., Ennan A.A.-A., Shykhaleeva G.N. 2017. *Vascular plants of the Kuyalnik Estuary*. Odessa: Osvita Ukraine, 336 pp. [Васильєва Т.В., Эннан А.А.-А., Шихалеева Г.Н. 2017. Сосудистые растения побережья Куяльницкого лимана. Одесса: Освіта України, 336 с.].
- Vynokurov D.S. 2014a. *Ukrainian Botanical Journal*, 71(2): 148–160. [Винокуров Д.С. 2014а. Синтаксономія ксеротермної рослинності долини р. Інгул (клас *Festuco-Brometea*). Ч. 1. Петрофітно-стєпова рослинність. *Український ботанічний журнал*, 71(2): 148–160]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj71.02.148>
- Vynokurov D.S. 2014b. *Ukrainian Botanical Journal*, 71(5): 537–548. [Винокуров Д.С. 2014б. Синтаксономія ксеротермної рослинності долини р. Інгул (клас *Festuco-Brometea*). Ч. 2. Лучно-стєпова, чагарниково-стєпова, справжньостєпова рослинність. *Український ботанічний журнал*, 71(5): 537–548]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj71.05.537>
- Vynokurov D.S. 2016. *Vegetation of the Ingul River valley: syntaxonomy, dynamics, conservation*: Cand. Sci. Diss. Abstract. Kyiv, M.G. Kholodny Institute of Botany NAS of Ukraine, 21 pp. [Винокуров Д.С. 2016. *Рослинність долини р. Інгул: синтаксономія, динаміка, охорона*: автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.05 "Ботаніка", Київ, Ін-т ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, 21 с.].
- Vynokurov D., Kolomyichuk V. 2015. Phytosociological differentiation of the steppe vegetation of the Azov Sea coastline. In: *58th Annual Symposium of the IAVS: Understanding broad-scale vegetation patterns (19–24 July 2015, Brno, Czech Republic)*. Abstracts. Brno: Masaryk University, p. 398.
- Weber H.E., Moravec J., Theurillat J.-P. 2000. International Code of Phytosociological Nomenclature. 3rd ed. *Journal of Vegetation Science*, 11(5): 739–768.
- Whittaker R.H. 1978. *Approaches to classifying vegetation*. In: *Classification of plant communities*. 2nd ed. Ed. R.H. Whittaker. The Hague: Junk, 31 pp.
- Willner W., Kuzemko A., Dengler J., Chytrý M., Bauer N., Becker T., Biță-Nicolae C., Botta-Dukát Z., Čarni A., Csiky J., Igić R., Kačák Z., Korotchenko I., Kropf M., Krstivojević-Čuk M., Krstonošić D., Rédei T., Ruprecht E., Schratt-Ehrendorfer L., Semenishchenkov Yu., Stančić Z., Vashenyak Yu., Vynokurov D., Janišová M. 2017. A higher-level classification of the Pannonian and western Pontic steppe grasslands (Central and Eastern Europe). *Applied Vegetation Science*, 20: 143–158. <https://doi.org/10.1111/avsc.12265>
- Willner W., Tichý L., Chytrý M. 2009. Effects of different fidelity measures and contexts on the determination of diagnostic species. *Journal of Vegetation Science*, 20: 130–137. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.05390.x>

Рекомендує до друку Я.П. Дідух



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj76.03.236>

Fulgensia desertorum (Teloschistales, Teloschistaceae) та інші вразливі лишайники в угрупованні *Toninio-Psoretum decipiens*

Олександр Є. ХОДОСОВЦЕВ¹, Валерій В. ДАРМОСТУК^{1,2}, Іван І. МОЙСІЄНКО¹,
Марина Я. ЗАХАРОВА¹, Олег М. ДЕРКАЧ³

¹Херсонський державний університет
вул. Університетська 27, Херсон 73000, Україна
khodosovtsev@i.ua

²Національний природний парк "Нижньодніпровський"
вул. Університетська 136-а, Херсон 73000, Україна

³Регіональний ландшафтний парк "Тилігульський"
Коблеве 57453, Миколаївська обл., Україна

Khodosovtsev A. Ye.¹, Darmostuk V. V.^{1,2}, Moysiienko I. I.¹, Zakharova M. Ya.¹, Derkach O. M.³ 2019. *Fulgensia desertorum* (Teloschistales, Ascomycota) and other rare species in the association *Toninio-Psoretum decipiens*. *Ukrainian Botanical Journal*, 76(3): 236–242.

¹Kherson State University
27 Universytetska Str., Kherson 73000, Ukraine

²Nyzhniodniprovskiy National Nature Park
136-a Universytetska Str., Kherson 73000, Ukraine

³Tyligulskiy Regional Landscape Park, Koblevo, Mykolayiv Region 57453, Ukraine

Abstract. The second record of *Fulgensia desertorum* in Ukraine is reported. The lichen was found on loess outcrops along the right bank of the Bug River estuary (between villages Kotylyne and Prybuzke, Ochakiv District, Mykolaiv Region). It was observed on a gentle northern slope of the ravine near a cliff. The extent of its occurrence was calculated as 0.01 ha and its area of occupancy – 25 ha. *Fulgensia desertorum* was found in xerophytic association *Toninio-Psoretum decipiens*, which is newly reported for Ukraine. These communities occupy disjunct areas on open landscapes without plant cover along the right bank of the Dnipro-Bug estuary. In total, *F. desertorum*, sixteen species of lichens and lichenicolous fungi were recorded. Among them, *Squamarina lentigera* is listed in the *Red Data Book of Ukraine* and *Psora decipiens* is a candidate for inclusion in the next edition of the *Red Data Book of Ukraine*. *Endocarpon pusillum*, *Fulgensia fulgens*, and *Megaspora verrucosa* are rare lichen species which need to be protected at the regional level. Lichenicolous fungi *Lichenohendersonia squamarinae* on *Squamarina lentigera*, *Didymellopsis perigena* on *Megaspora verrucosa* are the first reports in Mykolaiv Region. *Didymocyrtis cladoniicola* is found for the first time on *Fulgensia desertorum*. The association *Toninio-Psoretum decipiens* is in urgent need of inclusion into the new edition of the *Green Data Book of Ukraine*. This association is a component of the habitat E1.2D21 – Sarmatic loess steppes (EUNIS). This habitat includes vascular plant communities of the union *Festucion valesiacae* as well. Prybuzki Reserve of regional level (zakaznyk) is proposed to be established for conservation of lichen species *Fulgensia desertorum*, *Squamarina lentigera*, as well as the threatened lichen community *Toninio-Psoretum decipiens* and the habitat of the Sarmatic loess steppes in general.

Keywords: conservation, Dnipro-Bug estuary, habitats, loess cliffs, *Festucion valesiacae*, *Red Data Book of Ukraine*, *Psoretea decipiens*

Submitted 26 September 2018. Published 11 July 2019

Ходосовцев О.Є.¹, Дармоустук В.В.^{1,2}, Мойсієнко І.І.¹, Захарова М.Я.¹, Деркач О.М.³ 2019. *Fulgensia desertorum* (Teloschistales, Ascomycota) та інші вразливі види лишайників в угрупованні *Toninio-Psoretum decipiens*. *Український ботанічний журнал*, 76(3): 236–242.

Резюме. Друга знахідка *Fulgensia desertorum* в Україні була зроблена на лесових відслоненнях, що простягнулися вузькою смугою вздовж правого берега Бузького лиману між селами Котиліне та Прибузьке (Очаківський р-н, Миколаївська обл.). Лишайник зростає на північному пологому схилі балки біля лесового кліфу. Площу існування нижньо-бузької популяції оцінено у 0,01 га, область її поширення – у 25 га. Лишайник приурочений до ксерофільної асоціації *Toninio-Psoretum decipiens* Stodiek 1937, яка вперше наводиться для території України. Угруповання асоціації диз'юнктивно поширені на відкритих аридних ділянках пологих схилів ярів і балок правого берега Дніпро-Бузького лиману. Разом з *F. desertorum* виявлено ще 16 видів лишайників та ліхенофільних грибів, серед яких *Squamarina lentigera*, включений до Червоної книги України та *Psora decipiens*, який є претендентом до її наступного видання. Також в асоціації були відмічені види, включені до проєктованого "червоного списку" Миколаївської обл. – *Endocarpon pusillum*, *Fulgensia fulgens*, *Megaspora verrucosa*. Уперше для області наведено ліхенофільні гриби *Lichenohendersonia squamarinae* на *Squamarina lentigera* та *Didymellopsis perigena* на *Megaspora verrucosa*. *Didymocyrtis cladoniicola* вперше знайдений на сланях *Fulgensia desertorum*. Угруповання є вразливим і претендує на включення до нового видання "Зеленої книги України". Асоціація *Toninio-Psoretum decipiens* Stodiek 1937 разом з угрупованнями судинних рослин союзу *Festucion valesiacae* Klika 1931 входять до складу біотопів E1.2D21 – сарматські лесові степи. Для збереження *Fulgensia desertorum* і *Squamarina lentigera*, угруповання *Toninio-Psoretum decipiens* та в цілому біотопу лесових степів пропонуємо створити у межах Миколаївської обл. заказник місцевого значення "Прибузький".

Ключові слова: біотопи, Дніпро-Бузький лиман, кліф, лесові відслонення, охорона, Червона книга України, *Festucion valesiacae*, *Psoretea decipiens*

Вступ

Серед епігейних лишайників степової зони України є низка видів, що потребують охорони на національному рівні. Моніторинг за видами, що включені до Червоної книги України, який здійснювали протягом останніх 10 років, дозволив перевірити більшість відомих локалітетів з вразливими видами, виявити нові та констатувати знищення вже відомих (Nadyeina et al., 2013; Khodosovtsev, Darmostuk, 2016; Khodosovtsev et al., 2011, 2014, 2018). Одним з біотопів, який містить аридні види, є лесові відслонення півдня України. Саме тут, у межах Херсонської області, на лесових кліфах Дніпро-Бузького лиману була знайдена єдина в континентальній частині України популяція лишайника *Squamarina lentigera* (Weber) Poelt, включеного до Червоної книги України (Khodosovtsev, 2009, 2015).

На початку серпня 2018 р. ми дослідили подібні біотопи в межах Миколаївської області, де й був виявлений другий в Україні локалітет *Fulgensia desertorum* (Tomin) Poelt, включеного до Червоної книги України (Kondratyuk, 2009) разом з іншими вразливими епігейними лишайниками. Дані щодо поширення його популяцій в Україні, а також нові місцезнаходження рідкісних видів лишайників, знайдених в угрупованні *Toninio-Psoretum decipientis*, наведені нижче.

Матеріали та методи

Об'єктом досліджень слугували описи угруповань, зроблені під час експедиційного виїзду 2 серпня 2018 р. до півдня Миколаївської області (Очаківський р-н). Описи епігейних лишайникових угруповань проводили за методикою Браун-Бланке з урахуванням їхньої функціональної незалежності (Khodosovtsev et al., 2011, 2014). При встановленні природоохоронної категорії для *Fulgensia desertorum* використовували критерії IUCN (MSOP, 2017), адаптовані для лишайників (Khodosovtsev et al., 2018) з використанням лише показників щодо області поширення та площі існування виду. Ідентифікацію видів проводили в лабораторії біорізноманіття та екологічного моніторингу ім. Й.К. Пачоського Херсонського державного університету. Назви лишайників і ліхенофільних грибів та прізвища авторів при таксонах подано за *Index Fungorum* (<http://www.indexfungorum.org/names/names.asp>).

Результати досліджень

Накипний епігейний лишайник *Fulgensia desertorum* (Tomin) Poelt (= *Caloplaca desertorum* Tomin, *Gyalolechia desertorum* (Tomin) Søchting, Frödén & Arup) був відомий з території України лише з г. Опук (Кримський п-ів) за зборами А.М. Окснера та Є.Г. Копачевської 1959 року (Kopachevskaya, 1986; Охнер, 1993). Існування виду на південному схилі цієї гори було також підтверджено колекціями 1994 р. (KHER 2036) (Khodosovtsev, 1999). Зважаючи на його вразливість внаслідок руйнації південних степових біотопів, лишайник був включений в друге видання Червоної книги України (Kondratyuk, 2009). Друга знахідка *Fulgensia desertorum* була зроблена на лесових відслоненнях, що простягнулися вузькою смугою вздовж правого берега Бузького лиману між селами Котилино та Прибузьке (Очаківський р-н, Миколаївська обл.). Лишайник зростав на північному пологіму схилі балки на відстані 20–30 м від лесового кліфу. Його щільність складала близько 20 сланей на ділянці опису. Детальні дослідження 25 подібних локалітетів (кожен площею близько 0,1 га) у межах Херсонської та Миколаївської областей на правому березі Дніпро-Бузького лиману дозволили виявити цей вид лише в одному локалітеті. Отже, площа існування нижньо-бузької популяції становить лише 0,01 га, тоді як території її поширення – 25 га (рис. 1). Площу опукської популяції *Fulgensia desertorum* можна оцінити в 0,1 га, тоді як територія її поширення складатиме 150 га. Не маючи достовірних відомостей щодо динаміки поширення двох популяцій *F. desertorum*, відомих в Україні (їхня область поширення становить 1,75 км²), для цього виду можна використати лише критерій D2 IUCN – площа національної популяції зазвичай менша за 20 км² (MSOP, 2017) та віднести вид до категорії "уразливий".

У рівнинній частині України лишайник знайдений в межах ксерофільної асоціації *Toninio-Psoretum decipientis* Stodiek 1937 (див. таблицю), яку вперше наводимо для території України. Угруповання асоціації диз'юнктивно поширені на відкритих аридних ділянках пологіх схилів ярів і балок правого берега Дніпро-Бузького лиману, де проективне покриття судинних рослин складає 60–80%. В Європі ценотичний оптимум *Fulgensia desertorum* пов'язаний з більш аридними угрупованнями порядку *Fulgensietalia desertori*



Рис. 1. *Fulgensia desertorum*. А: місцезнаходження популяції та область її поширення; В: загальний вигляд біотопів сарматських лесових степів; С: зовнішній вигляд. Масштаб: 5 мм

Fig. 1. *Fulgensia desertorum*. A: locality and extent of occurrence; B: Sarmatic loess steppes; C: general habit. Scale bar: 5 mm

Crespo & Varreno 1975, де вид має невисоку константність та проєктивне покриття (Π^{+1}) (Crespo, Varreno, 1975).

Разом з *F. desertorum* у дослідженому локалітеті росло ще 16 видів лишайників і ліхенофільних грибів, серед яких *Squamarina lentigera*. Це друге його місцезнаходження в континентальній частині України. Окрім того, в угрупованні знайдений лишайник *Psora decipiens* (Hedw.) Hoffm., площа місцезростання якого суттєво зменшилася внаслідок розорювання степів та лісорозведення, тому він є претендентом до наступного видання "Червоної книги України" (Khodosovtsev, Darmostuk,

2016). Низку з знайдених видів нами включено до проєктованого регіонального червоного списку Миколаївської області: *Endocarpon pusillum* Hedw., *Fulgensia fulgens* (Sw.) Elenkin, *Megaspora verrucosa* (Ach.) Hafellner & V.Wirth, *Psora decipiens*. Серед ліхенофільних грибів виявлено два нових для Миколаївської області види – *Lichenohendersonia squamarinae* Calat. & Etayo, який нещодавно був наведений як новий для України з аналогічних біотопів Херсонської області, (Darmostuk et al., 2018) та *Didymellopsis perigena* (Nyl.) Grube & Hafellner, що ріс по краю слані *Megaspora verrucosa* і до цього часу наводився лише з одного локалітету

Таблиця. Описи угруповань асоціації *Toninio-Psoretum decipientis* Stodiek 1937 (= *Fulgensietum fulgentis* Gams 1938) в УкраїніTable. The relevés of the association *Toninio-Psoretum decipientis* Stodiek 1937 (= *Fulgensietum fulgentis* Gams 1938) in Ukraine

Номер опису	1	2	3	4
Номер опису авторський	15	16	613	X1
Абсолютна висота, м	30	25	35	33
Загальне проективне покриття лишайників, %	10	10	15	10
Загальне проективне покриття мохоподібних, %	30	10	10	5
Загальне проективне покриття судинних рослин, %	30	60	40	65
Проективне покриття ґрунту, %	30	10	15	20
Висота лишайникового покриву, см	1	0,5	1,5	0,5
Експозиція схилу	N	N	N	N
Нахил поверхні схилу, °	20	10	10	10
Кількість лишайників в описі, видів	6	6	16	7
D.s. <i>Toninio-Psoretum decipientis</i>				
<i>Fulgensia fulgens</i> (Sw.) Elenkin	1	2	2	2
<i>Squamarina lentigera</i> (Weber) Poelt	1		2	

D.s. ord. *Toninietalia coeruleonigrantis* Hadač in Klika ex Hadač 1962 and all. *Toninion coeruleonigrans* Hadač in Klika 1948

<i>Enchylium tenax</i> (Sw.) Gray	+	+	+	+
<i>Placidium squamulosum</i> (Ach.) Breuss	+	1	3	1
<i>Toninia sedifolia</i> (Scop.) Timdal	+	1	2	1

D.s. ord. *Fulgensietalia desertori* Crespo et Barreno 1975

<i>Fulgensia desertorum</i> (Tomin) Søchting, Frödén & Arup			1	
<i>Diploschistes diacapsis</i> (Ach.) Lumbsch			1	

D.s. cl. *Psoretea decipientis* Mattick ex Follmann 1974

<i>Psora decipiens</i> (Hedw.) Hoffm.			1	
<i>Endocarpon pusillum</i> Hedw.			+	
<i>Megaspora verrucosa</i> (Ach.) Hafellner & V. Wirth		r	+	1

Інші види

<i>Cladonia pyxidata</i> (L.) Hoffm.	1	+	+	r
<i>Cladonia fimbriata</i> (L.) Fr.			r	
<i>Cladonia furcata</i> (Huds.) Schrad.			+	+

Ліхенофільні гриби

<i>Didymellopsis perigena</i> (Nyl.) Grube & Hafellner			+	
<i>Didymocyrtis cladoniicola</i> (Diederich, Kocourk. & Etayo) Ertz & Diederich			+	
<i>Lichenohendersonia squamarinae</i> Calat. & Etayo			+	

Етикетки описів: 1 – Херсонська область, Білозерський район, окол. с. Широка балка, на еродованому схилі біля вершини яра, 46°34'35.6" N 32°10'58.3" E, 07.05.2003, виконав О. Ходосовцев; 2 – там само, 46°34'35.6" N 32°10'58.3" E, 15.06.2018; 3 – Миколаївська область, Очаківський район, окол. с. Каталіне, 46°45'30.5" N 31°52'35.4" E, 02.08.2018, виконав О. Ходосовцев та В. Дармостук; 4 – там само, координати 46°45'20.5" N 31°52'46.3" E, 02.08.2018, виконав О. Ходосовцев.

в Запорізькій області (Khodosovtsev, Klymenko, 2015). Зазвичай *D. perigena* трапляється на *Placidium squamulosum* (Ach.) Breuss, однак ймовірніше за все він перейшов на нового господаря після повного відмирання слани останнього. *Didymocyrtis cladoniicola* (Diederich, Kocourk. & Etayo) Ertz & Diederich уперше виявлено на *Fulgensia desertorum*. З огляду на вразливість асоціації *Toninio-Psoretum decipientis* та її диз'юнктивне поширення на півдні України, ми рекомендуємо включити її в нове видання "Зеленої книги України".

Біотоп, де трапляються *Fulgensia desertorum* і *Squamarina lentigera*, характеризується наявністю угруповань лишайників і судинних рослин принаймні чотирьох союзів: *Toninion coeruleonigrantis* Hadač in Klika 1948, *Endocarpoxanthocarpion tominii* Khodosovtsev 2015, *Artemisio-Kochion* Soó 1964 (син. *Agropyro-Kochion* Soó 1959) і *Festucion valesiacaе* Klika 1931, що розвиваються в аридних умовах на лесових відслоненнях півдня України. За класифікацією EUNIS біотоп належить до типу: E Grasslands and lands dominated by forbs, mosses or lichens, E1 Dry Grasslands; E1.2D Ponto-Sarmatic steppes; E1.2D2 Sarmatic steppes; E1.2D21 Sarmatic loess steppes (Lutskina, 2018), а за національним каталогом біотопів (National..., 2019) до типу T1.4. "Справжні різнотравно-типчакково-ковилові та типчакково-ковилові степи", який межує з біотопом К 3.4 "Лесові відслонення".

Лишайникові угруповання *Toninio-Psoretum decipientis* територіально перетинаються з угрупованнями союзу *Festucion valesiacaе*, що вкривають пологі схили балок і невеликі за площею плакорні ділянки (рис. 2). Домінуючими видами виступають *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin (30%), *Galatella villosa* (L.) Rchb. (15%), *Stipa lessingiana* Trin. & Rupr. (5%), *Poa bulbosa* L. (5%), *Potentilla arenaria* Borkh. (5%). Рідше трапляються *Teucrium polium* L., *Iris pumila* L., *Veronica steppacea* Kotov, *Jurinea multiflora* (L.) V.Fedtsch. На прямовисних кліфах і стінках ярів трапляється лишайникова асоціація *Caloplacetum albolutescentis* Khodosovtsev 2015 союзу *Endocarpoxanthocarpion tominii* Khodosovtsev 2015, а на крутих (45–70°) схилах та прилеглих до них надсухих ділянках формуються угруповання союзу *Artemisio-Kochion* з участю судинних рослин. Вони за своїми характеристиками (видовим складом, домінуванням *Artemisia lercheana* Weber ex Stechm., *Agropyron pectinatum* (M.Bieb.) P.Beauv. та *Kochia*

prostrata (L.) Schrad., за бідністю видового складу, незначним проективним покриттям тощо) є досить подібними до напівпустельних білополинних угруповань Центральної Азії, а тому унікальні для Північного Причорномор'я. Тут росте також значна кількість судинних рослин, що охороняються на різних рівнях (*Tulipa gesneriana* L., *T. biebersteiniana* Schult. & Schult., *Stipa capillata* L., *Eremogone cephalotes* (M.Bieb.) Fenzl, *Colchicum ancycense* V.L.Burtт тощо).

Біотопи степів на лесових відслоненнях півдня степової зони України знаходяться під сильним антропогенним впливом, а саме: 1) розорювання степу майже до краю кліфу; 2) розбудова лісосмуг по краях ярів і балок уздовж правого берега Дніпро-Бузького лиману; 3) руйнування вузької смуги лесових степів "чорними археологами". Останнє досягає максимальних масштабів у місцях розташування поселень античного полісу "Ольвія" на захід від археологічного заповідника.

Отже, біотоп сарматських лесових степів відзначається значною своєрідністю й високим ступенем вразливості, тому повинен бути включений в Додаток 1 оселищної директиви. Для збереження видів лишайників *Fulgensia desertorum* і *Squamarina lentigera* та судинних рослин *Tulipa gesneriana*, *Tulipa biebersteiniana*, *Stipa capillata*, *Eremogone cephalotes*, *Colchicum ancycense*, включених до Червоної книги України; вразливих лишайникових (*Toninio-Psoretum decipientis* і *Caloplacetum albolutescentis*) угруповань та угруповань судинних рослин (*Festucion valesiacaе* та *Artemisio-Kochion*), а також загалом біотопів сарматських лесових степів пропонуємо створити у межах Миколаївської області заказник місцевого значення "Прибузький", який в подальшому може стати об'єктом Смарагдової мережі.

Подяки

Дослідження виконано за підтримки проекту Міністерства освіти та науки України (№ 0219U000270).

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Crespo A., Barreno E. 1975. Ensayo florístico y ecológico de la vegetación liquénica de los yesos del centro de España (*Fulgensietalia desertori*). *Anales del Instituto Botánico A.J. Cavanilles*, 32(2): 873–908.
- Darmostuk V.V., Khodosovtsev A.Ye., Naumovich G.O., Kharechko N.V. 2018. *Roselliniella lecideae* sp. nov. and other interesting lichenicolous fungi from the Northern Black Sea region (Ukraine). *Turkish Journal of Botany*, 42: 354–361. <https://doi.org/10.3906/bot-1709-5>

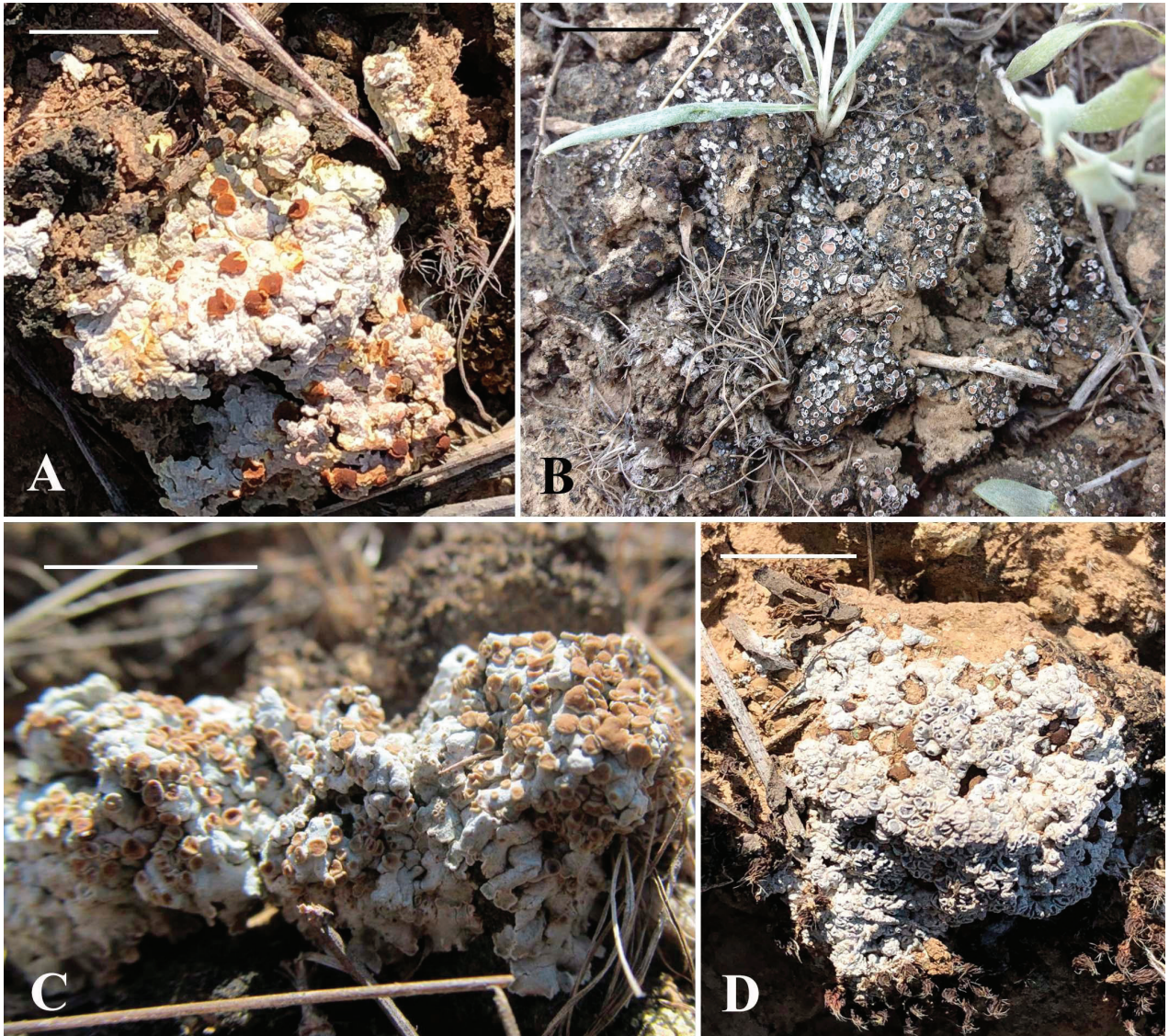


Рис. 2. Вразливі епігеїні лишайники в угрупованні *Toninio-Psoretum decipientis*. А: *Fulgensia fulgens*; В: *Psora decipiens*; С: *Squamarina lentigera*; D: *Megaspora verrucosa*. Масштаб: 5 мм (А), 10 мм (В, С, D)

Fig. 2. Threatened terricolous lichens in *Toninio-Psoretum decipientis*. A: *Fulgensia fulgens*; B: *Psora decipiens*; C: *Squamarina lentigera*; D: *Megaspora verrucosa*. Scale bar: 5 mm (A), 10 mm (B, C, D)

Khodosovtsev A.Ye. 1999. *Lyshaynyky prychnomorskykh stepiv Ukrainy*. Kyiv: Fitosotsiotsentr, 236 pp. [Ходосовцев О.Є. 1999. *Лишайники причорноморських степів України*. Київ: Фітосоціоцентр, 236 с.].

Khodosovtsev A.Ye. 2009. *Squamarina lentigera*. In: *Chervona knyha Ukrainy. Roslynnny svit (Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom)*. Ed. Ya.P. Didukh, Kyiv: Globalconsulting, p. 768. [Ходосовцев О.Є. 2009. *Squamarina lentigera* (G.H. Weber) Poelt. У кн.: *Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух, Київ: Глобалконсалтинг, с. 768].

Khodosovtsev A.Ye. 2015. *Chornomorski Botanical Journal*, 11(3): 317–326. [Ходосовцев О.Є. 2015. *Endocarpo-Xanthocarpion tominii* all. nov. та *Caloplacetum albolutescentis* ass. nov. – нові синтаксони лишайникових угруповань з лесових відслонень півдня України. *Чорноморський ботанічний журнал*, 11(3): 317–326]. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/15.113/4>

Khodosovtsev A.Ye., Darmostuk V.V. 2016. In: *Ridkisini roslyny ta hryby Ukrainy ta prylyhlykh terytoriy: realizatsiya pryrodookhoronnykh stratehiy: materialy IV Mizhnarodnoyi konferentsii (16–20 travnya 2016 r., Kyiv, Ukraine)*. Kyiv: Palyvoda A.V., pp. 196–199.

- [Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. 2016. Лишайники *Lecanactis abietina* (Roccellaceae) та *Psora decipiens* (Psoraceae) як потенційні об'єкти Червоної книги України. У зб.: *Рідкісні рослини та гриби України та прилеглих територій: реалізація природоохоронних стратегій: матеріали IV Міжнародної конференції (16–20 травня 2016 р., Київ, Україна)*. Київ: Паливода А.В., с. 196–199].
- Khodosovtsev A.Ye., Klymenko V.M. 2015. *Chornomorski Botanical Journal*, 11(2): 217–322. [Ходосовцев О.Є., Клименко В.М. 2015. *Didymellopsis perigena* (Nyl.) Grube та *Zwackhiomyces cervinae* Calat., Triebel & Pérez-Ortega (Xanthopurenaceae, Ascomycota) – нові для України види ліхенофілних грибів. *Чорноморський ботанічний журнал*, 11(2): 217–222.] <https://doi.org/10.14255/2308-9628/15.112/6>
- Khodosovtsev A.Ye., Darmostuk V.V., Khodosovtseva Yu.A. 2018. In: *Roslynniy svit u Chervoniy knyzi Ukrainy: vprovadzhennya hlobalnoi stratehii zberezhennya roslyn: materialy V Mizhnarodnoyi konferentsii (25–28 chervnya 2018 r., Kherson)*. Kherson: Vyshemyrskyi V.S., pp. 134–136. [Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В., Ходосовцева Ю.А. 2018. *Xanthoparmelia incognita* у Червоній книзі України. В кн.: *Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження глобальної стратегії збереження рослин: матеріали V Міжнародної конференції (25–28 червня 2018 р., Херсон)*. Херсон: Вишемирський В.С., с. 134–136].
- Khodosovtsev A.Ye., Nadyeina O.V., Khodosovtseva Yu.A. 2014. *Chornomorski Botanical Journal*, 10(2): 202–223. [Ходосовцев О.Є., Надеїна О.В., Ходосовцева Ю.А. 2014. Епігейні угруповання лишайників Рівнинного Криму (Україна). *Чорноморський ботанічний журнал*, 10(2): 202–223]. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/14.102/5>
- Khodosovtsev A.Ye., Voiko M.F., Nadyeina O.V., Khodosovtseva Yu.A. 2011. *Chornomorski Botanical Journal*, 7(1): 44–66. [Ходосовцев О.Є., Бойко М.Ф., Надеїна О.В., Ходосовцева Ю.А. 2011. Лишайникові та мохові угруповання нижньодніпровських арен: синтаксономія та індикація дефляційних процесів. *Чорноморський ботанічний журнал*, 7(1): 44–66].
- Kondratyuk S.Ya. 2009. *Fulgensia desertorum*. In: *Chervona knyha Ukrainy. Roslynniy svit (Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom)*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 770. [Кондратюк С.Я. 2009. *Fulgensia desertorum* (Tomin) Poelt. В кн.: *Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 770].
- Korachevskaya Ye.G. 1986. *The lichen flora of Crimea and its analysis*. Kiev: Naukova Dumka, 296 pp. [Копачевская Е.Г. 1986. *Лихенофлора Крыма и ее анализ*. Киев: Наукова думка, 296 с.].
- Lutska I.V. 2018. *Kherson State University Herald. Series Geographical Sciences*, 7: 138–142. [Луцкіна І.В. 2018. Класифікація біотопів лесових відслонень півдня України. *Науковий вісник Херсонського державного університету. Серія Географічні науки*, 7: 138–142].
- MSOP. 2017. *Katehorii ta kryterii chervonoho spysku MSOP: Versiya 3.1. 2^d ed.* Kyiv, 36 pp. [МСОП. 2017. *Категорії та критерії червоного списку МСОП: Версія 3.1. 2-ге вид.* Київ, 36 с.].
- National habitats catalogue of Ukraine*. 2018. Eds A.A. Kuzemko, Ya.P. Diduch, V.A. Onyschenko, J. Scheffer. Kyiv: FOP Klymenko Yu.Ya., 553 pp. [Національний каталог біотопів України. 2018. За ред. А.А. Куземко, Я.П. Дідуха, В.А. Онищенко, Я. Шеффера. Київ: ФОП Клименко Ю.Я., 553 с.].
- Nadyeina O., Lutsak T., Blum O., Grakhov V., Scheidegger C. 2013. *Cetraria steppae* Savicz is conspecific with *Cetraria aculeata* (Schreb.) Fr. according to morphology, secondary chemistry and ecology. *The Lichenologist*, 45(6): 841–856.
- Oxner A.M. 1993. *Flora lyshaynykiv Ukrayiny (Flora of Lichens of Ukraine)*, vol. 2, issue 2. Kyiv: Naukova Dumka, 541 pp. [Оксер А.М. 1993. *Флора лишайників України*, т. 2, вип. 2. Київ: Наукова думка, 541 с.].

Рекомендує до друку С.Я. Кондратюк

Сучасний стан популяції *Cochlearia pyrenaica* (*Brassicaceae*) у Національному природному парку "Північне Поділля"

Ростислав Ю. ЮРЕЧКО

Національний природний парк "Північне Поділля"
вул. Гагаріна 2-б, с. Підгірці 80660, Бродівський р-н, Львівська обл., Україна
yurechko1994@gmail.com

Yurechko R.Y. 2019. Current state of the population of *Cochlearia pyrenaica* (*Brassicaceae*) in Northern Podillya National Nature Park. *Ukrainian Botanical Journal*, 76(3): 243–251.

Northern Podillya National Nature Park
2-b Naharina Str., Pidhirtsi village 80660, Brody District, Lviv Region, Ukraine

Abstract. The article presents results of the study on the current population state of *Cochlearia pyrenaica*. The only locality of this species in Ukraine outside its main range is in Verkhobuzkyi Landscape Reserve (zakaznyk) of local significance near Koltiv village (Lviv Region). At present this area is being included into Northern Podillya (Pivnichne Podillya) National Nature Park. The species is listed in the *Red Data Book of Ukraine* (2009) as Endangered. Over the last ten years, a general decrease in the population of this species has been recorded. The results obtained during recent years show a significant fluctuation in the number of individuals of *C. pyrenaica* every year. It is worth noting that not all flowering individuals produce fruits; a considerable part of them dries out. Indicators of the population state (number of generative and vegetative individuals, vitality) and habitat (area of appropriate habitat, actual population area, extent of overgrowth with trees, bushes and their sprouts, surrounding plant communities, expansive species and competitors, height of grass layer, plant litter, water availability, etc.) are characterized and evaluated. Some measures for protecting the population of *C. pyrenaica* are recommended including restoration of hydrological regime of Verkhobuzkyi Landscape Reserve and re-introduction of species individuals into appropriate marsh habitats. Expediency of establishing a seed bank and *ex situ* conservation of *C. pyrenaica* is considered.

Keywords: *Cochlearia pyrenaica*, conservation, endangered species, habitat, *Red Data Book of Ukraine*, Verkhobuzkyi Landscape Reserve

Submitted 05 February 2019. Published 11 July 2019

Юречко Р.Ю. 2019. Сучасний стан популяції *Cochlearia pyrenaica* (*Brassicaceae*) у Національному природному парку "Північне Поділля". *Український ботанічний журнал*, 76(3): 243–251.

Резюме. У статті представлені результати дослідження сучасного стану популяції *Cochlearia pyrenaica*. Єдиний локалітет (поза основним ареалом) цього виду в Україні знаходиться в ландшафтному заказнику місцевого значення "Верхобузський" на території Колтівської сільської ради (Львівська обл.), який нині входить до складу земель, що передаються Національному природному парку "Північне Поділля". Вид включений до Червоної книги України (2009) і належить до зникаючих. Зафіксовано загальне зменшення чисельності популяції протягом останніх десяти років. Отримані за останні роки результати свідчать про значне коливання чисельності особин *C. pyrenaica* щороку. Варто відзначити, що не всі особини, які цвітуть, плодоносять; значна частина особин всихає. Охарактеризовані та оцінені показники стану популяції (чисельність генеративних і вегетативних особин, життєвість) та оселища виду (площа сприятливого оселища, фактична площа популяції, ступінь заростання деревами, кущами та їхніми проростками, навколишні рослинні угруповання, експансивні види та конкуренти, висота трав'яного ярусу; підстилка, наявність води тощо). Рекомендовані активні заходи зі збереження популяції *C. pyrenaica*, які передбачають відновлення гідрологічного режиму ландшафтного заказника "Верхобузський" та пересаджування частини особин виду в болотні системи з умовами середовища, які відповідають його екологічним потребам. Відмічена доцільність створення банку насіння та забезпечення збереження *C. pyrenaica ex situ*.

Ключові слова: зникаючий вид, ландшафтний заказник "Верхобузський", оселище, охорона, Червона книга України, *Cochlearia pyrenaica*

Вступ

З посиленням впливу людини на природне середовище все більшого значення набувають дослідження стану популяцій рідкісних видів рослин. Одним з таких видів на території України є *Cochlearia pyrenaica* DC., включений до Червоної книги України з природоохоронним статусом "зникаючий" (Kagalo et al., 2009). В Україні відома лише одна малочисельна популяція цього виду поза основним ареалом — у ландшафтному заказнику місцевого значення "Верхобузький", який знаходиться на території Колтівської сільської ради (Львівська обл., Золочівський р-н, південно-східні околиці с. Верхобуж) і станом на 2019 р. входить до складу Національного природного парку (НПП) "Північне Поділля".

Популяцію *Cochlearia* на Верхобузькому болоті виявив польський ботанік W. Tymrakiewicz у 1929 р. (Tymrakiewicz, 1930). Знайдений вид він визначив як *C. pyrenaica*. Під цією ж назвою М.І. Котов подає *Cochlearia* у багатотомнику "Флора УРСР" (Kotov, 1953).

Є. Победімова віднесла популяцію Верхобузького болота до виду *Cochlearia polonica* E.Fröhl. (Pobedimova, 1969). Це визначення української популяції в подальшому використовувалося в радянській та українській літературі (Kotov, 1979; Kotov, 1987; Chervona..., 1996; Pjinska et al., 2007).

Одним з перших, хто знову почав відносити українську популяцію до *C. pyrenaica*, був німецький вчений R. Vogt (1985). У подальшому чеськими та польськими дослідниками було доведено, що верхобузька популяція має диплоїдний набір хромосом ($2n=2x=12$), тоді як *C. polonica* є гексаплоїдом ($2n=6x=36$) (Kochjarova et al., 2006; Cieślak, Ronikier, 2006; Cieślak et al., 2007).

У сучасній українській та польській літературі популяція з України подається тільки як *C. pyrenaica* (Kagalo et al., 2009; Tassenkevich et al., 2015; Cieślak et al., 2010, Zarzycki et al., 2014).

Протягом останніх років чисельність популяції *C. pyrenaica* скорочується, вірогідно, їй загрожує зникнення. Тому особливо актуальним є здійснення моніторингу її стану, що сприятиме організації менеджменту болотних екосистем, які є оселищем виду.



Рис. 1. *Cochlearia pyrenaica* у фазі цвітіння 25.04.2015 (околиці с. Верхобуж, Україна)

Fig. 1. *Cochlearia pyrenaica* in the blooming phase, 25.04.2015 (near Verkhobuzh village, Ukraine)

Матеріали та методи

Cochlearia pyrenaica (рис. 1) — трав'яна рослина з родини *Brassicaceae*. Це єдиний представник роду у флорі України. Рослина є напіврозетковим дворічним гемікриптофітом, інколи — багаторічним монокарпіком, гігрофітом, гідроконтрастофобом, палюдантом (Pjinska et al., 2007). Надає перевагу холодним і багатим на карбонати повноводним джерелам (Cires et al., 2011).

Ареал *C. pyrenaica* диз'юнктивний, простягається від Піренеїв до України. Популяції цього виду відомі в Іспанії, Франції, Бельгії, Німеччині, Австрії, Словаччині (Cires et al., 2011).

Локалітет *C. pyrenaica* в Україні знаходиться в координатах N 49°50'..."; E 25°06'..." на висоті 297 м над р. м. Загальною характеристикою території є те, що ділянка осушується, а поряд наявний меліоративний канал. Рослинне угруповання представлено союзом *Magnocarion elatae*

Таблиця 1. Оцінка показників стану популяції і стану оселища
Table 1. Evaluation of indicators of the state of the population and habitat

Показник	FV	U1	U2
Популяція			
Кількість особин	100 особин і більше	30–100 особин	Менше 30 особин
Генеративні особини	у найбагатших квадратах вкривають більше 50% поверхні	у найбагатших квадратах вкривають більше 10% поверхні	у найбагатших квадратах вкривають менше 10% поверхні
Вегетативні особини	у найбагатших квадратах вкривають більше 20% поверхні	у найбагатших квадратах вкривають більше 5% поверхні	у найбагатших квадратах вкривають менше 5% поверхні
Стан життєвості	відсутність ознак поганого стану життєвості	присутність порушень, але без помітного впливу на плодоношення	видимі ознаки відмирання особин
Оселище			
Площа сприятливого оселища	така сама або більша від дати попереднього спостереження	зменшилась на 1–10%	зменшилась на понад 10%
Фактична поверхня оселища	така сама або більша від дати попереднього спостереження	зменшилась на 1–10%	зменшилась на понад 10%
Фрагментація оселища	мала	середня	значна
Глибина води	1–10 см	близько 1 см	менше 1 см
Ступінь заростання оселища деревами, кущами та їх проростками	менше 30%	30–70%	більше 70%
Оцінка затінення деревами, кущами та схилами	менше 20%	20–40%	більше 40%
Експансивні види та конкуренти	менше 20%	20–50%	більше 50%
Висота трав'яного ярусу	менше 40 см	40–80 см	більше 80 см
Підстилка (мертва органіка) завтовшки	менше 1 см	1–2 см	більше 2 см

W. Koch 1926 (Pijsinska et al., 2007). Грунт на території ландшафтного заказника "Верхобузський" – алювіальний лучний карбонатний глеюватий середньосуглинковий на торфах, підстелених лучним мергелем (Nakonechniy, 2017).

Для дослідження стану популяції *C. pyrenaica* в НПП "Північне Поділля" за основу взято методику (Perzanowska, 2010), якою користувалась R. Kaźmierczakowa (2004) в ході моніторингу популяції *C. polonica* у Польщі. Суть її полягає в регулярному спостереженні за обраними компонентами живої природи з метою отримання інформації про зміни, що відбуваються в них у певний час. За цією методикою основною одиницею дослідження є особина. Оцінка стану популяції *C. pyrenaica* здійснювалася за такими показниками: чисельність особин, тип розміщення, структура популяції, життєвість особин, стан оселища, площа сприятливого оселища та фактична площа популяції, фрагментація оселища, глибина води в оселищі, ступінь заростання площі сприятливого оселища деревами, кущами

та їхніми проростками, проективне вкриття експансивних видів та конкурентів, підстилка (мертва органіка), придатні місця для поселення *Cochlearia*. Оцінка усіх показників здійснювалася за чотирибальною шкалою (параметрами): FV – сприятливий, U1 – незадовільний, U2 – поганий, XX – невідомий. Шкала оцінок така сама, що прийнята Європейською комісією для подання інформації про стан збереження довкілля та видів у біогеографічних регіонах (Kaźmierczakowa, 2004; Perzanowska, 2010). Характеристику показників відносно перших трьох параметрів подано у таблиці 1.

Просторова структура популяції визначалась за загальноприйнятою класифікацією: випадкове, регулярне, групове (контагіозне) розміщення (Odum, 1986).

Висоту підстилки (мертвої органіки) та трав'яного ярусу визначали в сантиметрах як середній показник 20-ти замірів на площі дослідження.

Таблиця 2. Стан популяції та оселища *Cochlearia pyrenaica* на двох ділянках (№ 1 та № 2) на території ландшафтного заказника "Верхобузський"

Table 2. State of the population and habitat of *Cochlearia pyrenaica* in plots Nos. 1 and 2 in Verkhobuzkyi Landscape Reserve

Показник	Ділянка № 1	Оцінка*	Ділянка № 2	Оцінка
Популяція				
Кількість особин; щільність особин на 1 м ² ; просторова структура	22; 2,45; випадкове розміщення особин	U2	124; 10,45; групове розміщення особин, наявні скупчення з понад 10 особин	FV
Генеративні особини	12	U2	75	U1
Вегетативні особини	10	U2	49	U2
Життєвість	видимі ознаки відмирання	U2	видимі ознаки відмирання	U1
Оселище				
Площа сприятливого оселища (м ²)	2209	FV	7620	FV
Фактична площа популяції (м ²)	54	U2	1296	FV
Фрагментація оселища	незначна	FV	середня	U1
Глибина води	відсутня	U2	відсутня	U2
Ступінь заростання оселища деревами, кущами та їх проростками (%)	менше 30	FV	менше 30	FV
Затінення деревами, кущами та схилами (%)	менше 20	FV	менше 20	U1
Експансивні види та конкуренти (% фактичної площі)	більше 50	U2	більше 50	U2
Висота трав'яного ярусу (см)	10–103, середня 40–80	U1	10–126, середня 40–80	U1
Підстилка (мертва органіка) – середнє значення (см)	менше 1	FV	1–2	U1
Оцінка загальна	U2		U1	

* FV – сприятливий стан, U1 – незадовільний стан, U2 – поганий стан

Найкращий час для дослідження *C. pyrenaica* – період максимального квітіння (Kaźmierczakowa, 2004). В умовах української популяції – це друга половина квітня–травень.

Значимо також, що термін "особина" використовується умовно як одиниця обрахунку пагонів рослин виду, який досліджується; у випадку з *Cochlearia* – це особина, яка може бути більш-менш розгалуженою (Kaźmierczakowa, 2004).

Рослинні угруповання наведено за домінантною класифікацією. Синтаксони визначені за допомогою літератури (Roslynnist..., 1971; Bradis, Vachugyna, 1969). Виконано вісім геоботанічних описів.

Загалом ключовими показниками для моніторингу слугували кількість особин, структура популяції (наявність вегетативних та генеративних особин), ступінь затінення деревами і кущами, покриття поверхні мертвим відпадом.

Результати та обговорення

Нині популяція розділена на дві частини (ділянки, які умовно називаємо № 1 – західна та № 2 – східна), які, ймовірно, в минулому столітті були одним цілим. Відстань між ділянками становить 270 м,

загальна фактична площа популяції, враховуючи обидві ділянки, станом на 2018 р. – 1350 м².

Роз'єднані ділянки лісовим масивом, який формують *Betula pendula* Roth (10%) і *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. (20%). Підріст об'єднують *Carpinus betulus* L. (1%) та *Acer pseudoplatanus* L. (0,5%). Підлісок складається з *Salix cinerea* L. (20%), *Frangula alnus* Mill. (5%), *Prunus padus* L. (5%), *Sorbus aucuparia* L. (до 1%), *Euonymus europaea* L. (3%), *Viburnum opulus* L. (1%), *Rhamnus cathartica* L. (3–5%), *Ribes nigrum* L. (1%), *Rubus idaeus* L. (3%). Варто відзначити, що останніми десятиліттями значно збільшилися залісненість та заростання чагарниками території заказника "Верхобузський". Зокрема, за даними О.О. Кагала, станом на 1990 р. на осушених ділянках, зайнятих угрупованнями торфових лук, відбувалась сільватизація. Вже тоді існували угруповання *Saliceta cinerea* та рідколісся *Betuleta pubescentis*, що займали значну частину урочища (Kagalo, 1990).

Результати дослідження стану популяції *C. pyrenaica* на ділянках № 1 та № 2, що проводилися 22.04. 2018 р. подані в табл. 2.

На обох ділянках спостерігаються видимі ознаки відмирання особин *C. pyrenaica*. Помітний хлороз



Рис. 2. Оселище *Cochlearia pyrenaica* на ділянці № 2 (25.04.2015 р.) на території ландшафтного заказника "Верхобузький"
 Fig. 2. Natural habitat of *Cochlearia pyrenaica* in plot No. 2 (25.04.2015) in Verkhobuzkyi Landscape Reserve

листіків. На відкритих сонячних місцях рослини всихають, особливо суцвіття та листки. На ділянці № 1 одна особина зів'яла повністю в квітучому стані, на ділянці № 2 рослини механічно пошкоджені дикими кабанамі (є місця, де повністю знищено рослинне вкриття). На обох ділянках відсутня вода, торфований ґрунт з глибокими тріщинами.

На території оселища ділянки № 1 ростуть такі дерева та кущі: *Salix cinerea* (2–5% вкриття), *Viburnum opulus* L. (до 1%), *Frangula alnus* (1%). На ділянці № 2 – *Betula pubescens* (2–3%), *Prunus padus* (до 1%), *Quercus robur* L. (заввишки 0,3–0,5 м, очевидно, рослини з насіння, що потрапляє з лісового масиву – до 1%), *Salix cinerea* (3–7%), *Frangula alnus* (2–3%), *Rhamnus cathartica* L. (до 1%), *Salix rosmarinifolia* L. (1%), *Betula humilis* Schrank (до 1%), *Rubus idaeus* (до 1%).

До експансивних видів і конкурентів віднесено види, які негативно впливають на розвиток *C. pyrenaica*, конкурують з ним за екологічні ніші та створюють дернину, в якій не проростає насіння *Cochlearia*. На ділянці № 1 такими видами на наш погляд є *Poa trivialis* L. (30%), *Urtica dioica* L. (10%), *Galium mollugo* L. (6%), *Lamium maculatum* (L.) L.

(4%), *Veronica chamaedrys* L. (2%), *Deschampsia cespitosa* (L.) P.Beauv. (1–2%). На ділянці № 2 – *Urtica dioica* (40%), *Poa trivialis* (25%), *Galium mollugo* (8%), *Veronica chamaedrys* (8%), *Deschampsia cespitosa* (1–2%), *Achillea millefolium* L. (до 1%).

Мінімальний показник підстилки на ділянці № 1 становить 0 см, максимальний – 3 см. Покриття поверхні мертвим відпадом складає 90%. Рослинністю не вкрито 1% поверхні ділянки. На ділянці № 2 мінімальний показник підстилки відповідає 0 см, максимальний – 4 см. Покриття поверхні мертвим відпадом складає 60%. Рослинністю не вкрито 5% поверхні ділянки.

Навколишні рослинні угруповання на ділянці № 1 об'єднують угруповання формаций *Saliceta cinereae*, *Betuleta verrucosae*, *Betuleta pubescentis*, *Tilieto-Alneto-Querceta*, *Cariceta appropinquatae*. З оселищем з півдня та сходу межують ліси, з півночі та заходу – луки та чагарники.

Навколишні рослинні угруповання на ділянці № 2 представлені угрупованнями формаций *Betuleta verrucosae*, *Betuleta pubescentis*, *Carpineto-Querceta*. Поряд з оселищем зі сходу, заходу та півночі ростуть березові ліси, з півдня – грабова діброва (рис. 2).

Таблиця 3. Кількість генеративних особин *Cochlearia pyrenaica* в 2015–2018 рр.Table 3. Number of generative individuals of *Cochlearia pyrenaica*, 2015–2018

Номер ділянки	Кількість генеративних особин, од.			
	2015	2016 р.	2017 р.	2018 р.
№ 1	40 (В.М. Баточенко, персональне повідомлення)	20 (В.М. Баточенко, персональне повідомлення)	5	12
№ 2	близько 100	близько 50	близько 20	75
Загальна кількість опадів у березні–травні	191,3 мм	116,1 мм	139,9 мм	244,6 мм

У результаті спостережень за популяцією *C. pyrenaica* впродовж 2015–2018 рр. отримані дані про значне коливання чисельності генеративних особин *C. pyrenaica* на обох ділянках щороку. На розвиток *C. pyrenaica* впливають погодні умови, зокрема кількість опадів, особливо під час періоду цвітіння й плодоношення (табл. 3). За даними метеорологічної станції "Броди" показники кількості опадів у 2015–2017 рр. були відчутно менші за норму (Shelest, Shuber, 2017; Pankovska, 2018). Можливо, тому впродовж 2016–2017 рр. чисельність *C. pyrenaica* зменшувалась. У березні–травні 2018 р. кількість опадів була більшою за середній багаторічний показник (Pankovska, 2019). Відповідно, і кількість особин *C. pyrenaica* була більшою порівняно з попередніми роками.

На даний час популяція перебуває на межі зникнення. Особливо це стосується ділянки № 1, де в квітні 2018 р. нараховувалося лише 22 особини, а вкриття поверхні видом зменшилося на понад 10% від попереднього спостереження. Дещо краща ситуація на ділянці № 2, де в той самий період часу зафіксовано 124 особини. Можливо, збільшення кількості генеративних особин на обох ділянках у 2018 р. порівняно з 2017 р. пов'язано з частим випаданням снігу та дощів у березні 2018р., та, відповідно, пізнім зникненням снігового покриву. На території популяції зовсім відсутня вода. У каналі, що поруч, є невеликий потік, який літом–осінню висихає.

З огляду на дані третього видання "Червоної книги України" (Червона..., 2009), стає очевидним, що чисельність популяції зменшується. Так, раніше вказувалось 150–250 вегетуючих особин різного віку (крім ювенільних) й 30–100 генеративних (Kagalo et al., 2009). У 2018 р. вже виявлено 59 вегетативних і 87 генеративних особин. Наразі в 2017 р. кількість особин була меншою, ніж у 2018 р. Загальне покриття *C. pyrenaica* на території

оселища виду порівняно з 2015 р. зменшилося в декілька разів.

На основі результатів спостережень можна зазначити, що не всі особини, які цвітуть у квітні, плодоносять. У значній частині квітки всихають. Загалом, у рослин, які ростуть майже цілий день без затінку, вигляд пригнічений, листки та суцвіття всихають, стебла 7–15 см заввишки та наявні в меншій кількості, часто одне. Окремі особини повністю всихають в квітучому стані. У місцях, де протягом дня є тінь від дерев, *C. pyrenaica* цвіте й плодоносить краще (рослини сягають 25–32 см заввишки).

Якщо на ділянці № 1 рослини розташовані поодинокі, але на невеликій площі, то на ділянці № 2 ростуть на значно більшій площі, й наявні як поодинокі особини на сонячних місцях так і скупчення – в частково тінистих. Тобто, що щільність особин зменшується саме на відкритих місцях і залишається стабільною в частковому затінку. Відмітимо, що ділянка № 1 майже повністю відкрита для сонячного освітлення, від нестачі води на ділянці всихають пагони *Salix cinerea*. Тому загальна оцінка популяції та оселища *C. pyrenaica* цієї ділянки – поганий стан.

Вивчивши життєвий стан популяції *C. pyrenaica*, можемо підсумувати, що вона не характеризується стабільністю і перебуває на межі зникнення. Без активних заходів для покращення її стану через кілька років цей вид може зникнути остаточно з території України. Хоча завдяки довговічності насіння особини *C. polonica* проростали у природному локалітеті (верхів'я р. Біла) ще протягом багатьох років після осушення території (Kaźmierczakowa, 2004).

Крім *C. pyrenaica*, на території оселища росте ще один вид, включений до Червоної книги України – *Betula humilis* (ділянка № 2), чисельність якого також скорочується. На ділянці № 2 часто

трапляється регіонально рідкісний вид Львівської області *Polemonium caeruleum* L.

Загалом на території заказника "Верхобузький" відбувається постмеліоративна зміна рослинності, через весняні та літні посухи ці процеси стають інтенсивнішими. Як наслідок, болотні екосистеми незворотно деградують, змінюються фізико-хімічні властивості ґрунту та структура рослинності, відбувається постмеліоративна сукцесія.

У першу чергу, для збереження вологолюбних видів рослин, у т. ч. *C. pyrenaica* необхідно відновити гідрологічний режим на території ландшафтного заказника місцевого значення "Верхобузький". В минулому багата водою болотна місцевість нині повністю висохла. На місці стоячих вод виникли широкі тріщини в торфовому ґрунті 2–3 м глибиною, через які відбувається зневоднення території. Існує небезпека загоряння торфу.

Останні меліоративні роботи на території заказника проводилися в 1998 р. (Баточенко В.М., персональне повідомлення). Також розпочате будівництво Верхобузького водозабору підземних вод, але здійснення цього проекту було вчасно припинене завдяки протесту науковців та місцевих громад. У 90-х рр. минулого століття було поглиблено канал неподалік популяції *C. pyrenaica*. Перекриття його мало змінило ситуацію, оскільки води в ньому замало. Тому необхідно перекрити магістральні канали за допомогою шлюзно-дамбових систем і спрямувати потік води в бік оселища *Cochlearia*. Але водночас необхідно прослідкувати, щоб не відбулось затоплення цієї популяції.

Відзначимо, що протягом останніх десятиліть відбулося значне заліснення території ландшафтного заказника "Верхобузький". Але через зниження рівня води в ґрунті цей процес на сьогодні пригальмував й оселищу *C. pyrenaica* не загрожує заліснення. На наш погляд, немає потреби проводити очищення території заказника від дерев та кущів, оскільки під їхнім пологом трапляється багато раритетних видів рослин. А помірне затінення для *C. pyrenaica* є необхідним. Лише після відновлення колишнього водного режиму необхідно буде регулювати чисельність чагарників на болотах. Необхідно здійснювати щорічний моніторинг за заростанням, залісненням території оселища.

Незначної шкоди популяції *C. pyrenaica* на ділянці № 2 завдають кабани. В окремих місцях

вони знизили трав'яний покрив. Але квадрати з найбільшою кількістю особин *Cochlearia* залишаються неушкодженими. Водоплавних птахів, які б могли харчуватися *Cochlearia*, на території не виявлено. Загрози збору рослин місцевим населенням також немає.

Боротьбу з експансивними видами та конкурентами *C. pyrenaica* проводити недоцільно, оскільки основна причина появи цих видів – зміна екологічних умов протягом останнього десятиліття. Крім того, такий захід може пошкодити наявні особини *Cochlearia*, вилучити їх (особливо проростки) з субстрату.

На основі кількарічних спостережень ми все ж вважаємо, що *C. pyrenaica* у ландшафтному заказнику "Верхобузький" зникає не тільки внаслідок меліорації, а й через часті посухи та зменшення річної суми опадів, особливо починаючи з 2014 р. Тому більш радикальним способом порятунку *Cochlearia* є пересаджування певної частини особин на місця, де болотні екосистеми є краще збереженими та яким не загрожує пересихання. Тут варто звернути увагу на досвід Польщі, де таким шляхом вдалось зберегти існування *Cochlearia polonica*, хоча природне оселище й втрачено в 1994 р. Було створено 20 штучних популяцій. Станом на 2014 р. збереглося лише три такі популяції, за якими ведеться постійний моніторинг (Zarzycki et al., 2014).

Також доцільно створити банк насіння та забезпечити збереження *Cochlearia pyrenaica ex situ*, тобто дослідити можливість вирощування рослин в ботанічних садах у закритому та відкритому ґрунті. У випадку зникнення природного осередку *C. pyrenaica*, можна буде здійснити репатріацію за рахунок збереженого банку насіння та саджанців, вирощених у культурі.

Висновки

Досліджено стан, чисельність та склад популяції *C. pyrenaica* на території НПП "Північне Поділля" та запропоновано заходи для покращення стану популяції *C. pyrenaica*. Загальна оцінка ділянки № 1 – поганий стан (U2), ділянки № 2 – незадовільний стан (U1). У квітні 2018 р. на ділянці № 1 виявлено 22 особини *C. pyrenaica*, на ділянці № 2 – 124. Популяція не характеризується стабільністю і перебуває на межі зникнення.

Відбувається зміна екологічних умов оселища протягом останніх десятиліть: болотна рослинність

змінилась мезофітною лучною. На обох ділянках відбувається зневоднення території. Збільшується проєктивне вкриття експансивних видів та конкурентів *C. pyrenaica*. Запропоновані заходи з покращення стану популяції *C. pyrenaica* у НПП "Північне Поділля" передбачають: відновлення гідрологічного режиму ландшафтного заказника "Верхобузкий", пересаджування частини особин *C. pyrenaica* у болотні системи з умовами середовища, які відповідають її екологічним потребам, створення банку насіння та збереження *Cochlearia pyrenaica ex situ*.

Подяки

Автор щиро вдячний д.б.н., професору Л.О. Тасенкевич за ідею та підтримку в написанні цих матеріалів та В.М. Баточенку за надану інформацію.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Bradis Ye.M., Bachuryna H.F. 1969. *Roslynnist URSS. Bolota*. Kyiv: Naukova Dumka, 241 pp. [Брадіс Є.М., Бачурина Г.Ф. 1969. *Рослинність УРСР. Болота*. Київ: Наукова думка, 241 с.]
- Chervona knyha Ukrainy. Roslynnnyi svit (Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom)*. 2009. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, 912 pp. [*Червона книга України. Рослинний світ*. 2009. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, 912 с.]
- Chervona knyha Ukrainy. Roslynnnyi svit (Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom)*. 1996. Ed. Yu.R. Shelyah-Sosonko. Kyiv: Ukrainka entsyklopediya im. M.P. Bazhana, 608 pp. [*Червона книга України. Рослинний світ*. 1996. Ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонко. Київ: Українська енциклопедія ім. М. П. Бажана, 608 с.]
- Cieślak E., Kazmierczakowa R., Ronikier M. 2010. *Cochlearia polonica* Fröhl. (*Brassicaceae*), a narrow endemic species of southern Poland: history of conservation efforts, overview of current population resources and genetic structure of populations. *Acta Societatis Botanicae Polonicae*, 79(3): 255–261.
- Cieślak E., Ronikier M. 2006. Zastosowanie analiz DNA w ustaleniu endemicznego statusu *Cochlearia polonica* i *C. tatrae* (*Brassicaceae*). *Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica*, 13(2): 317–325.
- Cieślak E., Ronikier M., Koch M.A. 2007. Western Ukrainian *Cochlearia* (*Brassicaceae*) the identity of an isolated edge population. *Taxon*, 56: 112–118.
- Cires E., Samain M.-S., Goetghebeur P., Fernández Prieto J.A. 2011. Genetic structure in peripheral Western European populations of the endangered species *Cochlearia pyrenaica* (*Brassicaceae*). *Plant Systematics and Evolution*, 297: 75–85.
- Ijinska A.P., Didukh Ya.P., Korotchenko I.A., Brovdiy V.M. 2007. *Cochlearia polonica*. In: *Ecoflora of Ukraine*, vol. 5. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Phytosociocentre, pp. 512–513. [Льїнська А.П., Дідух Я.П., Коротченко І.А., Бровдій В.М. 2007. *Cochlearia polonica* Е. Fröhl. В кн.: *Екофлора України*, т. 5. Відп. ред. Я.П. Дідух. Київ: Фітосоціоцентр, с. 512–513].
- Kagalo A.A. 1990. *Ukrainian Botanical Journal*, 47(1): 80–84. [Кагало О.О. 1990. Фітосологічна характеристика болотного масиву у верхів'ї р. Західний Буг. *Український ботанічний журнал*, 47(1): 80–84].
- Kagalo A.A., Sytschak N.N., Ijinska A.P. 2009. *Cochlearia pyrenaica*. In: *Chervona knyha Ukrainy. Roslynnnyi svit (Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom)*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, p. 357. [Кагало О.О., Сичак Н.М., Льїнська А.П. 2009. *Cochlearia pyrenaica*. В кн.: *Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, с. 357].
- Kazmierczakowa R. 2004. *Cochlearia polonica* E.Fröhlich Warzucha polska. In: *Poradniki ochrony siedlisk i gatunków – podręcznik metodyczny*, vol. 9. Eds B. Sudnik-Wójcikowska, H. Werblan-Jakubiec. Warszawa: Ministerstwo Środowiska: *Gatunki roślin*, pp. 100–103.
- Kochjarova J., Valachovic M., Bures P., Mraz P. 2006. The genus *Cochlearia* L. (*Brassicaceae*) in the Eastern Carpathians and adjacent area. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 151: 355–364.
- Kotov M.I. 1979. *Brassicaceae*. In: *Flora evropejskoy chasti SSSR*, vol. 4. Ed. An.A. Fedorov. Leningrad: Nauka, pp. 30–148. [Котов М.І. 1979. *Brassicaceae*. В кн.: *Флора європейської частини СРСР*, т. 4. Ред. Ан.А. Федоров. Ленінград: Наука, с. 30–148].
- Kotov M.I. 1987. *Brassicaceae*. In: *Opredelitel vysshikh rasteniy Ukrainy*. Ed. J.M. Prokudin. Kiev: Naukova Dumka, pp. 109–129. [Котов М.І. 1987. *Brassicaceae*. В кн.: *Определитель высших растений Украины*. Ред. Ю.Н. Прокудин. Киев: Наукова думка, с. 109–129].
- Kotov M.I. 1953. *Cruciferae*. In: *Flora URSS*, vol. 5. Eds M.V. Klokov, O.D. Visyulina. Kiev: Editio Academiae Scientiarum URSS, pp. 203–429. [Котов М.І. 1953. *Cruciferae*. В кн.: *Флора УРСР*, т. 5. Ред. М.В. Клоков, О.Д. Вісюліна. Київ: Вид-во АН УРСР, с. 203–429].
- Nakonechniy Y.I. 2017. In: *Litopys pryrody Natsionalnoho pryrodnoho parku "Pivnichne Podillya"*, vol. 5. Brody: NPP Pivnichne Podillya, pp. 67–105. (manuscript). [Наконечний Ю.І. 2017. Дослідження ґрунтового покриву долини ріки Західний Буг (від витоків в селі Верхобуж до села Сасів Золочівського району Львівської області) на території НПП "Північне Поділля". В кн.: *Літопис природи Національного природного парку "Північне Поділля"*, т. 5. Броди: НПП Північне Поділля, с. 67–105 (рукопис)].
- Odum E.P. 1986. *Ekologiya*, vol. 2. Moscow: Mir, 376 pp. [Одум Ю. 1986. *Экология*, т. 2. Москва: Мир, 376 с.]
- Pankovska G.P. 2018. In: *Litopys pryrody Natsionalnoho pryrodnoho parku "Pivnichne Podillya"*, vol. 6. Brody: NPP Pivnichne Podillya, pp. 10–34. (manuscript). [Панковська Г.П. 2018. Абіотичне середовище. В кн.: *Літопис природи Національного природного парку "Північне Поділля"*, т. 6. Броди: НПП Північне Поділля, с. 10–34 (рукопис)].
- Pankovska G.P. 2019. In: *Litopys pryrody Natsionalnoho pryrodnoho parku "Pivnichne Podillya"*, vol. 7. Brody: NPP Pivnichne Podillya, pp. 19–54. (manuscript). [Пан-

- ковська Г.П. 2019. Абітичне середовище. В кн.: *Літопис природи Національного природного парку "Північне Поділля"*, т. 7. Броди: НПП Північне Поділля, с. 19–54 (рукопис)].
- Perzanowska J. 2010. *Monitoring gatunków roślin. Przewodnik metodyczny. Część I*. Warszawa: GIOŚ, 256 pp.
- Pobedimova E.G. 1969. *Novosti Sistematiki Vysshikh Rastenii*, 6: 67–106. [Победимова Е.Г. 1969. Обзор рода *Cochlearia* L., часть 1. *Новости систематики высших растений*, 6: 67–106].
- Roslynnist URSS: Lisy URSS*. 1971. Ed. Ye.M. Bradis. Kyiv: Naukova Dumka, 460 pp. [*Рослинність УРСР: Ліси УРСР*. 1971. Ред. Є.М. Брадiс. Київ: Наукова думка, 460 с.].
- Shelest D.V., Shuber P.M. 2017. In: *Litopys pryrody Natsionalnoho pryrodnoho parku "Pivnichne Podillya"*, vol. 5. Brody: NPP Pivnichne Podillya, pp. 20–75. (manuscript). [Шелест Д.В., Шубер П.М. 2017. Аналіз метеорологічних показників за 2012–2016 рр. В кн.: *Літопис природи Національного природного парку "Північне Поділля"*, т. 5. Броди: НПП Північне Поділля, с. 20–75 (рукопис)].
- Tasenkevich L., Kalinovich N., Soroka M., Borsukevich L., Danylyuk K., Khmil T., Prokopiv A., Dyka O., Zhuk O., Pirogov M., Senyk M., Skybitska M., Mamchur Z., Novikov A., Fostyak T., Honcharenko V., Romaniv M., Skrypets K., Volosovych N. 2015. *Rare and threatened plant species of Lviv region*. Lviv: ZUKC, 168 pp. [Тасенкевич Л., Калінович Н., Сорока М., Борсукевич Л., Данилюк К., Хміль Т., Прокопів А., Дика О., Жук О., Пірогов М., Сенік М., Скибіцька М., Мамчур З., Новіков А., Фостяк Т., Гончаренко В., Романів М., Скрипець Х., Волосович Н. 2015. *Рідкісні та зникаючі види рослин Львівщини*. Львів: ЗУКЦ, 168 с.].
- Tymrakiewicz W. 1930. Reliktowe stanowisko warzuchy pirenejskiej *Cochlearia pyrenaica* D.C. var. *eupyrenaica* Thell. u źródeł Bugu. *Kosmos. Series A*, 55: 732–733].
- Vogt R. 1985. Die *Cochlearia pyrenaica*-Gruppe in Zentraleuropa. *Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft*, 56: 5–52.
- Zarzycki K., Kaźmierczakowa R., Mirek Z. 2014. *Polska Czerwona Księga Roślin. Paprotniki i rośliny kwiatowe*. 3 wyd. Krakow: Instytut Ochrony Przyrody PAN, 895 s.

Рекомендує до друку І.А. Коротченко



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj76.03.252>

First records of *Erysiphe corylacearum* (*Erysiphales*, *Ascomycota*) on *Corylus avellana* in Ukraine

Vasyl P. HELUTA¹, Nataliya V. MAKARENKO², Galeb A. AL-MAALI¹

¹M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01004, Ukraine
vheluta@botany.kiev.ua

²M.M. Gryshko National Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine
1 Tymiryazevska Str., Kyiv 01014, Ukraine
mmnv@ukr.net

Heluta V.P., Makarenko N.V., Al-Maali G.A. 2019. **First records of *Erysiphe corylacearum* (*Erysiphales*, *Ascomycota*) on *Corylus avellana* in Ukraine.** *Ukrainian Botanical Journal*, 76(3): 252–259.

Abstract. Information on the records of a new adventive powdery mildew fungus *Erysiphe corylacearum* (*Erysiphales*, *Ascomycota*) in Ukraine is provided. The fungus was found on *Corylus avellana* (*Betulaceae*) in Kyiv, as well as in Crimea. Current distribution of this species outside its primary range is analyzed. It has been shown that the fungus came to Ukraine from the East through the Caucasus. Ukrainian specimens were compared with samples collected in the Far East of Russia. It was found that Ukrainian specimens have slightly larger chasmothecia, somewhat more numerous asci, which are slightly more elongated and often short stalked. It is noted that the fungus has a great invasive potential and in the future can cause considerable damage to the forestry of European countries. The article is illustrated with micrographs obtained under light and scanning electron microscopes.

Keywords: alien species, *Erysiphe corylicola*, hazelnut, invasion, powdery mildew

Submitted 20 February 2019. Published 11 July 2019

Гелюта В.П.¹, Макаренко Н.В.², Аль-Маалі Г.А.¹ 2019. **Перші знахідки *Erysiphe corylacearum* (*Erysiphales*, *Ascomycota*) на *Corylus avellana* в Україні.** *Український ботанічний журнал*, 76(3): 252–259.

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

²Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка НАН України
вул. Тимірязєвська 1, Київ 01014, Україна

Реферат. Наводиться інформація про знахідки в Україні нового адвентивного борошністоросяного гриба *Erysiphe corylacearum* (*Erysiphales*, *Ascomycota*). Гриб виявлено на *Corylus avellana* (*Betulaceae*) у м. Києві, а також в Криму. Аналізується новітнє поширення цього виду поза межами його первинного ареалу. Показано, що грибок потрапив в Україну зі Сходу через Кавказ. Порівнюються українські матеріали зі зразками, зібраними на Далекому Сході Росії. Встановлено, що вони мають дещо більші хазмотеції, більшу кількість сумок, останні більш витягнуті, частіше на маленькій ніжці. Зазначається, що грибок має значний інвазійний потенціал і в майбутньому може завдавати помітної шкоди лісовому господарству європейських країн. Стаття проілюстрована зображеннями, отриманими за допомогою світлового та скануючого електронного мікроскопів.

Ключові слова: адвентивний вид, борошніста роса, інвазія, ліщина, *Erysiphe corylicola*

Introduction

The list of powdery mildews (*Erysiphales*, *Ascomycota*) in Ukraine is being continuously expanded both through the study of complex species and their subsequent splitting, as well as through the migration to Europe of the alien representatives of this order,

primarily from North America and East Asia. Thus, for example, within the species complex *Golovinomyces cichoracearum* (DC.) Heluta, a several segregate species have been proposed (Cook, Braun, 2009; Braun, Cook, 2012), of which *G. ambrosiae* (Schwein.) U.Braun & R.T.A.Cook, *G. asterum* (Schwein.) U.Braun,

© 2019 V.P. Heluta, N.V. Makarenko, G.A. Al-Maali. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited

G. inulae U.Braun & H.D.Shin, *G. macrocarpus* (Speer) U.Braun, *G. senecionis* U.Braun, *G. sonchicola* U.Braun & R.T.A.Cook, and *G. spadiceus* (Berk. & M.A.Curtis) U.Braun are also recorded in Ukraine. In less than two decades of the 21st century, such species as *Erysiphe azaleae* (U.Braun) U.Braun & S.Takam. (Heluta et al., 2004a), *E. elevata* (Burrill) U.Braun & S.Takam. (Heluta et al., 2009a), *E. flexuosa* (Peck) U.Braun & S.Takam. (Heluta, Voytyuk, 2004), *E. platani* (Howe) U.Braun & S.Takam. (Heluta et al., 2013), *E. salmonii* (Syd. & P.Syd.) U. Braun & S.Takam. (Heluta et al., 2017), *E. symphoricarpi* (Howe) U.Braun & S.Takam. (Heluta et al., 2016b), *Golovinomyces greeneanus* (U.Braun) Heluta (Heluta, Korytnianska, 2011) and *Podosphaera amelanchieris* Maurizio (Heluta, Hirylovich, 2016) have been introduced to Ukraine from North America, but on the other hand, *E. kenjiana* (Homma) U.Braun & S.Takam. (Heluta et al., 2009b), *E. macleayae* R.Y.Zheng & G.Q.Chen (Heluta, Kravchuk, 2015; Heluta et al., 2016a), *E. magnifica* (U.Braun) U.Braun & S.Takam. (Palahecha, Chumak, 2011), *E. syringae-japonicae* (U. Braun) U.Braun & S.Takam. (Seko et al., 2008, 2011), *Neoerysiphe geranii* (Y.Nomura) U.Braun (Heluta, 2001; Heluta et al., 2010) and *Podosphaera parietariae* (Schwarzman) U.Braun & S.Takam. (Heluta et al., 2004b) originated from East and Central Asia. Nowadays, the process of expansion of the species diversity of powdery mildews continues. In this paper, we report another new alien (adventive) species in Ukraine, *Erysiphe corylacearum* U.Braun & S.Takam. found by the authors in 2017 and 2018 (two localities) on *Corylus avellana* L. (*Betulaceae*) in Kyiv.

Materials and methods

In 2017, during the survey of ornamental plantings in the M.M. Gryshko National Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine, the authors of the article collected leaves of *Corylus avellana* amphigenously infected with powdery mildew. Almost simultaneously, similar specimens were collected in another locality, in the courtyard of M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, where this plant has been cultivated for many years as ornamental. For comparison, samples of *Erysiphe corylacearum* from the Far East of the Russian Federation were also examined. They were collected by the first author in late September – early October 1989 near Vladivostok and in Kedrovaya Pad Nature Reserve on *Corylus heterophylla*, which is a typical host plant for this powdery mildew fungus. To study the

fungus, herbarium materials were used. Samples for light microscopy were prepared by standard methods in distilled water. However, in order to restore the original shape and size of conidia, they were put in a droplet of 40% lactic acid solution on a microscope slide, covered with a cover glass, gently heated to boiling point, then studied and photographed under a light microscope "Primo Star" (Carl Zeiss, Germany) with the camera "Canon A 300" and the software "AxioVision 4.7". The SEM micrographs were obtained with a Jeol JSM–6060LA (Tokyo, Japan) scanning electron microscope (SEM). Dry pieces of leaf with mycelium and ascomata were glued to metallic stubs and sputter-coated with gold under vacuum. The obtained digital data were processed statistically. For each morphological feature, 30 structures were measured. Limits of variation were determined as $M \pm 1.96 \sigma$, where M is a simple average and σ is a standard deviation. The specimens were deposited at KW-M (abbreviation according to *Index Herbariorum*, <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>) and in personal mycological herbarium of N.V. Makarenko (M.M. Gryshko National Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine).

Results and discussion

Common hazel (*Corylus avellana* L.) is naturally distributed throughout Ukraine and in other European countries, in Asia Minor, and in northern Iran. This plant is widely used in forestry as an underwood species in forest stands. In addition, it is grown as an ornamental crop in botanical gardens and parks of settlements. Hazelnuts are used for food (Kokhno et al., 1986; Kosenko, 2002; Slyusarchuk, 2005).

In Ukraine, common hazel is very often infected by powdery mildew caused by *Phyllactinia guttata* (Wallr.) Lév. Mycelium of this fungus develops initially endophytically, in the leaf mesophyll. Only at the end of summer, through stomata, it grows out to the lower surface of the leaf. Right here the mycelium forms the conidial stage of the fungus, and later produces fruiting bodies known as chasmothecia. In these two stages, the fungus is easily detected, since it forms large, grayish spots that can merge into one continuous mycelial layer. Obviously, this disease does not cause significant damage to the host, as it develops intensively only in the autumn, at the end of plant vegetation. However, examining the green plantations of the M.M. Gryshko National Botanic Garden of the National Academy of Sciences of Ukraine, we discovered the common hazel bush with the leaves affected by a powdery mildew on

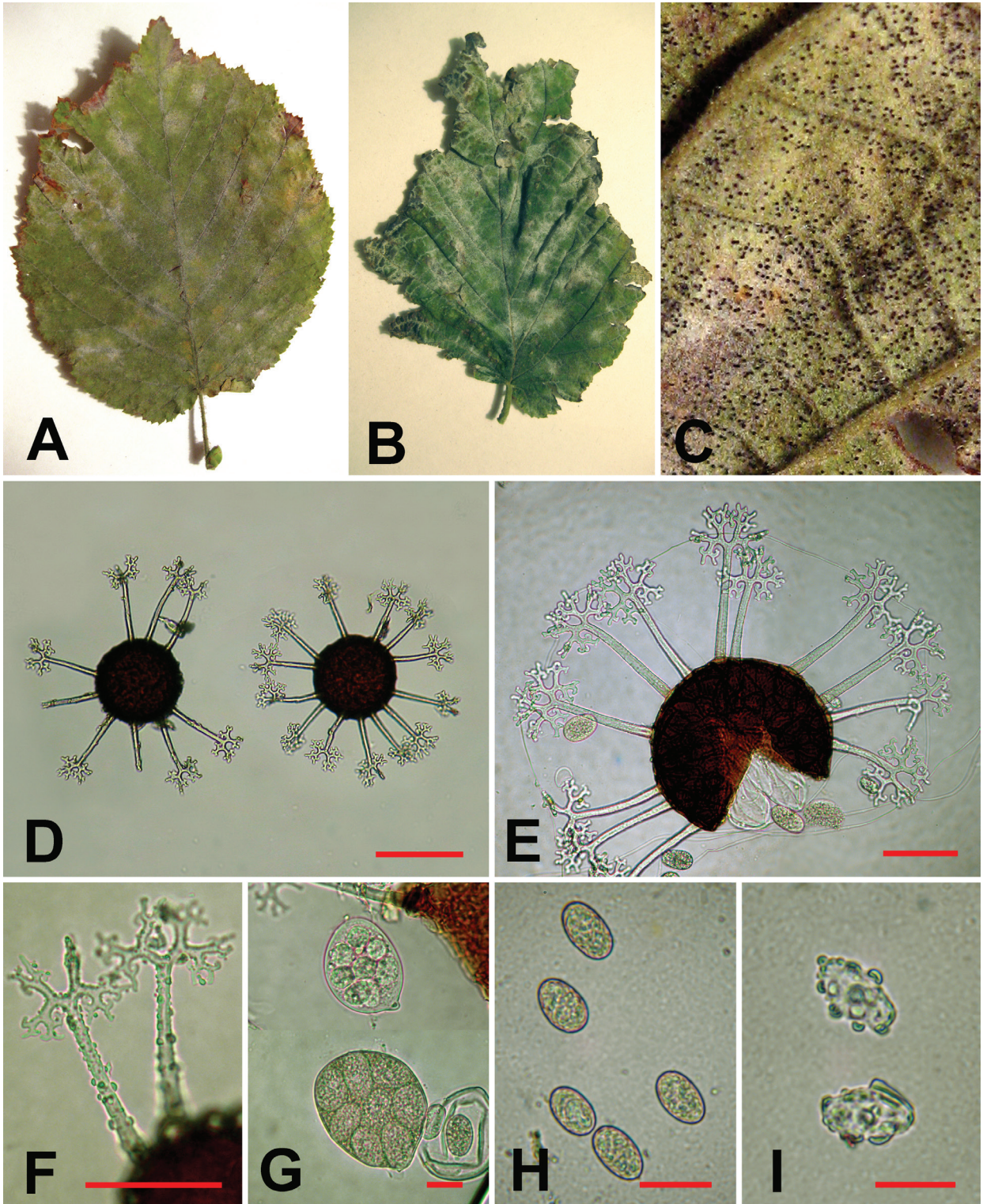


Fig. 1. *Erysiphe corylacearum* on *Corylus avellana*. A, B: infected leaves; C: chasmothecia on the underside of the leaf; D, E: chasmothecia with appendages; F: appendages after heating in a solution of lactic acid; G: asci (the lower ascus is flattened by a cover glass); H: ascospores; I: conidia after heating in a solution of lactic acid. Bars: 100 μm (D), 50 μm (E–F), 20 μm (G–I)

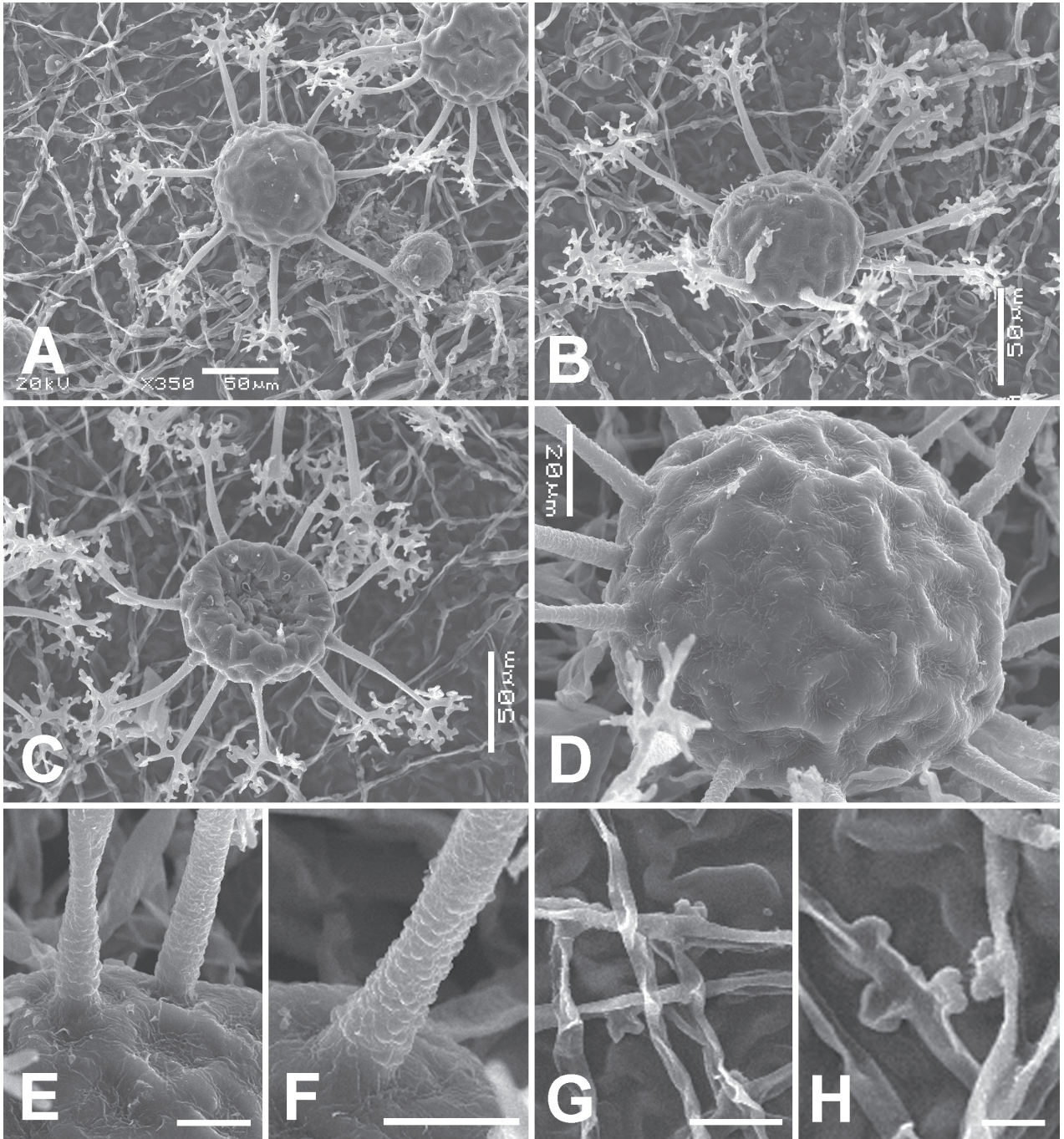


Fig. 2. *Erysiphe corylacearum* on *Corylus avellana* (SEM). A–C: chasmothecia with appendages, view from different angles (A: top view, B: slightly side view, C: bottom view); D: surface of the chasmothecium; E–F: basal parts of the appendages; G–H: mycelial hyphae with lobed (G) and unlobed (H) appressoria. Bars: 50 µm (A–C), 20 µm (D), 10 µm (E–H)

both sides (Fig. 1, A–C). It immediately became clear that we found another fungus causing this disease, still unknown in Ukraine. In a microscopic study, it was found that fruit bodies of the fungus have appendages with dichotomously branched apices and several asci in the chasmothecium (Fig. 1, D, E; 2, A–C). Thus, the species belongs to the section *Microsphaera* (Lév.) U.Braun & Shishkoff of the genus *Erysiphe* R.Hedw. ex DC., and it was identified as *E. corylacearum*. Below is a description of the material we have collected.

***Erysiphe corylacearum* U.Braun & S.Takam.**, in Braun, Schlechtendalia 8: 33. 2002 (Fig. 1, 2).

Syn.: *Microsphaera penicillata* f. *coryli* Jacz., Karm. opred. gribov. Vyp. 2. Muchnisto-rosianye griby. Leningrad: 350. 1927. – *Microsphaera coryli* (Jacz.) Golovin, Trudy Bot. inst. Akad. nauk SSSR, ser. 2, vyp. 10: 336. 1956, nom. illeg. – *Microsphaera hommae* U.Braun, Mycotaxon 15: 124. 1982. – *Erysiphe hommae* (U.Braun) U.Braun & S.Takam., Schlechtendalia 4: 9. 2000, nom. illeg.

Mycelium amphigenous, grayish, forming mostly indistinct, sometimes white, rather clear patches, on the lower side of the leaves less developed. Hyphae 4.0–6.5 µm thick, hyphal appressoria mostly solitary or occasionally in opposite pairs, simple or lobed. Conidia doliiiform, limoniiform, short, 20–29 × 10–16 µm, formed singly. Chasmothecia scattered to gregarious, hemispherical, depressed in the lower part, 82–113 µm in diam. Peridial cells polygonal, rounded, not very distinct, about 10–20 µm in diam. Appendages 6–14, equatorial, straight, short (0.6–1.2 times as long as the chasmothecial diam.), about 6.5–8.0 µm near the base and 4.5–6 µm in the apical part, colourless, more or less rough, aseptate, sometimes at the base dichotomously branched, apices 3–5 times densely and regularly branched, tips recurved. Asci 3–7, broadly-ellipsoid, obovoid, 44–55 × 33–41 µm, mostly sessile or on a very short stalk (up to 6.5 µm), 6–8-spored. Ascospores ellipsoidal, ovoid, 17–21 × 10.0–14.5, colourless.

Specimens examined. On *Corylus avellana* L.: Kyiv, M.M. Gryshko National Botanical Garden, 22.09.2017, V. Heluta, N. Makarenko (KW-M71165M); ibidem, 10.11.2017, N. Makarenko (KW-M71167M); 28 Velyka Zhytomyrska Str., courtyard of M.G. Kholodny Institute of Botany of the National Academy of Sciences of Ukraine, 26.09.2017, G. Al-Maali (KW-M71172M). On *C. heterophylla* Fisch. ex Trautv.: Russian Federation, Primorsky Krai, outskirts of Vladivostok, coast of Lazurnaya Bay (Shamora), 26.09.1989, V. Heluta (KW-M71168M); Primorsky Krai, Khasan District,

Kedrovaya Pad Reserve, 02.10.1989, V. Heluta (KW-M71170M).

A comparison of the characteristics of the fungus collected on *C. avellana* in Ukraine with those in the description of *E. corylacearum*, as provided in the monograph by U. Braun and R. Cook (2012), shows that Ukrainian specimens are entirely within the range of variation of this species. We also compared these specimens with the samples collected in 1989 by the first author in the territory of the primary range of this species. As a result, it turned out that the Ukrainian and Far Eastern materials are slightly different according to some characters. Samples from Ukraine had somewhat larger fruit bodies, therefore, the ratio of the appendage length and the diameter of the chasmothecium varied and the appendages seemed to be shorter. In addition, we observed larger number of asci in the fruit body (3–7 instead of 2–4) and their slightly different shape: asci were slightly elongated and almost all of them had a short stalk (Fig. 1, G). When heated in a solution of lactic acid, conidia and stems of the appendages of *E. corylacearum* are covered with well-visible bubbles (Fig. 1, F, I). This phenomenon was observed only in a number of species of the genus *Leveillula* G.Arnaud.

Erysiphe corylacearum has long been known in North America, where it was considered a part of the huge complex *Microsphaera penicillata* s.l. (Salmon, 1900). This fungus as a separate taxon was obviously first mentioned by A.A. Jaczewski (1927), who considered it as *M. penicillata* f. *coryli* Jacz. Later P.M. Golovin (1956), based on this form, proposed a new species-rank combination, *Microsphaera coryli* (Jacz.) Golovin. However, this combination was illegitimate, since at that time under the same name a morphologically different powdery mildew has already been described, namely *Microsphaera coryli* Homma, found in Japan on *Corylus heterophylla*. That is why U. Braun (1982), based on the Japanese specimen, validly described the fungus we report in this article, as *M. hommae*. Over time, due to the results of molecular phylogenetic studies, the genus *Microsphaera* Lév. was included in *Erysiphe* and a new combination *E. hommae* (U.Braun) U.Braun & S.Takam was proposed (Braun, Takamatsu, 2000). However, this combination also proved to be illegitimate, since at that time under the same name another powdery mildew fungus, *Erysiphe hommae* U.Braun, parasitizing a host from the *Lamiaceae* has been already described. In view of the above, for the fungus parasitizing hazel, a new name *E. corylacearum* U.Braun & S.Takam. has been proposed (Braun, 2002). Almost until recently, this

species was known in North America (Canada, USA) and Asia (China, Korea, Far East of Russia, Japan) on a number of species of the genus *Corylus* L., but *C. avellana* was not listed among the host plants (Braun, Cook, 2012). Thus, *E. corylacearum* is an East Asian-North American fungus by its origin.

As previously noted (Heluta et al., 2016b), alien species of powdery mildews enter the territory of Ukraine by different pathways. North American fungi migrate through Western Europe, and East Asian species from the opposite direction. As for *E. corylacearum*, we have a unique case, since it is at the same time an East Asian and a North American species. So, the question arises, where and how has this powdery mildew got to Ukraine?

Due to analysis of literature information, it becomes clear that over the past few years *E. corylacearum* has gone beyond its original range. In 2013, the fungus was recorded in Turkey (Sezer et al., 2017), in 2016 in Azerbaijan (Abasova et al., 2018), in 2017 in Iran (Arzanlou et al., 2018). It was noted that in Turkey, this powdery mildew spread very quickly in the Black Sea regions and now it causes significant damage to host plants. A similar pattern is observed in Iran, where the damage to plants is also significant. The fungus is found there in the provinces of Ardebil and Eastern Azerbaijan, which adjoin Azerbaijan and are located near Turkey. It is also reported that in 2016 *E. corylacearum* was found in Bakhchysaray District of the Autonomous Republic of Crimea (Ukraine), and from 2017 it is recorded in the north of Krasnodar and Rostov regions of Russia (Bulgakov, 2018). It is worth noting that the first three articles mentioned are well illustrated, the species was identified using molecular methods, and therefore it is undoubtedly the same fungus. Thus, over the large area we observe the invasion of the East Asian-North American powdery mildew fungus *E. corylacearum*.

In addition, there are several reports (Churakov et al., 2014, 2015; Khuseyin et al., 2014; Karpun et al., 2016) of the finds, also outside of the range, of another parasite of hazel, *E. corylicola* U. Braun & S. Takam. The fungus was reported from Turkey and the Russian Federation (two records in Ulyanovsk Region and extensive development in Adler, Krasnodar Region). However, taking into account that this species is endemic in Japan, its records beyond the native range should be considered extremely unlikely. Obviously, the materials on which these reports were based were incorrectly identified. Unfortunately, the authors did not give any description or illustrations of the collected

samples. However, Adler is not far from Azerbaijan and Turkey, and the distance from Adler to Ulyanovsk is not critical for distribution of powdery mildew fungi. Therefore, it is much more likely that in all cases the authors dealt with *E. corylacearum*, and not with *E. corylicola*. In any case, since representatives of the genus *Erysiphe* on hazelnut have not yet been recorded in the western part of Ukraine, we come to the conclusion that *E. corylacearum* migrated to Ukraine from the eastern or southeastern direction, through the Caucasus.

At present, we know only three localities of *E. corylacearum* in Ukraine. Additional search for this fungus in Kyiv and adjacent regions were unsuccessful. However, in accordance with the epiphytotic nature of the development of *E. corylacearum* in Iran and Turkey, we should expect a significant spread of powdery mildew of hazel in Ukraine.

Thus, another alien powdery mildew fungus with a high invasive potential, *E. corylacearum*, is recorded in Europe. The spread and development of this species can cause significant damage to ornamental plantations and lead to large losses on farms producing hazelnuts.

Acknowledgements

We thank Dr. Vera Hayova for help in editing English and valuable comments on the manuscript. We also gratefully acknowledge Ms. N.S. Novychenko, for her help with scanning electron microscopy.

REFERENCES

- Abasova L.V., Aghayeva D.N., Takamatsu S. 2018. Notes on powdery mildews of the genus *Erysiphe* from Azerbaijan. *Current Research in Environmental & Applied Mycology*, 8(1): 30–53. <https://doi.org/10.5943/cream/8/1/3>
- Arzanlou M., Torbati M., Golmohammadi H. 2018. Powdery mildew on hazelnut (*Corylus avellana*) caused by *Erysiphe corylacearum* in Iran. *Forest Pathology*, 48(5): 1–4.
- Braun U. 1982. Descriptions of new species and combinations in *Microsphaera* and *Erysiphe* (II). *Mycotaxon*, 15: 121–137.
- Braun U. 2002. Miscellaneous notes on some micromycetes (II). *Schlechtendalia*, 8: 33–38.
- Braun U., Cook R.T.A. 2012. Taxonomic manual of the *Erysiphales* (powdery mildews). Utrecht: CBS-KNAW Fungal Biodiversity Centre, 707 pp.
- Braun U., Takamatsu S. 2000. Phylogeny of *Erysiphe*, *Microsphaera*, *Uncinula* (*Erysipheae*) and *Cystotheca*, *Podosphaera*, *Sphaerotheca* (*Cystothecaceae*) inferred from rDNA ITS sequences – some taxonomic consequences. *Schlechtendalia*, 4: 1–33.
- Bulgakov T.S. 2018. In: *X Chteniya pamyati O.A. Kataeva. Dendrobiontnye bespozvonochnyye zhivotnyye i gryby i ikh*

- rol v lesnykh ekosistemakh, vol. 2. Fitopatogennyye griby, voprosy patologii i zashchity lesa: materialy mezhdunarodnoy konferentsii. Sankt-Peterburg, 22–25 oktyabrya 2018 g. Eds D.L., Musolina, A.V. Selikhovkina. SPb.: SPbGLTU, pp. 11–12. [Булгаков Т.С. 2018. Инвазии чужеродных фитопатогенных грибов на юге европейской части России в XXI веке: мучнисторосяные грибы на деревьях и кустарниках. В кн.: *Х Чтения памяти О.А. Катаева. Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах, т. 2. Фитопатогенные грибы, вопросы патологии и защиты леса: материалы международной конференции. Санкт-Петербург, 22–25 октября 2018 г.* Под ред. Д.Л. Мусолина, А.В. Селиховкина. СПб: СПбГЛТУ, с. 11–12].
- Churakov V.P., Khuseyn E.S., Selchuk F., Kornilin K.E., Romanova T.A. 2015. In: *Bioraznobraziye i ekologiya gribov i gribopodobnykh organizmov severnoy Evrazii: materialy Vserossiyskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem, Ekaterinburg, 20–24 aprelya 2015.* Ekaterinburg: Izd-vo Uralskogo universiteta, pp. 273–276. [Чураков В.П., Хусейн Э.С., Сельчук Ф., Корнилин К.Е., Романова Т.А. 2015. Предварительный конспект микробиоты микромицетов лесов Ульяновской области. В сб.: *Биоразнообразие и экология грибов и грибоподобных организмов северной Евразии: материалы Всероссийской конференции с международным участием, Екатеринбург, 20–24 апреля 2015 г.* Екатеринбург: Изд-во Уральского университета, с. 273–276].
- Churakov V.P., Mitrofanova N.A., Kornilin K.E., Romanova T.A. 2014. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk*, 161(3): 896–899. [Чураков В.П., Митрофанова Н.А., Корнилин К.Е., Романова Т.А. 2014. Микромицеты лесов Кандалинского и Кузоватовского лесничеств Ульяновской области. *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*, 161(3): 896–899].
- Cook R.T.A., Braun U. 2009. Conidial germination patterns in powdery mildews. *Mycological Research*, 113: 616–636.
- Golovin P.N. 1956. *Trudy Botanicheskogo instituta AN SSSR. Seriya 2. Sporevyye rasteniya*, 10: 309–366. [Головин П.Н. 1956. Материалы к монографии мучнисто-росяных грибов (сем. *Erysiphaceae*) в СССР. *Труды Ботанического института АН СССР. Серия 2. Споровые растения*, 10: 309–366].
- Heluta V.P. 2001. *Ukrainian Botanical Journal*, 58(2): 239–242. [Гелюта В.П. 2001. *Neoerysiphe geranii* (Y.Nomura) U.Braun – новый для Украины вид борошнесторосяного гриба. *Український ботанічний журнал*, 58(2): 239–242].
- Heluta V.P., Dzyunenko O.O., Cook R.T.A., Isikov V.P. 2009a. New records of *Erysiphe* species on *Catalpa bignonioides* in Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 66(3): 346–353.
- Heluta V.P., Hirylovich I.S. 2016. First records of an invasive fungus *Podosphaera amelanchieris* (Erysiphales) in Belarus and Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 73(1): 78–83.
- Heluta V.P., Korytnyanska V.H. 2011. *Ukrainian Botanical Journal*, 68(5): 773–779. [Гелюта В.П., Коритнянська В.Г. 2011. *Golovinomyces greeneanus* (U.Braun) Heluta (Erysiphales) – новый для Украины вид борошнесторосяных грибов. *Український ботанічний журнал*, 68(5): 773–779].
- Heluta V.P., Korytnianska V.G., Akata I. 2013. Distribution of *Erysiphe platani* (Erysiphales) in Ukraine. *Acta Mycologica*, 48(1): 105–112.
- Heluta V.P., Kovalchuk V.P., Chumak P.Ya. 2016a. First records of teleomorph of an invasive fungus *Erysiphe macleayae* (Erysiphales) in Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 73(3): 268–272.
- Heluta V.P., Siahhan S.A.S., Takamatsu S. 2016b. *Erysiphe symphoricarpi* (Erysiphales), the first record in Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 73(6): 604–611. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj73.03.268>
- Heluta V.P., Kravchuk O.O. 2015. *Ukrainian Botanical Journal*, 72(1): 39–45. [Гелюта В.П., Кравчук О.О. 2015. Перші знахідки в Україні нового інвазійного гриба *Erysiphe macleayae* (Erysiphales). *Український ботанічний журнал*, 72(1): 39–45]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj72.01.039>
- Heluta V., Takamatsu S., Harada M., Voytyuk S. 2010. Molecular phylogeny and taxonomy of Eurasian *Neoerysiphe* species infecting *Asteraceae* and *Geranium*. *Persoonia*, 24: 81–92.
- Heluta V.P., Takamatsu S., Siahhan S.A.S. 2017. *Erysiphe salmonii* (Erysiphales, Ascomycota), another East Asian powdery mildew fungus introduced to Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 74(3): 212–219. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.03.212>
- Heluta V.P., Takamatsu S., Voytyuk S.O., Shiroya Y. 2009b. *Erysiphe kenjiana* (Erysiphales), a new invasive fungus in Europe. *Mycological Progress*, 8(4): 367–375.
- Heluta V.P., Voytyuk S.O. 2004. *Ukrainian Botanical Journal*, 61(5): 17–25. [Гелюта В.П., Войтук С.О. 2004. *Uncinula flexuosa* Реск. – новый для Украины вид инвазійного борошнесторосяного гриба (Erysiphales). *Український ботанічний журнал*, 61(5): 17–25].
- Heluta V.P., Voytyuk S.O., Chumak P.Ya. 2004a. *Ukrainian Botanical Journal*, 61(2): 27–33. [Гелюта В.П., Войтук С.О., Чумак П.Я. 2004а. *Microsphaera azaleae* U. Braun – новый для Украины вид борошнесторосяного гриба (Erysiphales). *Український ботанічний журнал*, 61(2): 27–33].
- Heluta V., Wasser S., Voityuk S. 2004b. *Sphaerotheca parietariae* (Erysiphales, Eumycota), a new powdery mildew fungus in Europe. *Flora Mediterranea*, 14: 285–289.
- Jaczewski A.A. 1927. *Karmannyi opredelitel gribov. Vypusk vtoroy. Muchnistorozyanye griby*. Leningrad, 626 pp. [Ячевский А.А. 1927. *Карманный определитель грибов. Выпуск второй. Мучнисто-росяные грибы*. Ленинград, 626 с.].
- Karpun N.N., Klemeshova K.V., Protsenko V.E. 2016. In: *Sbornik statey III Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii (30 noyabrya – 2 dekabrya 2016 g., Sochi)*, vol. 3. Sochi: Donizdat, pp. 123–128. [Карпун Н.Н., Клемешова К.В., Проценко В.Е. 2016. Результаты фитосанитарного и дендрологического мониторинга насаждений природного орнитологического

- парка в Имеретинской низменности. Устойчивое развитие особо охраняемых природных территорий. В сб.: *Сборник статей III Всероссийской научно-практической конференции (30 ноября – 2 декабря 2016 г., Сочи)*, т. 3. Сочи: Донииздат, с. 123–128].
- Khuseyin E.S., Selchuk F., Churakov B.P. 2014. *Ulyanovskiy mediko-biologicheskii zhurnal*, 4: 114–126. [Хусейн Э.С., Сельчук Ф., Чураков Б.П. 2014. Микробиоты деревьев и кустарников лесов провинции Дюздже (Турция) и Ульяновской области (Россия). *Ульяновский медико-биологический журнал*, 4: 114–126].
- Kokhno N.A., Kaplunenko N.F., Minchenko N.F., Doroshenko A.K., Horb V.K., Orlov M.I., Kurdyuk A.M., Parkhomenko L.I., Tsikalyak N.P., Mamushkina T.S., Hordienko N.M. 1986. *Derevya i kustarniki, kultiviruemye v Ukrainской SSR. Pokrytosemennye*. Kiev: Naukova Dumka, 720 pp. [Кохно Н.А., Каплуненко Н.Ф., Минченко Н.Ф., Дорошенко А.К., Горб В.К., Орлов М.И., Курдюк А.М., Пархоменко Л.И., Цикаляк Г.П., Мамушкина Т.С., Гордиенко Н.М. 1986. *Деревья и кустарники, культивируемые в Украинской ССР. Покрывосеменные*. Киев: Наукова думка, 720 с.].
- Kosenko I.S. 2002. *Naukovyi visnyk*, 12.3: 13–20. [Косенко И.С. 2002. Використання видів ліщини (*Corylus* L.) в лісовому господарстві України. *Науковий вісник*, 12.3: 13–20].
- Palahecha R.M., Chumak P.Ya. 2011. In: *Materialy XIII Z'yizdu Ukrainskoho botanichnoho tovarystva*. Lviv: Prostir M, p. 313. [Палагеча Р.М., Чумак П.Я. 2011. Еколого-морфологічна структура субпопуляції *Microsphaera magnifica* U. Braun (*Erysiphales*) та інвазійна спроможність цього гриба. В зб.: *Materialy XIII Z'yizdu Ukrainського ботанічного товариства*. Львів: Простір М, с. 313].
- Salmon E.S. 1900. A monograph of the *Erysiphaceae*. *Memoirs of the Torrey Botanical Club*, 9: 1–292.
- Seko Y., Bolay A., Kiss L., Heluta V., Grigaliunaite B., Takamatsu S. 2008. Molecular evidence in support of recent migration of a powdery mildew fungus on *Syringa* spp. into Europe from East Asia. *Plant Pathology*, 57(2): 243–250. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2007.01775.x>
- Seko Y., Heluta V., Grigaliunaite B., Takamatsu S. 2011. Morphological and molecular characterization of two ITS groups of *Erysiphe* (*Erysiphales*) occurring on *Syringa* and *Ligustrum* (*Oleaceae*). *Mycoscience*, 52(3): 171–182.
- Sezer A., Dolar F.S., Lucas S.J., Köse Ç., Gümüş E. 2017. First report of the recently introduced, destructive powdery mildew *Erysiphe corylacearum* on hazelnut in Turkey. *Phytoparasitica*, 45(4): 577–581. <https://doi.org/10.1007/s12600-017-0610-1>
- Slyusarchuk V.E. 2005. In: *Problemy lesovodeniya i lesovodstva: sbornik nauchnykh trudov Instituta lesa NAN Belarusi*, 63: 393–394. [Слюсарчук В.Е. 2005. История, состояние и перспективы разведения орешника в Украине. В сб.: *Проблемы лесоведения и лесоводства: научные труды Института леса НАН Беларуси*, 63: 393–394].

Recommended for publication by V.P. Hayova



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj76.03.260>

Гормональний комплекс гаметофітів папороті *Dryopteris filix-mas* (*Dryopteridaceae*) у культурі *in vitro*

Ірина В. КОСАКІВСЬКА, Леся В. ВОЙТЕНКО, Валентина А. ВАСЮК, Микола М. ЩЕРБАТЮК,
Катерина О. РОМАНЕНКО, Лідія М. БАБЕНКО

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

Kosakivska I.V., Romanenko K.O., Voytenko L.V., Vasyuk V.A., Shcherbatiuk M.M., Babenko L.M. 2019. **Hormonal complex of gametophytes of *Dryopteris filix-mas* (*Dryopteridaceae*) in *in vitro* culture.** *Ukrainian Botanical Journal*, 76(3): 260–269.

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

Abstract. The content of endogenous phytohormones indolyl-3-acetic (IAA), gibberellic (GA₃), abscisic (ABA), salicylic (SA) acids, cytokinins – *t*-zeatin (*t*-Z), *t*-zeatin-*O*-glucoside (*t*-ZG), *t*-zeatin riboside (*t*-ZR), isopentenyl adenin (iP) and isopentenyl adenosine (iPA) was determined using the high-performance liquid chromatography-mass spectrometry system Agilent 1200 in *Dryopteris filix-mas* gametophytes at different stages of its morphogenesis in culture *in vitro*. It was shown that GA₃ and *t*-Z dominated in the thallus of 60-day gametophytes at the stage of spatulate prothallium development, which was marked by an intensive growth of the prothallium plate due to the division and extension of apical cells. The content of GA₃ reached 229.9 ± 11.5 ng/g of fresh weight (f. w.) and *t*-Z was 56.1 ± 2.8 ng/g f. w. IAA dominated in the thallus of 90-day gametophytes, which were characterized by an active development of the archegonium cushion consisting of several layers of cells necessary for the further nutrition of the sporophyte, and formation of the archegonium and antheridium. At the final stage of morphogenesis, in the thallus of 120-day gametophytes, on the surface of which sporophytes have not yet appeared, active *t*-Z dominated, whereas in the thallus with sporophytes, the content of IAA reached the maximum value (395.5 ± 19.8 ng/g f. w.) that may indicate a direct involvement of the hormone in the regulation of the sporophyte growth and development. At this stage of morphogenesis, the accumulation of *t*-ZR and the emergence of ABA were observed. The maximum content of SA (287.7 ± 14.4 ng/g f. w.) occurred at the first stage of development. Subsequently, there was a significant reduction in the hormone level. In the thallus of gametophytes, on the surface of which the sporophyte was formed, the level of SA increased. The peculiarities of quantitative and qualitative changes have shown that physiological effects of the analyzed phytohormones is directed towards regulation the morphogenesis of *Dryopteris filix-mas* gametophyte.

Keywords: gametophytes, *Dryopteris filix-mas*, *in vitro* culture, morphogenesis, phytohormones

Submitted 04 April 2019. Published 11 July 2019

Косаківська І.В., Войтенко Л.В., Васюк В.А., Щербатюк М.М., Романенко К.О., Бабенко Л.М. 2019. **Гормональний комплекс гаметофітів папороті *Dryopteris filix-mas* (*Dryopteridaceae*) в культурі *in vitro*.** *Український ботанічний журнал*, 76(3): 260–269.

Резюме. Методом високоефективної рідинної хроматографії-мас-спектрометрії визначено вміст ендогенних фітогормонів індоліл-3-оцтової (ІОК), гібереллової (ГК₃), абсцизової (АБК), саліцилової (СА) кислот і цитокінінів – *транс*-зеатину (*m*-З), *транс*-зеатин-*O*-глюкозиду (*m*-ЗГ), *транс*-зеатинрибозиду (*m*-ЗР), ізопентеніладеніну (іП) та ізопентеніладенозину (іПА) у гаметофітах папороті *Dryopteris filix-mas* на різних етапах морфогенезу в культурі *in vitro*. Рістстимулюючі гормони гіберелінового (ГК₃) та цитокінінового (*m*-З) рядів домінували в заростках 60-добових гаметофітів на етапі розвитку лопаткоподібного проталія, який відзначався інтенсивним ростом проталіальної пластинки за рахунок поділу та розтягу апікальних клітин. Вміст ГК₃ сягав 229,9 ± 1,5 нг/г сирої речовини (с. р.), *m*-З – 56,1 ± 2,8 нг/г с. р. У заростках 90-добових гаметофітів, які характеризувалися активним розвитком архегоніальної подушки, що складалась із декількох шарів клітин, необхідних для подальшого живлення зародка, та формуванням архегоніїв і антеридіїв, домінувала ІОК. На заключному етапі морфогенезу у заростках 120-добових гаметофітів, на поверхні яких ще не з'явилися спорофіти, домінував активний *m*-З, тоді як у заростках гаметофітів із ваями вміст ІОК сягав максимального значення (395,5 ± 19,8 нг/г с. р.), що може свідчити про безпосередню участь гормону в регуляції росту та розвитку спорофіта. На цьому етапі морфогенезу відмічено акумуляцію *m*-ЗР і появу АБК. Максимальний вміст СК (287,7 ± 14,4 нг/г с. р.) виявлено на етапі розвитку лопаткоподібного проталія (60-та доба). В подальшому відбулося значне зменшення рівня гормону. У заростку гаметофіта, на поверхні якого сформувався спорофіт, кількість СК дещо зростає. Виявлені закономірності кількісних і якісних змін засвідчили спрямованість фізіологічної дії проаналізованих класів фітогормонів на регулювання процесів морфогенезу гаметофіта *Dryopteris filix-mas*.

Ключові слова: гаметофіт, культура, морфогенез, фітогормони, *Dryopteris filix-mas*, *in vitro*

© 2019 I.V. Kosakivska, K.O. Romanenko, L.V. Voytenko, V.A. Vasyuk, M.M. Shcherbatiuk, L.M. Babenko. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited

Вступ

Папороті разом із іншими судинними рослинами розділяють тип життєвого циклу, що включає чергування двох поколінь: диплоїдного – спорофіта й вільноживучого гаплоїдного – гаметофіта, але із домінуючою диплоїдною фазою (Sheffield, 2008; Naufler et al., 2016). За розміром зрілі гаметофіти папоротей досить дрібні, являють собою багатоклітинні автотрофи та сапротрофи (Raghavan 1989; Menéndez et al., 2011a). Вирощування до повної зрілості в культурі *in vitro* дозволяє спостерігати за розвитком гаметофіта, досліджувати його морфогенез, формування архегоніїв і антеридіїв та утворення зиготи й зародка (Banks, 1999; Babenko et al., 2018).

Ріст і розвиток гаметофіта й спорофіта в папоротей, як і в представників інших таксонів, регулюються багатокомпонентною гормональною системою (Kosakivska et al., 2016). Фітогормони діють за низьких концентрацій, а сайт їхньої активності часто відокремлений від місця біосинтезу (Fonseca et al., 2014; Wells et al., 2013). Внаслідок транспортування відбувається розподіл і утворюються морфогенетичні градієнти гормонів у різних тканинах і органах рослини, що спричинює регуляцію росту й розвитку (Jailais, Chory, 2010; Sparks et al., 2013). Ауксидам належить ключова роль у регуляції поділу та розтягування клітин, диференціації судинних тканини, фото- і гравітропізмі, апікальному домінуванні, формуванні латеральних коренів, бічному розгалуженні пагонів, цвітінні та ембріогенезі (Enders, Strader, 2015; Naramoto, 2017; Fukui, Hayashi, 2018). На сьогодні виявлено більше 130 різних гіберелінів (ГК), проте їхня більшість не має біологічної активності. У регуляції лінійного росту стебла, пагонів і коренів, збільшенні поверхні листка й числа міжвузлів, індукції цвітіння, детермінації статі та проростанні насіння беруть участь ГК₁, ГК₂, ГК₃ й ГК₄ (Lo et al., 2008; Achard, Genschik, 2009; Gantait et al., 2015). Абсцизова кислота (АБК) впливає на процесиростута старіння, є антагоністом рістстимулюючих гіберелінів, ауксинів і цитокінінів, регулює сезонний спокій, формує механізми стійкості до стресів (Voytenko, Kosakivska, 2016; Cline, Oh, 2006; Sah, Reddy, Li, 2016). Важливим компонентом гормонального комплексу рослин є цитокініни. Вони стимулюють утворення та активність меристем пагонів,

формують атрагуючу здатність тканин, затримують старіння листків, інгібують ріст і галуження кореня, беруть участь у регуляції проростання насіння й розвитку гаметофіта, формуванні відповіді на стреси (Hwang et al., 2012; Kieber, Schaller, 2014; Vedenicheva, Kosakivska, 2017). Саліцилова кислота (СК) разом з АБК, брасиностероїдами та етиленом належить до ключових фітогормонів, задіяних в реакціях рослин на абіотичні й біотичні стреси (Karpets et al., 2016). СК відіграє важливу роль у регулюванні імунітету та програмованої загибелі клітин. Підвищене накопичення СК пов'язане з розвитком надчутливої реакції-відповіді при формуванні стійкості (Dempsey, Klessig, 2017; Radojicic et al., 2018).

Фітогормональний комплекс, якісний і кількісний склад якого залежать від життєвої форми і стадії розвитку папороті, здавна привертає увагу дослідників. Так, перше повідомлення про вивчення фітогормонів гаметофітів папороті *Pteris longifolia* L. датовано 1938 роком (Albaum, 1938). Подальші дослідження виявили, що у формуванні статевого поліморфізму папоротеподібних задіяні гібереліни та гібереліноподібні речовини (Atallah, Bank., 2015). Розвиток антеридіїв на проталії папоротей ініціювався гіберелоподібним гормоном антеридіогеном, хімічна структура якого виявилась специфічною для кожного виду папоротей (Derzhavina, Pokrovskaya, 2011; Vasjuk, Kosakivska, 2015). Повідомлялося, що антеридіоген синтезувався на стадії розвитку проталії й індукував утворення антеридіїв на пізніших стадіях морфогенезу гаметофіта (Tanaka et al., 2014). Папороті, які в систематиці посідають проміжне місце між мохами та квітковими рослинами, мають широкий діапазон гіберелінів, що пов'язують з еволюцією судинних рослин (Hirano et al., 2007). Вважають, що вони синтезують багато так званих "тупикових" неактивних гіберелінів (Greer et al., 2009). Ауксини, гібереліни й цитокініни були виявлені в гаметофітах папоротей *Asplenium nidus* L. (Menendez et al., 2011b) та *Dryopteris affinis* (Lowe) Fraser-Jenk. (Menéndez et al., 2006a). У жіночих гаметофітів папороті *Blechnum spicant* L. (= *Struthiopteris spicant* (L.) Weiss) вміст цитокінінів був значно вищим, ніж у чоловічих, при цьому переважали ізопентенільні форми гормону (Menéndez et al., 2009). У спорах і протонемі гаметофіта *Anemia phyllitidis* (L.) Sw. була ідентифікована АБК (Cheng, Schraudolf,

1974; Bůrcký, 1977). Гормон виявився антагоністом антеридіогену (Hickok, 1985; Warne, Hickok, 1991; Banks, 1999). Розвиток антеридіїв у гаметофітах *Ceratopteris richardii* Brongn та *B. spicant* блокувався екзогенною АБК (Warne, Hickok 1991; Menéndez et al., 2006b). Проте, за дії гормону відбувався активний розвиток ризоїдів і формувалися чашоподібні жіночі гаметофіти (Hickok, 1983). Саліцилова кислота папоротей мало досліджена. Відомо лише, що екзогенне використання СК при культивуванні водної папороті *Azolla filiculoides* Lam., яка утворює симбіоз з азотфіксуючою ціанобактерією *Trichormus azollae* (Strasburger) Komárek & Anagnostidis (*Nostoc azollae*), виявило присутність у папороті СК-генів, відповідальних за експресію та сигналінг. Крім того, екзогенна СК впливала на активність генів ціанобіонта (De Vries et al., 2018).

У наших попередніх роботах повідомлялося про характер акумуляції й розподілу гіберелової (ГК₃), індоліл-3-оцтевої (ІОК) кислоти та АБК, а також склад і динаміку цитокінінів в органах спорофіта *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott на різних фенологічних фазах розвитку. Встановлені закономірності кількісних і якісних змін засвідчили спрямованість фізіологічної дії проаналізованих класів фітогормонів на регулювання процесів диференціації та морфогенезу спорофіта (Kosakivska et al., 2018; Vedenicheva, Kosakivska, 2018). Нами також було проаналізовано вплив екзогенних цитокінінів на морфогенез гаметофіта *D. filix-mas* у культурі *in vitro*. Встановлено, що цитокініни в концентрації 10⁻⁵ М затримували ріст гаметофіта, викликали деформацію та зменшення розмірів проталія, пригнічували розвиток статевих структур і ріст спорофіта, тоді як зменшення концентрації до 10⁻⁸ М, навпаки, стимулювало розвиток гаметофіта (Romanenko et al., 2018).

За результатами аналізу літературних джерел, присвячених вивченню фітогормональної регуляції росту й розвитку гаметофітів папоротей, виявлена участь гіберелінів у формуванні статі, тоді як роль ендогенних ауксинів, цитокінінів, АБК та СК і питання взаємодії фітогормонів під час росту та розвитку гаметофітів залишаються малодослідженими. Тому метою нашої роботи було вивчення балансу фітогормонів на різних етапах морфогенезу гаметофіта папороті *Dryopteris filix-mas*, вирощеного в умовах *in vitro*.

Матеріали та методи

Об'єктом дослідження були гаметофіти папороті *Dryopteris filix-mas*. Це трав'яний полікарпик, гемікриптофіт з літньозеленим феноритмотипом. Проростання спор та вирощування гаметофітів проводили, як описано раніше (Babenko et al., 2017). Морфологію спор і гаметофітів досліджували за допомогою мікроскопів сканувального електронного JEOL JSM-6060 LA (Японія) та світлового Carl Zeiss Primo Star (Німеччина).

Вміст ендогенних фітогормонів визначали на наступних етапах морфогенезу гаметофіта: 1 – розвиток лопаткоподібного проталія, 60-та доба від проростання спор; 2 – формування серцеподібного проталія, 90-та доба від проростання спор; 3 – розвиток спорофіта на поверхні заростку гаметофіта, 120-та доба від проростання спор. Досліджувалися також заростки гаметофіта без вай спорофіта.

Наважки матеріалу (2 г) розтирали в рідкому азоті та гомогенізували у 48 мл охолодженого 80%-вого етанолу, який містив 1–2 краплі антиоксиданту (0,02%-вого диетилдитіокарбамату натрію) та екстрагували впродовж 24 год. Відфільтровані спиртові екстракти випаровували до водного залишку об'ємом 4 мл на вакуумному ротатійному випаровувачі (тип 350 P, Польща) при температурі не вище +40 °С, до якого додавали 15 мл охолодженого розчину метанол : мурашина кислота (15 : 1) і центрифугували впродовж 30 хв. при 15000 об/хв і температурі +4 °С у центрифугі К-24 фірми "Janetski" (Німеччина). Отримані супернатанти випаровували до 5 мл і переносили в чисті пробірки. Подальше очищення фітогормонів проводили за описаним методом (Dobrev, Vankova, 2012) на двох твердофазних колонках SPE C18, Sep-Pak Plus та SPE Oasis MCX, 6 cc/150 mg, фірми "Waters" (Ірландія). Колонку SPE C18 використовували для видалення ліпофільних речовин, протеїнів та пігментів. На колонці SPE Oasis MCX здійснювали сорбцію ІОК, АБК, СК, ГК₃ та цитокінінів. Елюцію ІОК, АБК, СК та ГК₃ проводили 100%-вим метанолом, цитокінінів – за допомогою лужного елюенту (60 мл 100%-вого метанолу та 2,5 мл 26%-вого аміаку, доведеного до об'єму 100 мл ультрарізною водою). Отримані елюенти випаровували досуха у вакуумному ротатійному випаровувачі за температури, що не перевищувала +40 °С. Сухі залишки кожної

фракції перед аналізом відновлювали до об'єму 200 мікролітрів 45%-вим метанолом.

Аналітичне визначення фітогормонів проводили методом високоефективної рідинної хроматографії на рідинному хроматографі Agilent 1200 LC з діодно-матричним детектором G 1315 B (США) у тандемі з одноквадрупольним мас-спектрометром Agilent G6120A. Для хроматографічного розділення використовувалась колонка Agilent ZORBAX Eclipse Plus C18 з ліпофільно-модифікованим сорбентом, розмір часток якого становить 5 мкм (оберненофазна хроматографія). Після хроматографічного розділення компонентів проб об'ємом 20 мкл системою розчинників (метанол : ультрачиста вода : оцтова кислота – 45 : 54,9 : 0,1) проводили детекцію ІОК та АБК в УФ-області поглинання за аналітичної довжини хвилі 280 та 254 нм. Для визначення вмісту СК проби об'ємом 20 мкл розділяли системою розчинників (метанол : ультрачиста вода : оцтова кислота – 45 : 54,9 : 0,1) і проводили детекцію СК в УФ-області поглинання за аналітичної довжини хвилі 302 нм. Після розділення проб системою розчинників ацетонітрил : ультрачиста вода : оцтова кислота у співвідношенні 30 : 69,9 : 0,1 детектували ГК₃ за сигналом мас-детектора. Проби з цитокінінами розділяли системою розчинників (метанол : вода : оцтова кислота – 35 : 64,5 : 0,5), детекцію проводили за аналітичної довжини хвилі 269 нм. Швидкість рухомої фази розчинників під час детекції ІОК та АБК становила 0,7 мл/хв, СК – 0,8 мл/хв, ГК₃ і цитокінінів – 0,5 мл/хв. У якості стандартів при побудові калібрувальних таблиць використовувались немічені ІОК, АБК, СК, ГК₃, *транс*-зеатинглюкозид (*m*-ЗГ), *транс*-зеатин (*m*-З), *транс*-зеатинрибозид (*m*-ЗР), ізопентеніладенін (іП) та ізопентеніладенозин (іПА) виробництва фірми "Sigma-Aldrich" (США).

Вміст речовин-аналітів у пробах контролювали за допомогою мас-спектрометра в комбінованому режимі роботи (електроспрей та хімічна іонізація за атмосферного тиску) при негативній полярності іонізації молекул речовин-аналітів під час аналізу ІОК, АБК, СК, ГК₃ й позитивній – під час аналізу цитокінінів. Для кількісного аналізу ГК₃ використовували сигнал мас-детектора MSD SIM (налаштування 50%-вого часу сканування детектора показника *m/z* 345).

Досліди проводили у трьох біологічних та трьох аналітичних повторях. Аналіз і обрахунк

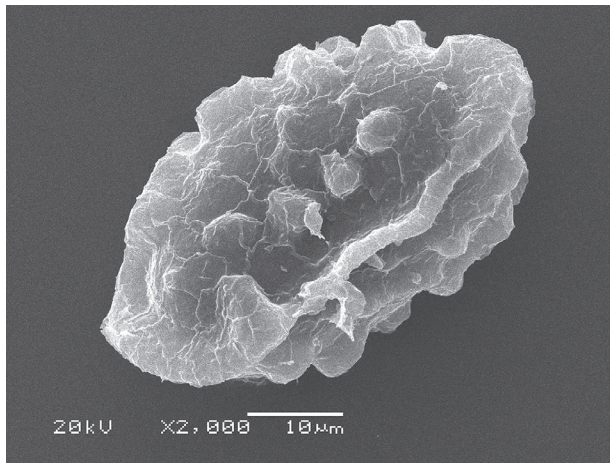


Рис. 1. Загальний вигляд спори *Dryopteris filix-mas*. Сканувальний електронний мікроскоп JEOL JSM-6060 LA (Японія)

Fig. 1. General view of a spore of *Dryopteris filix-mas*. Scanning electron microscope JEOL JSM-6060 LA (Japan)

вмісту фітогормонів здійснювали за допомогою програмного забезпечення Agilent OpenLAB CDS ChemStation Edition (rev. C.01.09). Отриманні кількісні значення обробляли статистично, використовуючи програму Microsoft Excel 2016. Достовірність різниці оцінювали за критерієм Стюдента, використовуючи 5%-вий рівень значущості ($P \leq 0,05$).

Результати та обговорення

Спора є першою стадією гаметофіта в життєвому циклі папоротей. Спори *D. filix-mas* білатеральні, ниркоподібної форми з гребінчиками та усіченими бородавочками по всій поверхні зморшкуватого периспорія, $49,5 \pm 0,9$ мкм завдовжки та $37,1 \pm 0,6$ мкм завширшки (рис. 1).

На 60-ту добу від проростання спор формувалися витягнуті лопаткоподібні проталії розміром 1,0–1,5 мм. Активний ріст проталіальної пластинки відбувався за рахунок поділу клітин. На верхівці лопаткоподібного проталія утворювалася невелика виїмка з апікальною меристемою. Архегоніальна подушка ще не розвивалась, статеві органи – архегонії і антеридії були відсутні. Апікальні меристематичні клітини формували два зачатки "крилець", а вздовж країв проталія розвивалися одноклітинні сосочкоподібні залозисті трихоми, внаслідок чого край проталія виглядав досить нерівним (рис. 2, А).

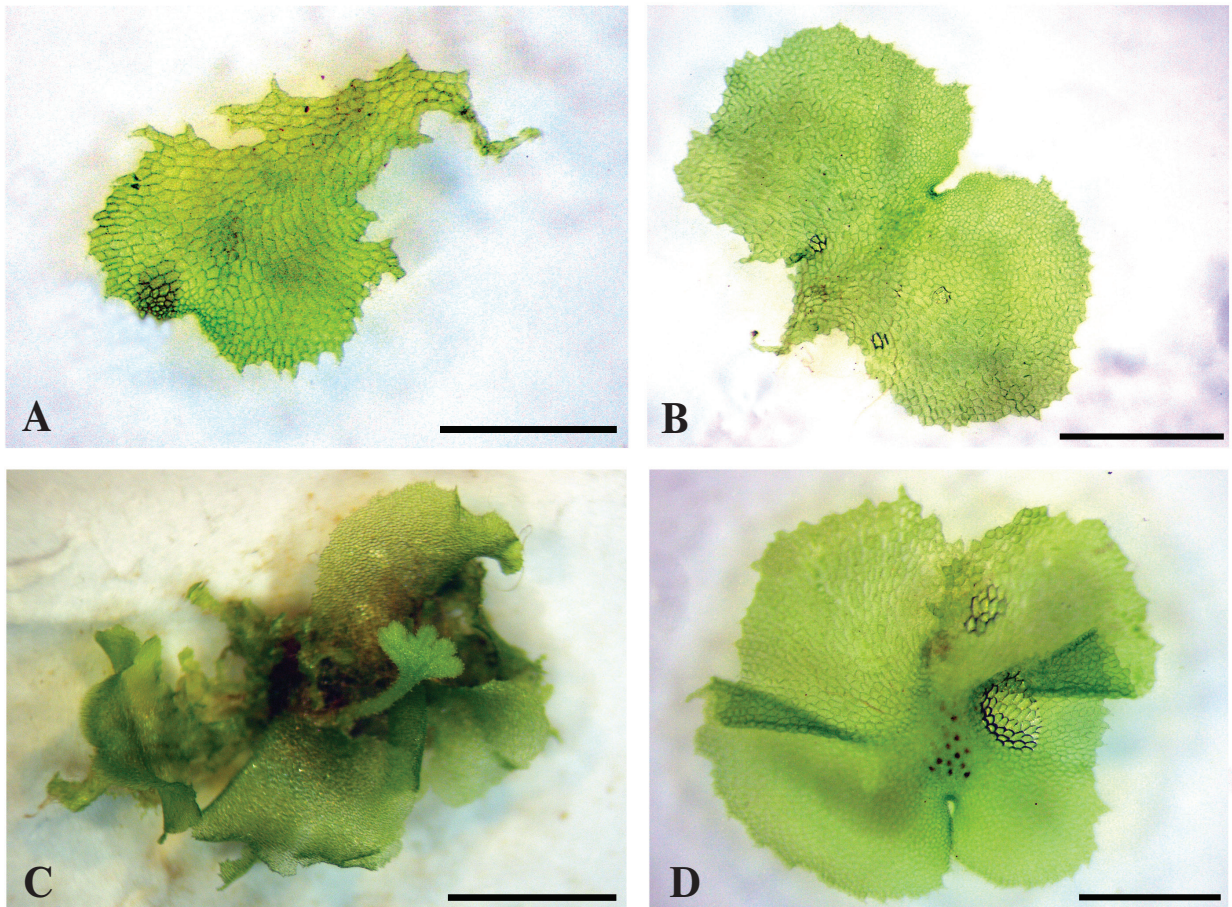


Рис. 2. Морфологічні стани (А–D) гаметофіта *Dryopteris filix-mas*. А: лопаткоподібний проталій; В: серцеподібний проталій; С: заросток гаметофіта зі спорофітом; D: заросток гаметофіта без спорофіта. Масштаб: 1 мм

Fig. 2. Morphological stages (A–D) of a *Dryopteris filix-mas* gametophyte. A: spatulate prothallium; B: cordiform prothallium; C: sporophyte on the surface of gametophyte; D: surface of the gametophyte prothallium without sporophyte. Scale: 1 mm

На 90-ту добу від проростання спор формувалися серцеподібні проталії завширшки до 3 мм з симетричними крильцями та глибокою виїмкою на верхівці. Проталії були рясно вкриті секреторними волосками. Меристематичні клітини формували центральну архегоніальну подушку, яка складалась із клітин у кілька шарів. Така складна будова подушки необхідна для подальшого живлення зародка спорофіта. На нижньому боці проталія на подушці формувалися архегонії. Чисельні антеридії утворювалися в базальній частині заростка між ризоїдами на нижньому боці проталія (рис. 2, В).

На 120-ту добу від проростання спор розміри заростків гаметофітів збільшилися, набули неправильної округло-серцеподібної форми

із хвилястими крильцями. В подальшому ріст проталія призупинявся, виїмка розтягувалась, чисельність ризоїдів збільшувалася. На окремих заростках, де відбулося запліднення, розвивалися перші проростки спорофіта, що мали одну–дві вайї (рис. 2, С). Частина гаметофітів у цей час була без ознак розвитку спорофіта (рис. 2, D).

Фітогормональний комплекс гаметофіта *D. filix-mas* на всіх досліджених етапах морфогенезу містив індоліл-3-оцтову, гіберелову та саліцилову кислоти (рис. 3, 4). Вміст ІОК становив від $38,9 \pm 1,9$ до $395,5 \pm 19,8$ нг/г сирої речовини (с. р.), ГК₃ – від $23,3 \pm 1,2$ до $229,9 \pm 11,5$, СК – від $34,9 \pm 1,7$ до $287,7 \pm 14,4$ нг/г с. р. Абсцизова кислота ($46,7 \pm 2,3$ нг/г) ідентифікована лише у 120-добових

Таблиця. Вміст цитокінінів у гаметофіті *Dryopteris filix-mas* на різних етапах морфогенезу (нг/г сирої речовини)Table. Content of cytokinins in gametophytes of *Dryopteris filix-mas* at various stages of morphogenesis (ng/g of fresh weight)

Ізоформи цитокінінів	Етап морфогенезу, доба від проростання			
	Розвиток лопатко-подібного проталія, 60	Формування серце-подібного проталія, 90	Розвиток заростку гаметофіта без спорофіта, 120	Розвиток заростку гаметофіта зі спорофітом, 120
<i>транс</i> -зеатин- <i>О</i> -глюкозид	сліди	22,1±1,1	сліди	30,4±1,5*
<i>транс</i> -зеатин	56,1±2,8	сліди	55,3±2,8	сліди
<i>транс</i> -зеатинрибозид	сліди	сліди	сліди	62,9±3,1
ізопентеніладенін	0,9±0,05	сліди	сліди	сліди
ізопентеніладенозин	0,9±0,05	0,5±0,03**	0,8±0,04**	сліди

* – достовірна відмінність у порівнянні з етапом формування серцеподібного проталія для $P \leq 0.001$ ($n = 10$);

** – достовірна відмінність у порівнянні з етапом розвитку лопаткоподібного проталія та етапом розвитку заростку гаметофіта без спорофіта для $P \leq 0.001$ ($n = 10$).

гаметофітах, на заростках яких сформувалися спорофіти, тоді як в усіх інших зразках гормон знаходився в слідових кількостях. Якісний та кількісний вміст ізоформ цитокінінів залежав від етапу морфогенезу (див. таблицю).

На етапах розвитку лопаткоподібного та серцеподібного проталіїв у тканинах 60- та 90-добових гаметофітів, які характеризувалися активним ростом та утворенням репродуктивних структур, вміст ІОК становив $64,5 \pm 3,2$ та $59,5 \pm 3,0$ нг/г с. р.) (рис. 3). З уповільненням темпів росту на 120-ту добу в гаметофітах, на заростках котрих були відсутні спорофіти, зафіксоване суттєве (більш ніж у 1,6 рази) зменшення кількості гормону. Натомість у гаметофітах, на яких розвинулись ваї та корені, спостерігалось підвищення вмісту ІОК у 10 разів (рис. 4), що може свідчити про безпосередню участь гормону в регуляції росту та розвитку спорофіта. У роботах деяких авторів наголошувалось, що ІОК разом з гіберелінами задіяна в регуляції апогамного шляху розвитку папороті *Dryopteris affinis*, у гаметофітах якої вміст гормону на різних етапах морфогенезу коливався від 4 до 108 нг/г сухої речовини (сух. р.) і був максимальним на початку розвитку апогамного зародку (Menéndez et al., 2006a).

Максимальний вміст GK_3 ($229,9 \pm 11,5$ нг/г с. р.) фіксувався на етапі розвитку лопаткоподібного проталія, який відзначався інтенсивним ростом проталіальної пластинки за рахунок поділу та розтягу апікальних клітин. На наступних етапах вміст гормону значно зменшився, однак певне зростання зафіксовано у тканинах заростку зі сформованими спорофітами (рис. 3, 4). Раніше

повідомлялося (Menéndez et al., 2006a), що на ранніх етапах розвитку апогамного зародку папороті *D. affinis* було виявлено лінійку гіберелінів, що включала GK_1 , GK_3 , GK_4 , GK_7 та GK_9 . Вміст гормонів коливався від 4 до 365 нг/г сух. р. Максимальне накопичення з домінуванням GK_3 спостерігали на 50-ту добу після проростання спор. Повідомлялося, що у гаметофітах папороті *Asplenium nidus* L. була виявлена GK_9 у концентрації 130 пмоль/г сух. р. (Menendez et al., 2011b).

Максимальний вміст СК ($287,7 \pm 14,4$ нг/г с. р.) виявлено на етапі розвитку лопаткоподібного проталія (60-та доба). В подальшому рівень гормону значно зменшувався. У заростку гаметофіта, на поверхні якого сформувався спорофіт, кількість СК дещо зросла (рис. 3, 4).

У гаметофітах *D. filix-mas* на етапі розвитку лопаткоподібного проталія домінував *транс*-зеатин – активна форма цитокініну, рівень якого сягав $56,1 \pm 2,8$ нг/г с. р. У 90-добових гаметофітах виявлена значна кількість зеатин-*О*-глюкозиду – неактивної запасної форми гормону. На заключному етапі морфогенезу (120-та доба) заростки гаметофітів, на яких сформувалися спорофіти, накопичували активний *m*-ЗР і *m*-ЗГ, тоді як заростки без спорофітів містили значні кількості *m*-З (таблиця). Зеатин і зеатинрибозид належать до найбільш активних домінуючих гормонів цитокінінового ряду, які регулюють ріст і розвиток рослин (Vedenicheva, Kosakivska, 2017). Нагромадження цих гормонів на етапі формування округло-хвилястих проталіїв *D. filix-mas* та розвитку перших проростків спорофіта на їхній поверхні узгоджується з відомостями про значний вміст ЦК

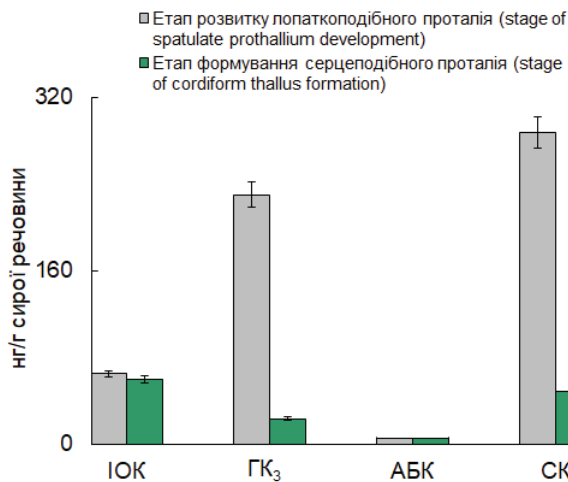


Рис. 3. Вміст ендогенних фітогормонів у гаметофітах *Dryopteris filix-mas* на різних етапах морфогенезу. Тут і на рис. 4: індоліл-3-оцтова кислота (ІОК), гіберелова (ГК₃), абсцизова (АБК), саліцилова (СК)

Fig. 3. Content of endogenous phytohormones in *Dryopteris filix-mas* gametophytes at various stages of morphogenesis. Here and in Fig. 4: indolyl-3-acetic acid (IAA), gibberellic (GA₃), abscisic (ABA), salicylic acid (SA)

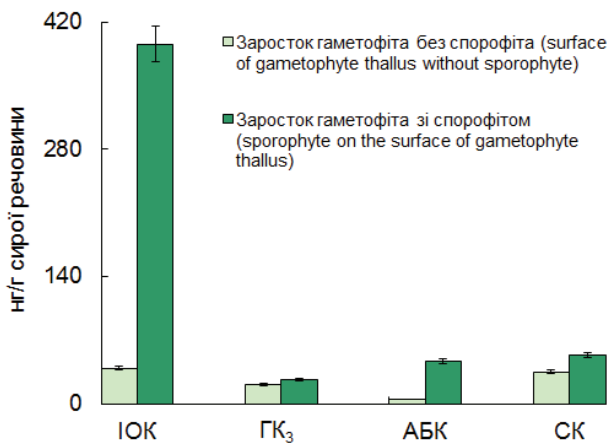


Рис. 4. Вміст ендогенних фітогормонів у 120-денних гаметофітах *Dryopteris filix-mas*

Fig. 4. Content of endogenous phytohormones in 120-day gametophytes of *Dryopteris filix-mas*

у швидкозростаючих тканинах з високим мітотичним індексом (Schaller, Street, Kieber, 2014). Неактивна ізоформа іПА була виявлена у малій кількості в тканинах гаметофіта на всіх етапах морфогенезу за виключенням останнього, коли на поверхні заростку сформувався спорофіт. Активний іП, який утворюється на початку прямого (мевалонатного) шляху біосинтезу цитокінінів і за певних умов легко трансформується у *транс*-зеатин (Frébert et al., 2011), був ідентифікований у тканинах гаметофіта на етапі розвитку лопаткоподібного проталія в низькій концентрації (таблиця). Деякі дослідники повідомляли, що в гаметофітів *Asplenium nidus* L. серед цитокінінів були присутні *транс*-ЗР (38 пмоль/г сух. р.) та іП (42 пмоль/г сух. р.), тоді як *транс*-З сягав 5 пмоль/г сух. р. (Menendez et al., 2011b).

Висновки

За результатами проведеного дослідження визначені вміст і баланс ендогенних ІОК, ГК₃, АБК, СК та цитокінінів у гаметофітів папороті *Dryopteris filix-mas* на різних етапах морфогенезу в культурі *in vitro*. Рістстимулюючі гормони гіберелінового (ГК₃) та цитокінінового (*транс*-зеатин) рядів домінували у 60-добових гаметофітів під час формування лопаткоподібного проталія, його активного росту, розвитку одноклітинних залозистих трихом. Високим вмістом відзначалась також саліцилова кислота. У заростках 90-добових гаметофітів, які характеризувалися активним розвитком архегоніальної подушки, необхідної для подальшого живлення зародка, та формуванням архегоніїв і антеридіїв, домінувала індоліл-3-оцтова кислота. При цьому вміст ГК₃ зменшувався і з'являлася запасна форма цитокінінів – зеатин-О-глюкозид. На заключному етапі морфогенезу в заростках 120-добових гаметофітів, на поверхні яких ще не з'явилися спорофіти, домінував активний *транс*-зеатин, тоді як вміст ГК₃ був найнижчим. У заростках гаметофітів зі спорофітом вміст ІОК мав максимальні показники (395,5 ± 19,8 нг/г с. р.), що може свідчити про безпосередню участь гормону в регуляції росту та розвитку вай і коренів спорофіта. На цьому етапі морфогенезу відмічено акумуляцію *транс*-зеатинрибозиду з появою абсцизової кислоти. Виявлені закономірності кількісних і якісних змін засвідчили спрямованість фізіологічної дії проаналізова-

них класів фітогормонів на регулювання процесів морфогенезу гаметофіта *Dryopteris filix-mas*.

Подяки

Публікація містить результати досліджень, проведених в рамках проекту, що фінансується Національною Академією наук України № III-71-14.431, "Гормональний контроль росту та розвитку спорових рослин (різної таксономічної належності)".

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Achard P., Genschik P. 2009. Releasing the brakes of plant growth: how GAs shutdown DELLA proteins. *Journal of Experimental Botany*, 60(4): 1085–1092]. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern301>
- Albaum H.G. 1938. Inhibitions due to growth hormones in fern prothallium. *American Journal of Botany*, 938, 25: 124–133.
- Atallah N.M., Banks J.A. 2015. Reproduction and the pheromonal regulation of sex type in fern gametophytes. *Frontiers in Plant Science*, 6: 100–107. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00100>
- Babenko L.M., Romanenko K.O., Shcherbatiuk M.M., Vasheka O.V., Romanenko P.O., Negretsky V.A., Kosakivska I.V. 2017. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, (10): 101–107. [Бабенко Л.М., Романенко К.О., Шчербатиук М.М., Вашека О.В., Романенко П.О., Негрецький В.А., Косаківська І.В. 2017. Морфогенез гаметофіта дикорослої папороті *Polystichum aculeatum* (L.) Roth. флори України in культурі *in vitro*. *Доповіді Національної академії наук України*, (10): 101–107]. <https://doi.org/10.15407/dopovidi2017.10.101>
- Babenko L.M., Romanenko K.O., Shcherbatiuk M.M., Vasheka O.V., Romanenko P.O., Negretsky V.A., Kosakivska I.V. 2008. Effects of exogenous phytohormones on spore germination and morphogenesis of *Polystichum aculeatum* (L.) Roth gametophyte *in vitro* culture. *Cytology and Genetics*, 52 (2): 117–126. <https://doi.org/10.3103/S0095452718020032>
- Banks J.A. 1999. Gametophyte development in ferns. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 50: 163–186.
- Bürcky K. 1977. Antheridiogene in *Anemia phyllitidis* L. Sw. (Schizaeaceae) I. Zeitverlauf der Antheridiogensynthese Citation Data. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*, 84(2): 167–171.
- Cheng C.Y., Schraudolf H. 1974. Nachweis von abszisinsäure in sporen und jungen Prothallien von *Anemia phyllitidis* (L.) Sw. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*, 71: 366–369.
- Cline M.G., Oh C. 2006. A reappraisal of the role of abscisic acid and its interaction with auxin in apical dominance. *Annals of Botany*, 98(4): 891–897. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl173>
- De Vries S., De Vries J., Teschke H., von Dahlen J.K., Rose L.E., Gould S.B. 2018. Jasmonic and salicylic acid response in the fern *Azolla filiculoides* and its cyanobiont.

Plant, Cell & Environment, 41(11): 2530–2548. <https://doi.org/10.1111/pce.13131>

- Dempsey D.A., Klessig D.F. 2017. How does the multifaceted plant hormone salicylic acid combat disease in plants and are similar mechanisms utilized in humans? *BMC Biology*, 15: 23–34. <https://doi.org/10.1186/s12915-017-0364-8>
- Derzhavina N.M., Pokrovskaya Z.M. 2011. *Turczaninowia*, 14(3): 131–144. [Державина Н.М., Покровская З.М. 2011. Биоморфология спорофита и онтогенез гаметофіта *Adiantum capillus-veneris* L. (*Adiantaceae*). *Turczaninowia*, 14(3): 131–144].
- Dobrev P.I., Vankova R. 2012. Quantification of abscisic acid, cytokinin, and auxin content in salt-stressed plant tissues. *Plant Salt Tolerance. Methods in Molecular Biology (Methods and Protocols)*, 913: 251–261. https://doi.org/10.1007/978-1-61779-986-0_17
- Enders T.A., Strader, L.C. 2015. Auxin activity: Past, present, and future. *American Journal of Botany*, 102: 180–196. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400285>
- Fonseca S., Rosado A., Vaughan-Hirsch J., Bishopp A., Chini A. 2014. Molecular locks and keys: the role of small molecules in phytohormone research. *Frontiers in Plant Science*, 5: 1–16. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00709>
- Frébort I., Kowalska M., Hluska T., Frébortová J., Galuszka P. 2011. Evolution of cytokinin biosynthesis and degradation. *Journal of Experimental Botany*, 62(8): 2431–2452. <https://doi.org/10.1093/jxb/err004>
- Fukui K., Hayashi K. 2018. Manipulation and Sensing of Auxin Metabolism, Transport and Signaling. *Plant and Cell Physiology*, 59(8): 1500–1510. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcy076>
- Gantait S., Sinniah U.R., Ali M.N., Sahu N.C. 2015. Gibberellins – a multifaceted hormone in plant growth regulatory network. *Current Protein & Peptide Science*, 16(5): 406–412.
- Greer G.K., Dietrich M.A., Stewart S., Devol J., Rebert A. 2009. Morphological functions of gibberellins in leptosporangiate fern gametophytes: insights into the evolution of form and gender expression. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 159: 599–615. <https://doi.org/10.1007/s11738-011-0794-9>
- Haufler C.H., Pryer K.M., Schuettpelz E., Sessa E.B., Farrar D.R., Moran R., Schneller J.J., Watkins Jr.J.E., Windham M.D. 2016. Sex and the single gametophyte: Revising the homosporous vascular plant life cycle in light of contemporary research. *BioScience*, 66(11): 928–937. <https://doi.org/10.1093/biosci/biw108>
- Hickok L.G. 1983. Abscisic acid blocks antheridiogen-induced antheridium formation in gametophytes of the fern *Ceratopteris*, *Canadian Journal of Botany*, 61: 888–892. <https://doi.org/10.1139/b83-098>
- Hickok L.G. 1985. Abscisic acid resistant mutants in the fern *Ceratopteris*: characterization and genetic analysis. *Canadian Journal of Botany*, 63: 1582–1585.
- Hirano K., Nakajima N., Asano K., Nishiyama T., Sakakibara H., Kojima M., Katoh E., Xiang H., Tanahashi T., Hasebe M., Banks J., Ashikari M., Kiatano H., Uegu-

- chi-Takana M., Matsuoka M. 2009. The *GID1*-mediated gibberellin perception mechanism is conserved in the lycophyte *Selaginella moellendorffii* but not in the bryophyte *Physcomitrella patens*. *Plant Cell*, 19: 3058–3079. <https://doi.org/10.1007/s11738-011-0794-9>
- Hwang I., Sheen J., Muller B. 2012. Cytokinin signaling networks. *Annual Review of Plant Biology*, 63: 353–380. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042811-105503>
- Karpets Yu.V., Kolupaev Yu.E., Kosakivska I.V. 2016. *Plant physiology and genetics*, 48(2): 158–166. [Карпец Ю.В., Колупаев Ю.Е., Косаковская И.В. 2016. Оксид азота и пероксид водорода как сигнальные посредники при индуцировании теплоустойчивости проростков пшеницы экзогенными жасмоновой и салициловой кислотами. *Физиология растений и генетика*, 48(2): 158–166].
- Kieber J.J., Schaller G.E. 2014. Cytokinins. *Arabidopsis Book*, 12: e0168. <https://doi.org/10.1199/tab.0168>
- Kosakivska I.V., Babenko L.M., Shcherbatiuk M.M., Vedenicheva N.P., Voytenko L.V., Vasyuk V.A. 2016. Phytohormones during growth and development of Polypodiophyta. *Advances in Biology & Earth Sciences*, 1(1): 26–44.
- Kosakivska I.V., Vasyuk V.A., Voytenko L.V. 2018. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, 12: 79–86. [Косаківська І.В., Васюк В.А., Войтенко Л.В. 2018. Ендогенні фітогормони в онтогенезі лептоспорангіатної папороті флори України *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott. *Доповіді. Національної Академії наук України*, 12: 79–86]. <https://doi.org/10.15407/dopovidi2018.12.079>
- Lo S.F., Yang S.Y., Chen K.T., Hsing Y.I., Zeevaert J.A., Chen L.J., Yu S.M. 2008. A novel class of gibberellin 2-oxidases control semidwarfism, tillering, and root development in rice. *Plant Cell*, 20(10): 2603–2618. <https://doi.org/10.1105/tpc.108.060913>
- Menéndez V., Villacorta N.F., Revilla M.A., Gotor V., Bernard P., Fernández H. 2006a. Exogenous and endogenous growth regulators on apogamy in *Dryopteris affinis* (Lowe) Fraser-Jenkins sp. [ssp.] *affinis*. *Plant Cell Reports*, 25(2): 85–91. <https://doi.org/10.1007/s00299-005-0041-1>
- Menéndez V., Revilla M.A., Bernard P., Gotor V., Fernández H. 2006b. Gibberellins and antheridiogen on sex in *Blechnum spicant* L. *Plant Cell Reports*, 25: 1104–1110. <https://doi.org/10.1007/s00299-006-0149-y>
- Menéndez V., Revilla M.A., Fal M.A., Fernández H. 2009. The effect of cytokinins on growth and sexual organ development in the gametophyte of *Blechnum spicant* L. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 96: 245–250. <https://doi.org/10.1007/s11240-008-9481-y>
- Menéndez V., Arbesú R., Somer M., Revilla A., Fernández H. 2011a. From spore to sporophyte: how to proceed *in vitro*. In: *Working with Ferns: Issues and Applications*. Eds H. Fernández, A. Kumar, A. Revilla. New York. Dordrecht; Heidelberg; London: Springer, pp. 97–110.
- Menéndez V., Abul Y., Bohanec B., Lafont F., Fernández H. 2011b. The effect of exogenous and endogenous phytohormones on the *in vitro* development of gametophyte and sporophyte in *Asplenium nidus* L. *Acta Physiologiae Plantarum*, 33: 2493–2500. <https://doi.org/10.1007/s11738-011-0794-9>
- Naramoto S. 2017. Polar transport in plants mediated by membrane transporters: focus on mechanisms of polar auxin transport. *Current Opinion in Plant Biology*, 40: 8–14. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2017.06.012>
- Radojicic A., Li X., Zhang Y. 2018. Salicylic acid: A double-edged sword for programmed cell death in plants. *Frontiers in Plant Science*, 9, Article 1133. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01133>
- Raghavan V. 1989. *Developmental biology of fern gametophytes*. Cambridge: Cambridge University Press, 361 pp.
- Romanenko K.O., Babenko L.M., Vasheka O.V., Romanenko P.O., Kosakivska I.V. 2018. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, 11: 96–105. [Романенко К.О., Бабенко Л.М., Вашека О.В., Романенко П.О., Косаківська І.В. 2018. Фітогормональна регуляція морфогенезу гаметофіта *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott в культурі *in vitro*. *Доповіді Національної Академії наук України*, 11: 96–105]. <https://doi.org/10.15407/dopovidi2018.11.096>
- Sah S.K., Reddy K.R., Li J. 2016. Abscisic acid and abiotic stress tolerance in crop plants. *Frontiers in Plant Science*, 7: 1–26. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00571>
- Schaller G.E., Street I.H., Kieber J.J. 2014. Cytokinin and the cell cycle. *Current Opinion in Plant Biology*, 21: 7–15. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2014.05.015>
- Sheffield E. 2008. Alternation of generations. In: *Biology and evolution of ferns and lycophytes*. Ed. T.A. Ranker, C.H. Haufler. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 49–74. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp194>
- Tanaka J., Yano K., Aya K., Hirano K., Takehara S., Koketsu E., Ordonio R.L., Park S.H., Nakajima M., Ueguchi-Tanaka M., Matsuoka M. 2014. Antheridiogen determines sex in ferns via a spatiotemporally split gibberellin synthesis pathway. *Science*, 346(6208): 469–473. <https://doi.org/10.1126/science.1259923>
- Vedenicheva N.P., Kosakivska I.V. 2017. *Cytokinins as regulators of plant ontogenesis under different growth conditions*. Kyiv: Nash Format, 200 pp. [Веденичова Н.П., Косаківська І.В. 2017. *Цитокініни як регулятори онтогенезу рослин за різних умов зростання*. Київ: Наш формат, 200 с.].
- Vedenicheva N.P., Kosakivska I.V. 2018. Endogenous cytokinins dynamics during development of sporophytes of perennial ferns *Dryopteris filix-mas* and *Polystichum aculeatum* (Dryopteridaceae). *Ukrainian Botanical Journal*, 75(4): 384–391. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.04.384>
- Vasyuk V.A., Kosakivska I.V. 2015. *Ukrainian Botanical Journal*, 72(1): 65–73. [Васюк В.А., Косаківська І.В. 2015. Гібереліни папоротей: участь у регу-

- ляції фізіологічних процесів. *Український ботанічний журнал*, 72(1): 65–73]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj72.01.065>
- Voytenko L.V., Kosakivska I.V. 2016. *The bulletin of the Kharkiv national agricultural university of V.V. Dokuchaeva*, 1(37): 27–41. [Войтенко Л.В., Косаківська І.В. 2016. Поліфункціональний фітогормон абсцизова кислота. *Вісник Харківського національного аграрного університету*, 1(37): 27–41].
- Warne T.R., Hickok L.G. 1991. Control of sexual development in gametophytes of *Ceratopteris richardii*: antherid-
iogen and abscisic acid. *Botanical Gazette (Chicago)*, 152: 148–153.
- Wells D.M., Laplaze L., Bennett M.J., Vernoux T. 2013. Biosensors for phytohormone quantification: challenges, solutions, and opportunities. *Trends in Plant Sciences*, 18(5): 244–249. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.12.005>
- Zia M., Riaz-ur-Rehman, Chaudhary M.F. 2007. Hormonal regulation for callogenesis and organogenesis of *Artemisia absinthium* L. *African Journal Biotechnology*, 6(16): 1874–1878.

Рекомендує до друку О.К. Золотарьова



**Світовий знавець *Cruciferae* / *Brassicaceae*
(до 80-річного ювілею Ісана Аль-Шехбаза)
The world expert in *Cruciferae* / *Brassicaceae*
(the 80th anniversary of Ihsan Al-Shehbaz)**



Ісан Аль-Шехбаз у робочому кабінеті (Міссурійський ботанічний сад, м. Сент-Луїс, США, 2012 р.)

Серед зарубіжних колег, які мають тісні творчі зв'язки з українськими ботаніками, варто згадати видатного американського систематика рослин Ісана Алі Аль-Шехбаза, який 1 липня 2019 року святкує свій 80-річний ювілей.

Ісан (Іхсан) Алі Аль-Шехбаз (Ihsan Ali Al-Shehbaz) народився у 1939 р. у м. Басра, що на півдні Іраку. Вищу освіту він здобував у Багдадському університеті, де в 1962 р. отримав диплом бакалавра-біолога (B. S. Biology) та був відзначений урядом Іраку як один з найкращих студентів. По закінченні навчання Ісан Аль-Шехбаз з 1962 по 1966 рр. працював викладачем у Багдадському університеті. Подальшу освіту він продовжив у Гарвардському університеті (м. Кембридж біля Бостона, штат Массачусетс, США), отримавши у 1968 та 1969 рр. два гранти Національного наукового фонду США (National Science Foundation, NSF) для виконання дисертаційної роботи, що приблизно відповідає статусу аспіранта у вітчизняних реаліях. Паралельно з цим у 1968–1970 рр. він брав участь

у викладанні для студентів університету (Teaching Fellow, аспірант-викладач). Вже у 1969 р. Ісан отримав наступний освітній ступінь магістра (M. S. Biology), працюючи під керівництвом визначного знавця хрестоцвітних і організатора науки, професора Ріда К. Роллінса (Reed C. Rollins), а по закінченні аспірантури у 1973 р. під керівництвом професора Керола Е. Вуда (Carroll E. Wood, Jr.) захистив дисертацію з систематики рослин на здобуття наукового ступеня доктора філософії (Ph.D. Biology). Науковий здобуток молодого вченого у 1974 р. був відзначений премією імені Джесса М. Грінмена (Jesse M. Greenman Award), яка призначається Міссурійським ботанічним садом за кращу наукову публікацію у галузі систематики рослин за матеріалами захищеної дисертації. Саме ці роки, проведені у США у славетному Гарвардському університеті та його гербарії, стали першими сходінками до світового визнання вченого, саме тут він пройшов школу практичної систематики рослин і пізнав смак класичної науки. Працюючи пліч-о-пліч з визначними науковцями того часу, він отримав неоціненний досвід ведення наукового пошуку, спілкування з колегами і любові до професії, які й сформували непересічну особистість цього дослідника.

Після повернення на батьківщину Ісан Аль-Шехбаз з 1973 по 1978 рр. обіймав посади доцента (Assistant Professor) Багдадського університету та куратора Гербарію (BUH) цієї установи. Згодом вчений переїжджає до м. Сулейманія (Сулемані), що розташоване у провінції Курдистан на сході Іраку. Тут він упродовж 1978–1981 рр. обіймав посаду доцента (Associate Professor) місцевого університету (University of Sulaimani) та очолював Гербарій (SUFA) цього навчального закладу. Основну увагу в дослідженнях цього періоду вчений приділяє питанням систематики та каріології

низки родів, у тому числі, *Aegilops* L. (*Poaceae*), *Caulanthus* S. Wats., *Streptanthus* Nutt., *Thelypodium* Endl. (*Brassicaceae*) та інших представників родин *Brassicaceae*, *Fabaceae*, *Poaceae* флори Іраку та інших територій.

У цей самий час відбуваються драматичні військово-політичні зміни як в Іраку, так і в регіоні в цілому. Політичне напруження на Близькому Сході виливається в збройний конфлікт між Іраном та Іраком, який розпочався восени 1980 р. В м. Сулейманії війна відчувалася особливо гостро, оскільки воно розташовано неподалік іранського кордону і потрапило до зони північної ділянки фронту; були обмежені громадянські свободи, почалися арешти, а тому, через нестерпні умови життя і постійні загрози вже у 1981–1982 рр. багато жителів міста залишили Ірак та емігрували до інших країн Сходу, Європи та США. Серед цих вигнанців опинився і молодий професор Ісан Аль-Шехбаз. Без сумніву, на це рішення також вплинули його відданість науці, бажання продовжувати таксономічні та флористичні дослідження на світовому рівні.

Після місяців непевності у 1982 р. він отримав можливість повернутися до США, тепер вже як стажер-дослідник, "постдок" (Postdoctoral Fellow) Арнольдівського Арборетуму Гарвардського університету (The Arnold Arboretum of Harvard University). Тож наступні три роки Ісан Аль-Шехбаз під керівництвом доктора Стівена О'Кейна (Stephen O'Kane) розпочинає детальне дослідження американських представників родини *Brassicaceae*, описує новий рід *Rollinsia* Al-Shehbaz з Мексики на честь свого вчителя Ріда Роллінса та узагальнює і публікує накопичені матеріали з систематики улюбленої родини, що переважно стосувалися флори Іраку зокрема та Близького Сходу загалом. По закінченні терміну стажування у 1985 р. дослідник продовжив ще п'ять років працювати в арборетумі, але вже як його науковий співробітник, акцентуючи увагу на вивченні представників *Brassicaceae* флори США.

У 1990 році Ісан Аль-Шехбаз переїздить до м. Сент-Луїс (штат Міссурі), перейшовши до Міссурійського ботанічного саду, де дослідник працює і дотепер. За майже 30 років, відданих ним цій установі, вчений пройшов шлях до старшого куратора (Senior Curator) та керівника відділу азійської ботаніки (Department of Asian Botany).



Ісан Аль-Шехбаз біля Міссурійського ботанічного саду, м. Сент-Луїс, США, 2012 р.

У ті часи основним завданням цього відділу було створення англomовного багатотомного видання "Флора Китаю" (*Flora of China*) на основі оригінального китайського видання. Проте, більшість флористико-таксономічних обробок були докорінним чином перероблені та доповнені, тому англomовне видання є цілком самостійною серією публікацій. Головними редакторами серії стали визначні вчені та організатори науки: від США – президент Міссурійського ботанічного саду академік НАН США Пітер Г. Рейвен (Peter H. Raven) та від КНР – академік Китайської академії наук Ву (У) Жен-ї (Wu Zhengyi). До проекту були залучені численні китайські, американські, європейські та інші науковці (понад 470 осіб), загалом з понад 30 країн світу, серед яких є і Україна: С.М. Зиман є співавтором обробки роду *Anemone* L. з родини *Ranunculaceae*, а С.Л. Мосякін – співавтором опрацювань родини *Chenopodiaceae* та роду



На схилах Дніпра. Ісан Аль-Шехбаз під час візиту до Києва (лютий, 2017 р.)

Rumex L. з родини *Polygonaceae*. Зрозуміло, що роль координатора широкомасштабного міжнародного проекту, що дісталася Ісану Аль-Шехбазу, була надзвичайно важливою. Проект "Флора Китаю" розпочався у 1988 році, перший друкований том вийшов у 1994 р., а до 2013 р. вже було видано 22 томи з текстами та 22 окремі томи ілюстрацій. Електронні версії усіх текстових томів вільно доступні на сайті *eFloras.org*.

Крім величезної роботи за цим проектом, вчений не полишав ґрунтовних досліджень родини *Brassicaceae*, провів сотні днів в експедиціях та дослідив тисячі й тисячі зразків представників цієї родини по всьому світу (як у природі, так і провідних світових гербаріях), ставши беззаперечним авторитетом в систематиці, філогенії та географії цієї цікавої і важливої групи рослин.

Долучився Ісан і до підготовки обробки родини *Brassicaceae* для проекту "Флора Північної Америки" (*Flora of North America north of Mexico*,

FNA). Результатом цієї роботи стала публікація у 2010 році сьомого тому *Flora of North America*, де опрацювання родини охоплює понад 500 (з 224 по 746) сторінок великого формату. У цій публікації Аль-Шехбаз є автором як загальної обробки родини *Brassicaceae* з ключами для визначення груп і родів (причому ключі розроблені окремо для рослин у стадіях цвітіння та плодоношення!), так і більшості обробок надродових груп і родів.

Одночасно з працею в Міссурійському ботанічному саду Ісан Аль-Шехбаз не полишив педагогічної роботи в Університеті Міссурі у Сент-Луїсі (University of Missouri – St. Louis – UMSL), де, починаючи з 1991 р., викладає курси загальної та еволюційної біології, поглиблені курси систематики рослин, а також генетики, цитології, економічної ботаніки тощо. Дотепер він відіграє активну роль у збереженні біологічного різноманіття. Поза тим Ісан Аль-Шехбаз відомий багатьом ботанікам також як член редколегій таких

журналів, як *Plant Systematics and Evolution*, *Novon*, *Annals of the Missouri Botanical Garden*, а також як активний член Міжнародної асоціації систематиків рослин (International Association for Plant Taxonomy, IAPT) та Американського товариства систематиків рослин (American Society of Plant Taxonomists, ASPT).

Зараз науковий інтерес вченого пов'язаний з систематикою і філогенією *Brassicaceae*, з особливою увагою на представників цієї родини у флорах Гімалаїв, Азії загалом, а також Південної Америки. У майже 400 наукових працях автора запропоновано близько 1030 номенклатурних новацій, описано понад 100 нових видів. Визнаючи працю і авторитет Ісана Аль-Шехбаза, ботаніки різних країн світу вкарбували ім'я вченого у назвах таксонів рослин, як з родини *Brassicaceae* (наприклад, рід *Ihsanalshehbazia* Tahir Ali & Thines; монотипна триба *Shehbazieae* D.A. German з родом *Shehbazia* D.A. German і єдиним відомим видом *Shehbazia tibetica* (Maxim.) D.A. German), так й інших родин покритонасінних, наприклад, *Astragalus shehbazii* Zarre & Podlech (*Fabaceae*), *Bornmuellerantha alshehbaziana* Dönmez & Mutlu (*Scrophulariaceae*), *Centaurea shahbazii* Ranjbar & Negaresh (*Asteraceae*), *Silene shehbazii* S.A. Ahmad (*Caryophyllaceae*), тощо.

Залишаючись активним дослідником біорізноманіття, вчений продовжує власну "гонитву з часом, аби задокументувати сучасне розмаїття життя до того, як воно може бути

втрачене" ("a race with time to document what's there before it's gone"). Це показав і його візит до Києва у лютому 2017 р., коли менш ніж за два тижні роботи у Національному гербарії України (KW) ним були опрацьовані численні матеріали *Brassicaceae*, виділено близько 100 типових зразків представників родини в колекції М.С. Турчанінова, власноручно виконано низку наукових ілюстрацій видів до майбутніх статей.

Один з авторів цієї статті (Сергій Мосякін) має честь знати Ісана ще з 1990-х років, коли відбувалася активна співпраця за проектами "Флора Північної Америки" та "Флора Китаю". Як і багато відвідувачів Міссурійського ботанічного саду, він з вдячністю згадує зустрічі з Ісаном у затишному кабінеті на першому ярусі Леманівського корпусу, де гостинний господар в оточенні книг, гербарних зразків та портретів визначних ботаніків натхненно працює над новими публікаціями, пізнаючи світове різноманіття родини хрестоцвітних, яка містить багато важливих для людини видів.

Тож з нагоди ювілею українські ботаніки вітають поважного колегу і зичать йому міцного здоров'я, плідних, довгих і щасливих років, які б послужили для розвитку і процвітання ботанічної науки та збереження довкілля. І ми сподіваємося, що справдяться слова ювіляра про надії на мирний світ та життя у гармонії ("a peaceful world, to live in harmony").

Наталія М. ШИЯН, Сергій Л. МОСЯКІН

ПЕДАГОГУ ТА ВЧЕНОМУ Людмилі Григорівні Любінській – 60



У травні 2019 р. виповнилося 60 років українському педагогу та вченій-ботаніку, організаторці науки та популяризаторці ботанічних знань, заслуженій діячці науки і техніки України, завідувачці кафедри біології та методики її викладання Кам'янець-Подільського національного університету імені Івана Огієнка, доктору біологічних наук, доценту Людмилі Григорівні Любінській. Вона – один із фундаторів природничого факультету вишу, наставник і вчитель для багатьох поколінь студентів-біологів, натхненниця пізнання рослинного світу та бережливого ставлення до довкілля. Її наукова діяльність пов'язана з дослідженням флори Поділля, вивченням заповідних територій, збереженням унікальних ландшафтів краю та популяцій рідкісних видів.

Л.Г. Любінська народилася 17 травня 1959 р. у старовинному мальовничому селі Боришківці Кам'янець-Подільського р-ну Хмельницької обл. Як згадує Людмила Григорівна (2011) "... на все життя залишилися в пам'яті барвисті боришківські товтри, мальовничі лісові галявини, пахучі пучки

трав у бабусиній хаті...".* Згодом територія села увійшла в межі Національного природного парку "Подільські Товтри", до створення та розбудови якого долучилася ювілярка та якому віддала багато років невтомної праці. Першими вихователями й вчителями Людмили Григорівни були дідусь з бабусею та батьки – Григорій Олександрович і Ніна Степанівна, які прищепили їй любов до природи, що й визначило її майбутній життєвий шлях природодослідника, природолюбця та природоохоронця. Невдовзі родина переїхала до міста Кам'янець-Подільського, з яким Людмила Григорівна назавжди пов'язала свою творчу діяльність.

З 1976 по 1981 рр. Людмила Григорівна навчалася в Уманському державному педагогічному інституті імені П.Г. Тичини. Студентське бурхливе життя – лекції, лабораторні заняття, польові та педагогічні практики, перші наукові конференції, участь у громадському житті, співпраця з Гельсінською спілкою заклали фундамент її подальшої наукової та громадської діяльності. Теплі спогади про цей час пов'язані з викладачами ботанічних дисциплін: к. б. н., доцентом Семеном Мартиновичем Гедзем, тодішнім завідувачем кафедри та к. б. н., доцентом Марією Дем'янівною Бутило, які й спрямували студентку Л. Любінську на подальші дослідження рослинного світу.

Трудову діяльність Л.Г. Любінська розпочала (1981–1984, 1987–1991) на посаді завідувача відділу флори Кам'янець-Подільського державного ботанічного саду, закладеного відомим вченим та педагогом, професором Н.Т. Гамораком, якого у 1930-ті роки було безпідставно репресовано. Там вона зацікавилася вивченням рідкісних видів рослин, посадковий матеріал яких привозила з різних куточків України та численних експедицій Поділлям, а згодом створила відповідну колекцію в ботанічному саду.

З 1984 по 1987 рр. Л.Г. Любінська навчалася в аспірантурі Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного АН УРСР (тепер Інститут ботаніки ім.

* Ботанік – у природі, еколог – у житті. До 30-річчя наукової та науково-педагогічної діяльності Людмили Григорівни Любінської. Біобібліографічний покажчик. Сер.: Постаті в освіті та науці. Вип. 17. Укл. В.С. Прокопчук, А.Б. Драбанич. Кам'янець-Подільський нац. ун-т ім. Івана Огієнка, 2011, 48 с.



Зліва направо: Я. Гузік (Інститут ботаніки ім. В. Шафера Польської АН), Л. Любінська, М. Шевера (Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України), П. Мейкок (Університет в Торонто, Міжнародна екологічна асоціація). Кам'янець-Подільський, 1996 р. Фото М. Рябого

М.Г. Холодного НАН України), де під керівництвом д. б. н., професора Бориса Володимировича Заверухи успішно захистила в 1990 р. кандидатську дисертацію на тему: "Аутофитосоціологія флори Каменецького Придністров'я и сохранение генофонда путем первичной интродукции". В цій роботі вона дослідила та встановила видовий склад судинних рослин регіону, зокрема виявила чотири нові види та понад 40 нових локалітетів рідкісних видів рослин для району дослідження, здійснила комплексний аналіз флори; вперше визначила ступінь загрози раритетних видів, дослідила життєвий стан популяцій, вивчила та визначила вікову структуру ценопопуляцій, насінневу продуктивність та життєвий цикл; уперше описала онтогенез *Pulsatilla grandis* Wender, *Lunaria rediviva* L., *Arum besserianum* Schott, *Allium podolicum* (Ach. & Graebn.) Błocki ex Racib., *A. obliquum* L., *Schivereckia podolica* (Besser) Andr. ex DC., в умовах культури випробувала 65 рідкісних видів. Втілюючи в життя ідеї свого вчителя Б.В. Заверухи, вона запропонувала нові об'єкти природно-заповідного фонду Поділля, зокрема, розробила рекомендації та ініціювала

створення двох ботанічних заказників місцевого значення: "Устянського" — для збереження єдиного в Україні місцезростання *Allium obliquum* та "Мукшанського" — для охорони рідкісних степових і кальцепетрофітних рослинних угруповань. Під час навчання в аспірантурі Людмила Григорівна разом із професором Д.М. Доброчаєвою та родиною Н.Т. Гаморака долучилася до реабілітації його імені та повернення в науку творчої спадщини.

Впродовж наступних років Л.Г. Любінська працює на посадах доцента кафедри екології та безпеки життєдіяльності Кам'янець-Подільського державного сільськогосподарського інституту (1991–1995), інспектора з охорони природи Дністровської регіональної інспекції Міністерства охорони природи та ядерної безпеки України (1995–1996). Водночас плідно займається дослідженням флори та заповіданням нових об'єктів в регіоні, які стали підґрунтям створення Національного природного парку "Подільські Товтри", який на сьогодні є найбільшим в Україні та другим за площею в Європі. В 1996 р. молоду вчену призначають заступником директора з наукової роботи парку. Це був новий етап її



Зліва направо: В. Комарницький, Л. Любінська, М. Шевера, В. Протопопова, І. Ковтун. Бакотський монастир, 2000. Фото М. Рябого

діяльності, коли задуми про збереження природи регіону почали втілюватися в життя, а талант організатора й природоохоронця розкрився сповна. Під керівництвом і за безпосередньої участі Людмили Григорівни колектив парку розробив концепцію його розвитку, "Проект організації території Національного природного парку "Подільські Товтри", охорони, відтворення та рекреаційного використання його природних комплексів і об'єктів", були розпочаті комплексні дослідження флори та фауни, здійснювалася реальна охорона біологічного різноманіття. Разом із працівниками відділу науки Людмила Григорівна ініціювала та науково обґрунтувала створення понад 30 територій природоохоронних об'єктів Хмельниччини, розробляла кадастр флори і фауни Хмельницької області, вела науково-організаційну та еколого-просвітницьку діяльність, започаткувала створення музею природи парку, сприяла формуванню лабораторії екомоніторингу, поповненню фонду бібліотеки, а також проведенню наукових конференцій різного рівня, впровадженню різноманітних проектів із залученням молоді до справи збереження природи краю.

Нині національний парк перетворився на знану науково-дослідну установу, в якій Людмила Григорівна визнана провідним фахівцем. Після переходу на науково-педагогічну роботу, вона

продовжує підтримувати співпрацю з НПП, залишаючись членом його науково-технічної ради.

З 2007 по 2010 рр. Л.Г. Любінська – докторантка Київського національного університету імені Тараса Шевченка, її науковим консультантом був д. б. н., професор В.А. Соломаха. В 2013 р. вона захистила докторську дисертацію на тему "Антропогенна трансформація рослинного покриву НПП "Подільські Товтри", охорона і відтворення". У цій роботі вперше проаналізовано біотопи парку та укладено їхню класифікаційну схему, здійснено інвентаризацію флори, виявлено її структуру і проведено комплексний аналіз. Автор встановила синтаксономію рослинності та проаналізувала біотопічні особливості раритетних рослинних угруповань; уперше виявила напрямки динамічних змін флори і рослинності парку, встановила та проаналізувала трансформаційні процеси рослинного покриву, визначила рівень його синантропізації; здійснила соціологічну оцінку флори і рослинності; для окремих рідкісних видів дослідила стан популяцій та онтоморфогенез, розробила менеджмент-плани, провела їхню економічну оцінку; уперше проаналізувала негативні чинники та здійснила оцінку загроз фіторізноманіттю; уперше дала оцінку природоохоронної репрезентативності парку, розробила критерії та здійснила зонування водно-болотних угідь міжнародного значення

як територіальної складової НПП; для НПП "Подільські Товтри" вперше запропонувала та науково обґрунтувала напрямки відтворення рослинного покриву та сценарії подальшого розвитку природоохоронного об'єкта для виконання його функції збереження біорізноманіття. Ці положення мають як наукове, так і практичне значення, сприяючи оптимізації природоохоронних заходів.

Загалом Л.Г. Любінська автор та співавтор понад 270 наукових праць та монографій: "Природні цінності НПП "Подільські Товтри" (1999), "Фіторізноманіття національних природних парків України" (2003), "Біорізноманіття Кам'янця-Подільського. Попередній критичний інвентаризаційний конспект рослин, грибів і тварин" (2004), "Заповідні перлини Хмельниччини" (2008), "Фітобіота національного природного парку "Подільські Товтри". Судинні рослини" (2009), "Червона книга України" (2009), "Управління водно-болотними угіддями Кам'янецького Придністров'я" (2011), "Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України. Ч. 2. Національні природні парки" (2012), "Водно-болотні угіддя Поділля" (2014), "Флора Поділля" (2018).

Важливим етапом у житті Л.Г. Любінської стала наукова робота в Кам'янець-Подільському державному педагогічному інституті (тепер Кам'янець-Подільський національний університет імені Івана Огієнка), де вона пройшла шлях від старшого викладача кафедри біології та географії (2002) до завідувача кафедри біології, географії та екології (2004–2006) й завідувача кафедри біології та методики її викладання. Талант педагога у повній мірі розкрився під час роботи Людмили Григорівни у вишу. Вона розробила та викладає загальні та спецкурси, серед них – "Ботаніка", "Біологія рослин", "Популяційна біологія", "Фітопатологія", "Флора і рослинність Подільського регіону", "Квітникарство", "Охорона природи та екологічний менеджмент", "Основи наукових досліджень", "Методика наукових досліджень" тощо, опублікувала низку посібників та методичних рекомендацій, серед яких найвизнані "Заповідна справа в Україні. Навчальний посібник" (2003), "Методичні рекомендації з проведення польової практики. Ч. 1. Збір рослин та виготовлення гербарію" (2005, 2011), "Основи наукознавства: навчальний посібник" (2011), "Методичні

рекомендації до проведення лабораторних занять із ботаніки (водорості)" (2016), "Методичні рекомендації до проведення лабораторних занять із мікології" (2016).

Людмила Григорівна є керівником наукової школи "Теоретико-практичні аспекти дослідження рослинного покриву Поділля та його антропоїчної трансформації", науково-дослідної лабораторії анатомії, морфології та фізіології живих організмів, була співорганізатором проведення науково-дослідних студентських експедицій "Товтри-97", "Збруч-98", "Бакота-2000", "Товтри-2007". Впродовж 2015–2017 рр. була експертом, членом секції наукової ради МОН України за фаховим напрямом № 9 "Охорона навколишнього середовища" та членом науково-методичної комісії № 2 з предметної освіти та спорту (014-5 "Середня освіта (Природознавство)" сектора вищої освіти Науково-методичної ради МОН України з написання стандартів для бакалаврів і магістрів, неодноразово була головою журі III етапу Всеукраїнської олімпіади з біології, членом журі обласного конкурсу МАН. Як експерт-консультант керує учнівськими науково-дослідними роботами, які систематично отримують призові місця на Всеукраїнських конкурсах.

Людмила Григорівна Любінська дбає й про наступне покоління молодих учених. Вона підготувала двох кандидатів наук, зараз керує науковою роботою ще п'яти аспірантів. Їй властиві такі риси, як професіоналізм та ерудованість, вона гармонійно поєднує фахове викладання навчального матеріалу з різноманітними цікавими фактами та історіями з життя, що покращує засвоєння знань, а часто й спонукає до подальшого пошуку відповідей на питання. За це їй вдячне не одне покоління студентів.

Л.Г. Любінська багато сил віддає громадській діяльності. Вона є членом Українського ботанічного товариства, певний час виконувала обов'язки голови його Кам'янець-Подільського відділення, з 1991 р. є головним ботаніком Хмельницької обл. та членом Міжнародної асоціації екологів університетів (з 2013 р.). У 1998 р. вона відродила та очолила недержавну громадську організацію "Товариство Подільських природодослідників та природолюбів".

За науково-педагогічну та громадську діяльність Л.Г. Любінська удостоєна державних відзнак: звання заслужений діяч науки і техніки України

(2017), "Відмінник освіти України" (2008), премії імені Петра Бучинського Хмельницької обласної адміністрації (1998), має Дипломи та Подяки Міністерства освіти і науки України, Міністерства екології та природних ресурсів України, Хмельницької обласної та Кам'янець-Подільської міської рад тощо.

За роки науково-педагогічної діяльності Л.Г. Любінська досягла визначних успіхів, її високо шанують як талановитого вченого, педагога, в якому поєднані неординарність, працелюбність, принциповість, доброта, чуйність і жіноча чарівність. Людмила Григорівна завжди доброзичлива та готова прийти на допомогу

кожному, хто її потребує. Вона повна творчих задумів і планів, черпає енергію у спілкуванні з природою, яка надихає її, дає душевні сили. І які б труднощі не траплялися на її шляху, разом з усіма досягненнями, перемогами, здобутками вона завжди залишається надзвичайною Людиною, Другом, Вчителем, Наставником, Колегою з відкритим серцем і ширими думками.

Гречно вітаємо вельмишановну Людмилу Григорівну зі славним ювілеєм та зичимо їй міцного здоров'я й душевного спокою, нових творчих здобутків на благо улюбленої ботаніки.

Мирослав В. ШЕВЕРА,
Віра В. ПРОТОПОПОВА, Ольга М. ОПТАСЮК

Український ботанічний журнал, т. 76, № 3, 2019. Національна академія наук України. Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного. Науковий журнал. Заснований у 1921 р. Виходить один раз на два місяці (українською, англійською та російською мовами). Головний редактор С.Л. Мосякін

Затверджено до друку вченою радою Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
(протокол № 8 від 25 червня 2019 року)

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*

Формат 84×108/16. Ум.-друк. арк. 9,0. Обл.-вид. арк. 11,5. Тираж 176 прим. Зам. №

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

Таблиця Е1. Ознаки будови епідерми пластинки листка таксонів триби *Bromeeae*, досліджені методом СЕМ
 Table E1. Characters of the leaf blade epidermis in taxa of tribe *Bromeeae*, studied by SEM

Таксон	Кіль							Редра абаксiальної поверхні							Редра адаксiальної поверхні						
	Довгі клітини	Скрем'янілі клітини			Склепінчасті клітини	Шипики	Трихоми	Довгі клітини	Скрем'янілі клітини			Склепінчасті клітини	Шипики	Трихоми	Довгі клітини	Скрем'янілі клітини			Склепінчасті клітини	Шипики	Трихоми
	Форма антиклинальних стінок	Форма антиклинальних стінок	Кількість ланцюжків	Форма клітин	Кількість ланцюжків	Кількість ланцюжків		Форма антиклинальних стінок	Форма антиклинальних стінок	Кількість ланцюжків	Форма клітин	Кількість ланцюжків	Кількість ланцюжків		Форма антиклинальних стінок	Форма антиклинальних стінок	Кількість ланцюжків	Форма клітин	Кількість ланцюжків	Кількість ланцюжків	
<i>Bromus tectorum</i> (<i>Anisantha tectorum</i>)	прямі	прямі, звивисті	14	прямокутна, еліптична, квадратна	поодинокі / 8	–/поодинокі	∞	прямі	прямі, звивисті	1–6	прямокутна, квадратна, поперечно-прямокутна	поодинокі / 1–3	–	∞	прямі	прямі, звивисті	1–3	прямокутна, квадратна, поперечно-поперечно-прямокутна	–	–	∞
<i>Bromus sterilis</i> (<i>Anisantha sterilis</i>)	прямі	прямі, звивисті	8–10	прямокутна, квадратна	–	–	∞	прямі	прямі, звивисті	3–7	прямокутна, квадратна	–	–	∞	прямі	прямі, звивисті	1–8	прямокутна	–	–	∞
<i>Bromus madritensis</i> (<i>Anisantha madritensis</i>)	прямі	прямі, звивисті	8–11	прямокутна, еліптична	поодинокі / –	–	∞	прямі	звивисті	1–7	прямокутна	поодинокі / –	–	∞	прямі	прямі, звивисті	1–6	прямокутна, квадратна	поодинокі / –	–	∞
<i>Bromus diandrus</i> (<i>Anisantha diandra</i>)	прямі	прямі, звивисті	6–18	еліптична	–	–	–/поодинокі	прямі	прямі, звивисті	1–6	прямокутна, квадратна	–	–	∞	прямі	прямі, звивисті	1–7	прямокутна, округла, напівокругла	–	–	∞
<i>Bromus squarrosus</i>	прямі	прямі, звивисті	7–8	прямокутна, еліптична	поодинокі / 3	–	поодинокі/∞	прямі	прямі, звивисті	2–8	прямокутна, квадратна	(0)1–2	–	∞	прямі	прямі, звивисті	1–4	прямокутна	–	поодинокі	∞
<i>Bromus squarrosus</i> var. <i>villosus</i>	звивисті	прямі	5–8	прямокутна, еліптична, квадратна, округла, поперечно-еліптична, ниркоподібна	4–7	–	поодинокі/∞	прямі, звивисті	прямі, звивисті	1–6	прямокутна, еліптична, квадратна, округла	1–4	– / поодинокі	∞	прямі	прямі, звивисті	1–5	прямокутна, еліптична	– / поодинокі / 1–2	– / 1 / поодинокі	∞
<i>Bromus japonicus</i>	прямі	прямі	6–8	прямокутна, еліптична, квадратна, напівокругла	поодинокі / 1–2	–	поодинокі	прямі, звивисті	прямі, звивисті	2–8	прямокутна, еліптична, квадратна	поодинокі / 4–5	– / поодинокі	∞	прямі	прямі, звивисті	1–5	прямокутна, еліптична, квадратна	поодинокі	–	∞
<i>Bromus japonicus</i> var. <i>velutinus</i>	прямі	прямі, звивисті	5–6	прямокутна	поодинокі / 2	–/поодинокі	поодинокі	прямі	прямі, звивисті	1–7	прямокутна	–	–	∞	прямі	прямі, звивисті	1–3	прямокутна	–	–	∞
<i>Bromus secalinus</i>	прямі, звивисті	прямі, звивисті	1–6	прямокутна, еліптична, квадратна	2–4	–	–	прямі, звивисті	прямі, звивисті	1–5	прямокутна, еліптична, квадратна, ниркоподібна	1–4	– / 1	поодинокі	прямі	звивисті	1–3	прямокутна, ниркоподібна	– / поодинокі	– / 1	∞
<i>Bromus arvensis</i>	прямі	звивисті	7	прямокутна, еліптична, квадратна, округла	– / поодинокі	поодинокі	поодинокі	прямі, звивисті	прямі, звивисті	2–7	прямокутна, еліптична, квадратна, округла	– / 1	1–2	∞	прямі	прямі, звивисті	1–4	прямокутна, квадратна	– / поодинокі / 1	– / 1 / поодинокі	∞
<i>Bromus hordeaceus</i>	прямі	прямі, звивисті	6–8	прямокутна, еліптична	поодинокі / 6	–	поодинокі	прямі, звивисті	прямі, звивисті	1–6	прямокутна, еліптична, квадратна, поперечно-прямокутна	–	–	∞	прямі	прямі, звивисті	1–6	прямокутна	–	–	∞
<i>Bromus commutatus</i>	прямі, звивисті	прямі, звивисті	6–8	прямокутна, еліптична, квадратна	поодинокі / 2–8	–	поодинокі	прямі	прямі, звивисті	2–6	прямокутна, еліптична, квадратна	– / 1–3	–	∞	прямі	прямі, звивисті	1–3	прямокутна	– / 1 / поодинокі	– / 1–4	∞
<i>Bromus scoparius</i>	прямі	прямі, звивисті	6–8	прямокутна, еліптична, квадратна	–	–	–	прямі	звивисті	1–5	прямокутна, еліптична, квадратна	–	–	–	прямі	прямі, звивисті	1–5	прямокутна, квадратна, округла, напівокругла, поперечно-прямокутна	–	1–2	– / поодинокі
<i>Bromus erectus</i> (<i>Bromopsis erecta</i>)	звивисті	прямі, звивисті	12–14	прямокутна, еліптична, округла, ниркоподібна	–	– / поодинокі	–	прямі, звивисті	прямі, звивисті	3–8	прямокутна, еліптична, округла, поперечно-прямокутна	–	поодинокі / 1–2	– / поодинокі	прямі	прямі, звивисті	1–9	прямокутна, еліптична	–	– / поодинокі / 1–3	– / поодинокі
<i>Bromus inermis</i> (<i>Bromopsis inermis</i>)	прямі, звивисті	прямі	6–8	напівокругла, округла, еліптична	8–10	– / поодинокі	–	звивисті	прямі, звивисті	1–7	напівокругла, еліптична, округла, квадратна	1–9	поодинокі / 1–2	–	прямі, звивисті	прямі, звивисті	1–7	напівокругла, еліптична, округла, прямокутна	2–7	– / 2–4	–
<i>Bromus benekenii</i> (<i>Bromopsis benekenii</i>)	прямі	прямі	4–6	прямокутна, квадратна	–	2–6	– / поодинокі	прямі	прямі, звивисті	1–6	прямокутна, квадратна	–	1–4	– / поодинокі	прямі, звивисті	прямі, звивисті	1–10	прямокутна	–	1–10	– / поодинокі
<i>Bromus ramosus</i> (<i>Bromopsis ramosa</i>)	прямі	прямі	до 10	прямокутна, квадратна	–	1–10	– / поодинокі	прямі	прямі	1–10	прямокутна, квадратна	–	1–10	– / поодинокі	прямі	прямі, звивисті	1–10	прямокутна, квадратна	–	1–10	поодинокі
<i>Bromus riparius</i> (<i>Bromopsis riparia</i>) (з опушеними листками з генеративних пагонів)	звивисті	прямі	поодинокі	прямокутна, поперечно-прямокутна, ниркоподібна	8–10	–	– / поодинокі	звивисті	прямі	поодинокі	ниркоподібна, квадратна, поперечно-прямокутна, округла, поперечно-еліптична	2–9	–	поодинокі / ∞	прямі	прямі, звивисті	поодинокі / 1–4	квадратна, прямокутна, ниркоподібна, поперечно-прямокутна	0–6	–	∞
<i>Bromus riparius</i> (з опушеними листками з вегетативних пагонів)	прямі, звивисті	прямі	поодинокі	ниркоподібна, поперечно-прямокутна	6	–	поодинокі	прямі, звивисті	прямі	поодинокі	поперечно-прямокутна, ниркоподібна, прямокутна	2–12	–	поодинокі / ∞	прямі, звивисті	прямі	поодинокі	ниркоподібна, поперечно-прямокутна, квадратна, прямокутна	1–12	–	∞
<i>Bromus riparius</i> (з голими листками з генеративних пагонів)	звивисті	прямі	поодинокі / 4–8	прямокутна, поперечно-еліптична, ниркоподібна	4–6	–	–	звивисті	прямі	поодинокі / 2–7	ниркоподібна, поперечно-еліптична, поперечно-прямокутна, напівокругла, еліптична, округла	3–8	–	– / поодинокі	прямі, звивисті	прямі, звивисті	поодинокі / 1–6	квадратна, прямокутна, ниркоподібна, напівокругла, поперечно-прямокутна	2–5	–	поодинокі / ∞
<i>Bromus riparius</i> (з голими листками з вегетативних пагонів)	звивисті	прямі	поодинокі / 4–5	напівокругла, еліптична	6–8	–	– / поодинокі	звивисті	прямі	поодинокі	поперечно-прямокутна, поперечно-еліптична	2–8	–	– / поодинокі	прямі, звивисті	прямі, звивисті	поодинокі	квадратна, прямокутна, ниркоподібна, напівокругла	1–6	–	∞
" <i>Bromopsis</i> × <i>taurica</i> "	звивисті	прямі	6–8	поперечно-прямокутна, округла, напівокругла	6–8	–	–	звивисті	прямі	поодинокі	квадратна, поперечно-прямокутна, округла, напівокругла, ниркоподібна	1–6	–	– / поодинокі	прямі, звивисті	прямі	поодинокі / 1–3	напівокругла, прямокутна, поперечно-еліптична, поперечно-прямокутна	(0) 1–4	–	∞
<i>Bromus cappadocicus</i> (<i>Bromopsis cappadocica</i>) (з опушеними листками з генеративних пагонів)	прямі, звивисті	прямі	поодинокі	поперечно-еліптична, ниркоподібна, напівокругла	поодинокі	–	–	прямі, звивисті	прямі, звивисті	поодинокі	ниркоподібна, квадратна, еліптична, прямокутна, округла	2–12	–	∞	прямі, звивисті	прямі, звивисті	(0) 2–6	квадратна, ниркоподібна, поперечно-прямокутна, еліптична, округла	– / (0) 2–6	–	∞
<i>Bromus cappadocicus</i> (з опушеними листками з вегетативних пагонів)	звивисті	прямі	поодинокі	ниркоподібна	11–15	–	поодинокі	прямі, звивисті	прямі, звивисті	поодинокі	ниркоподібна, округла	5–14	–	∞	прямі, звивисті	прямі, звивисті	(0) 2–5	ниркоподібна, округла, квадратна, прямокутна	2–5	–	∞
<i>Bromus cappadocicus</i> (з голими листками з генеративних пагонів)	звивисті	прямі	поодинокі	ниркоподібна	13–18	–	–	прямі, звивисті	прямі, звивисті	поодинокі	округла, ниркоподібна	поодинокі / 5–11	–	поодинокі	прямі, звивисті	прямі, звивисті	поодинокі / 2–6	ниркоподібна, округла, квадратна, прямокутна	поодинокі / 1–3	– / поодинокі	∞
<i>Bromus cappadocicus</i> (з голими листками з вегетативних пагонів)	прямі, звивисті	прямі	поодинокі	еліптична, ниркоподібна	2–12	–	поодинокі	прямі, звивисті	прямі, звивисті	поодинокі	ниркоподібна, квадратна, поперечно-еліптична, поперечно-прямокутна, округла	2–12	поодинокі	поодинокі	прямі, звивисті	прямі, звивисті	поодинокі / 2–6	квадратна, ниркоподібна, прямокутна	(0)1–3	–	∞
<i>Bromus carinatus</i> (<i>Ceratochloa carinata</i>)	прямі	прямі, звивисті	поодинокі / 8	прямокутна, еліптична	–	поодинокі / 2–3	–	прямі	прямі, звивисті	1–4	прямокутна	–	1–4	–	прямі	прямі, звивисті	1–6	прямокутна	–	1–3	–
<i>Bromus catharticus</i> (<i>Ceratochloa cathartica</i>)	прямі	прямі, звивисті	6	прямокутна, квадратна	–	6	–	прямі, звивисті	прямі, звивисті	1–6	прямокутна	–	1–3	поодинокі	прямі	звивисті	1–5	прямокутна	–	1–5	поодинокі

