

ISSN 2415-8860 (online)
ISSN 0372-4123 (print)

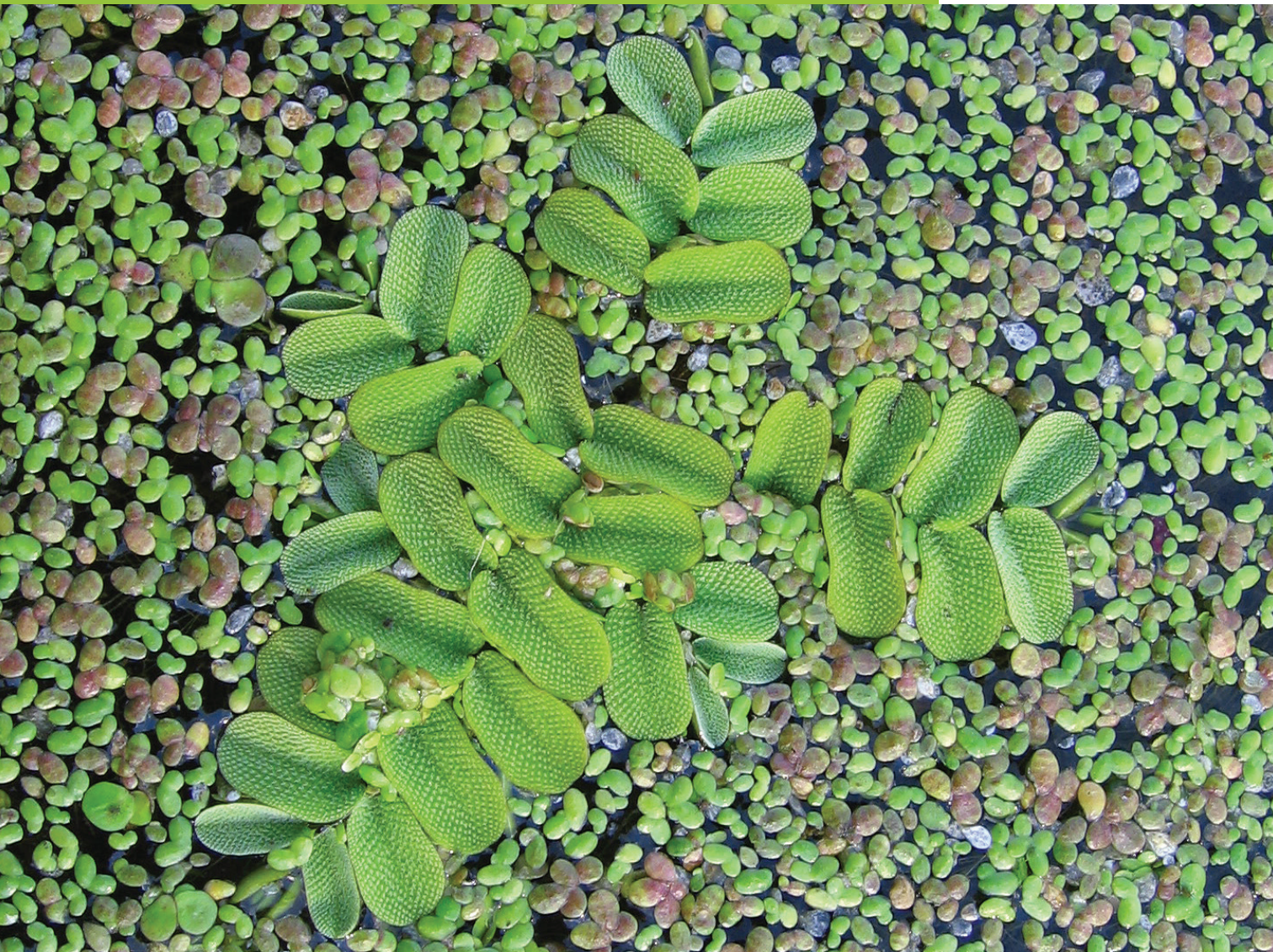


UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL

An international journal for botany & mycology

УКРАЇНСЬКИЙ БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ

2020 • 77 • 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, Біотехнологія, фізіологія, біохімія, Клітинна та молекулярна біологія, 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 and Conservation, Red Data Book of Ukraine, Floristic Records, Mycological Records, Structural Botany, Biotechnology, Physiology and 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

Соломон П. ВАССЕР, Філіп ВЕРЛООВ (Бельгія),
Василь П. ГЕЛЮТА, Зігматас ГУДЖИНСКАС (Литва),
Яків П. ДІДУХ, Дмитро В. ДУБИНА,
Олена К. ЗОЛОТАРЬОВА, Сергій Я. КОНДРАТЮК,
Слізавета 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,
Наталія М. ШИЯН, Богдан ЯЦКОВЯК (Польща)
Відповідальний секретар Марія Д. АЛЕЙНІКОВА

EDITORIAL BOARD

Editor-in-Chief – Sergei L. MOSYAKIN

Associate Editors – Ganna V. BOIKO
Vera P. HAYOVA

Ilyia I. CHORNEY, Yakiv P. DIDUKH, Dmytro V. DUBYNA,
Mykola M. FEDORONCHUK,
Zigmantas GUDŽINSKAS (Lithuania), Vasyly P. HELUTA,
Bogdan JACKOWIAK (Poland), Olexander E. KHODOSOVTSSEV,
Sergey Y. KONDRATYUK, Elizabeth L. KORDYUM,
Iryna A. KOROTCHENKO, Iryna V. KOSAKIVSKA,
Karol MARHOLD (Slovakia), Eviatar NEVO (Israel),
Victor I. PARFENOV (Belarus), Peter RAVEN (USA),
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: *Salvinia natans* (L.) All.

Фото © Ганна Бойко

Front page: *Salvinia natans* (L.) All.

Photo © by Ganna Boiko

✉ 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 2020 • 77 • 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

- Шиян Н.М. *Asparagus litoralis* Steven (*Asparagaceae*): таксономічний огляд та нова комбінація127
Протопопова В.В., Тимченко І.А., Шевера М.В., Рифф Л.Е. Типіфікація *Orchis* × *pseudoparviflora* (*Orchidaceae*)136

Геоботаніка, екологія, охорона рослинного світу

- Дідух Я.П., Кучер О.О., Зав'ялова Л.В. Фенологічна реакція рослин на екстремальний термічний режим осінне-зимового періоду 2019 року в Україні143
Розенбліт Ю.В. Екомери заплави Дністровського каньйону156

Червона книга України

- Безсмертна О.О., Гелюта В.П., Данилик І.М., Казарінова Г.О., Орлов О.О., Янюк М.А., Бабицький А.І., Коротченко І.А. Поширення в Україні папороті *Salvinia natans* (*Salviniaceae, Polypodiopsida*), включеної до Червоної книги України173
Леонтьєв Д.В., Яцюк І.І., Кочергіна А.В. Включення міксоміцетів до Червоної книги України: доцільність, критерії відбору та рекомендовані види189

Мікологічні знахідки

- Джаган В.В., Щербакова Ю.В., Снєжик А.І. Нова знахідка рідкісного гриба *Peziza saniosa* (*Pezizales, Ascomycota*) в Україні204

Структурна ботаніка

- Скрипець Х.І. Одінцова А.В. Морфогенез плодів *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* (*Iridaceae*)210

Клітинна та молекулярна біологія

- Шевченко Г.В. Мікротрубочки цитоскелету у формуванні індукованої аеренхіми адвентивних коренів *Zea mays* (*Poaceae*)225

Ювілейні дати

- Віталію Михайловичу Вірченку – 60.232

CONTENTS

Plant Taxonomy, Geography and Floristics

- Shiyan N.M. *Asparagus litoralis* Steven (*Asparagaceae*): a taxonomic overview and new combination 127
Protopopova V.V., Tymchenko I.A., Shevera M.V., Ryff L.E. Typification of the name *Orchis* × *pseudoparviflora* (*Orchidaceae*) . . 136

Vegetation Science, Ecology, Conservation

- Didukh Ya.P., Kucher O.O., Zavialova L.V. Phenological reaction of vascular plants to the extreme thermal regime in autumn–winter of 2019 in Ukraine 143
Rozenblit Yu.V. Ecomers of the Dnister Canyon floodplain 156

Red Data Book of Ukraine

- Bezsmertna O.O., Heluta V.P., Danylyk I.M., Orlov O.O., Kazarinova H.O., Janyuk M.A., Babytskiy A.I., Korotchenko I.A. Distribution of *Salvinia natans* (*Salviniaceae, Polypodiopsida*), a fern listed in the *Red Data Book of Ukraine*, within the country 173
Leontyev D.V., Yatsiuk I.I., Kochergina A.V. Inclusion of myxomycetes in the *Red Data Book of Ukraine*: feasibility, selection criteria and recommended species 189

Mycological Records

- Dzhagan V.V., Shcherbakova Yu.V., Sniezhyk A.I. A new record of the rare fungus *Peziza saniosa* (*Pezizales, Ascomycota*) in Ukraine 204

Structural Botany

- Skrypec K., Odintsova A. Morphogenesis of fruits in *Gladiolus imbricatus* and *Iris sibirica* (*Iridaceae*) 210

Cell Biology and Molecular Biology

- Shevchenko G.V. Involvement of cytoskeleton microtubules in the formation of induced aerenchyma in adventitious roots of *Zea mays* (*Poaceae*) 225

Anniversary Dates

- Vitaliy Mykhailovych Virchenko (on the 60th anniversary of his birthday) 232



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.03.127>

Asparagus litoralis Steven (*Asparagaceae*): таксономічний огляд та нова комбінація

Наталія М. ШИЯН

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

Shiyan N.M. 2020. *Asparagus litoralis* Steven (*Asparagaceae*): a taxonomic overview and new combination. *Ukrainian Botanical Journal*, 77(3): 127–135.

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Science of Ukraine
2 Tereschenkivska Str., Kyiv 01004, Ukraine

Abstract. *Asparagus litoralis* Steven (*Asparagaceae*) was described by Ch. Steven based on a male specimen of a plant that the researcher collected on the Black Sea coast near the town of Sudak (Crimea). At present this species is included in the *IUCN Red List* with the DD (Data Deficient) category. It was first included in the *Red Data Book of Ukraine* (RDBU, second edition) in 1996, but in the third edition of RDBU (2009) it was excluded from the list of protected species due to its uncertain taxonomic status. To address the issue of the taxonomic status of this species, the history of discovery and taxonomic studies of *A. litoralis* is investigated, and available literature, field and herbarium data on that taxon are analyzed and summarized. The article contains the results of comparative analysis of *A. litoralis* and morphologically similar species: *A. officinalis* L. and *A. maritimus* (L.) Mill. (= *A. scaber* Brign.). As a result, it is confirmed that *A. litoralis* is most probably a young littoral race of the *A. officinalis* species aggregate that was formed within the coastal zone of the Crimea, while morphological similarity of our taxon with *A. maritimus* is caused by similar ecological conditions in habitats of both species. Based on studies of herbarium specimens and digital images of specimens from several herbaria (H, KW, KWHA, LE, MSUD, MW, YALT, etc.), a preliminary distribution map of *A. litoralis* is presented. It shows that representatives of this endemic group of plants rarely occur in the coastal strip along the southern coast of Crimea from Sevastopol to the Kerch Peninsula. The data obtained for these taxa provide reasons for considering this littoral race as a subspecies of *A. officinalis* s. l. and to propose a new nomenclatural combination: *A. officinalis* L. subsp. *litoralis* (Steven) Shiyan, comb. nov. Examination of original material revealed that there are two herbarium specimens that were simultaneously considered to be the type of *A. litoralis*. Therefore, the lectotype of this taxon name is designated here: the specimen H1316770 from Steven's memorial collection at the Herbarium of the University of Helsinki (Finland).

Keywords: *Asparagus*, distribution, lectotype, new combination, subspecies

Submitted 24 January 2020. Published 30 June 2020

Шиян Н.М. 2020. *Asparagus litoralis* Steven (*Asparagaceae*): таксономічний огляд та нова комбінація. *Український ботанічний журнал*, 77(3): 127–135.

Реферат. *Asparagus litoralis* Steven був описаний Х. Стевенем за чоловічим екземпляром рослини, яку дослідник зібрав в Криму на морському узбережжі поблизу м. Судак. Зараз вид входить до Червоного списку МСОП (IUCN Red List) з категорією DD (Data Deficient). На сторінки "Червоної книги України. Рослинний світ" (друге видання) він вперше потрапив у 1996 р., але вже в наступному третьому виданні (2009) був виключений з переліку видів, що охороняються, через невизначеність його таксономічного статусу. Для з'ясування питання таксономічного статусу цього таксона було досліджено історію його знахідки та вивчення, зібрано доступні літературні, польові, гербарні дані щодо нього. Стаття містить результати порівняльного аналізу *A. litoralis* з морфологічно близькими видами *A. officinalis* L. та *A. maritimus* (L.) Mill. (= *A. scaber* Brign.). У результаті підтверджено думку про те, що *A. litoralis*, найімовірніше, є молодією літоральною расою *A. officinalis* s. l., що утворилася в межах Криму, в той час як її морфологічна подібність до *A. maritimus* (= *A. scaber*) викликана схожими екологічними умовами, в яких ростуть обидва види. На основі вивчення зразків та їхніх цифрових зображень з низки гербарних колекцій (H, KW, KWHA, LE, MSUD, MW, YALT та ін.) представлено попередню карту поширення *A. litoralis*, з якої видно, що представники цієї ендемічної групи рослин зрідка трапляються в прибережній смузі вздовж південного узбережжя Криму від Севастополя до Керченського півострова. Отримані дані щодо цього таксона стали підставою розглядати цю расу *A. officinalis* s. l. як підвид та запропонувати для неї нову номенклатурну комбінацію: *Asparagus officinalis* L. subsp. *litoralis* (Steven) Shiyan, comb. nov. Вивчення типових матеріалів показало, що наразі існує два зразки, які одночасно вважалися типом *A. litoralis*. Тому була проведена типіфікація назви, в результаті чого її лектотипом тут обрано зразок H1316770 з меморіальної колекції Х. Стевена з колекції Гельсінського університету (Фінляндія).

Ключові слова: *Asparagus*, лектотип, нова комбінація, підвид, поширення

© 2020 N.M. Shiyan. 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

Asparagus litoralis Steven (холодок прибережний) входить до переліку видів Червоного списку МСОП (IUCN Red List) з категорією DD ("data deficient") (Kell, Melnyk, 2011). В Україні *A. litoralis*, як реліктовий вид з диз'юнктивним ареалом, вперше потрапив на сторінки "Червоної книги України. Рослинний світ" у 1996 р. зі статусом охорони II (вразливий) (Novosad, 1996), але вже в наступному виданні був виключений з таксономічних причин (Chervona..., 2009).

Невизначеність таксономічного положення *A. litoralis* є відображенням такої самої невизначеності у питаннях підвидових таксонів у систематиці *Asparagus* в цілому. Оприлюднені фрагменти системи цього роду для менших або більших територій світу (Wulff, 1930; Pjin, 1935; Jessop, 1966; Tsvetkova, 1979; Vlasova, 1989; Straley, Utech, 2003; Norup et al., 2015; etc.) часом призводять до тривалих дискусій щодо трактування меж окремих видів, підвидів, різновидів (Mishchenko, 1916; Pjin, 1935; Tsvetkova, 1979; Vlasova, 1989). Через розрізненість та недостатність морфолого-анатомічних, екологічних та хорологічних даних щодо *A. litoralis*, цей вид включають або до складу *A. officinalis* s. l., або споріднюють із близькими до нього *A. scaber* Brign. чи *A. maritimus* (L.) Mill. (Vlasova, 1989; Yena, 2003; Tamanian, 2006). У той же час у більшості "Флор..." та "Визначників..." (Wulff, 1930; Pjin, 1935; Rubtsov, 1972; Tsvetkova, 1979; Valdés, 1980; Golubev, 1996), у флористичних списках (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999; Bagrikova, 2011; Krainiuk, Smirnov, 2013) та переліках рідкісних видів флори України і прилеглих територій (Mishchenko, 1916; Novosad, 1992; Umanets, 1998; Dubyna, Sheliah-Sosonko, 2000; Dubovik, 2005) *A. litoralis* розглядають як самостійний вид, найчастіше як кримський або кримсько-кавказький ендемік. Тож обговорення таксономічного статусу *A. litoralis* є актуальним для вирішення питання його можливого внесення до наступного видання "Червоної книги України. Рослинний світ".

Матеріали та методи

Для уточнення систематичного положення *A. litoralis* проведено аналіз наявних експериментальних, таксономічних відомостей та польових спостережень щодо цього виду, досліджено доступні гербарні матеріали низки колекцій (CWU, KW, KWHA,

LE, LW, LWS, KRA, KRAM, MSUD, YALT, WA) та цифрові зображення гербарних зразків численних електронних ресурсів: JSTOR Global Plants (<https://plants.jstor.org/>), Virtual Herbaria (<http://herbarium.univie.ac.at/>), Віртуальний гербарій Ботанічного інституту ім. В.Л. Комарова РАН (<http://herbariumle.ru/>), Цифровий гербарій МГУ (<https://plant.depo.msu.ru/>) та ін. Питання позначення номенклатурного типу *A. litoralis* вирішено в ході типіфікації на основі досліджень автентичних зразків, керуючись відповідними положеннями *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants* (Turland et al., 2018).

Результати та обговорення

Asparagus litoralis описаний Х. Стевенем (1781–1863) у 1857 р. з околиць м. Судак (АР Крим) за чоловічим екземпляром, знайденим у прибережній смугі: "In litore marino haud procul a valle Sudak unicum vidi plantam masculum nec femineam reperire potui" (Steven, 1857: 92). Через обмеженість гербарного матеріалу, доступного для дослідження у XIX ст., *A. litoralis* не одразу привернув увагу систематиків та флористів. Так, в узагальнюючій вітчизняній роботі І.Ф. Шмальгаузена "Флора Юго-Западной России" (Schmalhausen, 1886) будь-яка інформація про *A. litoralis* відсутня. І навіть пізніше автор у своєму фундаментальному флористичному зведенні кінця XIX ст. – "Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа" про цей вид писав: "*A. litoralis* Steven. Крым. Автору не известно" (Schmalhausen, 1897: 480).

Сумнів щодо видової самостійності *A. litoralis* одним з перших висловив на сторінках "Flora Orientalis..." П.Е. Буасьє (Boissier, 1882). На його думку, описаний Стевенем вид є подібним до *A. scaber* Brign. (= *A. maritimus* auct. non Pallas). Погоджуючись з цією точкою зору, тогочасний дослідник флори Криму В.Н. Аггеєнко у своїй дисертаційній роботі "Обзор растительности Крыма с топографической и флористической точки зрения" зазначав, що оскільки *A. scaber* (включаючи *A. litoralis*; в оригіналі роботи наведено як "*A. littoralis*") займає широкий ареал від сходу Іспанії до Приалтайського Сибіру, то *A. litoralis* не може вважатися ендемом Криму (Aggeenko, 1897). Тож на зламі XIX–XX століть домінувала думка Буасьє щодо таксономічного статусу *A. litoralis*, через що в роботах того часу цей вид розглядали як синонім

A. maritimus auct. non Pallas або *A. scaber*. Останні види часом об'єднували під однією з назв (наприклад, Fomin, Woronow, 1909; Fedchenko, Flerov, 1910), або взагалі не включали до флористичних списків (наприклад, Zelenetski, 1906).

Видовий статус *A. litoralis* було поновлено П.І. Міщенком у 1916 р. в оглядовій праці з вивчення кримсько-кавказьких холодків (Mishchenko, 1916). У ній автор підсумував інформацію (станом на початок ХХ ст.) щодо таксономічного складу роду в досліджуваному регіоні, описавши при цьому *A. pallasii* Mischz. та *A. ledebourii* Mischz, виклав власну точку зору на обсяги низки таксонів, а також зробив припущення про шляхи формування деяких видів роду. Він безпосередньо досліджував доступні на той час збори Стевена, про що свідчать детермінанти на зразках (наприклад, LE01053115, LE01053119, LE01053120).

На відміну від попередників, дослідник Криму С.В. Вульф вважав *A. maritimus* та *A. scaber* самостійними видами. Підтримуючи думку Міщенка та базуючись на власних спостереженнях, він підкреслював, що *A. litoralis* у розумінні Стевена (1857: 92) "...*glaber erectus ramosissimus apice subvolubilis, pedunculis quaterois vel binis patentissimis, limbo campanulato tubum duplo excedente, antheris oblongis filamentum subaequatibus. ... Caulis fere orgyalis. Pedunculi numerosi semiunciales limbo corolla duplo longiores*" не може належати до справжнього *A. maritimus* (Wulff, 1930). Водночас, вважаючи назви *A. scaber* та *A. litoralis* синонімічними, Вульф обмежив поширення останнього Кримом і Західним Закавказзям.

Так само, як і Вульф, радянський дослідник М.М. Ільїн, котрий опрацював рід *Asparagus* для фундаментального видання "Флора СРСР" (Піжин, 1935), у згаданій праці остаточно закріпив видовий статус *A. litoralis*, обмеживши його поширення виключно Кримом. Авторитетність цього твердження вплинула на флористичні роботи багатьох поколінь дослідників (Rubtsov, 1972; Tsvetkova, 1979; Valdés, 1980; Novosad, 1992; Golubev, 1996; Novosad, 1996; Umanets, 1998; Mosyakin, Fedoronchuk, 1999; Dubovik, 2005; etc.). Але всупереч панівній думці, існували й сумніви щодо таксономічної самостійності *A. litoralis*. Так, Л. Привалова у виданні "Дополнения к I тому "Флора Крыма" звернула увагу на те, що опис *A. litoralis* у ключі не відповідає автентичному зразку виду з околиць м. Судака, зібраному Стевеном (Privalova, Prokudin, 1959). Щоб з'ясувати, що ж саме Вульф

мав на увазі під назвою "*A. litoralis*", вона дослідила всі зразки, наведені у виданні 1930 р. Вивчивши їх, вона дійшла висновку, що "Екземпляр Андреева из Евпатории является *A. brachyphyllus* Turcz. Экземпляры Цыриной и Дзевановского – *A. levinae* Klok. и *A. ponticus* Iv." (Privalova, Prokudin, 1959: 68). Єдиними зразками, які, на думку Привалової, справді належать до *A. litoralis*, є збори Стевена з околиць м. Судака, що представлені у колекції LE. Тож в описі виду в "Флоре Крыма" Вульф фактично виклав власну точку зору щодо морфологічних особливостей та поширення *A. litoralis*, на що свого часу звернув увагу Бордзіловський, який розглядав досліджуваний таксон як *A. litoralis* sensu Wulff, non Steven і вважав його синонімом до *A. levinae* Klokov var. *tauricus* Піжин (Bordzilowski, 1950).

У 1989 р. Н.В. Власова, досліджуючи холодки Сибіру, торкнулася й питання видової самостійності *A. litoralis*, спираючись на морфологію та анатомію виду. Вивчивши доступні гербарні зразки, які зберігалися під назвою "*A. litoralis*" у LE та інших колекціях, і насамперед визначені Ільїним як "*A. litoralis*", Власова дійшла висновку, що цей вид не має суттєвих анатомо-морфологічних відмінностей з *A. officinalis* s. l. Але, акцентуючи увагу на холодках Сибіру, вона не наважилась переглянути таксономічний статус *A. litoralis*, залишивши його в статусі та ранзі виду. Підставою для цього стали згадані гербарні зразки *A. litoralis* із locus classicus, які, на думку Власової, від типового *A. officinalis* відрізнялися в 1,5–2 рази коротшими, потовщеними, розчепіренними кладодіями, а також довгими меживузлями, які у 2–3 рази перевершують кладодій. Дослідниця робить припущення про те, що *A. litoralis* є молодією південною расою *officinalis*, яка поширена виключно у межах Криму. Крім цього, як і Привалова, дослідниця акцентує увагу на неточностях та плутанині у визначенні зразків *Asparagus*, що призвело до низки сумнівних тверджень. Зокрема, Власова спростувала помилкову думку про поширення *A. litoralis* у Казахстані (і яка дотепер трапляється в літературі: Kanno, Yokoama, 2011), що базувалась на неточно визначених Ільїним екземплярах, які насправді належать до іншого виду – *A. kasakstanicus* Піжин.

Сучасний дослідник флори Криму Ан.В. Єна, вивчивши відомі на сьогодні гербарні матеріали *A. litoralis*, так само, як і Власова дійшов висновку, що цей вид мало чим відрізняється від *A. officinalis*, кладодії якого надзвичайно варіабельні за своїми

морфологічними та анатомічними параметрами, що сприяє визнанню окремих його рас і популяцій в якості окремих видів (Yena, 2003, 2012). У той же час Єна, дослідивши зразок *A. litoralis* (H1316770) з колекції Стевена Гербарію Фінського природничого музею Гельсінського університету (Herbarium of Finnish Museum of Natural History of the University of Helsinki (H), Finland), зазначав, що представлений на зразку рослині не відповідає жоден з існуючих на сьогодні ключів (Yena, 2003).

Класичною ознакою, яка використовується в систематиці *Asparagus* є морфологічні особливості та число кладодіїв у пучку. Але у холодків спостерігається широкий розмах варіабельності цих ознак під впливом екологічних факторів, особливо освітлення (Vlasova, 1989). Через це раси одного виду, а часом і екологічні форми, були описані як окремі таксони (наприклад, *A. persicus* Baker вважається тіньовою формою *A. pallasii* Miscz.). Свого часу Введенський одним з перших розширив діапазон ознак для систематики роду (Vvedenskiy, 1963), а згодом до них додалися анатомічні, каріологічні, біохімічні, молекулярні характеристики (Randall, Rick, 1945; Bozzini, 1959; Tamanian, Pogolian, 1979; Lee et al., 1997; Fukuda et al., 2005; Ozler, Pehlivan, 2007; Chase et al., 2009; Kondo et al., 2014; Begum et al., 2017; etc.).

Зважаючи на той факт, що анатомічні дослідження не виявили суттєвих відмінностей будови *A. litoralis* від *A. officinalis*, а в чисельних "Флорах" та "Визначниках" автори додали в тій чи іншій мірі власне бачення меж досліджуваного виду (Mishchenko, 1916; Wulff, 1930; Pjin, 1935; Bordzilowski, 1950; Rubtsov, 1972; Tsvetkova, 1979; Valdés, 1980; Vlasova, 1989), для уточнення морфологічних характеристик *A. litoralis* та порівняння з близькими видами *A. officinalis* та *A. maritimus* (= *A. scaber*) нами були проаналізовані їхні протологи, проведено критичний перегляд систематично значущих морфологічних ознак, досліджено доступні типові та інші автентичні зразки, узагальнено інформацію про поширення та хромосомні числа (табл. 1).

Отримані дані свідчать про те, що переважна більшість морфологічних ознак вказують на морфологічну близькість (і, очевидно, спорідненість) *A. litoralis* та *A. officinalis*. У той же час здерев'яніння стебла, зменшення довжини кладодіїв та їхнє потовщення, так само як збільшення довжини меживузлів у рослин, вказують на спорідненість досліджуваного таксона з *A. maritimus* (L.) Mill.

(= *A. scaber* Brign.) і можуть розглядатися як морфологічна реакція на особливості екологічних умов.

Зважаючи на узагальнені анатомічно-морфологічні, екологічні та фітогеографічні дані щодо *A. litoralis*, ми також вважаємо його расою *A. officinalis* s.l. Унікальне поєднання морфологічних ознак, характерне для *A. litoralis* у сукупності з його стенотопією і обмеженою областю поширення, дає можливість ідентифікувати цю групу рослин як досить відокремлену морфологічно в межах *A. officinalis* s. l. Тому ми вважаємо, що використання для неї видового рангу недоцільно, а цю відокремлену літоральну расу *A. officinalis* s. l. розглядаємо як підвид і пропонуємо для неї нову номенклатурну комбінацію:

***Asparagus officinalis* L. subsp. *litoralis* (Steven) Shyan, comb. nov.**

Basionym: *Asparagus litoralis* Steven, 1857, Bull. Soc. Imp. Naturalistes Moscou, 30(part 2, no. 3): 92.

≡ *Asparagus scaber* Brign. var. *litoralis* (Steven) Nyman, 1882, Consp. Fl. Eur. 716.

За протологом: "In litore marino haud procul a valle Sudak unicum vidi plantam masculum nec femineam reperire potui".

Lectotypus (N. Shyan, hic designatus): "*Asparagus maritimus litoralis* m. | (Sudak) | Kapsel in arena litoralis, unica planta mascula; femineam nulla", "*Asparagus litoralis* | tubulus perigonio 2-3plo brevior. Antheris longitudinis plumentis, perigonio [...] floret [...] deflorato duplo brevior | ab A. amari diversus polis horizontalitatis patentos longioris [...] tubulo duplo brevi[oris] glabris", "Herb. Steven", H1316770 (<https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.h1316770>).

Syntypi: 1) "*Asparagus litoralis* m. | tubulo brevi [...] | Kapsel prope Sudak | [дописано пізніше:] Steven 1856", "*Asparagus litoralis* Stev. Teste: P. Mischenko", "*Asparagus maritimus* Mill. 1971. Цветкова", "Sp. authent.", "Typus!", "Lectotypus, 27.07.2001, N. Fedoronchuk, L. Krytzka", LE01053119 (<http://herbariumle.ru/?t=occ&id=10044>); 2) "*Asparagus litoralis* m. | tubulo brevi [...] | Kapsel prope Sudak in litore", LE01053117 (<http://herbariumle.ru/?t=occ&id=10046>); 3) "*Asparagus litoralis* m. | forte n. sp. | Sudak in litore maris | plantum feminum nondum vidi! [...]", "*Asparagus maritimus* Mill. 1971. Цветкова", LE01053116 (<http://herbariumle.ru/?t=occ&id=10047>); 4) "Herb. Fischer. *Asparagus (maritimus)* vel n. sp. | Sudak | unicum [...] masculum, feminum [...]", LE00010983 (<http://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen>).

Таблиця 1. Порівняльна характеристика основних діагностичних ознак *Asparagus officinalis*, *A. litoralis*, *A. maritimus* (= *A. scaber*)

Table 1. Comparative table of the main diagnostic characters of *Asparagus officinalis*, *A. litoralis*, and *A. maritimus* (= *A. scaber*)

Ознака	<i>A. officinalis</i> L.	<i>A. litoralis</i> Steven	<i>A. maritimus</i> (L.) Mill. (= <i>A. scaber</i> Brign.)
Стебло	(30)50–120(200) см; прямостояче; трав'яне/злегка здерев'яніле при основі; гнучке; галузисте; гладеньке по всій довжині; зелене; міжвузля 1,53(4,0) см	30–50(60) см; прямостояче/висхідне; трав'яне/злегка здерев'яніле при основі; на верхівці злегка загнуте; цупке; галузисте; ребристе у верхній частині; зелене/жовто-зелене; міжвузля 2–4 см	до 40–100 см; прямостояче/висхідне; дерев'янисте майже до верхівки, злегка колінчасто-звивисте; цупке; слабогалузисте; ребристе, майже по всій довжині; сизе/сірувате; міжвузля 1,5–2,5 см
Гілки	гладенькі; від стебла відходять під гострим кутом (20–50°)	гладенькі; від стебла відходять під майже прямим/прямим кутом (55–90°)	ребристі, шерехаті по гранях; від стебла відходять під прямим кутом (75–90°)
Листки	плівчасті; видовжені / видовжено-трикутні; шпора коротка, гостра	плівчасті; майже трикутні; шпора видовжена, гостра	плівчасті; трикутні; шпора відсутня / не виразна
Кладодії	в пучках по 3–6; 1–3 см завд.; прямі; тонкі, голчато-ниткоподібні; гладенькі; притиснуті / прилегли до стебла чи гілок; зелені; на розрізі майже округлі	в пучках по 4–6(10); 3–4 см завд.; прямі; потовщені, шилоподібні; злегка ребристі; віялоподібно розчепірені; зелені; на розрізі майже округлі	в пучках (5)6–8; 1–3(4,5) см завд.; прямі/злегка загнуті; потовщені, шилоподібні; ребристі, шерехаті; віялоподібно розчепірені; сизуваті / сизувато-зеленкуваті; на розрізі стиснуті дорзо-вентралью
Квітконіжка	в пазухах лускатих листків по 1–2; 5–10(15) мм завд.; зчленування майже по середині	в пазухах лускатих листків по 2–4; 7–12 мм завд.; зчленуванням ближче до кв./майже під кв.	в пазухах лускатих листків по 1–2(4); 4–8(12) мм завд.; зчленуванням ближче до кв./майже під кв.
Квітка	оцвітина дзвонико-лійкоподібна, відгин трубочки сягає третини віночка; білувата / зеленкувата / жовтувато-зелена; чол. кв. бл. 5 мм завд., пиляки овальні, майже дорівнюють тичинковій нитці; жін. кв. бл. 2,5–3,0 мм завд.	оцвітина чоловічої квітки (чол. кв.) двонико-бокалоподібна, жіночої квітки (жін. кв.) широко-дзвоникоподібна, відгин трубочки сягає більше половини віночка; жовтувато-білувата; чол. кв. 5–6 мм завд., пиляки овальні, майже дорівнюють тичинковій нитці; жін. кв. бл. 3 мм завд.	оцвітина дзвоникоподібна, відгин трубочки ледь сягає третини віночка; блідо-жовтуваті до жовтувато-зеленуватих / в період відцвітання червонуваті; чл. кв. (4,5)6–7 мм завд., пиляки коротші тичинкової нитки; жін. кв. (4)4,5–6,0(7) мм завд.
Плід	куляста ягода; цегляно-червона / червона; (5)7–8 мм у діаметрі	куляста ягода; червона; 5–7 мм у діаметрі	куляста / кулясто-преската ягода; цегляно-червона; (5)8–13 мм у діаметрі
Насінина	2–4; 6–10 мм у діаметрі; кулясті	2–4; 6–9(10) мм у діаметрі; кулясті / кулясто-трикутні	2–6; 4–5(6) мм у діаметрі; субсферичні / кулясто-трикутні
Цвіте	V–VII	(IV)V–VI	(III)IV–VI
Плодоносить	(V)VI–VII	V–VI	V–VII
2n	20, 40	?	40, 60, 120
Екологічні умови	заплавні луки, узлісся, в чагарниках, на полях	кам'яністі узбережжя	піщані узбережжя
Загальне поширення	Європа (крім півночі), Кавказ, Західний Сибір	Європа (Крим)	Південна та Східна Європа, Закавказзя, Північна Африка



Рис. 1. Поширення *Asparagus officinalis* L. subsp. *littoralis* (Steven) Shiyan
 Fig. 1. Distribution of *Asparagus officinalis* L. subsp. *littoralis* (Steven) Shiyan

le00010983); 5) "*Asparagus littoralis* | Sudak, Kapsel", "Герб. Н.К. Срединского", "*Asparagus littoralis* Stev. Teste: P. Mischenko", "Sp. authent", LE01053118 (<http://herbariumle.ru/?t=occ&id=10045>).

Поширення. Гербарні матеріали свідчать про те, що *A. officinalis* subsp. *littoralis* трапляється виключно на території Криму, де вид зрідка росте в прибережній частині півострова від околиць м. Севастополя до північного узбережжя Керченського п-ова (рисунок. 1).

Звертаємо увагу, що в низці публікацій (наприклад, Aggeenko, 1897; Wulff, 1930; Kell, Melnyk, 2011; etc.) та в деяких сучасних базах даних (зокрема, *International Plant Names Index* (IPNI, 2020–onward: <https://www.ipni.org/n/531172-1>), *Plants of the World Online* (POWO, 2020–onward: <http://www.plantsoftheworldonline.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:531172-1>); etc.) щодо досліджуваного таксону вживається епітет "*littoralis*". Згідно зі Ст. 60.1 та 61.1 "Міжнародного кодексу номенклатури..." (Turland et al., 2018). використання епітета "*littoralis*" не є виправданим, оскільки при першоописі Стевен вказав видовий епітет саме у варіанті написання "*littoralis*".

У ході пошуку типових матеріалів *A. littoralis* була виявлена низка зразків, зібраних Стевенем, причому два з них у гербарії були позначені як тип (голотип) виду. Така ситуація склалася через те, що автор таксона на частині зразків залишив визначення "*Asparagus littoralis* m.". Так, у меморіальній колекції Стевена, що зберігається у згаданому вище Гербарії Гельсінського університету (H) є зразок H1316770 (<http://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.h1316770>), який вважається типом *A. littoralis*, з відповідним позначенням на гербарному листі: "Type of *Asparagus littoralis* Steven". Зразок являє собою добре збережену верхню частину чоловічого екземпляру рослини в квітучому стані. Він зібраний (дата збору не зазначена) та визначений особисто Стевенем і містить оригінальні етикетки, з інформацією про місце збору зразка (узбережжя бухти Кapsель, мису Меганом, поблизу м. Судак) та попередній опис таксона, що повністю відповідає протологу.

У Гербарії Ботанічного інституту ім. В.Л. Комарова РАН (LE) зберігаються сім зразків *A. littoralis*, зібраних Стевенем, або принаймні асоційованих з ним (<http://herbariumle.ru/>). Їхні оригінальні етикетки,

як і гельсінський зразок, не містять дати збору. Лише на деяких з етикеток дата вписана пізніше, про що свідчать різниці в почерку та кольорі чорнил у таких випадках це, скоріше за все, рік надходження до певного гербарію, але не рік збору зразків. Ймовірно, це були зразки, надані Стевенем іншим колекторам, які зробили відповідні примітки, як, наприклад, на LE01053115: "m. ill. Steven 1857". Серед цих матеріалів з LE є зразки *A. litoralis* Стевена з колекції Ф.Б. фон Фішера ("Herbarium Fischerianum", LE00010983) та із зібрання Срединського ("Герб. Н.К. Срединского", LE01053118). Деякі автентики категоризовані, зокрема LE01053119 визначений як тип виду ("Typus!"), LE01053118 – як "sp. authent.", низка зразків ймовірно є дублетами цих зборів. Відмітимо, що в 2001 р. М.М. Федорончуком і Л.І. Крицькою була зроблена спроба лектотипіфікації *A. litoralis*, про що свідчить залишена *nota critica* на зразку LE01053119, але ця типіфікація так і не була завершена через недоступність на той час вивчення зразків з Гельсінки (Kritskaya et al., 2002).

Серед іншого, у колекції Herbarium Hookerianum Британського Королівського ботанічного саду К'ю (К) виявлено зразок K000901231 *A. litoralis* (<https://plants.jstor.org/stable/10.5555/al.ap.specimen.k000901231>), який надійшов у 1867 р. Хоча він і значиться збором Стевена, цей зразок не є кримським матеріалом; вій, ймовірно, походить з території Казахстану ("*Asparagus maritimus*—Pall. floribus masculi, e Terris Kirgisorum") і потребує додаткового вивчення. Ймовірно саме цей зразок, подібний до *A. kasakstanicus*, став основою для твердження про поширення *A. litoralis* в Азії (Trautvetter, 1884).

Тож до останнього часу існувало принаймні два гербарні зразки *A. litoralis* у колекціях Н та LE, які у гербаріях вважалися типом (голотипом) виду. Детально вивчивши увесь наявний автентичний матеріал і керуючись Ст. 9.3, 9.11 та 9.12 *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants* (Turland et al., 2018) за лектотип *A. officinalis* subsp. *litoralis* ($\equiv A. litoralis$) нами обрано зразок з гербарної колекції Стевена H1316770, оскільки він, на відміну від LE01053119, являє собою не фрагмент (гілка), а добре збережену верхню частину рослини в стані цвітіння, що дає можливість оцінити особливості морфології не лише частини, але й цілої рослини. П'ять зразків *A. officinalis* subsp. *litoralis* з Гербарію LE (LE01053116–LE01053119, LE00010983) є синтипами, оскільки зміст етикеток повністю відповідає протологу, а рослини були визначені

самим Стевенем. Зразок LE01053120 ("*Asparagus ? officinalis* | Sudak in litore | flores majores, feminis non inveni | [дописано пізніше:] Steven 1856", "*Asparagus litoralis* Stev. Teste: P. Mischenko", LE01053120 (<http://herbariumle.ru/?t=occ&id=10043>)), на нашу думку, є sp. authent. оскільки хоча і не визначений колектором, але відповідає протологу і, ймовірно, є дублетом зразка LE01053119. У той же час LE01053115 ("*Asparagus* | Sudak | unicum in litore maris [nigra ...um] | sporium ♂; ♀ nullum | m. ill. Steven 1857" (<http://herbariumle.ru/?t=occ&id=10048>)) хоча є *A. officinalis* subsp. *litoralis*, але датований 1857 – роком опису таксону; тому існує ймовірність, що він не був безпосередньо залучений автором при підготовці опису виду. Проте, можливо, 1857 є роком надходження зразка до гербарію.

Висновки

Отже, описаний у 1857 р. Стевенем *A. litoralis* є, на наш погляд, молодою літоральною расою з видового комплексу *A. officinalis* s. l., причому ця раса проявляє морфологічну подібність до *A. maritimus* (= *A. scaber*) і ця подібність викликана схожими екологічними умовами, в яких обидва види трапляються. Унікальна комбінація морфологічних ознак, чітка екологічна приуроченість та обмежена область поширення (Крим), дають підставу розглядати досліджувану групу рослин як підвиду *Asparagus officinalis* subsp. *litoralis*.

Подяки

Автор щиро вдячний за увагу до нашої роботи та цінні поради чл.-кор. НАН України С.Л. Мосякіну, а також канд. біол. наук І.В. Татанову за допомогу в отриманні високоякісних сканованих копій низки зразків досліджуваного таксону з колекції Гербарію Ботанічного інституту ім. В.Л. Комарова РАН (LE).

Робота виконана за темою № 459 "Комплексне дослідження рідкісних видів рослинного світу України для встановлення категорій за міжнародними стандартами (МСОП) і таксономічне узагальнення щодо судинних рослин" (2018–2019 рр.).

Список послань

- Aggeenko V.N. 1897. *Obzor rastitelnosti Kryma s topograficheskoi i floristicheskoi tochki zrenia*. St.Petersburg: Тип. V. Demakova, CLIV + 94 p. [Аггеев В.Н. *Обзор растительности Крыма с топографической и флористической точки зрения*. С.-Петербург: Тип. В. Демакова, CLIV + 94 с.].
- Bagrikova N.A. 2011. *Nauchnye Zapiski prirodnogo zapovednika Mys Martian*, 2: 72–121. [Багрикова Н.А. 2011. Аннотированный список сосудистых растений Крымского Присивашья. *Наукові записки природного заповідника "Мис Мартьян"*, 2: 72–121].
- Boissier P.E. 1882. *Flora Orientalis: sive Enumeratio plantarum in Oriente a Graecia et Aegypto ad Indiae fines hucusque observatarum*, vol. 5, fasc. 1. Geneve & Basel, 428 pp.
- Bordzilowski E.I. 1950. *Asparagus*. In: *Flora URSS*, vol. 3. Kyiv: Vyd-vo AN USSR, pp. 240–247. [Бордзиловский Е.И. *Asparagus*. В кн.: *Флора УРСР*, т. 3. Київ: Вид-во АН УРСР, с. 240–247].
- Bozzini A. 1959. Revisione cito-sistemica del genere *Asparagus* L. *Caryologia*, 12(2): 199–264, <https://doi.org/10.1080/00087114.1959.10797078>
- Begum A., Sindhu K., Giri K., Umera F., Gauthami G., Kumar J.V., Naveen N., Rao K.N.V., Shaffath Ali S., Sri K., Dutt R. 2017. Pharmacognostical and physiochemical evaluation of Indian *Asparagus officinalis* Linn. *International Journal of Pharmacognosy and Phytochemical Research*, 9(3): 327–336.
- Chase M.W., Reveal J.L., Fay M.F. 2009. A subfamilial classification for the expanded asparagalean families *Amaryllidaceae*, *Asparagaceae* and *Xanthorrhoeaceae*. *Botanical Journal of Linnean Society*, 161: 132–136.
- Chervona knyha Ukrainy. *Roslynni svit*. 2009. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalconsulting, 912 pp. [Червона книга України. *Рослинний світ*. 2009. Ред. Я.П. Дідукх. Київ: Глобалконсалтинг, 912 с.].
- Dubovik O.N. 2005. *Florogenez krymsko-novorossijskoi provincii*. Kiev: Fiton, 180 p. [Дубовик О.Н. 2005. *Флорогенез крымско-новоросийской провинции*. Киев: Фитон, 180 с.].
- Dubyna D.V., Sheliag-Sosonko Yu.R. 2000. Flora sosudistyh rastenij. In: *Bioraznoobrazie Dzharylgacha: sovremennoe sostoianie i puti sohranenia*. Eds T.I. Kotenko, Yu.R. Sheliag-Sosonko. Kiev. *Vestnik zoologii. Supplement. Special issue*: 44–46. [Дубина Д.В., Шеляг-Сосонко Ю.Р. 2000. Флора сосудистых растений. В кн.: *Биоразнообразие Джарылгача: современное состояние и пути сохранения*. Ред. Т.И. Котенко, Ю.Р. Шеляг-Сосонко. Киев. *Вестник зоології. Спеціальний випуск*: 44–46].
- Fedchenko B.A., Flerov A.F. 1910. *Flora Evropejskoi Rossii*. St. Petersburg, 1204 pp. [Федченко Б.А., Флеров А.Ф. 1910. *Флора Европейской России*. С.-Петербург, 1204 с.].
- Fomin A.V., Woronow Yu.N. 1909. *Opredelitel rastenij Kavkaza i Kryma*, vol. 1. Tiflis, 340 p. [Фомин А.В., Воронцов Ю.Н. 1909. *Определитель растений Кавказа и Крыма*, т. 1. Тифлис, 340 с.].
- Fukuda T., Ashizawa H., Suzuki R., Ochiai T., Nakamura T., Kanno A. Kameya T., Yokoyama Y. 2005. Molecular phylogeny of the genus *Asparagus* (*Asparagaceae*) inferred from plastid petB intron and petD-rpoA intergenic spacer sequences. *Plant Species Biology*, 20: 121–132.
- Golubev V.N. 1996. *Biologicheskaja flora Kryma*. Yalta: NBS-NNTs, 126 pp. [Голубев В.Н. 1996. *Биологическая флора Крыма*. Ялта: НБС-ННЦ, 126 с.].
- Ilijin M.M. 1935. *Asparagus*. In: *Flora SSSR*, vol. 4. Ed. V.L. Komarov. Leningrad: Izdatelstvo AN SSSR, pp. 424–442. [Ильин М.М. 1935. *Asparagus*. В кн.: *Флора СССР*, т. 4. Ред. В.Л. Комаров. Ленинград: Издательство АН СССР, с. 424–442].
- Jessop J.P. 1966. The genus *Asparagus* in southern Africa. *Bothalia*, 9: 31–96.
- Kanno A., Yokoyama J. 2011. *Asparagus*. In: *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources*. Eds C. Kole. Berlin; Heidelberg: Springer, pp. 23–42, https://doi.org/10.1007/978-3-642-20450-0_3
- Kell S.P., Melnyk V.I. 2011. *Asparagus litoralis*. *The IUCN Red List of Threatened Species*: e.T176516A7257768. Available at: <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2011-1.RLTS.T176516A7257768.en>. (Accessed 02 July 2019).
- Kondo K., Smirnov S.V., Kucev M., Shmakov A.I. 2014. A chromosome study in *Asparagus officinalis* in Mt. Altai. *Chromosome Botany*, 9: 123–124.
- Krainiuk E.S., Smirnov V.O. 2013. *Nauchnye Zapiski prirodnogo zapovednika "Mys Martian"*, 4: 91. [Крайнюк Е.С., Смирнов В.О. 2013. "Мыс Такиль" – новый природно-заповедный объект Крыма. *Наукові записки природного заповідника "Мис Мартьян"*, 4: 91].
- Kritskaya L.I., Fedoronchuk M.M., Shevera M.V. 2002. *Botanicheskij Zhurnal*, 87(11): 123–126. [Крицкая Л.И., Федорончук Н. М., Шевера М.В. 2002. Типы видов семейства *Liliaceae* s. l. в гербарии Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины (КВ). *Ботанический журнал*, 87(11): 123–126].
- Lee Y.-O., Kanno A., Kameya T. 1997. Phylogenetic Relationships in the Genus *Asparagus* Based on the Restriction Enzyme Analysis of the Chloroplast DNA. *Ikushugaku Zasshi (Breeding Science)*, 47(4): 375–378. <https://doi.org/10.1270/jsbbs1951.47.375>
- Mishchenko P.I. 1916. *Vestnik Tifliskogo botanicheskogo sada*, 12(40–41): 15–52. [Мищенко П.И. 1916. Критические виды рода *Asparagus* крымско-кавказской флоры и ключ к определению их. *Вестник Тифлисского ботанического сада*, 12(40–41): 15–52].
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. 1999. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kiev, xxiii + 345 pp. <http://dx.doi.org/10.13140/2.1.2985.0409>
- Norup M.F., Petersen G., Burrows S., Bouchenak-Khelladi Y., Leebens-Mack J., Pires J.C., Linder H.P., Seberg O. 2015. Evolution of *Asparagus* L. (*Asparagaceae*): Out-of-South-Africa and multiple origins of sexual dimorphism. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 92: 25–44.
- Novosad V.V. 1992. *Flora Kerchynsko-Tamanskogo regiona (strukturno-sravnitelnyi analiz, ekoflorotopologicheskaya differenciacija, genesis, perspektivy racionalnogo ispolzovania i ohrana)*. Kiev: Naukova Dumka, 276 pp.

- [Новосад В.В. 1992. *Флора Керченско-Таманского региона (структурно-сравнительный анализ, экофлоротопологическая дифференциация, генезис, перспективы рационального использования и охраны)*. Киев: Наукова думка, 276 с.].
- Novosad V.V. 1996. Kholodok pryberezhnyi. *Asparagus litoralis* Stev. In: *Chervona knyha Ukrainy. Roslynniy svit*. Ed. Yu.R. Sheliag-Sosonko. Kyiv: Ukrainska encyclopedia im. M.P. Vazhana, p. 322. [Новосад В.В. 1996. Холодок прибережний. *Asparagus litoralis* Stev. В кн.: *Червона книга України. Рослинний світ*. Під заг. ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонка. Київ: Українська енциклопедія імені М.П. Бажана, с. 322].
- Ozler H., Pehlivan S. 2007. Comparison of pollen morphological structures of same taxa belonging to *Asparagus* L. and *Fritillaria* L. (*Liliaceae*) from Turkey. *Bangladesh Journal of Botany*, 36(2): 111–120.
- Privalova L.A., Prokudin Yu.N. 1959. *Trudy Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada*, 31: 1–128. [Привалова Л.А., Прокудин Ю.Н. 1959. Дополнение к I тому "Флора Крыма". *Труды Государственного Никитского ботанического сада*, 31: 1–128].
- Randall T.E., Rick C.M. 1945. A cytogenetic study of polyembryony in *Asparagus officinalis* L. *American Journal of Botany*, 32: 560–569.
- Rubtsov N.I. (ed.) 1972. *Opredelitel vysshih rasteniy Kryma*. Leningrad: Nauka, 550 pp. [Рубцов Н.И. (ред.) 1972. *Определитель высших растений Крыма*. Ленинград: Наука, 550 с.].
- Schmalhausen I.F. 1886. *Flora Yugo-Zapadnoi Rossii*. Kiev: Tip. S.V. Kulzhenko, 783 pp. [Шмальгаузен И.Ф. 1886. *Флора Юго-Западной России, т.е. губерний: Киевской, Волынской, Подольской, Полтавской, Черниговской и смежных местностей*. Киев: Тип. С.В. Кульженко, xlviii + 783 с.].
- Schmalhausen I.F. 1897. *Flora Sredniei i Yuzhnoi Rossii, Kryma i Severnogo Kavkaza. Rukovodstvo dlia opredelenia semennyh i vysshih sporovyh rasteniy*, vol. 2. Kiev: Tipografia I.N. Kushnireva i K^o, 753 pp. [Шмальгаузен И.Ф. 1897. *Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа. Руководство для определения семенных и высших споровых растений*, т. 2. Киев: Типография И.Н. Кушнирева и К^o, 753 с.].
- Steven C. 1857. Verzeichniss der auf der taurischen Halbinsel wildwachsenden Pflanzen. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 30(part 2, no. 3): 65–120.
- Straley G.B., Utech F.H. 2003. *Asparagus*. In: *Flora of North America Editorial Committee* (eds.). *Flora of North America north of Mexico*, vol. 26. Oxford & New York: Oxford University Press, pp. 213–214. Available at: http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=102837. (Accessed 02 July 2019).
- Tamanian K.G. 2006. *Asparagus*. In: *Konspekt flory Kavkaza*. Ed. A.L. Takhtajan, vol. 2. Eds Yu.L. Menitski, T.N. Popova. St. Petersburg: Izdatelstvo St. Peterburgskogo universiteta, pp. 169–170. [Таманян К.Г. 2006. *Конспект флоры Кавказа*. Отв. ред. акад. А.Л. Тахтаджян, т. 2. Ред. Ю.Л. Меницкий, Т.Н. Попова. С.-Петербург: Изд-во С.-Петербургского университета, с. 169–170].
- Tamanian K.G., Pogosian A.I. 1979. Tsitotaksonomicheskoe issledovanie kavkazskih vidov roda *Asparagus* L. (*Liliaceae*). *Botanicheskiy Zhurnal*, 64(3): 398–403. [Таманян К.Г., Погосян А.И. 1979. Цитотаксономическое исследование кавказских видов рода *Asparagus* L. (*Liliaceae*). *Ботанический журнал*, 64(3): 398–403].
- Trautvetter E.R. 1884. Incrementa florum phanerogamarum rossicarum. Fasc. IV. *Acta Horti Petropolitani [Труды Императорского С.-Петербургского ботанического сада]*, 9(1): 221–415.
- Tsvetkova L.I. 1979. *Asparagaceae*. In: *Flora Vostochnoi Evropy*, vol. 4. Ed. A.A. Fedorov. Leningrad: Nauka, pp. 285–289. [Цветкова Л.И. 1979. *Asparagaceae*. В кн.: *Флора Восточной Европы*, т. 4. Гл. ред. А.А. Федоров. Ленинград: Наука, с. 285–289].
- Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F. 2018. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress, Shenzhen, China, July 2017. Glashütten: Koeltz Botanical Books. *Regnum Vegetabile*, 159: xxxviii + 254. <https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- Valdés B. 1980. *Asparagus*. In: *Flora Europaea*, vol. 5: *Alismataceae to Orchidaceae (Monocotyledones)*. Eds T.G. Tutin, V.H. Heywood, N.A. Burges, D.M. Moore, D.H. Valentine, S.M. Walters, D.A. Webb. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 71–73.
- Vlasova N.V. 1989. *Sparzhy Sibiri: sistematika, anatomia, horologiya*. Novosibirsk: Nauka, Sibirskoe otdelenie, 80 pp. [Власова Н.В. 1989. *Спаржи Сибири: систематика, анатомия, хорология*. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 80 с.].
- Vvedenskiy A.I. 1963. *Asparagus*. In: *Flora Tadzhikskoi SSR*, vol. 2. Ed. P.N. Ovchinnikov. Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, pp. 278–288. [Введенский А.И. 1963. *Asparagus*. В кн.: *Флора Таджикской ССР*, т. 2. Ред. П.Н. Овчинников. Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, с. 278–288].
- Wulff E.V. 1930. *Flora Kryma*, vol. 1, fasc 3. Leningrad, 126 pp. [Вульф Е.В. 1930. *Флора Крыма*, т. 1, вып. 3. Ленинград, 126 с.].
- Umanets O.Yu. 1998. *Zapovidna sprava v Ukraini*, 4(2): 10–13. [Уманец О.Ю. 1998. Высшие растения Красной книги Украины и Европейского красного списка на территории Черноморского биосферного заповедника. *Заповідна справа в Україні*, 4(2): 10–13].
- Yena A.V. 2003. *Ukrainian Botanical Journal*, 60(3): 255–263. [Ена А.В. 2003. Ботанико-географические комментарии к списку эндемиков флоры Крыма. *Український ботанічний журнал*, 60(3): 255–263].
- Yena A.V. 2012. *Pryrodna flora Krymskogo poluostrova*. Simferopol: N.Orianda, 232 p. [Ена А.В. 2012. *Природная флора Крымского полуострова*. Симферополь: Н.Орианда, 232 с.].
- Zelenetski N. 1906. *Materialy dlia flory Kryma*. Odessa, 482 p. [Зеленецкий Н. 1906. *Материалы для флоры Крыма*. Одесса, 482 с.].

Рекомендує до друку С.І. Мосякін

Типіфікація назви *Orchis* × *pseudoparviflora* (*Orchidaceae*)

Віра В. Протопопова^{1,2}, Ірина А. Тимченко², Мирослав В. Шевера^{2,1}, Любов Е. Рифф³

¹ Закарпатський угорський Інститут ім. Ференца Ракоці ІІ
пл. Кошута 6, Берегове 90200, Закарпатська обл., Україна
protopopova.vira@gmail.com

² Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська 2, Київ 01004, Україна
itymorchid@ukr.net
shevera.myroslav@gmail.com

³ Нікітський ботанічний сад – Національний науковий центр
Нікіта, Ялта 98648, АР Крим, Україна
ryffljub@ukr.net

Protopopova V.V.^{1,2}, Tymchenko I.A.², Shevera M.V.^{2,1}, Ryff L.E.³ 2020. Typification of the name *Orchis* × *pseudoparviflora* (*Orchidaceae*). *Ukrainian Botanical Journal*, 77(3): 136–142.

¹ Ferenc Rákóczi II Transcarpathian Hungarian Institute
6 Koshut Sq., Beregove 90200, Transcarpathian Region, Ukraine

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

³ Nikita Botanical Garden – National Scientific Center
Nikita, Yalta 98648, Crimea, Ukraine

Abstract. A lectotype of *Orchis* × *pseudoparviflora* (*O. coriophora* × *O. elegans*, *Orchidaceae*) described from Ukraine is designated. The species was described by Ugrinski (1913, 1917, 1922) based on collections (syntypes) from the north-eastern part of Ukraine (currently Sumy and Kharkiv regions) and Crimea. Its taxonomic status and circumscription, as well as those of one of its parent species (*O. elegans*), have been interpreted differently. Taxonomic and nomenclatural issues of *Orchis* × *pseudoparviflora* are discussed. This hybrid is currently accepted under the name *Anacamptis* × *timbali* nothosubsp. *reinhardii*. The lectotypification of *O.* × *pseudoparviflora* is based on a recently discovered specimen from the Herbarium of the Nikita Botanical Garden – the National Scientific Center (YALT, s. n.). A scanned image of the designated lectotype is provided.

Keywords: Crimea, lectotype, *Orchidaceae*, *Orchis coriophora* × *O. elegans*, *O. pseudoparviflora*, Ukraine

Submitted 31 July 2019. Published 30 June 2020

Протопопова В.В., Тимченко І.А., Шевера М.В., Рифф Л.Е. 2020. Типіфікація *Orchis* × *pseudoparviflora* (*Orchidaceae*). *Український ботанічний журнал*, 77(3): 136–142.

Реферат. Лектотип назви *Orchis* × *pseudoparviflora* (*O. coriophora* × *O. elegans*, *Orchidaceae*) вперше позначений у статті. Вид був описаний Угринським (1913, 1917, 1922) на основі зразків (синтипів) з північно-східної частини України (сучасні Сумська та Харківська області) та Криму. У подальшому його статус та обсяг, також як і одного із батьківських видів (*O. elegans*), різними авторами трактувалися неоднозначно. Обговорено складну таксономічну та номенклатурну історію назви *Orchis* × *pseudoparviflora*. Для відповідного гібридного таксона зараз прийнята назва *Anacamptis* × *timbali* nothosubsp. *reinhardii*. Як лектотип *O.* × *pseudoparviflora* обрано зразок з Гербарію Нікітського ботанічного саду – Національного наукового центру (YALT, s. n.). Наведено скановане зображення обраного лектотипу.

Ключові слова: Крим, лектотип, *Orchidaceae*, *Orchis coriophora* × *O. elegans*, *O. pseudoparviflora*, Україна

Вступ

З території України описано низку видів та інших таксонів з родини *Orchidaceae* Juss., для більшості з назв яких вже виділено типи (Protoporova et al., 2017). Проте для деяких таксонів, зокрема внутрішньовидового рангу та гібридів, типіфікацію ще не було здійснено. Наше повідомлення присвячене типіфікації назви *Orchis* × *pseudoparviflora* Ugrinsky – *O. coriophora* L. × *O. elegans* Neuffl., одного зі складних у систематичному відношенні таксонів, що за сучасними уявленнями належить до роду *Anacamptis* Rich. До певної міри ці таксономічні проблеми обумовлені різним трактуванням як самого гібриду, так і одного з батьківських видів, а саме *O. elegans*. Немає даних і про нинішнє поширення нототаксона, оскільки відсутні більшість автентичних зразків, зокрема з Північно-Східної України, та його сучасні збори, але є інформація про недавні знахідки гібридів цієї спорідненості в Харкові (Saidakhmedova, 2011).

Матеріали та методи

Робота базується на критичному аналізі літератури та опрацюванні гербарних матеріалів у Гербаріях Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW), Нікітського ботанічного саду – Національного наукового центру НААН України (YALT), Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна (CWU), Ботанічного інституту ім. В.Л. Комарова РАН (LE), що стосуються *O. × pseudoparviflora* та його батьківських форм. Типіфікація назви гібриду здійснена відповідно до положень *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants* (Turland et al., 2018). Акроніми гербаріїв наведені згідно з *Index Herbariorum* (Thiers, 2018-onwards).

Результати та обговорення

К.О. Угринський у 1906 р. вперше звернув увагу на гібриди між видами роду *Orchis* L. (у тодішньому широкому розумінні обсягів цього роду), зібрані ним в околицях с. Кам'яне Харківської губернії (тепер Лебединського району Сумської області) (Ugrinskiy, 1913). У 1907 та 1909 рр. він надіслав такі рослини західноєвропейським ботанікам, монографам родини *Orchidaceae*, E.G. Camus і D.G. Keller,

з якими консультувався та котрі погодилися з його визначенням. При цьому Camus на підставі зразків, рослини яких мали деякі відмінності від відомих, запропонував Угринському описати новий таксон ("*O. reinhardii* K. Ugrinski... – *O. coriophora* × *O. laxiflora* forma"; наводиться також як *O. × reinhardii* K. Ugrinsk. ex E.G. Camus (IPNI, 2012–onwards; GBIF, 2019), *O. × reinhardii* Ugr. ex E.G. Camus (Cherepanov, 1995; The Plant List, 2013; Govaerts et al., 2019), *O. × reinhardii* Ugr. ex E.G. & A. Camus (Cherepanov, 1973), *O. reinhardii* Ugrinsky (Soó, 1932, 1969; Nevskiy, 1935; Bordzilovskyi, 1950; Kurapatkin, Efimov, 2014; etc.) і оприлюднив його у монографії (Camus et al., 1908). Згодом Угринський для харківської флори наводить новий для території тодішньої Російської імперії вид *O. parvifolia* Chaub., який вважає гібридом "*O. coriophora* × *laxiflora*... = *O. palustris* × *coriophora*", та виділяє у його складі дві різновидності: типову " α = *O. parvifolia* Gren. & Godr." та " β = *O. Reinhardii* Ugrinsky" (Ugrinskiy, 1910a). Початково Угринський згідно з Camus (Camus et al., 1908) приймав *O. laxiflora* та *O. palustris* за синонімічні назви, що стосуються одного й того ж виду. Продовжуючи критичне вивчення матеріалів з України та Західної Європи та детально проаналізувавши погляди різних вчених на комплекс *O. laxiflora*, *O. palustris* й *O. elegans*, автор доходить висновку, що у флорі південної частини тодішньої Російської імперії ця група представлена *O. elegans* (Ugrinskiy, 1910b, 1913). Це спонукало його переглянути гібридну формулу раніше описаного ним нотовиду *O. × reinhardii* як *O. coriophora* × *O. elegans*, а також описати два нових гібриди цих же батьківських форм – *O. × pseudoparviflora* та *O. × kelleriana* Ugrinsky (Ugrinskiy, 1913). Зауважимо, що у протолозі для усіх трьох таксонів вказується Північно-Східна Україна, а для першого з них, *O. × pseudoparviflora*, також і Крим. Діагнози видів початково було подано російською мовою, що згідно з тогочасними номенклатурними правилами та положеннями сучасного *International Code...* (Turland et al., 2018: Art. 39.1), вважається валідним опублікуванням. Пізніше автор у роботі "*Diagnoses specierum trium generis Orchis nondum vel imperfecte descriptarum*" (Ugrinski, 1917), опублікованій у м. Волчанську накладом лише 60 примірників, подає діагноз цих видів вже латиною. Згодом ця ж праця була надрукована й у *Repertorium specierum novarum regni vegetabilis* (Ugrinski, 1922).

Відміни між згаданими таксонами стосуються переважно морфологічних ознак генеративної сфери

рослин. Так, квітки *O. × kelleriana* за розміром подібні до квіток *O. elegans*, а квітки *O. × pseudoparviflora* та *O. × reinhardii* – до *O. coriophora*. Два останні види між собою відрізняються щільністю суцвіття, характером розміщення листочків оцвіттини та її забарвленням тощо (Ugrinskiy, 1913; Ugrinski, 1917, 1922). Відносно *O. × pseudoparviflora* автор зазначає: "Цветы и габитус как у *O. parviflora* Chaub. [у тексті, ймовірно, типографська помилка, правильно – *O. × parvifolia* Chaub. – Авт.], от которого наше р. почти не отличается ..." (Ugrinskiy, 1913).

За протологом *O. × pseudoparviflora* наводиться Угринським з двох регіонів: Північно-Східної України (сучасні Харківська й Сумська обл.) та Криму, "... около Васищева, Куряжа, Шпаков, Каменного; с. Чернетчины – Ахт. у., и в Крыму. Южн. берег – Лимены (в герб. И.В. Ванькова)". У протолозі виду серед зразків з Криму наводиться лише екземпляр з Лімен, зібраний Ваньковим. Про інший кримський зразок цього ж колектора з Коккоз ("♂ *Orchis laxiflora* Lam. × ♀ *Orchis coriophora* L. Крымъ. Северный склонъ Яйлы. В чаире близъ д. Коккозь, на травянистомъ склоне. 1400 ф. 6/VI. 1911 г. Собр. И.В. Ваньковъ", YALT, s. n.), автор пише, що він "не соответствует, по видимому, в точности, ни одному из описанных здесь, но относительно ближе к *O. pseudoparviflora* Ugr." (Ugrinskiy, 1913).

У подальшому статус та обсяг *O. × pseudoparviflora* різними авторами трактувався неоднозначно. Існує багато комбінацій назв батьківських форм гібридів, що пов'язані з цим комплексом. Особливо це стосується *O. elegans*, якому притаманна багата синоніміка: *O. laxiflora* Lam. subsp. *elegans* (Heuff.) Soó, *O. palustris* Jacq. subsp. *elegans* (Heuff.) Soó, *O. palustris* var. *elegans* (Heuff.) Nyman, *O. laxiflora* var. *elegans* (Heuff.) Asch. & Graebn., *Herorchis elegans* (Heuff.) D.Tyteca & E.Klein, *Paludorchis palustris* (Jacq.) P.Delforge var. *elegans* (Heuff.) P.Delforge, *Anacamptis palustris* (Jacq.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase subsp. *elegans* (Heuff.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase, *Anacamptis laxiflora* (Lam.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase subsp. *elegans* (Heuff.) Kuropatkin & Efimov. Так, Є.В. Вульф у виданні "Флора Крима" (Wulff, 1927) поряд з іншими гібридами роду *Orchis* подає *O. laxiflora* s. str. × *O. fragrans* Poll. Це пов'язано з тим, що він наводив для Криму тільки *O. fragrans* замість *O. coriophora*. Тому Вульф відніс *O. × pseudoparviflora* (*O. coriophora* × *O. elegans*) у синоніми до наведеного ним гібриду, подаючи при цьому його діагноз за Угринським (Ugrinski, 1917), який посилався на

зразки Ванькова з Криму. Крім згаданих Угринським у протолозі зразків, Вульф вказує ще один, зібраний пізніше, зразок цього гібриду з Криму ("выше дер. Шума 03.VI 1913 цв. (Ваньков!)", який, як і перші два, зберігається у Гербарії YALT.

С.А. Невський у виданні "Флора СССР" (Nevskiy, 1935) у примітці до *O. palustris* вказує, що *O. × pseudoparviflora* та *O. × reinhardii* є гібридами *O. coriophora* × *O. palustris*, а *O. × kelleriana* – *O. palustris* × *O. coriophora*, при цьому вважає *O. elegans* синонімом *O. palustris*, на відміну від Угринського, який їх розмежував. Ю.Д. Клепов у "Флорі УССР" (Клепов, 1935) зазначає, що "види р. *Orchis* легко утворюють між собою гібриди, з них у нас між іншим відомі: *O. coriophora* L. × *O. laxiflora* Lam. (*O. kelleriana* Ugr., *O. pseudoparviflora* Ugr., *O. reinhardii* Ugr.) – Харківщина, Охтирщина!...". Є.І. Бордзіловський у "Флорі УРСР" (Bordzilovskiy, 1950) наводить "*O. coriophora* × *O. palustris* Timb.", де авторство відноситься, ймовірно, до гібридного таксона, який раніше був відомий під назвою *O. coriophoro-palustris* Timbal-Lagrave. Як синоніми Бордзіловський вказує *O. timbali* Velen., *O. coriophora* × *O. elegans* Ugrinsky, *O. × kelleriana*, *O. × pseudoparviflora*, *O. × reinhardii*, *O. coriophora* × *O. laxiflora* Klp. (Клепов – Авт.), а поширення гібриду зазначає на підставі матеріалів Угринського.

Р. Соó вважає, що серед різноманітних форм гібриду *O. coriophorus* × *O. laxiflorus* subsp. *elegans* з України *O. × kelleriana* (sub nom. *O. kellerianus* Ugrinsky) подібний до *O. elegans*, *O. × reinhardii* займає проміжне місце, а *O. × pseudoparviflora* (sub nom. *O. pseudoparviflorus* Ugrinsky) – близький до *O. coriophorus*. Дослідник також наводить новий нотовид *O. ugrinskyanus* Soó (*O. × ugrinskyana* Soó) – *O. coriophorus* var. *fragrans* (Poll.) Boiss. × *O. laxiflorus* subsp. *elegans*, зазначаючи, що останній відомий з Криму (Soó, 1932). Пізніше серед гібридів роду *Orchis* він наводить для України зокрема "*O. coriophora* × *O. elegans*: *O. reinhardii* Ugrinsky in Camus Europe 230 with the nm. *O. kelleriana* and *pseudoparviflora* Ugrinsky Acta soc. rer. natur. univ. Charkov 46 (1913) – Ukraine" (Soó, 1969).

У статті В.В. Куропаткіна та П.Г. Єфімова назва *O. × pseudoparviflora* розглядається як синонім *O. coriophora*, тоді як *O. × kelleriana* та *O. × reinhardii* – як гібриди *Anacamptis laxiflora* s. l. × *A. coriophora* s. l., й на думку авторів, вони відповідають різним варіантам гібридизації *A. laxiflora* s. l. × *A. coriophora* s. l. (Kuropatkin, Efimov, 2014).

У багатьох флористичних (Protopopova, 1965, 1987; Privalova, 1972; Smolyaninova, 1976; Yena, 2012) та номенклатурних (Czerepanov, 1973, 1995a, 1995b; Mosyakin, Fedoronchuk, 1999; Fateryga, 2019) зведеннях *O. pseudoparviflora* не згадується як окремий вид чи гібрид або навіть у примітках до видів, які є його батьківськими формами. Зауважимо, що в "Своде дополнений и изменений ..." С.К. Черепанов наводить лише два з описаних Угринським видів – *O. × reinhardii*, вказуючи, що це "Гібрид *O. coriophora* L. × *O. laxiflora* Lam. subsp. *elegans* (Heuff.) Soó", та *O. × ugrinskyana* Soó – "Гібрид *O. coriophora* L. subsp. *fragrans* (Pollini) E.G. & A.Camus × *O. laxiflora* Lam. subsp. *elegans* (Heuff.) Soó" (Czerepanov, 1973). Пізніше Черепанов змінює думку щодо назв батьківських видів (*O. palustris* Jacq. s. l.): *O. × reinhardii* – *O. coriophora* × *O. palustris* s. l., а *O. × ugrinskyana* Soó ... "*O. fragrans* Pollini × *O. palustris* s. l." та додатково наводить *O. × kelleriana* (*O. coriophora* × *O. palustris*) (Czerepanov, 1995b). Fateryga et Kreutz (2014), не зазначаючи *O. × pseudoparviflora*, наводять для Криму лише один із гібридів, описаних Угринським, та, слідуючи за Kretzschmar, Eccarius et Dietrich (2007), розглядають його у статусі нотопідвиду у складі роду *Anacamptis* Rich.: *A. × timbali* (Velen.) H.Kretzschmar, Eccarius & H.Dietr. nothosubsp. *reinhardii* (Ugr. ex E.G.Camus) H.Kretzschmar, Eccarius & H.Dietr. (*A. coriophora* (L.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase × *A. palustris* (Jacq.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase subsp. *elegans* (Heuff.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase), але зазначають, що цей гібрид вони не бачили. В іншій публікації цих авторів (Kreutz et al., 2018) таксон наводиться у вигляді гібридної формули: *A. coriophora* × *A. palustris* subsp. *elegans*, а в новітньому виданні "Орхидеи Крымского полуострова" (Fateryga et al., 2019) взагалі тільки повідомляється про факт можливого схрещування *A. coriophora* з *A. laxiflora* subsp. *elegans*.

Згідно з *International Code...* (Art. Н.4.1: Turland et al., 2018), гібрид між двома видами чи таксонами внутрішньовидових рангів може мати лише одну правильну назву, яка відповідає певній гібридній формулі. Тому пріоритетною назвою гібриду з формулою (за сучасною номенклатурою) *Anacamptis coriophora* × *A. palustris* subsp. *elegans* (яка таксономічно відповідає формулі *Orchis coriophora* × *O. elegans*) є *Anacamptis × timbali* nothosubsp. *reinhardii*, базисним якого є одна з трьох використаних Угринським назв, що стосується

цього видового та гібридного комплексу і була оприлюднена першою, а саме *O. × reinhardii*, тоді як назва *O. × pseudoparviflora* є синонімом.

Протягом тривалого часу автори не могли віднайти автентичні зразки *O. × pseudoparviflora* в Гербаріях Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна (CWU), де працював Угринський, Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW), куди у повоєнний час потрапила частина матеріалів CWU, а також Нікітського ботанічного саду – Національного наукового центру (YALT) і Ботанічного інституту ім. В.Л. Комарова РАН (LE). Тільки нещодавно одному з авторів статті, Л.Е. Рифф, вдалося віднайти у Гербарії YALT три зразки з Криму, зокрема і той, що цитується у протолозі виду (синтип).

Нижче подаємо номенклатурне цитування назви *O. × pseudoparviflora* із зазначенням даних протологу та виділяємо лектотип.

***Orchis × pseudoparviflora* Ugrinsky, 1913, Тр. Харьков. об-ва испытат. прир. Харьков. ун-та, 46: 150; id 1917, Diagn. specier. trium gen. *Orchis* (editio auct.): 5; id 1922, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 18: 142–143.**

За протологом: "... около Васищева, Куряжа, Шпаков, Каменного; с. Чернетчины – Ахт. у., и в Крыму. Южн. берег – Лимены (в герб. И.В. Ванькова)".

Lectotype (V. Protopopova, I. Tymchenko, M. Shevera & L. Ryff, **hic designatus**; 16.07.2019, in herb.): "*Orchis laxiflora* Lam. × *Orchis coriophora* L. Крымь. Южный берег – Лимены. На луку возле ручейка. 1100 ф. 3/VI. 1912 г. Собр. И.В. Ваньковъ", *Notae criticae* "*Orchis elegans* Heuff. × *Orchis coriophorus* L.!", *Notae criticae*: "*O. Reinhardii* Ugrinsky Det. R. Soó/1926 Berlin", *Notae criticae*: "*Orchis pseudoparviflora* Ugr., 1913, Тр. Харьков. об-ва испытат. прир. Харьков. ун-та, 46: 150, Lectotype! V. Protopopova, I. Tymchenko, M. Shevera, L. Ryff, 16.07.2019", in herb. YALT Рифф" (YALT s. n.) (рис. 1).

На гербарному зразку розміщені дві рослини у добре збереженому стані; та, що праворуч (окреслена на рис. 1) має краще розвинені квітки, а оскільки її морфологічні ознаки співпадають з діагностичними, тому саме вона обрана за лектотип.

Оскільки *O. × pseudoparviflora* Ugrinsky – проблемний в систематичному відношенні таксон, а сучасні збори гібридних рослин, що за сучасною номенклатурою належать до *A. × timbali* nothosubsp. *reinhardii*, відсутні, звертаємо увагу ботаніків на необхідність подальшого спеціального його вивчення.

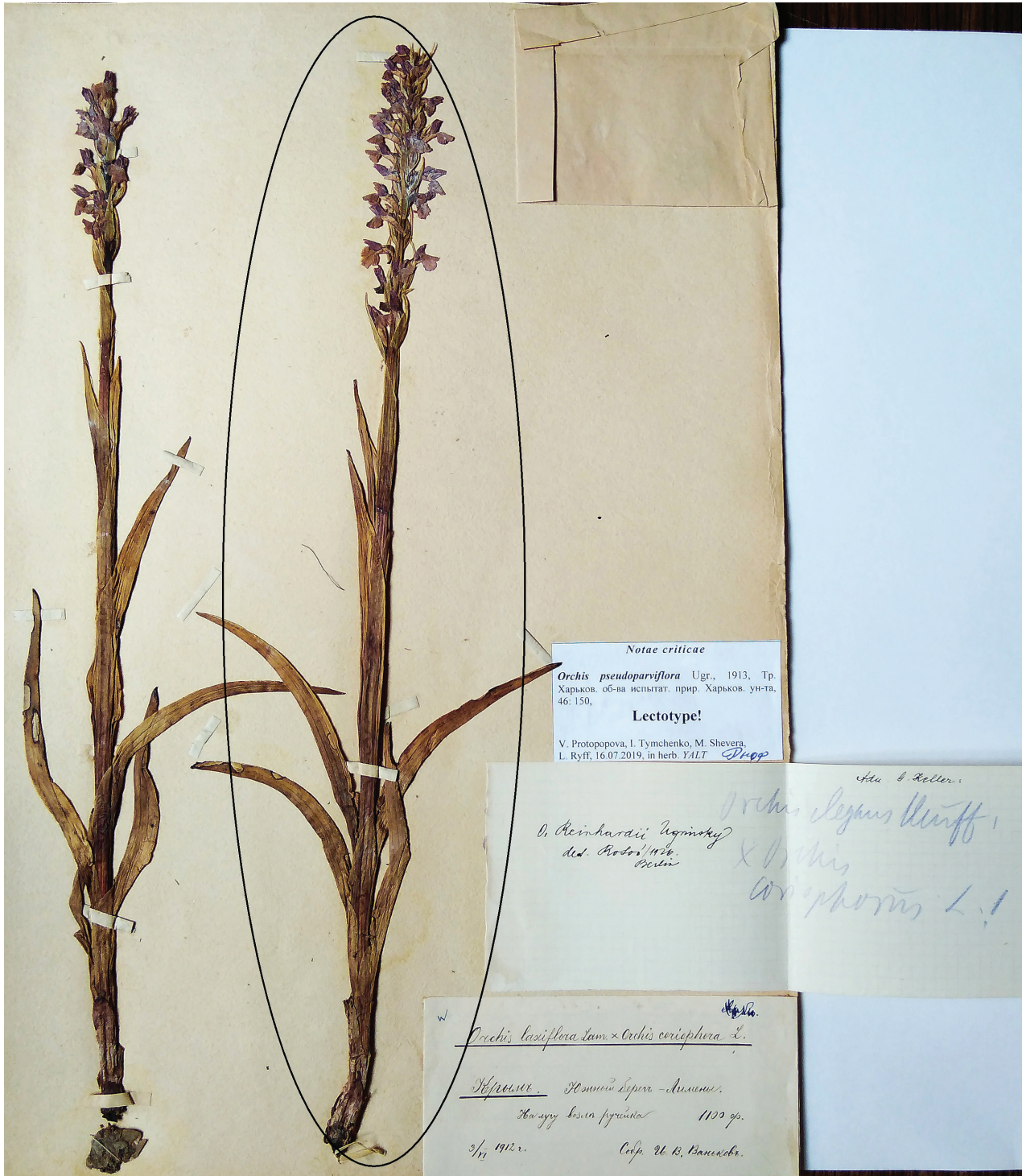


Рис. 1. Лектотип *Orchis × pseudoparviflora* Ugrinsky (YALT s.n.)

Fig. 1. Lectotype of *Orchis × pseudoparviflora* Ugrinsky (YALT s.n.)

Подяки

Автори щиро вдячні чл.-кор. НАН України, д.б.н., проф. С.Л. Мосякіну, к.б.н. І.Г. Ольшанському (Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України), к.б.н. К.О. Звягінцевій (Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна), mgr. Д. Піфко (Національний природничий музей, Будапешт, Угорщина), к.б.н., ст.н.с. П.Г. Єфімову (Ботанічний інститут ім. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Росія) за консультації під час підготовки статті, допомогу в пошуках автентичних зразків виду в Гербаріях CWU та LE, а також надіслану літературу. Автори також висловлюють подяку рецензентам за слухні поради.

Список посилань

- Bordzilovskiy E.I. 1950. *Orchidaceae*. In: *Flora UkrRSR*, vol. 3. Eds M.I. Kotov, A.I. Barbarych. Kyiv: Vyd-vo AN UkrRSR, pp. 312–405. [Бордзіловський Є.І. 1950. Родина Зозулинцеві – *Orchidaceae*. В кн.: *Флора УРСР*, т. 3. Ред. М.І. Котов, А.І. Барбарич. Київ: Вид-во АН УРСР, с. 312–405].
- Camus E.G., Bergon P., Camus A.A. 1908. *Monographie des orchidees de l'Europe, de l'Afrique septentrionale, de l'Asie Mineure et des provinces Russes transcaspiennes*. Paris: J. Lechevalier, 484 pp.
- Czerepanov S.K. 1973. *Additamenta et corrigenda ad "Floram URSS" (tomi I–XXX)*. Leningrad: Nauka, 668 pp. [Черепанов С.К. *Свод дополнений и изменений к "Флоре СССР" (тт. I–XXX)*. Ленинград: Наука, 668 с.].
- Czerepanov S.K. 1995a. *Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)*. Cambridge University Press, Cambridge & New York, x + 516 pp.
- Czerepanov S.K. 1995b. *Plantae Vasculares Rossicae et civitatum collimitaneorum (in limicis URSS olim)*. St. Petersburg: Mir i Semya-95, 992 pp. [Черепанов С.К. 1995. *Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР)*. С. Петербург: Мир и семья-95, 992 с.].
- Fateryga A.V. 2019. *Ekosistemy*, 17: 38–43. [Фатерыга А.В. 2019. Новый чеклист орхидных (*Orchidaceae*) флоры Крыма. *Экосистемы*, 17: 38–42.]
- Fateryga A.V., Efimov P.G., Svirin S.A. 2019. *Orchids of the Crimean Peninsula*. Simferopol: Arial, 224 pp. [Фатерыга А.В., Ефимов П.Г., Свиринов С.А. 2019. *Орхидеи Крымского полуострова*. Симферополь: Ариал, 224 с.].
- Fateryga A.V., Kreutz K.C.A.J. 2014. Checklist of the orchids of the Crimea (*Orchidaceae*). *Journal of European Orchids*, 46(2): 407–436.
- GBIF Secretariat (2019). *GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset. *Orchis ×reinhardii* K.Ougrinsk. ex E.G.Camus*. Available at: <https://www.gbif.org/species/2808509> (Accessed 21 November 2019). <https://doi.org/10.15468/39omei>
- Govaerts R., Bernet P., Kratochvil K., Gerlach G., Carr G., Alrich P., Pridgeon A.M., Pfahl J., Campacci M.A., Holland Baptista D., Tigges H., Shaw J., Cribb P., George A.S., Kreuz K., Wood J. 2019. *World Checklist of Orchidaceae*. In: *World Checklist of Selected Plant Families*. Available at: <http://apps.kew.org/wcsp/> (Accessed 2 August 2019).
- IPNI. *The International Plant Names Index*. 2012–onward. Available at: <https://www.ipni.org/n/649055-1> (Accessed 21 November 2019).
- Kleopov Yu.D. 1935. *Orchidaceae*. In: *Flora of the Ukrainian SRR. Handbook of Flowering and Higher Spore-bearing Plants of the Ukr.SRR, part 1. Higher Spore-bearing Plants, Gymnosperms and Monocotyledonous Angiosperms*. Ed. M. Liaskivskiy. Kyiv: State Publishing House of Collective and State Farm Literature of the Ukrainian SRR, pp. 327–344. [Клепов Ю.Д. 1935. *Orchidaceae* – Ятрышниковые. В кн.: *Флора УССР. Визначник квіткових та вищих спорових рослин УССР*, ч. 1. Вищі спорові, голонасінні та вкритонасінні односім'ядольні. Ред. М. Лясківський. Київ: Держ. вид-во колгосп. та радгосп. літ. УССР, с. 327–344].
- Kretzchmar H., Eccarius W., Dietrich H. 2007. *The orchid genera Anacamptis, Orchis, Neotinea: phylogeny, taxonomy, morphology, biology, distribution, ecology, hybridization*. Burgel: EchinoMedia Verlag, 544 pp.
- Kreutz C.A.J., Fateryga A.V., Ivanov S.P. 2018. *Orchids of the Crimea (description, pattern of life, distribution, threats, conservation, iconography)*. Sint Geertruid, the Netherlands: Kreutz Publishers, 576 pp.
- Kuropatkin V.V., Efimov P.G. 2014. *Botanicheskiy Zhurnal*, 99(5): 555–593. [Куропаткин В.В., Ефимов П.Г. 2014. Конспект родов *Anacamptis*, *Neotinea* и *Orchis* s. str. (*Orchidaceae*) флоры России и сопредельных стран с обзором проблемы подразделения *Orchis* s. l. на отдельные роды. *Ботанический журнал*, 99(5): 555–593].
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. 1999. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*. Kiev, xxiii + 345 pp.
- Nevskiy S.A. 1935. *Orchidaceae*. In: *Flora SSSR*, vol. 4. Ed. V.L. Komarov. Leningrad: Izd-vo AN SSSR, pp. 589–730. [Невский С.А. 1935. Ятрышниковые – *Orchidaceae*. В кн.: *Флора СССР*, т. 4. Ред. В.Л. Комаров. Ленинград: Изд-во АН СССР, с. 589–730].
- Privalova L.A. 1972. *Orchidaceae*. In: *Handbook of Higher Plants of the Crimea*. Ed. N.I. Rubtsov. Leningrad: Nauka, pp. 93–103. [Привалова Л.А. 1972. *Orchidaceae*. В кн.: *Определитель высших растений Крыма*. Ред. Н.И. Рубцов. Ленинград: Наука, с. 93–103].
- Protopopova V.V. 1965. *Orchidaceae*. In: *Identification Manual of Plants of Ukraine*. Ed. D.K. Zerov. Kyiv: Urozhay, pp. 177–186. [Протопопова В.В. 1965. Родина Орхидні – *Orchidaceae*. У кн.: *Визначник рослин України*. Ред. Д.К. Зеров. Київ: Урожай, с. 177–186].
- Protopopova V.V. 1987. *Orchidaceae*. In: *Identification Manual of Higher Plants of Ukraine*. Ed. Yu.M. Prokudin. Kiev: Naukova Dumka, pp. 405–412. [Протопопова В.В. 1987. *Orchidaceae* – Ятрышниковые. В кн.: *Определитель высших растений Украины*. Ред. Ю.Н. Прокудин. Киев: Наукова думка, с. 405–412].

- Protopopova V.V., Tymchenko I.A., Efimov P.G., Shevera M.V. 2017. *Ukrainian Botanical Journal*, 74(4): 326–333. [Протопопова В.В., Тимченко І.А., Єфімов П.Г., Шевера М.В. 2017. Типи назв таксонів родини *Orchidaceae*, описаних з території Криму. *Український ботанічний журнал*, 74(4): 326–333]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.04.326>
- Saidakhmedova N. 2011. Image of *Anacamptis* × *timbalii* ssp. *reinhardii* (Ugr. ex E.G. Camus) H. Kretzschmar, Eccarius & H. Dietr. In: *Plantarium: open on-line atlas and key to plants and lichens of Russia and neighbouring countries*. 2007–onward. Available at: <https://www.plantarium.ru/page/image/id/95889.html> (Accessed 14 November 2019).
- Smolyaninova L.A. 1976. *Orchidaceae*. In: *Flora of the European Part of the USSR*, vol. 2. Ed. An.A. Fedorov. Leningrad: Nauka, pp. 10–59. [Смолянинова Л.А. *Orchidaceae* – Ятрышниковые. В кн.: *Флора европейской части СССР*, т. 2. Ред. Ан.А. Федоров. Ленинград: Наука, с. 10–59].
- Soó R. 1932. *Orchis pseudoparviflorus* Ugrinsky. In: *Monographier der Orchideen Europas und des Mittelmeergebietes*, Bd 2. Eds G. Keller, R. Soó. *Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis. Sonderbeiheft A*. Berlin-Dahlem, p. 186.
- Soó R. 1969. A short survey of the Orchids of the Soviet Union. *Annales Universitatis Scientiarum Budapestinensis de Rolando Eötvös Nominatae. Sectio biologica*, 11: 53–74.
- The Plant List*. 2013. Version 1.1. Available at: <http://www.theplantlist.org/tpl1.1/record/kew-143159> (Accessed 21 November 2019).
- Thiers B. 2008–onward. *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden. Available at: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih> (Accessed 19 September 2018).
- Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J. & Smith G. F. (Eds). 2018. *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017*. [*Regnum Vegetabile 159*]. Glashütten: Koeltz Botanical Books. <http://doi.org/10.12705/Code.2018>
- Ugrinskiy K.A. 1910a. *Proceedings of the Kharkov Society of Naturalists of Kharkov University*. 43: 225–237. [Угринский К.А. 1910а. Заметка о некоторых редких видах харьковской флоры. *Труды Общества испытателей природы при Императорском Харьковском университете*, 43: 225–237].
- Ugrinskiy K.A. 1910b. *Proceedings of the Kharkov Society of Naturalists of Kharkov University*, 43: 337–347. [Угринский К.А. 1910б. Критические заметки о некоторых видах харьковской флоры. *Orchis laxiflora* Lam. *Труды Общества испытателей природы при Императорском Харьковском университете*, 43: 337–347].
- Ugrinskiy K.A. 1913. *Proceedings of the Kharkov Society of Naturalists of Kharkov University*, 46: 147–151. [Угринский К.А. 1913. *Orchis elegans* Heuff. и его помеси с *Orchis coriophora* L. в русской флоре. *Труды Харьковского общества испытателей природы Харьковского университета*, 46: 147–151].
- Ugrinski C.A. 1917. *Diagnoses specierum trium generis Orchis nondum vel imperfecte descriptarum*. Volchansk, 6 pp.
- Ugrinski C.A. 1922. *Diagnoses specierum trium generis Orchis nondum vel imperfecte descriptarum. Repertorium specierum novarum regni vegetabilis*, 18: 142–144.
- Wulff E.W. 1930. *Flora of the Crimea*, vol. 1, issue 3. Leningrad: Publishing house of Nikita Botanical Garden, 126 pp. [Вульф Е.В. 1930, *Флора Крыма*, т. 1, вып. 3. Ленинград: Изд-во Никитского ботанического сада, 126 с.].
- Yena A.V. 2012. *Spontaneous Flora of the Crimean Peninsula*. Simferopol: N. Orianda, 232 pp. [Ена А.В. 2012. *Природная флора Крымского полуострова*. Симферополь: Н. Орианда, 232 с.].
- Рекомендує до друку Н.М. Шиян



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.03.143>

Фенологічна реакція рослин на екстремальний термічний режим осінньо-зимового періоду 2019 року в Україні

Яків П. ДІДУХ, Оксана О. КУЧЕР, Людмила В. ЗАВ'ЯЛОВА

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська 2, Київ 01004, Україна
ya.didukh@gmail.com
kucher.oksana29@gmail.com
l.zavialova7@gmail.com

Didukh Ya.P., Kucher O.O., Zavialova L.V. 2020. **Phenological reaction of vascular plants to the extreme thermal regime in autumn–winter of 2019 in Ukraine.** *Ukrainian Botanical Journal*, 77(3): 143–155.

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

Abstract. In the autumn and early winter of 2019, the weather in Ukraine was abnormally warm. For that period, numerous reports on unusual flowering of many species of plants in various regions of Ukraine have been received. This information on the established phenological reaction as a response to such extreme conditions was collected during November–December 2019 and analyzed by several indicators. The phenomena of phenological reaction at different stages of flowering have been recorded for over 80 species of plants in Ukraine. The species composition, taxonomic and fractional affiliation of species, their life forms and flowering periods during the normal season of vegetation according to the literature data have been established. The groups were determined by the duration and types of flowering. The most cases of flowering during the studied period were recorded in Zaporizhzhya, Transcarpathian, Kyiv, Odesa, and Rivne administrative regions of Ukraine, mainly in cities and other settlements. The largest number of phenological reactions were observed in the families *Rosaceae* (more than 20 species, for most of them re-flowering was recorded), *Asteraceae*, *Amaryllidaceae*, and *Violaceae*. Among life forms, phanerophytes and hemicryptophytes were generally prevalent. Most of phenological reactions were found for native, alien or introduced plant species in cultivation sites (botanical gardens, private plots, urban green plantations, etc.). Among species of alien plants, phenological reactions were observed more frequently than in native ones. The largest group is the re-flowering plants, which mainly includes species that have passed and completed the full generative cycle in spring of that year (*Galanthus nivalis*, *Scilla bifolia*, *Ficaria verna*, *Iris pumila*, *Bellis perennis*, *Syringa vulgaris*, *Fragaria vesca*, etc.), or their fruiting and seed fall ended in August–September (*Persica vulgaris*, *Armeniaca vulgaris*, *Malus domestica*, *Prunus cerasifera*, etc.). The most abundant is the group of early-flowering species that include introduced winter-blooming in the primary range *Viburnum farreri*, *Viburnum* × *bodnantense* which begin vegetation within their native range in December.

Keywords: climate, flowering, life cycle, phenological reactions, thermal regime, Ukraine, vascular plants

Submitted 14 May 2020. Published 30 June 2020

Дідух Я.П., Кучер О.О., Зав'ялова Л.В. 2020. **Фенологічна реакція рослин на екстремальний термічний режим осінньо-зимового періоду 2019 року в Україні.** *Український ботанічний журнал*, 77(3): 143–155.

Реферат. Останні місяці 2019 року відзначилися в Україні аномально теплою погодою. З'явилися численні повідомлення про нехарактерне для даного періоду квітування багатьох видів рослин у різних регіонах України. Відомості про встановлені фенологічні реакції, як відповідь на такі екстремальні умови, були зібрані впродовж листопада–грудня 2019 р. і проаналізовані за низкою показників. Фенологічна відповідь, виражена різними стадіями квітування, зафіксована у понад 80 видів рослин по всій території України. Наведено таксономічну та фракційну приналежність видів, життєві форми, періоди квітування за нормального проходження вегетаційного сезону за літературними даними, виділено групи за тривалістю та типами квітування. Найбільше випадків квітування у досліджений період зафіксовано у Запорізькій, Закарпатській, Київській, Одеській та Рівненській областях України, переважно у населених пунктах, зокрема великих містах. Найчисельнішими за кількістю виявлених фенологічних реакцій є родини *Rosaceae* (понад 20 видів, у більшості з них зафіксоване повторне квітування),

© 2020 Ya.P. Didukh, O.O. Kucher, L.V. Zavialova. 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

Asteraceae, *Amaryllidaceae*, *Violaceae*. Серед життєвих форм сукупно переважають фанерофіти та гемікриптофіти. Найбільше випадків фенологічних реакцій спостерігалось у рослин (аборигенних, адвентивних та інтродукованих видів), які перебувають у місцях культивування (ботанічні сади, присадибні ділянки, зони міського озеленення тощо). Серед видів адвентивних рослин фенологічні реакції спостерігалися частіше, ніж серед аборигенних. Найчисельнішою є група рослин з повторним квітутанням. До неї належать переважно види, що впродовж вегетаційного сезону 2019 р. пройшли та завершили повний генеративний цикл навесні (*Galanthus nivalis*, *Scilla bifolia*, *Ficaria verna*, *Iris pumila*, *Bellis perennis*, *Syringa vulgaris*, *Fragaria vesca* та ін.), а також ті, в яких він був тривалішим у часі, проте плодоношення й опадання насіння завершувалося в серпні–вересні (*Persica vulgaris*, *Armeniaca vulgaris*, *Malus domestica*, *Prunus cerasifera* та ін.). Наймеш чисельною є група ранньоквітучих видів, до якої належать інтродуковані зимовоквітучі в первинному ареалі *Viburnum farreri* та *Viburnum × bodnantense*, що в умовах первинного ареалу починають вегетацію в грудні.

Ключові слова: життєвий цикл, квітутання, клімат, судинні рослини, температурний режим, Україна, фенологічна реакція

Вступ

Кліматичні зміни розцінюють як одну із найглобальніших загроз існуванню біосфери у тому вигляді, як ми її знаємо зараз (Climate Change..., 2015; Climatogenic..., 2016; Shvidenko et al., 2018). Вважається, що кліматичний складник здатний до швидкого відновлення та повернення у вихідне становище, тобто має високу резистентну стабільність. Однак наприкінці ХХ століття зафіксовано не лише суттєве відхилення температурних показників від норми, що виходить далеко за рамки природних щорічних коливань, але й зростання градієнту їхніх змін. У різних регіонах Європи за останні 100 років середня температура повітря зросла на 0,4–1,5 °С, причому тенденція до потепління найвиразніша в горах (Böhm et al., 2001; Pauli et al., 2007; Lenoir et al., 2008). Починаючи з 1950 р. багато із зареєстрованих змін кліматичної системи є нетиповими або безпрецедентними, особливо при порівнянні з нормальними чи усередненими значеннями за останні десятиліття (Balabukh et al., 2014). Температура повітря в кожному з останніх трьох десятиліть була вищою за всі попередні з 1850 р., а перше десятиріччя ХХІ століття було найтеплішим (Climate Change..., 2015; Balabukh et al., 2014). Причиною цього вважають збільшення концентрації парникових газів в атмосфері (Climate Change..., 2015). Паралельно зі зростанням середньої температури, фіксуються й інші прояви трансформації кліматичної системи: зміна тривалості сезонів, збільшення частоти максимальних і мінімальних температур, засушливих періодів, інших катаклізмів, що трактується як вираження турбулентності та свідчить про порушення стабільності екосистеми на планетарному рівні (Climate Change..., 2015; Climatogenic..., 2016).

Метеорологи встановили, що в Україні середня температура за останні 10 років підвищилася на 0,3–0,6 °С, тоді як за останні 100 років – на 0,7 °С (Daty perekhodu..., 2010; Osadchyi, Babichenko, 2013). Змінюється тривалість сезонів, кількість літніх, морозних та спекотних днів, "тропічних ночей" (коли температура повітря не опускається нижче 20 градусів протягом доби), ступінь зволоження, вітровий режим, кількість проявів екстремальних явищ (Balabukh, Malitskaya, 2017).

Біота реагує на такі зміни відповідно, оскільки є чутливим індикатором змін зовнішнього середовища (Didukh, 2012). Однією із найважливіших індикаційних біотичних ознак є фенологічна відповідь (Chmura et al., 2019), вираженням якої є хронологічні зміни фаз генеративного циклу: зтягнуте до пізньої осені або раннє від кінця календарної зими чи ранньої весни квітутання, що останнім часом набуває масового характеру і фіксується в різних за кліматичними умовами регіонах України. Тепла осінь 2019 р. та ненастання метеорологічної зими 2019–2020 рр., що зафіксовано рекордними температурними показниками, спричинили і фенологічну відповідь рослин на ці екстремальні умови – квітутання.

Помітна осінньо-зимова температурна аномалія 2019–2020 рр. викликала численні реакції рослин, які спостерігалися по всій території України. Фенологічні зміни виражені по-різному і стосуються як вегетаційного, так і генеративного циклів, що відбуваються в різні періоди та не відповідають одному сезону: набухання бруньок, поява перших листків, ріст стебла та пагонів, квітутання тощо. За період осінь–зима 2019 р. нами простежено і проаналізовано лише квітутання, як частину генеративного циклу, що відображає добре фіксовані візуально різні якісні прояви і привертає увагу не лише фахівців, а й пересічних спостерігачів. Квітутання більшості ранньоквітучих, переважно декоративних

культивованих рослин, критично залежить від кліматичних умов. Отже, встановлення тенденцій до зміщення та змін генеративних циклів надасть можливість засвідчити не лише певні температурні аномалії, але й прогнозовані перебудови сезонної вегетації загалом. Такі зміни вже фіксувалися раніше і вивчаються нині (Illichevskiy, 1925, 1926; Shnelle, 1961; Misnik, 1976; Solov'yev, 2005; Firsov et al., 2008; Balabukh et al., 2017; Goncharenko, Leontyev, 2018; Shvidenko et al., 2018; Chmura et al., 2019).

Оскільки це було досить неочікуваним, подекуди масовим явищем, ми не були підготовленими до його повсюдної фіксації і збирання значних обсягів інформації, тому використовували як власні дані, так і повідомлення всіх, хто відгукнувся на наше звернення.

Матеріали та методи

У роботі використано узагальнені результати досліджень клімату України за останні десятиліття (Climate..., 2003; Balabukh, 2013; Balabukh et al., 2014; Balabukh, Malitskaya, 2017; Osadchyi, 2018; Shvidenko et al., 2018). Враховуючи те, що "температура повітря є одним з найважливіших елементів погоди і клімату, оскільки теплова енергія лежить в основі всіх атмосферних процесів і в цілому зумовлює стан кліматичної системи" (Balabukh et al., 2017a: 34), нами зведено та коротко проаналізовано попередньо встановлені показники середніх за листопад і грудень багаторічних (1950–2010) значень середньої, середньої мінімальної та середньої максимальної за місяць температури повітря та їхні значення у 2019 р. на основі даних кліматичних баз (<https://www.weatherbase.com>, <https://www.meteoprog.ua/ua/>, <http://cgo-sreznevskiy.kiev.ua/>). Вказані показники та виявлені їхні аномальні значення у листопаді–грудні 2019 р. по містах України зведено в табл. 1, окремі з них також узагальнено на схематичному графіку (рис. 1), та задіяно при нанесенні ліній екоаномалій на картосхему (рис. 2). В областях помірного кліматичного поясу фітофенологічні показники (початок квітання, дозрівання плодів тощо) багатьох видів рослин тісно корелюють з динамікою температури приземного шару повітря і самі перетворюються на показники термічного режиму (Malysheva, 1968). Залежність зафіксованих фенологічних реакцій рослин у листопаді–грудні 2019 р. від показників температури повітря (табл. 1) у

цей період виражена лініями екоаномалій (адаптовано за Malysheva, 1968). Для реєстрації та аналізу фенологічних реакцій судинних рослин використано також загальноприйняті методики фенологічних спостережень (Shnelle, 1961; Malysheva, 1968; Misnik, 1976; Yurkevich et al., 1980; Solov'yev, 2005). Фенологічні фази оцінювалися згідно до відомих методик (Shnelle, 1961; Yurkevich et al., 1980). Фенологічні реакції зафіксовано по всій території України з використанням оригінальних даних та відомостей з відкритих джерел: повідомлень колег, електронних ресурсів (персональні та публічні сторінки у соцмережах) з фіксуванням відповідних фотоматеріалів.

Квітування як одна із ключових фенологічних ознак, а особливо аномальне квітування, привертає увагу не лише фахівців, воно добре помітне, і тому достовірність зібраних даних є достатньо високою. Разом із тим, ця фенологічна фаза розвитку генеративних органів супроводжується суттєвими змінами в життєдіяльності рослинного організму, фіксування яких потребує послідовного документування підготовленими фахівцями та детальних досліджень, які слід проводити впродовж тривалого періоду, що надасть підстави для відповідних узагальнень (Shnelle, 1961; Malysheva, 1968; Yurkevich et al., 1980; Solov'yev, 2005) стосовно причин і механізмів аномального квітування – включно (Illichevskiy, 1925, 1926). Початок і тривалість генеративного циклу в рослин досліджених видів за один сезон вегетації визначено за літературними даними (Opredelitel..., 1987; Didukh et al., 2010), проведене їхнє порівняння з результатами спостережень для визначення типу квітування за запропонованою типологією (Illichevskiy, 1925, 1926; Vartazarova, 1961).

Результати та обговорення

Оскільки квітування як фенологічна реакція фіксувалося лише наприкінці минулого, 2019 року, то в науковій літературі ще немає публікацій кліматологів, детального аналізу, достовірних статистичних даних щодо осінньо-зимової температурної аномалії цього періоду. Тому для порівняння кліматичних показників нами використано дані відкритих джерел, зокрема кліматичних баз, достовірність яких подекуди потребує уточнень. За даними метеорологічних показників по 27 населених пунктах (переважно

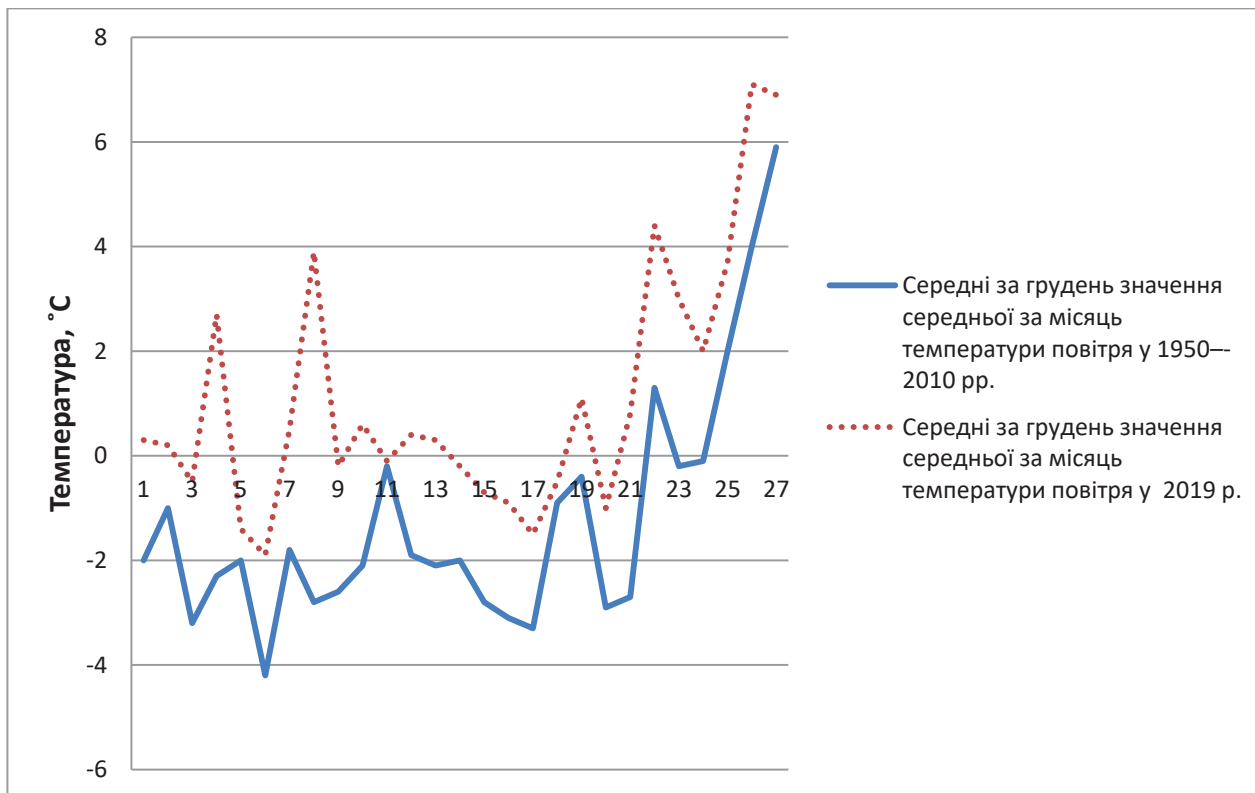


Рис. 1. Середні за грудень значення середньої за місяць температури повітря в містах України (з південного заходу на південний схід) у 1950–2010 рр. та у 2019 р. (1 – Луцьк; 2 – Рівне; 3 – Житомир; 4 – Київ; 5 – Чернігів; 6 – Суми; 7 – Львів; 8 – Тернопіль; 9 – Хмельницький; 10 – Івано-Франківськ; 11 – Ужгород; 12 – Чернівці; 13 – Черкаси; 14 – Кропивницький; 15 – Вінниця; 16 – Полтава; 17 – Харків; 18 – Дніпро; 19 – Запоріжжя; 20 – Донецьк; 21 – Луганськ; 22 – Одеса; 23 – Херсон; 24 – Миколаїв; 25 – Сімферополь; 26 – Севастополь; 27 – Ялта)

Тут і в табл. 1 використані відомості відкритих ресурсів: <https://www.weatherbase.com>, <https://www.meteoprog.ua/ua/>, <http://cgo-sreznevskiy.kiev.ua/>

Fig. 1. Average monthly temperature in cities of Ukraine in December, from north-west to south-east for the period of 1950–2010 and in December 2019 (1 – Lutsk; 2 – Rivne; 3 – Zhytomyr; 4 – Kyiv; 5 – Chernihiv; 6 – Sumy; 7 – Lviv; 8 – Ternopil; 9 – Khmelnytskyi; 10 – Ivano-Frankivsk; 11 – Uzhhorod; 12 – Chernivtsi; 13 – Cherkasy; 14 – Kropyvnytsky; 15 – Vinnytsia; 16 – Poltava; 17 – Kharkiv; 18 – Dnipro; 19 – Zaporizhzhia; 20 – Donetsk; 21 – Luhansk; 22 – Odesa; 23 – Kherson; 24 – Mykolaiv; 25 – Simferopol; 26 – Sevastopol; 27 – Yalta)

Open source information used here and in Table 1: <https://www.weatherbase.com>, <https://www.meteoprog.ua/ua/>, <http://cgo-sreznevskiy.kiev.ua/>

обласних центрах) обраховано аномальні відхилення температури повітря періоду листопад–грудень 2019 р. (табл. 1) та побудовано лінії екоаномалій (рис. 2).

За даними довготривалих спостережень (табл. 1) у листопаді середня за місяць температура повітря на рівнинній території України (крім Південного берега Криму та гірських регіонів) є найнижчою на північному сході країни (Суми $-0,3^{\circ}\text{C}$), а найвищою – на Одещині та в АР Крим (Одеса та Сімферополь, відповідно $5,7^{\circ}\text{C}$ та $5,8^{\circ}\text{C}$), при середньому значенні для України $-2,6^{\circ}\text{C}$. Відповідно для грудня показники

коливаються від $-4,2^{\circ}\text{C}$ (Суми) до $1,3$ – $2,0^{\circ}\text{C}$ (Одеса, Сімферополь), при середньому значенні для України $1,7^{\circ}\text{C}$. Тобто підвищення температури відбувається в південному напрямку, що свідчить про широтний розподіл температури. У 2019 р. регіональні особливості просторового розподілу температури зберігалися: у листопаді (Суми $2,1^{\circ}\text{C}$, Сімферополь $7,8^{\circ}\text{C}$, Одеса $8,5^{\circ}\text{C}$), у грудні (Суми $-1,9^{\circ}\text{C}$, Сімферополь $3,7^{\circ}\text{C}$, Одеса $4,4^{\circ}\text{C}$) (табл. 1; рис. 1).

Середнє значення температури повітря на території рівнинної України в листопаді становило $4,7^{\circ}\text{C}$, а у грудні $-0,1^{\circ}\text{C}$. Тобто, значення температурних

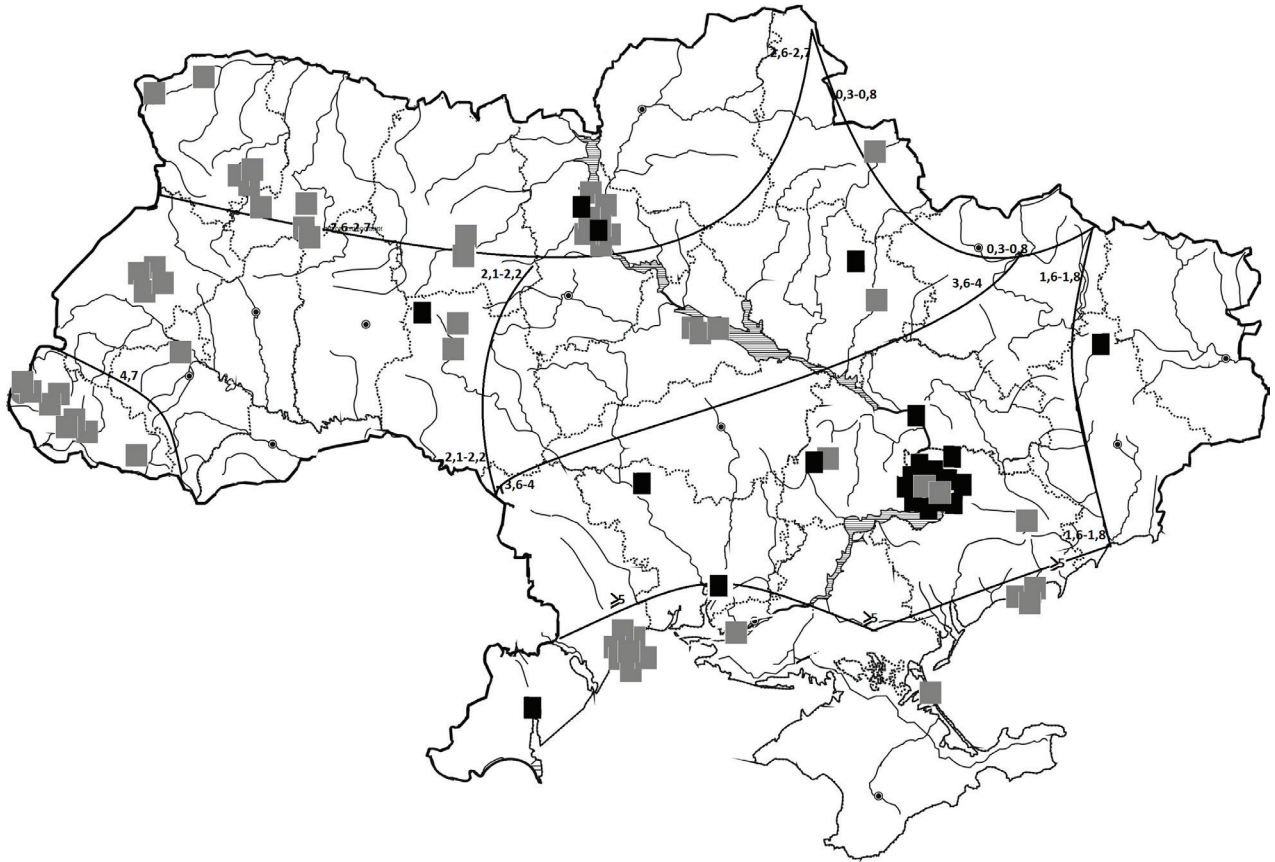


Рис. 2. Картохема локалізацій фенологічних реакцій рослин на екстремальні умови температурного режиму в листопаді–грудні 2019 р. та лінії екоаномалій.

■ – культивовані рослини (cultivated plants), ■ – дикорослі рослини (wild plants)

Fig. 2. A scheme map of locations of phenological reactions of plants due to extreme conditions of thermal regime in November and December of 2019 and contours of ecological anomalies

показників за досліджуваний період були додатними, однак спостерігалось зростання температури повітря та перевищення багаторічних середніх значень у листопаді на $2,1\text{ }^{\circ}\text{C}$ та в грудні на $2,0\text{ }^{\circ}\text{C}$ (табл. 1). Загалом, нинішня зима (2019–2020 рр.) була незвично теплою. Грудень виявився одним з найтепліших за період інструментальних спостережень за погодою. Середні за місяць значення температури повітря в грудні 2019 р. були додатними майже на всій території України (табл. 1), а на півдні навіть перевищили $5,0\text{ }^{\circ}\text{C}$. Аномалії середньої за місяць температури повітря у цьому регіоні становили понад $3,0\text{ }^{\circ}\text{C}$, а на значній частині території країни сягали $2,0\text{ }^{\circ}\text{C}$ і вище. Такі високі значення середніх за місяць температурних показників свідчать про високі значення середньої за добу, мінімальної та максимальної температури повітря. Так, середня за добу температура повітря

в Україні в окремі дні грудня 2019 р. перевищувала $10\text{ }^{\circ}\text{C}$, а на заході країни її максимальні значення сягали $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ і вище (<https://gazeta.ua/articles/ukraine-newspaper/>).

Відомо, що вегетація більшості рослин в умовах помірної зони розпочинається при стійкій середньодобовій температурі повітря $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ і вище (Shnelle, 1961; Yurkevich et al., 1980; Solov'yev, 2005). Оскільки в листопаді–грудні 2019 р. для вегетації рослин зберігалися відповідні умови (табл. 1), різні стадії квітання рослин (табл. 2) стали фенологічною відповіддю на погодні аномалії. Фенологічні реакції зафіксовані у понад 80 видів рослин (включно з *Magnolia* sp., *Prunus* sp. (incl. *Cerasus*), *Rosa* sp., *Viola* sp.) по всій території України, проаналізовані нами за низкою показників (табл. 2). Аналіз кількості виявлених випадків квітання у досліджений період

Таблиця 1. Кліматичні показники (температура) великих міст України
 Table 1. Climatic indicators (temperature) in cities of Ukraine

Кліматичні показники	Міста																											
	Листопад (XI) – грудень (XII) 1950–2010 рр.																											
	ХІ	ХІІ	ХІ	ХІІ	ХІ	ХІІ	ХІ	ХІІ	ХІ	ХІІ	ХІ	ХІІ	ХІ	ХІІ	ХІ	ХІІ	ХІ	ХІІ	ХІ	ХІІ	ХІ	ХІІ	ХІ	ХІІ	ХІ	ХІІ		
середня за місяць максимальна T, °C	3,0	0,0	4,1	-0,7	4,0	0,0	3,0	0,0	6,0	0,9	1,1	4,8	-0,4	8,2	2,7	6,1	0,9	5,2	0,2	4,0	-0,4	4,6	0,0	3,0	-2,0	3,6	-0,8	
середня за місяць T, °C	1,0	-2,0	1,3	-3,2	2,6	-2,0	2,0	-1,0	2,6	-1,8	-2,1	1,9	-2,8	4,7	-0,2	2,6	-1,9	2,3	-2,5	1,7	-2,8	1,9	-2,3	0,3	-4,2	0,8	-3,3	
середня за місяць мінімальна T, °C	-1,0	-5,0	-1,4	-5,6	0,0	-4,0	0,0	-3,0	-0,3	-4,6	-0,8	-5,5	-0,8	1,4	-3,0	-0,2	-4,4	-0,5	-6,1	-0,8	-5,2	-0,3	-4,6	-2,3	-6,8	-1,6	-5,8	
Листопад (XI) – грудень (XII) 2019 р.																												
середня за місяць максимальна T, °C	4,0	-1,0	5,0	0,0	6,0	1,0	8,0	3,0	5,0	0,0	8,0	3,0	6,0	1,0	5,0	0,0	5,0	0,0	5,0	0,0	5,0	0,0	5,0	0,0	3,0	-2,0	4,0	-1,0
середня за місяць T, °C	2,5	-1,4	3,5	-0,5	4,4	0,3	4,3	0,2	4,8	0,5	4,8	0,6	3,9	-0,4	5,8	-0,1	5,0	0,4	4,5	-0,2	3,7	-0,7	4,6	2,7	2,1	-1,9	2,4	-1,5
середня за місяць мінімальна T, °C	-1,0	-6,0	-1,0	-5,0	1,0	-4,0	-1,0	-5,0	0,0	-5,0	0,0	-6,0	-1,0	-3,0	-0,1	-5,0	-1,0	-5,0	-1,0	-5,0	-1,0	-5,0	0,0	-5,0	-2,0	-7,0	-1,0	-6,0
*аномалія середньої за місяць максимальної T, °C	1,0	1,0	0,9	0,7	2,0	1,0	2,0	0,0	0,0	0,1	1,4	1,9	0,2	0,4	0,2	0,3	0,1	0,1	0,2	0,2	1,0	0,4	0,4	0,0	0,0	0,0	0,4	0,2
*аномалія середньої за місяць T, °C	1,5	0,6	2,2	2,7	1,8	2,3	2,1	2,7	2,3	2,3	2,1	2,7	2,0	2,4	1,1	0,1	2,4	2,3	2,2	2,3	2,0	2,1	2,7	5	1,8	2,3	1,6	1,8
*аномалія середньої за місяць мінімальної T, °C	2,0	-1,0	0,4	0,6	1,0	0,0	0,2	0,5	-0,2	-0,6	0,4	0,0	-0,8	-0,6	0,4	0,0	-0,8	-0,6	-0,5	1,1	-0,2	0,2	0,3	-0,4	0,3	-0,2	0,6	-0,2

Таблиця 1 (продовження). Кліматичні показники (температура) великих міст України
Table 1 (continued). Climatic indicators (temperature) in cities of Ukraine

Кліматичні показники	Міста																														
	Черкаси		Полтава		Кропивницький		Дніпро		Луганськ		Донецьк		Запоріжжя		Миколаїв		Херсон		Одеса		Сімферополь		Севастополь		Ялта						
	XI	XII	XI	XII	XI	XII	XI	XII	XI	XII	XI	XII	XI	XII	XI	XII	XI	XII	XI	XII	XI	XII	XI	XII	XI	XII	XI	XII			
середня за місяць максимальна T, °C	5,0	0,5	3,0	-1,0	5,1	0,7	9,7	3,3	5,3	0,1	4,0	0,0	6,6	2,2	8,0	2,0	7,8	2,8	8,4	3,8	10,4	5,6	11,0	7,0	12,4	8,6	12,0	9,0			
середня за місяць T, °C	2,1	-2,1	1,5	-3,1	2,2	-2,0	4,0	-0,9	1,8	-2,7	1,6	-2,9	3,6	-0,4	4,4	-0,1	4,1	-0,2	5,7	1,3	5,8	2,0	8,0	4,0	9,2	5,9	9,0	6,9			
середня за місяць мінімальна T, °C	-0,7	-4,7	-1,0	-5,0	-0,7	-4,6	-1,6	-5,3	-1,2	-5,5	-1,0	-5,0	0,7	-2,9	0,0	-2,0	1,0	-2,8	3,0	-1,2	2,2	-1,1	3,0	2,0	6,7	3,7	6,7	3,7			
Листопад (XI) – грудень (XII) 1950–2010 рр.																															
Листопад (XI) – грудень (XII) 2019 р.																															
середня за місяць максимальна T, °C	5,0	0,0	4,0	0,0	5,0	0,0	8,0	0,0	6,0	1,0	5,0	0,0	8,0	1,0	8,0	3,0	8,0	3,0	8,0	9,5	5,5	12,0	9,0	13,0	8,0	12,0	9,0	12,0	9,0		
середня за місяць T, °C	4,5	0,3	3,7	-0,9	4,0	-0,2	6,9	-0,5	2,8	-0,8	3,4	-1,0	7,3	1,1	6,1	2,0	6,7	3,0	8,5	4,4	7,8	3,7	11	7,1	11,4	6,9	11,4	6,9	11,4	6,9	
середня за місяць мінімальна T, °C	0,0	-5,0	-1,0	-5,0	-1,0	-5,0	-1,0	-5,0	-1,0	-5,0	-1,0	-6,0	0,0	-4,0	1,0	-3,0	1,0	-3,0	2,5	-0,2	6,0	3,0	7,0	3,0	6,0	3,0	6,0	3,0	6,0	3,0	
*аномалія середньої за місяць максимальної T, °C	0,0	0,5	1,0	1,0	0,1	0,7	4,7	3,3	0,7	0,9	1,0	0,0	0,6	1,1	0,0	1,0	0,2	0,2	1,1	1,7	1,6	4,4	2,0	1,0	0,4	0,4	0,4	0,4	0,4	0,4	0,4
*аномалія середньої за місяць T, °C	2,4	2,4	2,2	2,2	1,8	2,2	2,9	0,4	1,0	1,9	1,8	1,9	3,7	1,5	1,7	2,1	2,6	3,2	2,8	3,1	2,0	1,7	3	3,1	2,2	1,0	2,2	1,0	2,2	1,0	
*аномалія середньої за місяць мінімальної T, °C	0,7	-0,3	0,0	0,0	-0,3	-0,4	0,6	0,3	0,2	0,5	0,0	-1,0	1,4	-1,1	1,0	-1,0	0,0	-0,2	-0,5	1,0	1,0	3,8	4,1	4,0	1,0	-0,7	-0,7	-0,7	-0,7	-0,7	

* Аномалія середніх за місяць значень середньої, мінімальної та максимальної температури повітря – це різниця між їхніми значеннями у 2019 р. та багаторічними значеннями (°C). Від'ємні/додатні аномалії означають, що в досліджуваній період у листопаді–грудні 2019 р. середні за місяць значення показників були нижчими/вищими за їхні середні багаторічні значення.

за їхньою територіальною приуроченістю показав, що із 17 адміністративних територій найбільше таких зафіксовано у Запорізькій області (21), переважно у Запоріжжі та його найближчих околицях, а також Закарпатській (11), Київській (9), Одеській (7) та Рівненській областях (6) (рис. 2). Загалом вибірка не є репрезентативною, оскільки усі випадки квітування фіксувалися спонтанно. Разом із тим, простежується тенденція до зростання кількості випадків квітування, яке не відповідає сезону вегетації, у південному напрямку, де середні показники температури повітря у досліджуваній період найвищі. Переважна більшість випадків квітування зафіксована у великих містах, що підтверджує одну з особливостей кліматичних умов урбанізованих територій, як то наявність острова тепла – підвищеної, порівняно з природними, температури повітря (Didukh, 2012; Didukh, Alioshkina, 2012; Olshanskyi et al., 2018).

Для визначення типу квітування було проведено порівняння зафіксованих фенофаз із сезонними періодами проходження генеративного циклу (табл. 2) дослідженими видами. За його результатами

встановлено три типи: зтягнуте, повторне, раннє. За кількістю видів з визначеними типами квітування виділено три групи відповідно (рис. 3). Найчисельнішою є група рослин з повторним квітуванням, до якої належать переважно види, які у вегетаційному сезоні 2019 р. пройшли і завершили повний генеративний цикл навесні (*Galanthus nivalis*, *Scilla bifolia*, *Ficaria verna*, *Iris pumila*, *Bellis perennis*, *Syringa vulgaris* та ін.), на початку літа (*Leucanthemum maximum*) або ж їхні фенофази плодоношення й опадання насіння завершувалися у серпні–вересні (*Aesculus hippocastanum*, *Aesculus × carnea*, *Persica vulgaris*, *Armeniaca vulgaris*, *Malus domestica*, *Prunus cerasifera* та ін.). Їхнє квітування у генеративному циклі зазвичай короткотривале, завершується не пізніше початку літнього сезону залежно від виду.

До другої за кількістю видів групи (рис. 3) увійшли види, для яких зафіксоване зтягнуте квітування. До кінця осіннього сезону календарного року рослини видів другої групи завершують повний цикл вегетації та переходять у стан спокою, але за аномальних умов, таких як невідповідність сезонному температурному

Таблиця 2. Квітування рослин досліджених видів за нормальних та екстремальних умов температурного режиму
Table 2. Flowering of the studied plant species under normal and extreme conditions of thermal regime

Види	Життєва форма	Квітування в нормі (місяці)	Фенофаза* Листопад 2019 р.	Фенофаза* Грудень 2019 р.	Фракційна приналежність
<i>Aesculus × carnea</i> Zeyher	Ph	V	2	–	I
<i>Aesculus hippocastanum</i> L.	Ph	V	4	–	I
<i>Ajuga chia</i> Schreb.	H	V–VIII	2	–	АП
<i>Armeniaca vulgaris</i> L.	Ph	III–IV	–	2	I
<i>Aurinia saxatilis</i> (L.) Desv.	Ch	IV–V	1	2	АК
<i>Bellis perennis</i> L.	H	VI–VIII	–	2	АП
<i>Berteroa incana</i> (L.) DC.	H	V–X	3–4	–	АП
<i>Calendula officinalis</i> L.	Th	VI–X	–	1–2	I
<i>Caltha palustris</i> L.	H	IV–V	–	2	АП
<i>Centaurea breviceps</i> Iljin (ЧКУ)	H	VI–VIII	3	–	АП
<i>Chimonanthus praecox</i> (L.) Link.	Ph	XII–V	–	2	I
<i>Colchicum ancyrense</i> B.L.Burt (ЧКУ)	G	II–III	–	2	АК
<i>Corylus avellana</i> L.	Ph	III–IV	–	2	АК
<i>Erysimum cheiranthoides</i> L.	H	V–VIII	3–4	–	АП
<i>Ficaria verna</i> Huds.	G	IV–V	–	1–2	АП
<i>Forsythia × intermedia</i> Zabel	Ph	IV–V	–	2	I
<i>Fragaria vesca</i> L.	H	V–VI	–	1–2	АК, АП
<i>Galanthus nivalis</i> L. (ЧКУ)	G	III–IV	–	1–2	АК
<i>Hamamelis vernalis</i> Sarg.	Ph	IX–X	–	2	I
<i>Hamamelis virginiana</i> L.	Ph	IX–X	–	2	I

Види	Життєва форма	Квітання в нормі (місяці)	Фенофаза* Листопад 2019 р.	Фенофаза* Грудень 2019 р.	Фракційна приналежність
<i>Helianthus tuberosus</i> L.	G	VIII–IX	3–4	2	I
<i>Helleborus caucasicus</i> A. Braun	H	III–IV	–	2	I
<i>Hylotelephium argutum</i> (Haw.) Holub	H	VII–VIII	–	2	АК
<i>Inula helenium</i> L.	H	VI–VIII	2	–	АП
* <i>Iris pumila</i> L.	H	IV–V	1–2	3–4	АК
<i>Kerria japonica</i> (L.) DC.	Ph	IV–V	–	2	I
<i>Leucanthemum maximum</i> DC.	H	VII–VIII	–	2	I
* <i>Malus domestica</i> Borkh.	Ph	IV–V	2	2	I
<i>Persica vulgaris</i> Mill.	Ph	IV	–	2	I
<i>Primula veris</i> L.	H	IV–V	–	2	I
<i>Primula obconica</i> Hance	H	IV–V	–	2	I
<i>Pulmonaria obscura</i> Dumort.	H	IV–V	–	2	АП
<i>Reseda lutea</i> L.	H	VI–VIII	4	–	АП
<i>Ribes nigrum</i> L.	Ph	V–VI	–	2	АК
<i>Scilla bifolia</i> L.	G	III–IV	–	2	АК
<i>Sempervivum ruthenicum</i> Schnittsp. & C.B.Lehm.	H	VII–VIII	1–2	–	АП
<i>Silene supina</i> M.Bieb.	H	VI–VII	3–4	–	АП
<i>Spiraea hypericifolia</i> L.	Ph	V–VI	1–2	3–4	АП
<i>Syringa vulgaris</i> L.	Ph	V	–	2	I
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	H	IV–VII	–	2	АП
<i>Tussilago farfara</i> L.	H	IV–V	–	2–3	АП
<i>Verbascum densiflorum</i> Bertol.	H	VI–VII	1–2	–	АП
<i>Viburnum</i> × <i>bodnantense</i> Aberc. ex Stearn	Ph	III–IV	–	2	I
<i>Viburnum farreri</i> Stearn	Ph	III–IV	–	2	I
<i>Viburnum lantana</i> L.	Ph	V	–	2	I
<i>Viola matutina</i> Klokov	Th	V–VIII	1–2	–	АП
<i>Viola suavis</i> M.Bieb.	H	IV–V	2	–	АП
* <i>Viola tricolor</i> L.	Th	VI–VIII	1–2	2	АК
<i>Magnolia</i> sp.	Ph	IV–IX	–	2	I
<i>Prunus</i> sp. (incl. <i>Cerasus</i>)	Ph	III–VI	1–2	2	I
<i>Rosa</i> sp.	Ph	V–X	–	2	АК
* <i>Viola</i> sp.	Th	III–X	1–2	1–2	АК, АП

Життєва форма (за Raunkiaer, 1937): Ph – фанерофіт; Ch – хамефіт; H – гемікриптофіт; G – геофіт; Th – терофіт. **Квітання в нормі**: період календарного року, на який припадає генеративний цикл у сезон вегетації. **Фенофаза**: етап генеративного циклу розвитку (бутонізація (1) → початок квітання (2) → масове квітання (3) → кінець квітання (4)); * – види, які в різних областях перебували у різних фенофазах протягом досліджуваного періоду або в однаковій фенофазі – у різні місяці. **Фракційна приналежність**: I – інтродуковані види, що перебувають у місцях культивування або здичавілі; АК – аборигенні культивовані види; АП – аборигенні види, відмічені в природних біотопах. ЧКУ – види, включені до Червоної книги України (Chervona..., 2009), які перебувають у місцях культивування.

режиму, їхнє квітання затягується. До цієї групи увійшли види із пізнім або тривалим протягом вегетаційного періоду квітанням (*Erysimum cheiranthoides*, *Helianthus tuberosus* та ін.), яке продовжувалося або завершувалося в період спостереження. Характерною особливістю цієї групи є те, що всі види її складу – трав'яні багаторічники (гемікриптофіти), які зростали в напівприродних або природних біотопах (табл. 2).

Інтродуковані зимовоквітучі види (*Viburnum farreri*, *Viburnum × bodnantense*) увійшли до найменшої за чисельністю групи з раннім квітанням (рис. 3). Початок квітання цих видів у місцях інтродукції в Європі зазвичай припадає на першу декаду березня (табл. 2), а на території первинного ареалу – на кінець листопада – початок грудня. Повторення аномальних за температурним режимом погодних умов надалі, на нашу думку, сприятиме зростанню кількості випадків аномальних фенологічних реакцій у зимовоквітучих інтродуцентів. Серед іншого фенофази і фенодати генеративного циклу цих інтродукованих видів у місцях культивування (лютий–березень) наблизяться до таких у первинному ареалі (листопад–грудень), як фенологічна відповідь на кліматогенні зміни.

За результатами аналізу таксономічної приналежності досліджених видів встановлено, що найбільше аномальних фенологічних реакцій спостерігалось у рослин родини *Rosaceae* (понад 20 видів, у більшості з них зафіксоване повторне квітання). Найбільша кількість випадків фенологічних реакцій серед видів цієї родини, на нашу думку, пов'язана зі значно ширшим їхнім використанням в інтродукції і селекції. Меншу кількість видів з фенологічними реакціями виявлено серед *Asteraceae*, *Amaryllidaceae*, *Violaceae* (у межах 10, переважно з повторним квітанням). Серед видів з інших родин (рис. 4) квітання у листопаді–грудні 2019 р. спостерігалось значно рідше (від 1 до 5 видів). Кількість аномальних фенологічних реакцій видів, на нашу думку, також пов'язана із культивуванням рослин, селекцією, інтродукцією тощо. Часто наслідками такої діяльності є міжвидова та міжродова гібридизація, здичавіння і подальша натуралізація рослин інтродукованих видів та їхніх сортів, які, на нашу думку, можуть впливати на терміни сезонної вегетації. Найбільша кількість фенологічних реакцій спостерігалась серед аборигенних, адвентивних чи інтродукованих видів (табл. 2), рослини яких перебувають у місцях культивування (ботанічні сади, присадибні ділянки, зони міського озеленення

тощо). Серед видів адвентивних рослин аномальні фенологічні реакції спостерігалися частіше, ніж серед аборигенних.

У спектрі життєвих форм представлені фанерофіти, хамефіти, гемікриптофіти, геофіти, терофіти (табл. 2). Серед досліджених видів переважають кущі, дерева – фанерофіти та трав'яні багаторічники – гемікриптофіти (понад 20 в обох групах), розвиток яких більше залежить від температури повітря, ніж ґрунтів.

Висновки

Отже, зафіксовані фенологічні реакції досліджених видів у період спостережень протягом листопада–грудня 2019 р., представлені різними типами квітання, не є випадковими і розглядаються як індикаторні ознаки кліматогенних змін, що важливо для подальшого моніторингу. Культивування рослин, міжвидова та міжродова гібридизація, здичавіння і подальша натуралізація рослин інтродукованих видів, їхніх сортів, що часто є наслідками інтродукції, впливають на терміни сезонної вегетації. На нашу думку, фіксування фенологічних реакцій рослин на аномальні чи екстремальні погодні умови доповнить відомості фенологічних календарів, і, в подальшому, стане підставою для критичного перегляду термінів сезонної вегетації для різних видів рослин, різних природних зон. Встановлення особливостей перебігу нинішніх періодів вегетації необхідне для осучаснення районувань відповідно до наявних кліматогенних змін.

Подяки

Автори висловлюють щирі подяки Анатолію Льовину, Олені Коваленко, Катерині Листван, Тетяні Ростовській, Володимирі Яценку, Наталії Колісниченко за допомогу в зборі даних та Катерині Соколовій – за поміч в їх опрацюванні.

Робота виконана за кошти цільової комплексної міждисциплінарної програми наукових досліджень НАН України "Фундаментальні засади прогнозування та упередження негативного впливу змін кліматичних умов на біотичні системи України" (КПКВК 6541030).

Рис. 3. Розподіл видів за типом квітування рослин в екстремальних умовах температурного режиму листопада–грудня 2019 р.

Fig. 3. Distribution of species by flowering type of plants under extreme conditions of thermal regime in November and December 2019

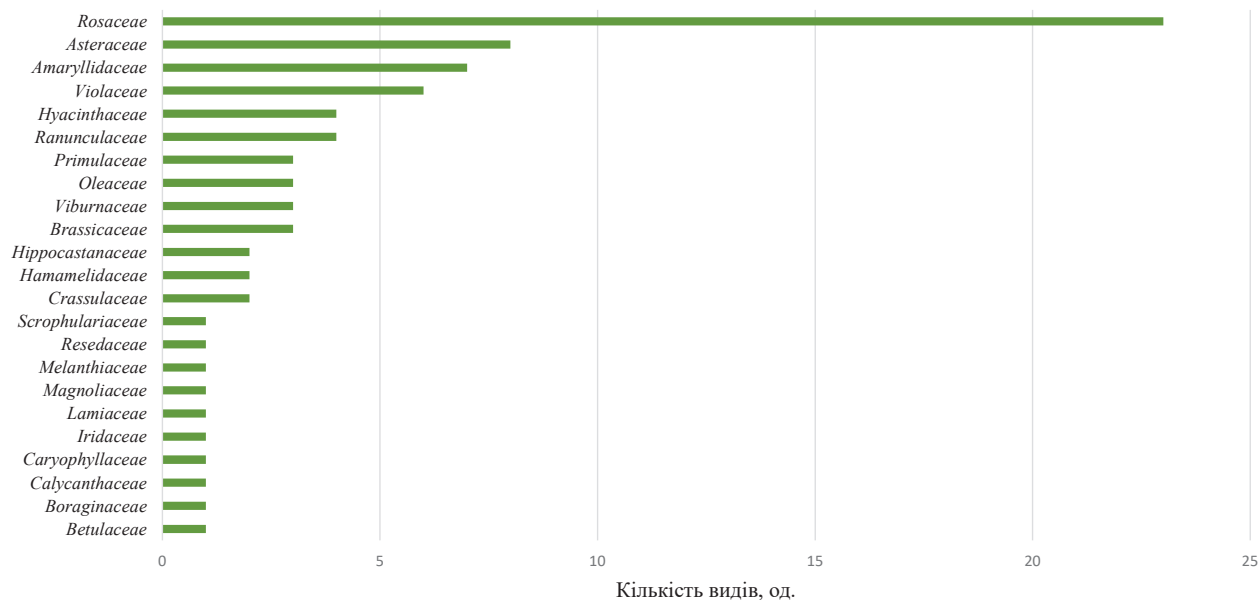
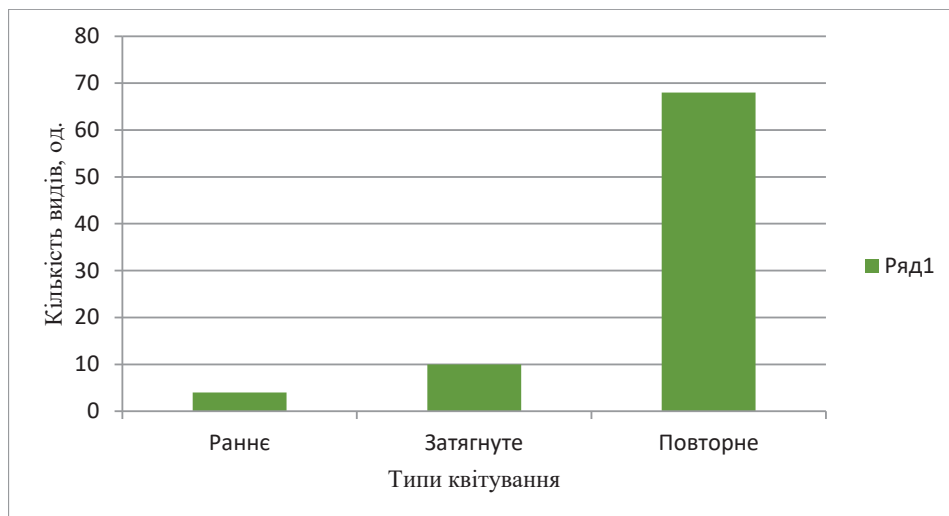


Рис. 4. Спектр родин за кількістю видів з аномальними фенологічними реакціями

Fig. 4. The range of families by number of species with abnormal phenological reactions

Список посилань

- Balabukh V.O. 2013. *Ukrainian Hydrometeorological Journal*, 13: 55–62. [Балабух В.О. 2013. Регіональні прояви глобальної зміни клімату в Закарпатській області. *Український гідрометеорологічний журнал*, 13: 55–62].
- Balabukh V.O., Lavrynenko E.M., Malitskaya L.V. 2014. *Ukrainian Hydrometeorological Journal*, 14: 79–94. [Балабух В.О., Лавриненко О.М., Малицька Л.В. 2014. Особливості термічного режиму 2013 року в Україні. *Український гідрометеорологічний журнал*, 14: 79–94].
- Balabukh V.O., Malitskaya L.V. 2017. *Geoinformatika*, 4(64): 34–49. [Балабух В.О., Малицька Л.В. 2017. Оцінювання сучасних змін термічного режиму України. *Геоінформатика*, 4(64): 34–49].
- Balabukh V.O., Odnoletok L.P., Kryvoshein O.O. 2017. *Hydrology, hydrochemistry and hydroecology*, 3(46): 72–85. [Балабух В.О., Однолеток Л.П., Кривошеїн О.О. 2017. Вплив зміни клімату на продуктивність озимої пшениці в Україні у періоди вегетаційного циклу. *Гідрологія, гідрохімія і гідроекологія*, 3(46): 72–85].
- Böhm C., Berchtold S., Keim D.A. 2001. Searching in high-dimensional spaces: Index structures for improving the performance of multimedia databases. *ACM Computing Surveys*, 33(3): 322–373.
- Chervona knyha Ukrainy. Roslynniy 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.].
- Chmura H.E., Kharouba H.M., Ashander J., Ehlman S.M., Rivest E.B., Yang L.H. 2019. The mechanisms of phenology: the patterns and processes of phenological shifts. *Ecological Monographs*, 89(1): 1–22. <https://doi.org/10.1002/ecm.1337>
- Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. 2015. [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp.
- Climate of Ukraine*. 2003. Eds V.M. Lipins'kyu, V.A. Dyachuk, V.M. Babichenko. Kyiv: Vydavnytstvo Rayevs'koho, 2003, 343 pp. [Клімат України. 2003. За ред. В.М. Липинського, В.А. Дячука, В.М. Бабіченко. Київ: Видавництво Раєвського, 343 с.].
- Climatogenic changes of plant life of the Ukrainian Carpathians*. 2016. Ed. Ya.P. Didukh, I.I. Chorney. Chernivtsi: Druk Art, 280 pp. [Кліматогенні зміни рослинного світу Українських Карпат. 2016. Ред. Я.П. Дідух, І.І. Чорней. Чернівці: Друк Арт, 280 с.].
- Daty perekhodu temperatury povitrya v Ukraini za suchasnykh umov klimatu*. 2010. Eds V.I. Osadchyi, V.M. Babichenko. Kyiv: Nika-Tsentr, 304 pp. [Дати переходу температури повітря в Україні за сучасних умов клімату. 2010. За ред. В.І. Осадчого, В.М. Бабіченко. Київ: Ніка-Центр, 304 с.].
- Didukh Ya.P. 2012. *Funfamentals of bioindication*. Kyiv: Naukova Dumka, 343 pp. [Дідух Я.П. 2012. *Основи біоіндикації*. Київ: Наукова думка, 343 с.].
- Didukh Ya.P., Alioshkina U.M. 2012. *Biotopes of Kyiv*. Kyiv: Ahrar Media Hrup, 154 pp. [Дідух Я.П., Альошкіна У.М. *Біотопи м. Києва*. 2012. Київ: Аграр Медіа Груп, 154 с.].
- Didukh Ya.P., Korotchenko I.A., Fitsailo T.V., Burda R.I., Moysiienko I.I., Pashkevich N.A., Iakushenko D.M., Shevera M.V. 2010. *Ekoflora Ukrainy (Ecoflora of Ukraine)*, vol. 6. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Phytosociocentre, 422 pp. [Дідух Я.П., Коротченко І.А., Фіцайло Т.В., Бурда Р.І., Мойсієнко І.І., Пашкевич Н.А., Якушенко Д.М., Шевера М.В. 2010. *Екофлора України*, т. 6. Відпов. ред. Я.П. Дідух. Київ: Фітосоціоцентр, 422 с.].
- Firsov G.A., Fadeeva I.V., Volchanskaya A.V. 2008. *Vestnik MGUL – Lesnoy vestnik*, 6: 22–27. [Фирсов Г.А., Фадеева И.В., Волчанская А.В. 2008. Влияние метеорологической аномалии зимы 2006/07 года на древесные растения в С. Петербурге. *Вестник МГУЛ – Лесной вестник*, 6: 22–27].
- Goncharenko Y.V., Leontyev D.V. 2018. *Biologiya ta valeologiya*, 20: 17–20. [Гончаренко Я.В., Леонтьев Д.В. 2018. Особливості впливу температурних умов на терміни початку квітання представників роду *Magnolia L.* і *Forsythia Vahl.* в умовах ботанічного саду ХНПУ імені Г.С. Сковороди. *Біологія та валеологія*, 20: 17–20]. <http://doi.org/10.5281/zenodo.2543509>
- Illichevskiy S.O. 1925. *Zhurnal Russkogo botanicheskogo obshchestva*, 10(1–2): 168–172. [Илличевский С.О. 1925. Второе цветение, его механизм и причины в связи с причинами цветения вообще. *Журнал Русского ботанического общества*, 10(1–2): 168–172].
- Illichevskiy S.O. 1926. In: *Dnevnik Vsesoyuznogo sezda botanikov*. Ed. E.E. Uspenskiy. Moscow, pp. 82–83. [Илличевский С.О. 1926. Второе цветение, его механизм и причины в связи с причинами цветения вообще. В кн.: *Дневник Всесоюзного съезда ботаников*. Под ред. Е.Е. Успенского. Москва, с. 82–83].
- Lenoir J., Gégout J.C., Marquet P.A., de Ruffray P., Brisse H. 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, 320: 1768–1771.
- Malysheva G.S. 1968. *Methodical text–book on the composing of phytophenological maps*. Leningrad: Nauka, 64 pp. [Мальшева Г.С. 1968. *Методическое руководство по составлению фитофенологических карт*. Ленинград: Наука, 64 с.].
- Misnik G.E. 1976. *Sroki i kharakter tsveteniya derevev i kustarnikov*. Kiev: Naukova Dumka, 390 pp. [Мисник Г.Е. 1976. *Сроки и характер цветения деревьев и кустарников*. Киев: Наукова думка, 390 с.].
- Olshanskyi I.G., Futorna O.A., Badanina V.A., Tyshchenko O.V., Boichenko S.G., Svetlova N.B., Taran N.Yu. 2018. In: *Teoretychni ta prykladni aspekty vyvchennya, zberezheniya ta zbahachennya fitoriznomanitya u naukovykh doslidnykh ustanovakh ta navchalnykh zakladakh Ukrainy (prysvyachena 5-richchyu zasnuvannya Khorolskoho botanichnoho sadu): materialy Vseukr. nauk.-prakt. konf. Poltava*, 2018. [Ольшанський І.Г., Футорна О.А., Баданіна В.А., Тищенко О.В., Боіченко С.Г., Светлова Н.В., Таран Н.Ю. 2018. Теоретичні та практичні аспекти вивчення, збереження та багачення фиторизноманії у наукових дослідних установах та навчальних закладах України (присвячено 5-річчю заснування Хорольського ботанічного саду): матеріали Всеукраїнської науково-практичної конференції. Полтава, 2018.

- pp. 163–166. [Ольшанський І.Г., Футорна О.А., Баданіна В.А., Тищенко О.В., Бойченко С.Г., Светлова Н.Б., Таран Н.Ю. 2018. Міський острів тепла: феномен та перспективи досліджень. У зб.: *Теоретичні та прикладні аспекти вивчення, збереження та збагачення фіторізноманіття у науково-дослідних установах та навчальних закладах України (присвячена 5-річчю заснування Хорольського ботанічного саду): матеріали Всеукр. наук.-практ. конф. (Хорол, 4 жовтня 2018 р.)*. Полтава, с. 163–166].
- Opredelelitel vysshikh rasteniy Ukrainy*. 1987. Eds Yu.N. Prokudin, D.N. Dobrochaeva. Kiev: Naukova Dumka, 548 pp. [*Определитель высших растений Украины*. 1987. Ред. Ю.Н. Прокудин, Д.Н. Доброчаева. Киев: Наукова думка, 548 с.].
- Osadchy V., Aguilar E., Skrynuk O., Boichuk D., Sidenko V., Skrynuk O. 2018. *Ukrainian Geographical Journal*, 3(103): 21–30. [Осадчий В.І., Агуїлар Е., Скриник О.А., Бойчук Д.О., Сіденко В.П., Скриник О.Я. 2018. Добова асиметрія кліматичних змін температури повітря в Україні. *Український географічний журнал*, 3(103): 21–30. <https://doi.org/10.15407/ugz2018.03.021>]
- Osadchy V., Babichenko V. 2013. *Ukrainian Geographical Journal*, 4: 32–39. [Осадчий В.І., Бабіченко В.М. 2013. Температура повітря на території України в сучасних умовах клімату. *Український географічний журнал*, 4: 32–39].
- Pauli H., Gottfried M., Reiter K., Klettner C., Grabherr G. 2007. Signals of range expansions and contractions of vascular plants in the high Alps: observations (1994–2004) at the GLORIA master site Schrankogel, Tyrol, Austria. *Global Change Biology*, 13: 147–156. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01282.x>
- Raunkiaer Ch. 1937. *Plant life forms*. Oxford: Clarendon Press, 104 pp.
- Shnelle F. 1961. *Fenologiya rasteniy*. Ed. I.A. Goltsberg. Leningrad: Gidrometeorologicheskoe izdatelstvo, 260 pp. [Шнелле Ф. 1961. *Фенология растений*. Ред. И.А. Гольцберг. Ленинград: Гидрометеорологическое издательство, 260 с.].
- Shvidenko A., Buksha I., Krakovska S. 2018. *Vulnerability of Ukraine's forests to climate change*. Kyiv: Nika-Center, 184 pp. [Швиденко А.З., Букша І.Ф., Краковська С.В. 2018. *Уразливість лісів України до змін клімату*. Київ: Ніка-Центр, 184 с.].
- Solov'yev A.N. 2005. *Biota i klimat v XX stoletii. Regionalnaya fenologiya*. Moscow: Pasva, 288 pp. [Соловьев А.Н. 2005. *Биота и климат в XX столетии. Региональная фенология*. Москва: Пасва, 288 с.].
- Vartazarova L.S. 1961. *Byulleten Glavnogo botanicheskogo sada AN SSSR*, 42: 3–9. [Вартазарова Л.С. 1961. Итоги интродукции древесно-кустарниковой флоры Дальнего Востока. *Бюллетень Главного ботанического сада АН СССР*, 42: 3–9].
- Yurkevich I.D., Golod D.S., Yaroshevich E.P. 1980. *Fenologicheskie issledovaniya drevesnykh i travyanistykh rasteniy (metodicheskoe posobie)*. Minsk: Nauka i tekhnika, 88 pp. [Юркевич И.Д., Голод Д.С., Ярошевич Э.П. 1980. *Фенологические исследования древесных и травянистых растений (методическое пособие)*. Минск: Наука и техника, 88 с.].

Рекомендує до друку М.М. Федорончук

Екомери заплави Дністровського каньйону

Юлія В. РОЗЕНБЛІТ

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

Rozenblit Yu.V. 2020. **Ecomers of the Dniester Canyon floodplain.** *Ukrainian Botanical Journal*, 77(3): 156–172.

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

Abstract. A syntaxonomic outline of the floodplain communities of the Dniester Canyon is presented (it comprises 6 classes, 8 orders, 10 alliances, and 14 associations); their habitat structure is described as well. On the basis of the regular distribution of habitats, topological units of vegetation – ecomers are distinguished; these ecomers are represented by five sigma-syntaxa. The above typology of territorial units within mesocombinations reflects as much as possible the structure, biodiversity and their ecological-cenotic conditions. It is established that the Dniester floodplain is formed by two types of ecomers: herbaceous (a combination of habitats of water-fringing vegetation) and woodland (habitats of floodplain forests and shrubs). It is found that topological differentiation of ecomers is determined by soil humidity, damping variability, soil aeration and acidity, and anthropogenic activities (cutting, artificial change of hydrological regime).

Keywords: biotope, ecological-topological differentiation, ecomers, floodplain, mesocombination, synphytoindication

Submitted 18 March 2020. Published 30 June 2020

Розенблінт Ю.В. 2020. **Екомери заплави Дністровського каньйону.** *Український ботанічний журнал*, 77(3): 156–172.

Реферат. Подано синтаксономію заплавних угруповань Дністровського каньйону, які характеризуються 6 класами, 8 порядками, 10 союзами та 14 асоціаціями, та наведена їхня біотопічна структура. На основі закономірного територіального розподілу біотопів виділено топологічні одиниці рослинного покриву – екомери, які представлені п'ятьма сигма-синтаксонами. Наведена типологія територіальних одиниць у межах мезокомбінацій максимально відображає структуру, біотопічне різноманніття та еколого-ценотичні умови їхнього існування. Встановлено, що заплаву Дністра формують трав'яна (поєднання біотопів повітряно-водної та лучної рослинності) та деревна (біотопи заплавних лісів, чагарників) типи рослинності. З'ясовано, що топологічна диференціація екомер визначається вологістю, змінністю зволоження, аерацією та кислотністю, а також особливостями антропогенного впливу (викошування, штучна зміна гідрологічного режиму).

Ключові слова: біотоп, еколого-топологічна диференціація, екомери, заплава, мезокомбінація, синфітоіндикація

Вступ

Заплави як складні динамічні системи забезпечують зв'язок речовини та енергії за напрямом від плакору до річища та від верхів'я до гирла річки. Вони є важливим компонентом, що забезпечує функціонування екологічних коридорів, та чутливо реагують на зміни геодинамічних, кліматичних та ландшафтних процесів, а їхня рослинність виступає індикатором таких змін. На сьогодні екосистеми заплав трансформуються через освоєння земель під сільське господарство, рекреаційне навантаження, створення водосховищ, заборів води. Це призводить до змін елементів рельєфу, русла ріки, гідрологічного режиму, ґрунтовірних процесів, рослинного покриву до повного її знищення (Dubyna, 2006; Kyrylyuk

et al., 2009; Kozak, 2012; Kuz, 2013). Оскільки значна частина заплави Дністра була затоплена, а в майбутньому планується розширення каскаду ГЕС (<https://www.unian.ua/ecology/10615983-novi-ges-vs-zberezheniya-prirodi-i-turizmu-yak-aktivisti-dniester-ryatuvali.html>), то дослідження біотопічної структури, зокрема топологічної та екологічної диференціації угруповань, є досить актуальним.

Матеріали та методи

Польові дослідження проводили в літньо-осінній період 2015–2017 рр.; вони передбачали закладання еколого-ценотичних профілів та проведення геоботанічних описів. При закладанні профілів було

використано топографічну карту та аерофотознімки з Google Maps (2020) з попереднім уточненням типів комплексів рослинності, що дозволило виявити типові поєднання угруповань. Геоботанічний опис повітряно-водної та лучної рослинності проводився на ділянках $2 \times 2 \text{ м}$ і $5 \times 5 \text{ м}$ відповідно, а чагарникової та деревної рослинності – $5 \times 5 \text{ м}$. Під час опису пробної ділянки вказували її розміри та межі, розташування в межах водойми, фракційний склад донних відкладів (алювіальні наноси, мул, кам'янисте дно) та фіксацію за допомогою GPS-навігатора. Під час опису рослинності вказували характер її розподілу, загальне проективне покриття (відсоток загальної площі ділянки), характер поширення видів судинних рослин. Подальше опрацювання зібраного матеріалу включало створення геоботанічної бази даних у програмі Turboveg 2.79 (Hennekens, Schaminée, 2001) та обробку отриманих даних у програмі Juice (Tichý, 2002). Класифікацію рослинності здійснювали за допомогою модифікованого методу двостороннього аналізу індикаторних методів Modified TWINSPAN Classification (Roleček et al., 2009), вбудованого у програму JUICE 7.0. Для встановлення особливостей екологічної диференціації біотопів було використано метод DCA-ординації (Hill, Gauch, 1980) Екологічні амплітуди рослинних угруповань та їхню синфітоіндикаційну оцінку розраховували за шкалами Я.П. Дідуха (Didukh, Plyuta, 1994; Didukh, 2011; Didukh, 2012) із застосуванням базового статистичного аналізу у програмі STATISTICA 6.0. При розробці синтаксономічної класифікації за основу було взято Продромус рослинності України (Dubyna et al., 2019). Класифікаційна схема біотопів території досліджень наведена за відомими роботами "Біотопи лісостепової та степової зон" (Віотору..., 2011) та за "Схема класифікації чагарникових біотопів України" (Didukh, 2017). Отримані дані використовували для наступного етапу – виділення екомер (Didukh et al., 2015; Didukh et al. 2016; Didukh, Rozenblit, 2017; Didukh et al., 2018). Поняття "екомера" є близьким до поняття "фітоценомера" В.Б. Сочави (Sochava, 1979), але, на відміну від останньої, ґрунтується на принципах спряженості біотопів (екотопів) залежно від градієнта змін екологічних факторів, тоді як фітоценомера відображає певну комбінацію рослинних угруповань (Didukh, 2005; Didukh, Rozenblit, 2017). Із групи реально закладених екологічних профілів виділяли "типові" ланки, які відображають закономірності поширення фітоценозів у межах існуючих мезокомбінацій. Враховуючи досвід

синфітосоціологів (Tüxen 1973, 1978; Rivas-Martínez, 2005; Izco, 2014; Delbosc et al., 2015; Kholod, 2015; 2016; 2017; Lavrinenko, 2016) з методики встановлення топологічних одиниць, було змінено раніше прийняте нами (Didukh, Rozenblit, 2017) найменування екомер. Раніше закінчення -sigmetum (sigmion) додавали до видового епітету сигма-синтаксону, наприклад, "*Poetum versicoloris-sigmetum*" (Didukh, Rozenblit, 2017). Згідно сучасним тенденціям (Izco, 2014) пропонуємо додавати до родової назви одного чи двох характерних синтаксонів екологічного ряду (у разі наявності другого синтаксона – до родової назви другого) закінчення -sigmetea, -sigmetalia, -sigmion, -sigmetum (що відповідає синтаксономічному рангу фітоценозу) через поєднання літерою "о". Наприклад, *Typhetosigmetum angustifoliae*, *Rubocaesii-Amorphosigmion fruticosae*. Отже, певна сигма-асоціація у такому розумінні не є власне асоціацією, а представлена набором угруповань різнорідних синтаксономічних категорій (асоціацій, союзів і навіть класів), тобто їхня назва характеризує специфіку угруповань. У цьому випадку, за висловом Westhoff, van der Maarel (1978), таке найменування слугує лише "етикеткою" та не відображає закономірності встановлених поєднань.

Об'єктом дослідження був територіальний розподіл комплексу біотопів та рослинності заплави р. Дністер у межах Дністровського каньйону. За фізико-географічним розташуванням Дністер у місці витoku (у межах Українських Карпат) – це типова гірська річка, проте із виходом на південно-західний край Подільської височини вона має характер рівнинної. Загальна довжина річки 1362 км, площа басейну – 52,7 км² (у межах України). Середня річна витрата води в гирлі 300 м³/с, річний стік – 10 км³. Середній нахил річки становить 0,56 м/км. Оскільки верхня частина басейну знаходиться в гірських масивах Карпат, то до зарегулювання русла спостерігалися весняні повені та осінні дощові паводки. У середній частині, де Дністер прорізає потужні відклади силуру та девону, сформувався каньйон, для якого характерні великі меандри, оточені високими, крутими, місцями урвистими берегами (Shevtsava et al., 1988). Заплава Дністра в цьому місці затоплена, подекуди – відсутня, і лише в окремих місцях збереглися її залишки та надзаплавні тераси, набір яких дозволяє відтворити повну картину наявних біотопів та рослинних угруповань. У ґрунтово-геоморфологічному аспекті заплава та надзаплавні тераси складені переважно лучними та алювіальними різного зволоження

грунтами, які визначають особливості розподілу рослинних угруповань та формування біотопів (Pryroda..., 1980; Serednye..., 2007). Метою роботи було дослідити сучасний стан заплавної рослинної угруповань каньйону Дністра та провести аналіз їхнього просторово-територіального розподілу по відношенню до показників екологічних факторів.

Результати та обговорення

Хоча рослинний покрив у заплаві Дністра досить трансформований, проте синтаксономічне різноманіття є досить високим та представлене 6 класами, 8 порядками, 10 союзами та 14 асоціаціями. Cl. *Phragmito-Magnocaricetea* Klika in Klika et Novak 1941

- Ord. *Oenanthetalia aquatica* Hejný ex Balátová-Tuláčková et al. 1993
All. *Eleocharito palustris-Sagittarion sagittifoliae* Passarge 1964
Ass. *Butometum umbellati* Philippi 1973
Ass. *Eleocharitetum palustris* Savič 1926
Ord. *Phragmitetalia australis* W.Koch 1926
All. *Phragmiton communis* Koch 1926
Ass. *Iridetum pseudacori* Egger 1933
Ass. *Phragmitetum communis* Savič 1926
Ass. *Typhetum angustifoliae* Pignatti 1953
Ord. *Nasturtio-Glycerietalia* Pignatti 1953
All. *Phalaridion arundinaceae* Kopecký 1961
Ass. *Phalaridetum arundinaceae* Libbert 1931
Cl. *Bolboschoenetalia maritimi* Vicherek & Tx. in Tx. & Hülbusch 1971
Ord. *Bolboschoenetalia maritimi* Hejný in Holub et al. 1967
All. *Scirpion maritimi* Dahl & Hadač 1941
Ass. *Bolboschoenetum maritimi* Egger 1933
Cl. *Isoëto-Nanojuncetea* Br.-Bl. & Tx. in Br.-Bl. et al. 1952
Ord. *Nanocyperetalia* Klika 1935
All. *Eleocharition soloniensis* Philippi 1968
Ass. *Cyperetum micheliani* Horvatić 1931
Cl. *Bidentetalia tripartitae* Tx. et al. ex von Rochow 1951
Ord. *Bidentetalia* Br.-Bl. & Tx. ex Klika & Hadač 1944
All. *Bidenton tripartitae* Nordhagen ex Klika & Hadač 1944
Ass. *Polygonetum hydropiperis* Passarge 1965
Ass. *Bidentetum tripartitae* Miljan 1933
Ass. *Bidentetum frondoso-connatae* Makhynya 2015
Cl. *Molinio-Arrhenatheretea* Tx. 1937

- Ord. *Arrhenatheretalia elatioris* Tx. 1931
All. *Arrhenatherion elatioris* Luquet 1926
Ass. *Festucetum pratensis* Soó 1938
Ass. *Agrostio giganteae-Festucetum pratensis* Sipaylova et al. 1987
Ass. *Poëtum pratensis* Ravarut et al. 1956
Ord. *Molinietalia caeruleae* Koch 1926
All. *Calthion palustris* Tx. 1937
Cl. *Salicetea purpureae* Moor 1958
Ord. *Salicetalia purpureae* Moor 1958
All. *Salicion albae* Soó 1951
All. *Salicion triandrae* T. Müller & Görs 1958
All. *Rubo caesii-Amorphion fruticosae* Shevchyk & Solomakha 1996

Загалом в заплаві Дністра найвище ценотичне різноманіття характерне для повітряно-водної рослинності, лучних та деревно-чагарникових угруповань. Синтаксономічна класифікація слугує основою для встановлення біотопічного різноманіття території дослідження.

Перелік біотопів дослідженої території включає 5 типів: D – болотна та прибережно-водна рослинність; E – злаково-трав'яні (луки, степи, пустища); F – чагарники; G – ліси.

D Перезволожені біотопи трав'яного типу (болотна та прибережно-водна рослинність)

D: 1.11 Зарості високотравних гелофітів (шувари), в яких стоячі стебла перезимовують у засохлому вигляді (*Phragmitetalia: Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Cladium mariscus* (L.) Pohl, *Equisetum hyemale* L., *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla, *Typha angustifolia* L., *T. latifolia* L.)

D: 1.13 Угруповання слабозасолених мулистих субстратів (*Scirpion maritimi*, *Typhion laxmannii: Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, *Schoenoplectus tabernaemontani* (C.C.Gmel.) Palla, *Typha laxmannii* Lepech.)

D: 1.21 Розріджені угруповання повітряно-водних багаторічних гелофітів, часто з морфологічними ознаками адаптованості до водного середовища (*Oenanthion aquaticae: Alisma plantago-aquatica* L., *Butomus umbellatus* L., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Sagittaria sagittifolia* L., *Rumex hydrolapathum* Huds.)

D: 1.221 Угруповання терофітів зі стеблами ортотропного типу на мулистих та піщаних відкладах (*Bidentetalia tripartitae: Bidens cernua* L., *B. radiata* Thuill., *B. tripartita* L., *Persicaria amphibia* (L.) Delarbre, *P. hydropiper* (L.) Delarbre, *P. maculosa* S.F.Gray, *Xanthium albinum* (Widder) Scholz & Sukopp s. l.)

D: 1.31 Низькорослі угруповання дрібних терофітів та багаторічників з плагіотрофними стеблами, пагонами, розетками листків (*Isoëto-Nanojuncetea*: *Cyperus fuscus* L., *Juncus bufonius* L., *Riccia* sp., *Glyceria fluitans* (L.) R. Br., *Agrostis stolonifera* L.)

D: 1.33 Угруповання на мулистих наносах (*Littorelletea*: *Hippuris vulgaris* L., *Eleocharis palustris* (L.) Roem. & Schult., *E. uniglumis* (Link) Schult., *Elatine alsinastrum* L.).

Е Злаково-трав'яни мезо- та ксеротичні біотопи з домінуванням гемікриптофітів, що формуються в умовах помірного або недостатнього зволоження

Е: 1.12 Луки на глейових, болотних ґрунтах (*Calthion*: *Caltha palustris* L., *Agrostis stolonifera* L., *Poa palustris* L., *Scirpus sylvaticus* L., *Cirsium rivulare* (Jacq.) All., *C. oleraceum* (L.) Scop.)

Е: 1.22 Луки на багатих дерново-глейових, лучних ґрунтах (*Festucion pratensis*, *Arrhenatherion elatioris*: *Festuca pratensis* Huds., *Arrhenatherum elatius* (L.) J. Presl & C. Presl, *Agrostis gigantea* Roth, *Dactylis glomerata* L., *Poa pratensis* L.)

Ф Біотопи, сформовані чагарниками

Ф: 1.213 Угруповання із домінуванням натуралізованих адвентивних видів (*Rubus caesii-Amorphion fruticosae*)

Ф: 5.11 Угруповання чагарників у заплавах *Salicion triandrae*

Г Природні та штучні ліси, чагарники

Г: 1.112 Довгозаплавні вербняки з *Salix alba* L.

Заплаву Дністра умовно формують два типи екомер. Перший – трав'яний представлений біотопами типу D, це зокрема угруповання асоціацій *Butometum umbellati*, *Eleocharitetum palustris*, *Bolboschoenetum maritimi*, *Cyperetum micheliani*, що сформовані на ділянках мілководдя з алювіальними наносами та асоціаціями *Phalaridetum arundinaceae*, *Typhetum angustifoliae*, *Phragmitetum communis*, *Iridetum pseudacori*, які займають прируслові ділянки заплави та знаходяться в зоні підтоплення. Лучна рослинність представлена біотопами Е: 1.12 та Е: 1.22, що є наслідком затоплення заплави, підняттям рівня води на 3–4 м. Біотопи представлені союзом *Calthion palustris* та асоціаціями *Agrostio giganteae-Festucetum pratensis*, *Poëtum pratensis*, *Festucetum pratense* союзу *Arrhenatherion* флористичний склад яких містить значну кількість адвентивних та рудеральних видів (*Impatiens parviflora* DC., *Bidens frondosa* L., *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A.Gray, *Solidago*

canadensis L., *Xanthium albinum*, *Centaurea iberica* Trev.).

Другий екомер – чагарниково-лісовий тип, у місцях "залишків" заплави, а подекуди на рівні першої надзаплавної тераси, охоплює поєднання угруповань заплавних вербових лісів із *Salix alba* (G: 1.112) та чагарників *Salicion triandrae* (F: 5.11), *Rubus caesii-Amorphion fruticosae*, сформованих в умовах короткочасних підтоплень на мулистих піщаних та гравійних відкладах. Ці вербняки у деревному ярусі мають домішки *Populus alba* L., *Acer campestre* L., у чагарниковому – *Sambucus nigra* L., *Acer negundo* L., *Rubus caesius* L. Угруповання з домінуванням *Amorpha fruticosa* L. сформувалися недавно внаслідок порушення гідрорежиму території і цей вид є експансивним, поселяється у тріщинах карбонатних порід з достатнім ступенем зволоження. На території дослідження значні площі займають власне рудеральні біотопи, які для відображення природної закономірності угруповань нами не враховуються і в даній статті не розглядаються.

За результатами проведеної ДСА-ординації (рис. 1) виявлено, що топологічний розподіл угруповань у заплаві визначає сукупність основних екологічних факторів. При цьому досить важко виділити провідні, які б визначали екологічну диференціацію біотопів. Це зумовлено насамперед тим, що заплава як форма мезорельєфу характеризується генетико-морфологічною однорідністю території. Провідними тут виступають фактори вологості ґрунту, аерації (ДСА-1) та змінності зволоження (ДСА-2), менш важливими – є кліматичні показники, зокрема континентальність більш пов'язана зі змінністю зволоження (ДСА-2) та термо-, кріо- та омброрежим, що характеризують зворотну залежність по відношенню до вологості та аерації (ДСА-1). Співвідношення між факторами першої та другої осі впливають на сольовий режим, який залежить від дії антропогенних чинників.

Еколого-ценотична диференціація рослинного покриву

За методикою синфітоіндикації (Didukh, Plyuta, 1994; Didukh, 2011) проведено екологічну оцінку біотопів (синтаксонів) (Табл. 1). Отримані дані слугували для подальшого виділення екомер та здійснення екологічної характеристики виділених типів.

У цілому найширші амплітуди середніх значень (28,23%, 26,81% та 16,45%) спостерігаються за показниками аерації ґрунту, змінності зволоження

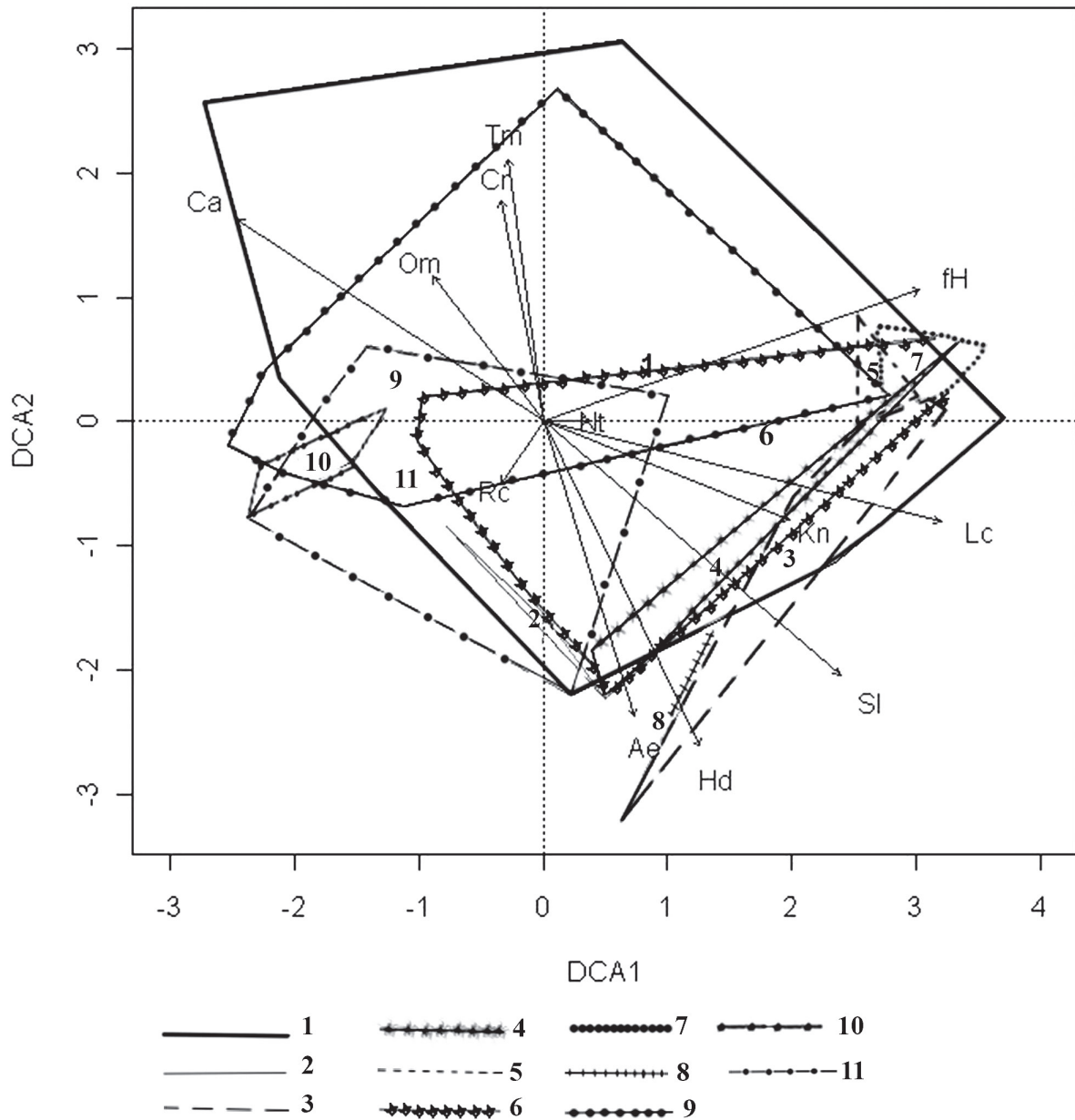


Рис. 1. DCA-орדיнація біотопів у заплаві р. Дністер. DCA-1, DCA-2 – осі ординації

Тут, в табл. 1 та на рис. 2–7 позначено екологічні фактори: Hd – вологість; fH – змінність зволоження; Rc – кислотність ґрунту; Sl – сольовий режим; Ca – вміст карбонатів; Nt – вміст азоту; Ae – аерація ґрунту; Tm – терморегімі; Om – омброрегімі; Kп – континентальність; Cr – криоклімат; Lc – світловий режим.

Синтаксо́ни (Syntaxa): 1 – *Agrostio giganteae-Festucetum pratensis* (E: 1.22); 2 – *Calthion palustris* (E: 1.12); 3 – *Bidentetea* (D: 1.221); 4 – *Bolboschoenetum maritimi* (D: 1.13); 5 – *Butometum umbellati* (D: 1.121); 6 – *Eleocharitetum palustris* (D: 1.33); 7 – *Cyperetum micheliani* (D: 1.31); 8 – *Typhetum angustifoliae* (D: 1.11); 9 – *Rubo caesii-Amorphion fruticosae* (F: 1.213); 10 – *Salicion albae* (G: 1.112); 11 – *Salicion triandrae* (F: 5.11)

Fig. 1. DCA-ordination of biotopes in the Dniester floodplain. DCA-1, DCA-2 – ordination axes.

Here and in Table 1 and Figs. 2–7 environmental factors are designated: Hd – soil humidity; fH – damping variability; Rc – soil acidity; Sl – salt regime; Ca – carbonate content in soil; Nt – nitrogen content in soil; Ae – soil aeration; Tm – thermal climate; Om – climate humidity (ombroregime); Kп – climate continentality; Cr – cryoclimate; Lc – light

Таблиця 1. Бальні показники (середні значення та квадратичні відхилення) екофакторів провідних синтаксонів
 Table 1. Point indicators of ecological factors (mean values and quadratic deviations) of principal syntaxa

Синтаксон	Екологічні фактори / розмірність шкал											
	Hd 23	Fh 11	Rc 15	Sl 19	Ca 13	Nt 11	Ae 15	Tm 17	Om 23	Kn 17	Cr 15	Lc 9
<i>Typhetum angustifoliae</i>	17,07	5,47	8,14	8,60	5,60	6,93	10,82	7,98	9,69	8,11	8,33	7,61
σ	±2,32	±1,17	±0,51	±0,94	±0,61	±0,74	±1,83	±0,77	±1,17	±0,57	±0,76	±0,72
<i>Phalaridetum arundinaceae</i>	13,56	6,94	7,94	7,57	6,05	6,45	8,17	8,32	11,58	8,36	7,04	6,99
σ	±0,53	±0,59	±0,31	±0,45	±0,31	±0,20	±0,43	±0,21	±0,59	±0,54	±0,45	±0,31
<i>Phragmitetum communis</i>	15,09	5,77	8,25	8,37	5,71	6,67	10,92	8,38	11,13	8,3	7,42	7,06
σ	±1,25	±0,69	±0,17	±0,51	±0,35	±0,45	±0,27	±0,48	±0,79	±0,50	±0,22	±0,10
<i>Butometum umbellati</i>	14,40	8,76	7,87	8,59	5,67	6,69	8,28	7,99	10,63	8,18	7,10	7,63
σ	±0,82	±0,1	±0,32	±0,35	±0,19	±0,28	±0,48	±0,56	±0,63	±0,45	±0,37	±0,08
<i>Eleocharitetum palustris</i>	14,51	8,02	8,15	8,57	5,84	6,49	8,36	7,93	10,76	8,42	7,31	7,49
σ	±0,93	±0,86	±0,20	±0,54	±0,28	±0,31	±0,48	±0,49	±0,56	±0,39	±0,29	±0,20
<i>Bolboschoenetum maritimi</i>	16,33	6,30	8,52	9,30	6,06	6,34	9,26	7,34	9,94	8,04	7,48	7,59
σ	±0,99	±0,36	±0,38	±0,43	±0,36	±0,45	±0,52	±0,45	±0,41	±0,26	±0,27	±0,44
<i>Cyperetum micheliani</i>	14,25	8,74	7,88	8,53	5,65	6,64	8,27	7,89	10,49	8,14	7,13	7,62
σ	±0,81	±0,21	±0,34	±0,31	±0,23	±0,27	±0,44	±0,46	±0,41	±0,47	±0,36	±0,08
<i>Agrostio giganteae-Festucetum pratensis</i>	13,37	7,99	7,99	8,30	6,06	6,56	8,06	8,50	11,40	8,39	7,44	7,43
σ	±0,77	±0,68	±0,38	±0,76	±0,46	±0,29	±0,50	±0,63	±0,87	±0,51	±0,59	±0,36
<i>Poëtum pratensis</i>	12,94	7,21	7,97	7,54	6,26	6,42	7,66	8,59	11,43	8,15	7,19	6,99
σ	±1,04	±0,61	±0,32	±0,68	±0,45	±0,26	±0,73	±0,41	±0,80	±0,55	±0,64	±0,37
<i>Festucetum pratense</i>	12,13	7,10	7,89	8,16	6,76	6,10	7,31	8,43	11,27	8,48	7,84	7,32
σ	±1,51	±0,55	±0,45	±0,52	±0,75	±0,71	±0,96	±0,39	±0,53	±0,50	±0,46	±0,27
<i>Bidentetum tripartitae</i>	13,63	6,79	7,65	7,46	5,93	6,16	8,18	8,31	11,27	7,88	7,36	6,82
σ	±0,53	±0,33	±0,16	±0,40	±0,41	±0,11	±0,40	±0,23	±0,35	±0,18	±0,28	±0,14
<i>Bidentetum frondoso-connatae</i>	13,40	6,79	7,74	7,40	5,92	6,38	7,89	8,30	11,33	8,00	7,12	6,85
σ	±0,38	±0,02	±0,15	±0,13	±0,15	±0,14	±0,21	±0,32	±0,29	±0,35	±0,24	±0,06
<i>Polygonetum hydropiperis</i>	13,21	8,04	7,73	8,30	6,41	6,61	7,82	8,88	11,22	8,48	8,05	7,51
σ	±0,61	±0,12	±0,21	±0,45	±0,29	±0,17	±0,43	±0,38	±0,05	±0,17	±0,01	±0,13
<i>Calthion palustris</i>	14,88	7,21	8,25	8,64	6,13	6,21	8,77	7,78	11,19	8,46	7,59	7,38
σ												
<i>Salicion albae</i>	13,01	6,56	7,51	7,03	5,79	6,52	7,43	8,21	11,20	7,65	6,86	6,61
σ	±0,23	±0,32	±0,19	±0,28	±0,34	±0,21	±0,26	±0,11	±0,23	±0,19	±0,41	±0,26
<i>Salicion triandrae</i>	13,55	7,03	8,07	7,72	6,05	6,47	8,05	8,40	11,52	8,46	7,14	7,11
σ	±0,57	±0,54	±0,26	±0,45	±0,29	±0,25	±0,55	±0,22	±0,54	±0,47	±0,45	±0,26
<i>Rubo caesii-Amorphion fruticosae</i> (у підніжжі схилу)	12,50	7,28	8,02	7,34	6,33	6,32	7,26	8,65	11,11	7,84	7,11	6,87
σ	±0,53	±0,58	±0,34	±0,78	±0,55	±0,41	±0,54	±0,50	±0,86	±0,82	±0,78	±0,42
<i>Rubo caesii-Amorphion fruticosae</i> (біля урізу води)	12,91	7,8	7,8	7,6	7,7	5,8	6,1	9,4	11,1	8,16	6,6	7,4
σ	0,33	0,37	0,19	0,50	0,15	0,22	0,46	0,21	0,44	0,40	0,41	0,22
A, min	11,21	4,50	7,23	6,67	5,00	5,74	6,32	6,61	8,88	6,06	6,26	6,20
A, max	19,00	9,15	8,90	9,67	7,25	8,00	13,00	9,88	13,04	9,21	9,50	8,50
A, max-min	7,79	4,65	1,67	3,00	2,25	2,26	6,68	3,27	4,16	3,15	3,24	2,30
Амплітуда, "екофон", %	33,87	42,27	11,13	15,79	17,31	20,55	44,53	19,24	18,09	18,53	21,60	25,56
A, max (x)	15,68	8,76	8,51	8,70	6,78	6,87	11,31	9,47	11,52	8,78	8,33	7,63
A, min (x)	11,89	5,81	7,24	7,03	5,45	5,86	7,07	7,89	10,34	7,36	6,86	6,55
A, max-min (x)	3,78	2,95	1,27	1,67	1,33	1,01	4,23	1,59	1,18	1,42	1,47	1,08
Амплітуда (x), %	16,45	26,81	8,46	8,80	10,21	9,20	28,23	9,34	5,14	8,35	9,81	12,02

σ – квадратичне відхилення; A – середнє значення бальних показників екофакторів. Розшифрування екологічних факторів див. рис. 1.

σ – quadratic deviation; A – mean value of indicators of ecofactors. Explanation of environmental factors is provided in Fig. 1.

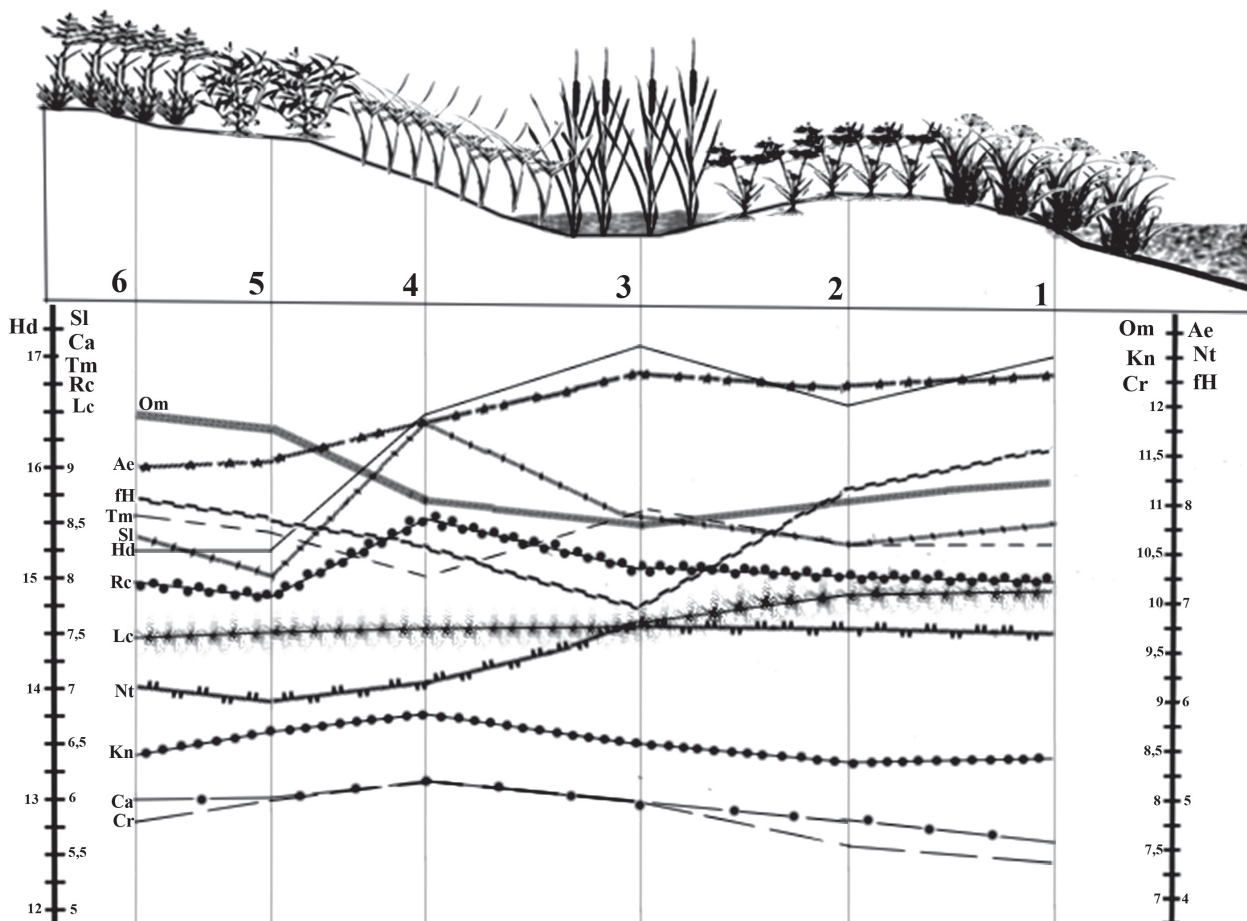


Рис. 2. Узагальнюючий еколого-ценотичний профіль екомери *Bolboschoenosigmetum maritimi*

Fig. 2. Generalized ecological-cenotic profile of the *Bolboschoenosigmetum maritimi* ecomer

1 – *Butometum umbellati* (D: 1.121); 2 – *Cyperetum micheliani* (D: 1.31); 3 – *Typhetum angustifoliae* (D: 1.11); 4 – *Bolboschoenetum maritimi* (D: 1.13); 5 – *Bidentetea* (D: 1.221); 6 – *Agrostio giganteae-Festucetum pratensis* (E: 1.22)

та вологості, а розмах максимальних значень коливається від 33,9% (Hd) до 42,3% (fH) і 44,53% (Ae), тобто становить майже половину шкали для угруповань *Agrostio giganteae-Festucetum pratensis*, *Typhetum angustifoliae*. Максимальні показники інших едафічних факторів практично не виходять за 20%, а середні їхні значення становлять 10%. Розмах амплітуд кліматичних факторів характеризується аналогічними показниками максимальних (18,1–21,6%) і середніх (5,1–9,8%). Однак, диференціація угруповань на місцевості залежить не від розмаху (розмірності) амплітуд, а від градієнту їхніх змін, що видно з аналізу профілів (рис. 2–6).

З метою відображення найзагальніших закономірностей розподілу біотопів (синтаксонів) та виявлення кореляційних зв'язків за зміною

екофакторів у межах заплави каньйону нами було побудовано екологічні профілі, які повною мірою репрезентують топологічні одиниці – екомери. Екомера, розмірність якої відповідає рангу мезокомбінації, відображає поєднання біотопів (синтаксонів), яке відрізняється за набором тих чи інших синтаксонів, топологічною контрастністю та екологічними характеристиками. Екологічні ряди заплави р. Дністер побудовані на основі розподілу угруповань на залишках заплав, або ж у межах першої надзаплавної тераси, складених алювіальними наносами. Тобто певне поєднання синтаксонів в межах мезокомбінацій визначають екологічні ряди. Всього на території дослідження описано 5 типів екомер, назва яких дається за відповідними сигма-асоціаціями (сигма-союзами та сигма-класом),

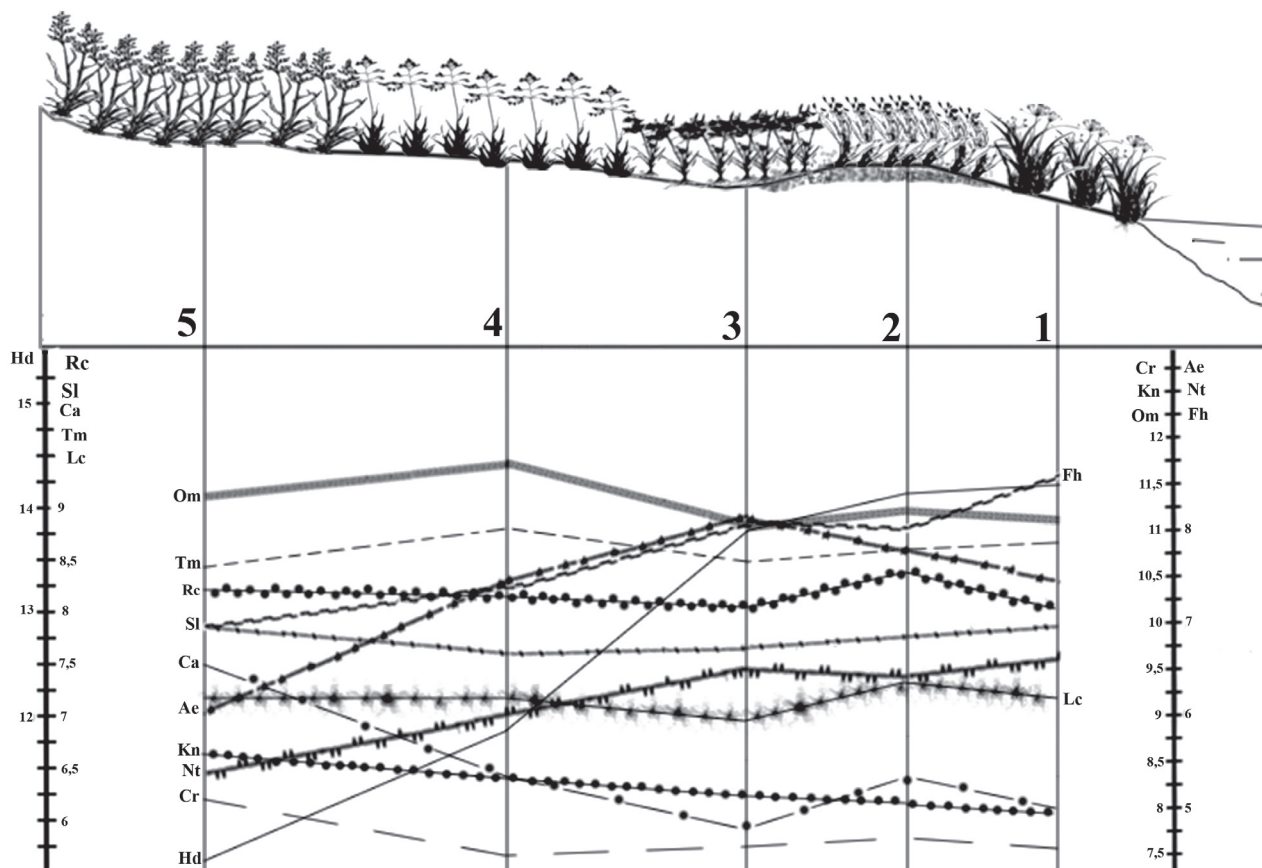


Рис. 3. Узагальнюючий еколого-ценотичний профіль екомери *Eleocharitetosigmetum palustris*

Fig. 3. Generalized ecological-cenotic profile of the *Eleocharitetosigmetum palustris* ecomer

1 – *Butometum umbellati* (D: 1.121); 2 – *Eleocharitetum palustris* (D: 1.33); 3 – *Cyperetum micheliani* (D: 1.31); 4 – *Poëtum pratensis* (E: 1.22); 5 – *Festucetum pretense* (E: 1.22)

відповідно до того, який синтаксономічний ранг найкраще відображає екологічні особливості.

Екомера *Bolboschoenosigmetum maritimi* (рис. 2) характеризується поєднанням наступних синтаксонів, що формують ряд: *Butometum umbellati* => *Cyperetum micheliani* => *Typhetum angustifoliae* => *Bolboschoenetum maritimi* => *Polygonetum hydropiperis* => *Agrostio giganteae-Festucetum*, який є досить типовим у заплаві Дністра, де відмічається надмірне антропогенне навантаження, а відтак і ценотичне засолення. Угруповання *Butometum umbellati* приурочені до мілководних ділянок з інтенсивними алювіальними процесами при товщі води 10–20 см, на мулистих донних відкладах на ділянках, які осушуються в другій половині року, формуються угруповання *Cyperetum micheliani*, а в пониженнях, де зберігається вода протягом року, сформовані ценози асоціації *Typhetum angustifoliae*.

Пониження заплави на слабкозасолених щербенисто-мулистих ґрунтах займає асоціація *Bolboschoenetum maritimi*. Далі із заростанням мілководдя на мулистих і піщано-мулистих відкладах відбувається заміщення мезофітними луками *Agrostio giganteae-Festucetum*. У місцях накопичення органіки угруповання заплавного типу заміщуються ценозами класу *Bidentetea* (*Bidentetum tripartitae*, *Bidentetum frondoso-connatae*).

У межах мезокомбінації найбільша диференціація показників факторів спостерігається за вологістю (Hd) від 13,21 до 15,46 бали, що відображає перехід угруповань від мокрого типу зволоження до сухуватого. Натомість інші фактори відзначаються незначним коливанням показників. Між зміною показників простежується пряmlinійна залежність: Rc–Hd, Hd–Ae, Hd–Nt і зворотна: Hd–Ca, Hd–fH, Hd–Om, Hd–Cr, Rc–Ca.

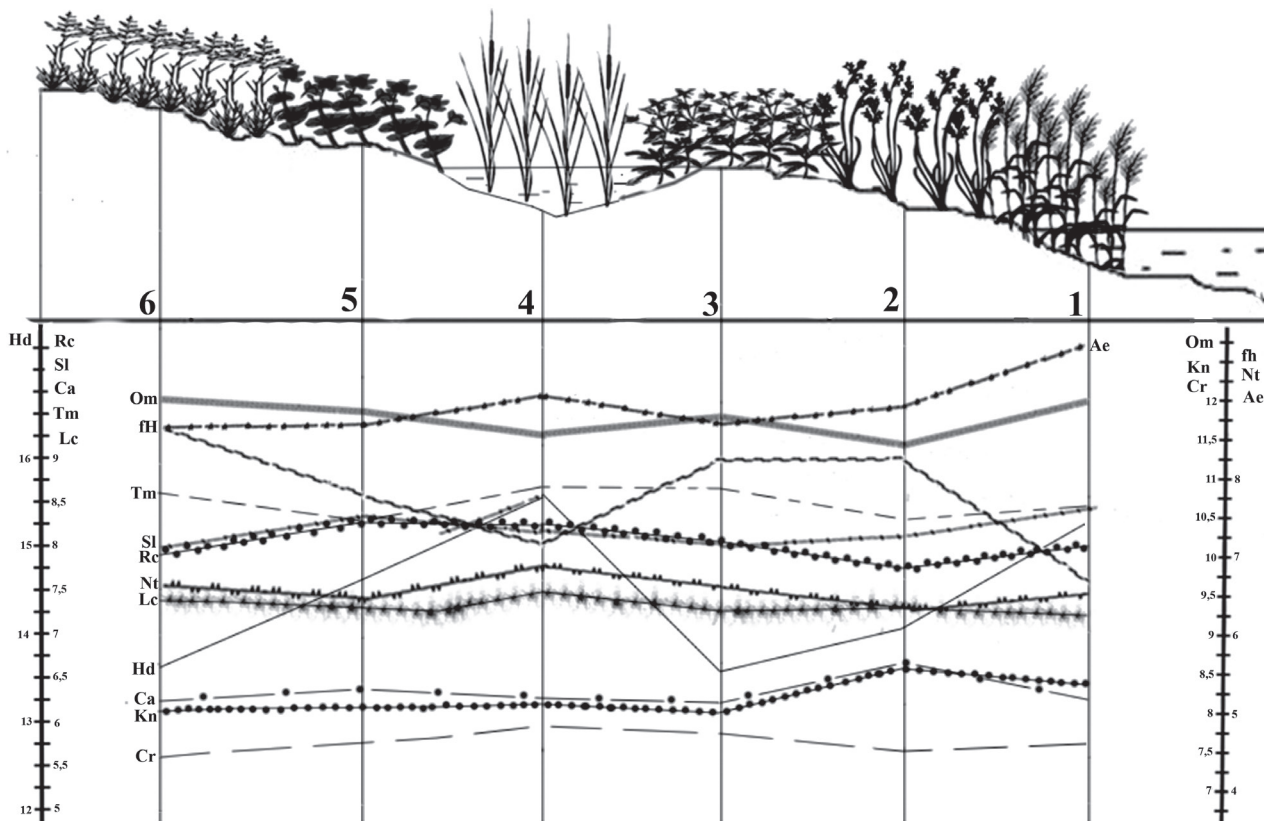


Рис. 4. Узагальнюючий еколого-ценотичний профіль екомери *Typhetosigmatum angustifoliae*

Fig. 4. Generalized ecological-cenotic profile of the *Typhetosigmatum angustifoliae* ecomer

1 – *Phragmitetum communis* (D: 1.11); 2 – *Phalaridetum arundinaceae* (D: 1.11); 3 – *Bidentetea* (D: 1.221); 4 – *Typhetum angustifoliae* (D: 1.11); 5 – *Calthion palustre* (E: 1.12); 6 – *Agrostio gigantear-Festucetum pratensis* (E: 1.22).

Екомера *Eleocharitetosigmatum palustris* (рис. 3) характерна для заплавл із більш менш рівним рельєфом за умов тимчасової відсутності води особливо в другій половині літа. В напрямку від урізу води до схилу вона включає наступні синтаксони: *Butometum umbellati* => *Eleocharitetum palustris* => *Cyperetum micheliani* => *Poëtum pratensis* => *Festucetum pratensis*. Угрупування *Butometum umbellati* займають мілководдя. Угрупування асоціації *Eleocharitetum palustris* формуються у другій половині літа – на початку осені, коли рівень вони спадає і на поверхні оголюються алювіальні відклади смугою до 3 метрів. Наступну смугу формують угруповання *Cyperetum micheliani*, що розвиваються у вигляді окремих фрагментів у подібних, але дещо сушіших умовах на піщаних наносах. Вище формуються лучні мезофітні угруповання *Poëtum pratensis* та *Festucetum pratensis*, що мають досить трансформований характер.

За едафічними показниками, зокрема Hd, fh, спостерігається поступове збільшення показників від лучних угруповань до повітряно-водної рослинності. Прямолинійну залежність встановлено для показників Tm–Om, Hd–Ae, Ca–Ae, Kn–Sl, оберненолінійну – Hd–Om, Hd–Ca, Hd–fh, Ca–Nt, Ae–Nt. Досить слабка обернена залежність простежується для факторів вологості та вмісту азоту ґрунту (Hd–Nt), що, вірогідно, пов'язано із властивостями щербенистих, алювіальних наносів, на яких формуються угруповання.

Угрупування екомери *Typhetosigmatum angustifoliae* (рис. 4) формуються в умовах тривалого підтоплення за наявності заливних знижень заплави на лучно-болотних ґрунтах. Характеризується наступним поєднанням синтаксонів: *Phragmitetum communis* => *Phalaridetum arundinaceae* => *Iridetum pseudacori* => *Bidentetea* => *Typhetum*

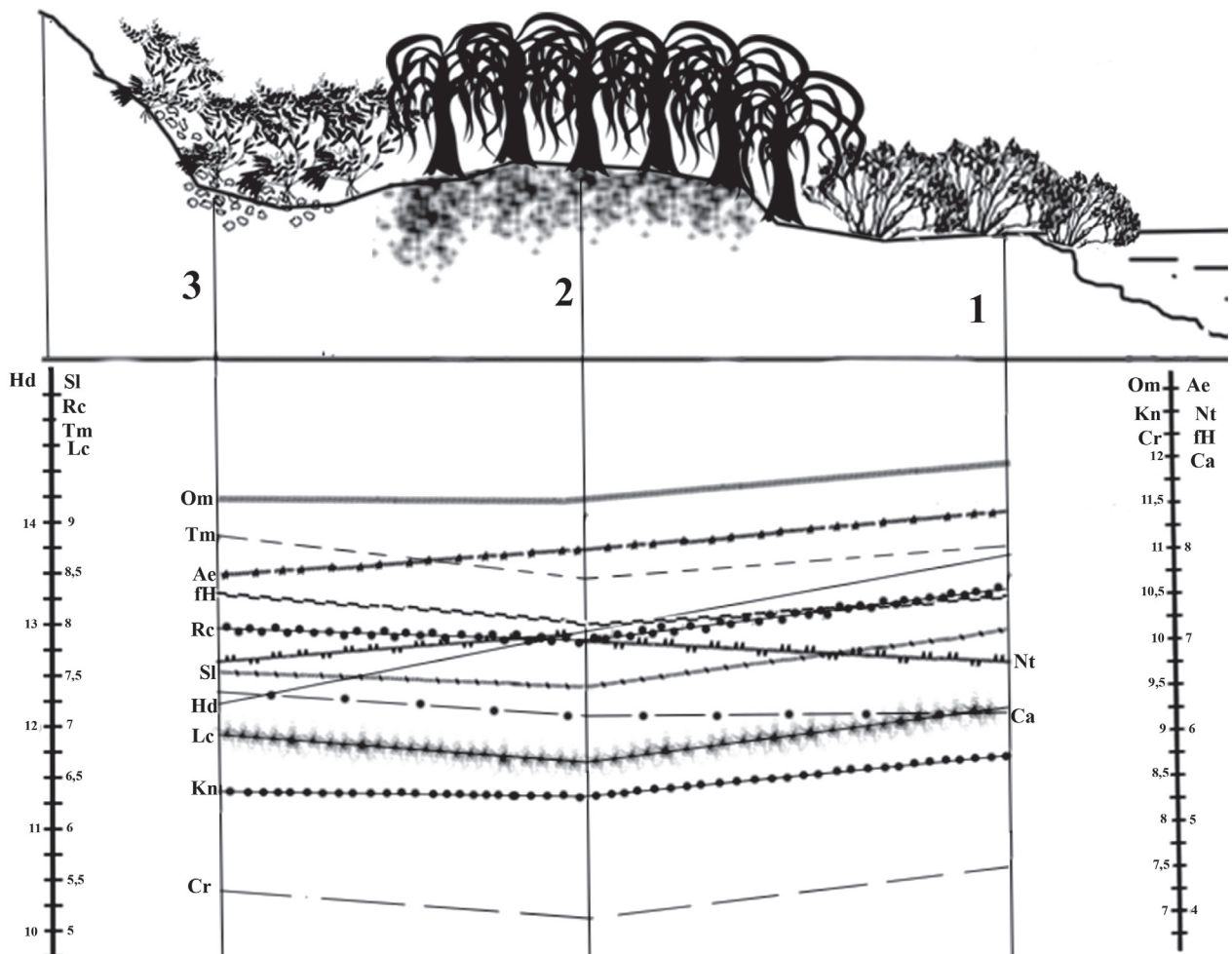


Рис. 5. Узагальнюючий еколого-ценотичний профіль екомери *Salicetosigmetea purpureae*

Fig. 5. Generalized ecological-cenotic profile of the *Salicetosigmetea purpureae* ecomer

1 – *Salicion triandrae* (F: 5.11); 2 – *Salicion albae* (G: 1.112); 3 – *Rubo caesii-Amorphion fruticosae* (F: 1.213).

angustifoliae => *Calthion palustris* => *Agrostio giganteae-Festucetum pratensis*. Високотравні угруповання асоціацій *Phragmitetum communis* і *Phalaridetum arundinaceae* займають літоральну смугу біля водойми. На мілководних ділянках, де накопичується мул, трапляються угруповання класу *Bidentetea* (*Bidentetum tripartitae*, *Bidentetum frondoso-connatae*), у пониженнях, де затримується вода, формуються угруповання *Typhetum angustifoliae*, *Iridetum pseudacori*. Угруповання *Calthion palustris* формуються на ділянках з мулистими-лучними ґрунтами. В умовах пересихання фітоценози *Bidentetum tripartitae*, *Bidentetum frondoso-connatae* заміщуються на ценози асоціації *Agrostio giganteae-Festucetum pratensis*, а за умов рекреаційного

навантаження (облаштування місць для відпочинку, створення місць для риболовлі, витоптування тощо) – на угруповання рудеральної рослинності (*Potentillion anserinae*).

За показниками вологості (Hd) спостерігається плавне збільшення значень від лучних угруповань до повітряно-водних. Значну диференціюючу роль відіграє змінність зволоження. Показники інших факторів мають незначне коливання. Витримується прямолінійна залежність між факторами Hd–Ae, Tm–Nt, Kn–Ca, Sl–Rc; натомість між Hd–Rc цей зв'язок досить слабкий, тоді як між зміною Hd–Nt залежності взагалі не спостерігається, що пояснюється накопиченням алювіальних відкладів. Зворотна залежність простежується між показниками

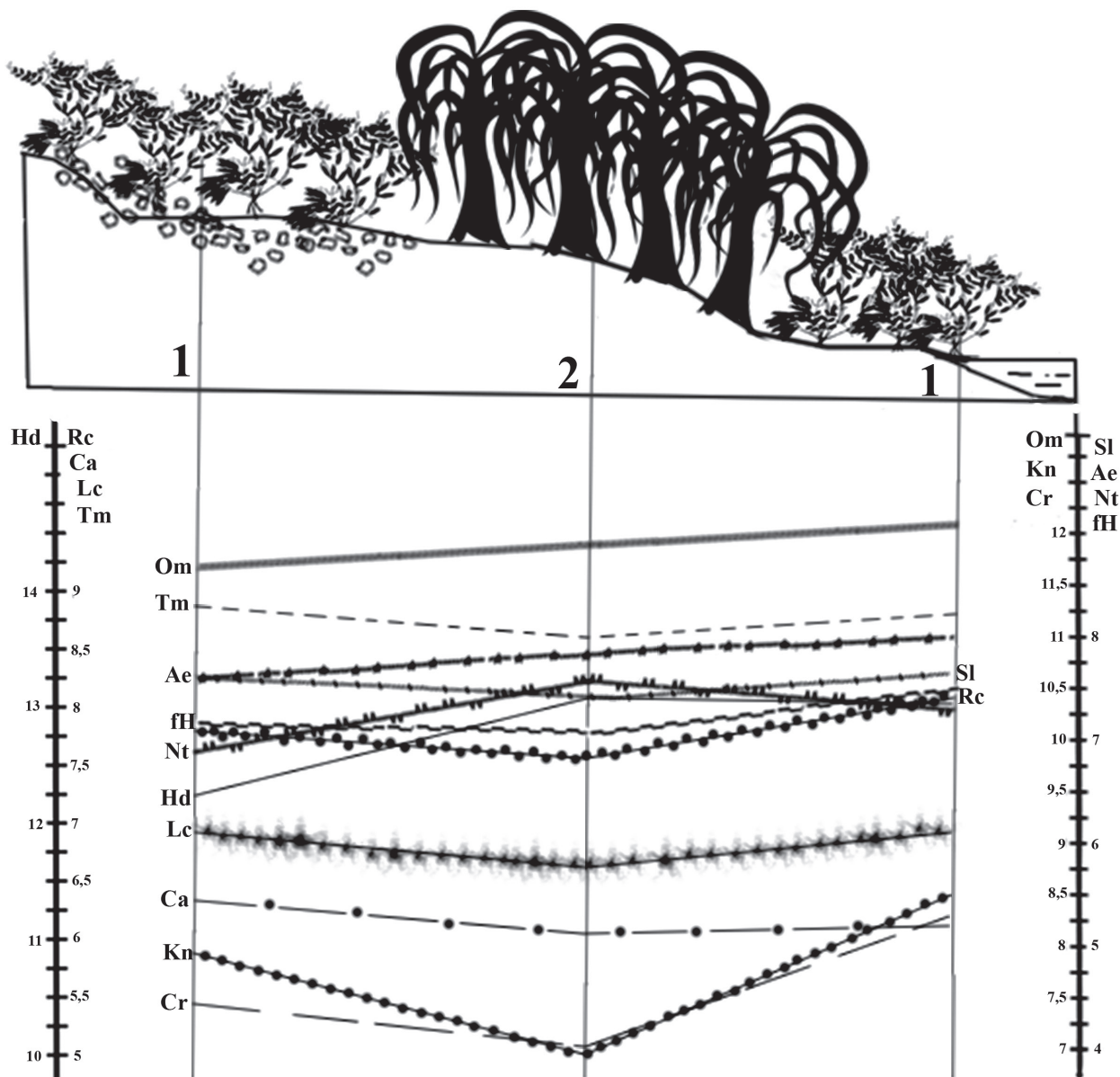


Рис. 6. Узагальнюючий еколого-ценотичний профіль екомери *Rubo caesii-Amorphosigmion fruticosae*
 Fig. 6. Generalized ecological-cenotic profile of the *Rubo caesii-Amorphosigmion fruticosae* ecomer
 1 – *Rubo caesii-Amorphion fruticosae* (F: 1.213); 2 – *Salicion albae* (G: 1.112)

Ae–fH, Ca–Sl, Ca–Rc, Om–Hd, Hd–fH, досить слабо корелюють показники факторів Hd–Ca, Hd–Cr.

Екомера *Salicetosigmetea purpureae* (рис. 5) представлена рядом угруповань від вираженої заплави або ділянок, що періодично затоплюються під час повеней: *Salicion triandrae* => *Salicion albae* => *Rubo caesii-Amorphion fruticosae*. Угруповання

Salicion triandrae формуються біля урізу води і зазнають періодичного підтоплення. Далі вони заміщуються угрупованнями союзу *Salicion albae*, де деревний ярус представлений *Salix alba*, *S. fragilis*, *Populus alba*. У підрості поодинокі відмічаються *Fraxinus excelsior*, *Populus nigra*. За відсутності антропогенного впливу чагарниковий ярус формують

Swida sanguinea, *Sambucus nigra*. У підніжжі схилу, де нагромаджується колювіальний матеріал, закріпились угруповання *Rubo caesii-Amorphion fruticosae*.

За едафічними та кліматичними факторами спостерігається несуттєве коливання їхніх бальних показників. Прямий кореляційний зв'язок відмічається для факторів Sl–Fh, Cr–Lc, Cr–Sl. Зворотній – для Ae–Tm, Hd–Ca, Hd–Fh, Ca–Sl.

На відміну від типового попереднього ряду, в умовах, де ґрунти біля урізу води піщані або щербенисто-алювіальні, а заплава відсутня або не чітко виражена, формуються угруповання екомери ***Rubo caesii-Amorphosigmion fruticosae*** з наступним типом поєднань синтаксонів: *Rubo caesii-Amorphion fruticosae* => *Salicion albae* => *Rubo caesii-Amorphion fruticosae*. Перша смуга представлена ценозами союзу *Rubo caesii-Amorphion fruticosae*. У зв'язку зі суттєвою зміною зволоження протягом сезону на щербенистому ґрунті її заміщує *Salicion triandrae*. Далі на супіщано-лучних ґрунтах з'являються вербово-тополеві ліси союзу *Salicion albae*, які ближче до підніжжя схилу заміщуються знову на угруповання *Rubo caesii-Amorphion fruticosae*, які зростають на колювії.

Характер зміни показників екофакторів досить слабкий, що свідчить про однотипні умови існування. Разом з тим, спостерігається поступове підвищення показників Hd від прируслової частини до підніжжя схилу і пряма залежність між зміною показників Kп–Cr, Rc–Tm, Fh–Rc; обернено лінійна – Nt–Sl, Hd–Rc, Hd–fH, Kn–Nt.

За результатами аналізу виділених екомер, що представлені різним поєднанням біотопів, проведено порівняння відповідних синтаксонів за показниками екологічних факторів (рис. 7, А–К). Зміна показників вологості ґрунту (Hd) у межах представлених біотопів коливається в значних межах (від 10,5 до 17,2 балів), що відображає перехід угруповань з гігрофітних умов до мезофітних. Найсухіші умови (10,5 бали) характерні для угруповання *Rubo caesii-Amorphion fruticosae*, які займають першу надзаплавну терасу, складену карбонатними породами та колювіальними відкладами, та для лучних угруповань. Вологіші умови (13–14 балів) характерні для угруповань *Bolboschoenetum maritimi*, *Agrostio giganteae-Festucetum pratensis*, *Bidentetum tripartitae*, *Bidentetum frondoso-connatae*, *Salicion albae*, *Salicion triandrae*, більш вологі (14–15 балів) – для *Butometum umbellati*, *Eleocharitetum palustris*, *Cyperetum micheliani*,

а у найбільш гігрофітних умовах знаходяться угруповання *Typhetum angustifoliae*, *Phragmitetum communis*. Разом із тим найширша амплітуда за вологістю характерна для угруповань асоціації *Typhetum angustifoliae*, найвужча – для *Salicion albae*.

Режим змінності зволоження (fH) характеризується від рівномірно стійкого (5,2 бали) до нерівномірного зволоження (8,8 бали). Амплітуда за змінністю зволоження між повітряно-водною рослинністю та заплавами чагарниково-деревними лісами є досить значною, що залежить від особливостей мікрорельєфу, в яких сформовані біотопи, так і ступенем евритопності останніх. Найбільша стійкість до зволоження (5–7 балів) характерна для асоціації *Phragmitetum communis*, *Typhetum angustifoliae*, у середній частині амплітуди (7–8 балів) знаходяться *Agrostio giganteae-Festucetum pratensis*, *Poëtum pratensis*, *Festucetum pratensis*, *Salicion albae*, *Salicion triandrae*, *Rubo caesii-Amorphion fruticosae*, а найвищу змінність зволоження (> 8 балів) мають *Cyperetum micheliani*, *Butometum umbellati*, *Eleocharitetum palustris*. При цьому асоціації *Calthion palustris*, *Typhetum angustifoliae*, *Butometum umbellati*, *Cyperetum micheliani*, *Salicion triandrae* мають найвужчу амплітуду цих значень. За показниками аерації (Ae) найбільшою аерофобністю відзначаються *Typhetum angustifoliae*, *Phragmitetum communis* – 12,3 бали, угруповання яких розвиваються в анаеробних умовах. Для всіх інших угруповань характерні геміаерофобні умови.

Вміст азотних сполук (Nt) у ґрунті коливається в незначних межах (6,1–7,1), що відображає нітрофільні умови, ґрунти збагачені мінеральними формами азоту. Розподіл біотопів за показниками сольового режиму (Sl) у ґрунті коливається значніше – від 6,7 (*Rubo caesii-Amorphion fruticosae*, *Salicion albae*) до 9,6 балів (для угруповань *Bolboschemus maritimi* та *Typhetum angustifoliae*) і свідчить про семіевтрофні умови. Найнижчі показники за вмістом солей (Sl) характерні для лісів і чагарників (*Salicion albae*, *Salicion triandrae*, *Rubo caesii-Amorphion fruticosae*), найвищі, як і слід було очікувати, для *Bolboschoenetum maritimi*. Найчутливішими до коливання показників засоленості ґрунту є угруповання *Salicion albae*. За показниками кислотності ґрунту (Rc), усі угруповання існують у субацидофільних умовах, де найвищі значення притаманні *Phragmitetum communis*. За вмістом карбонатних сполук (Ca) для даних угруповань характерні гемікарбонатнофобні умови, з найнижчими показниками для прибережно-водних

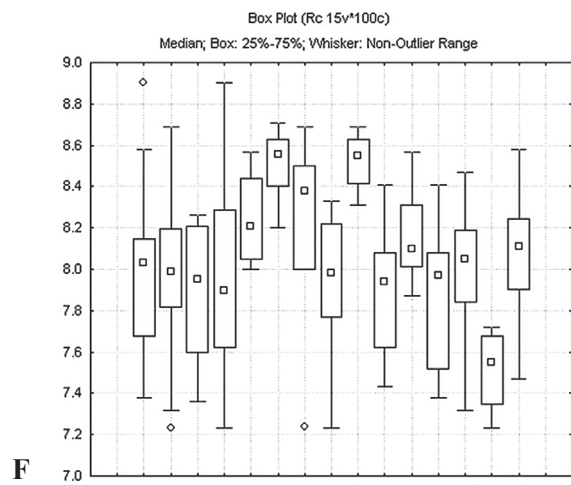
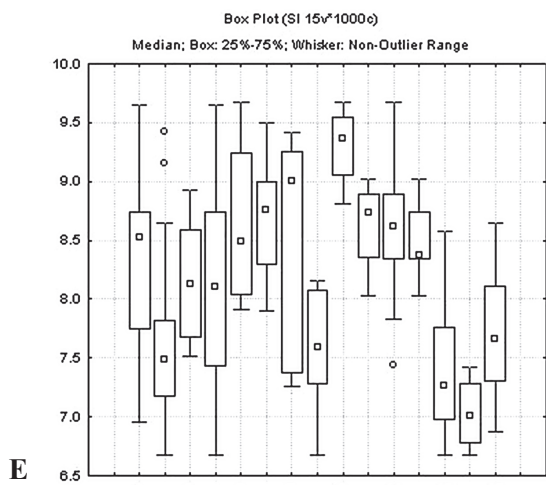
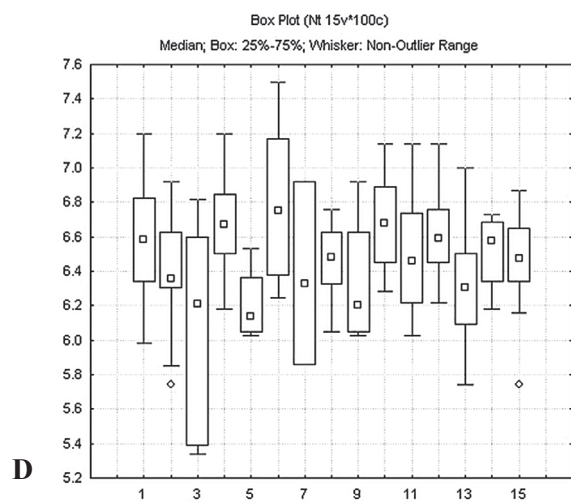
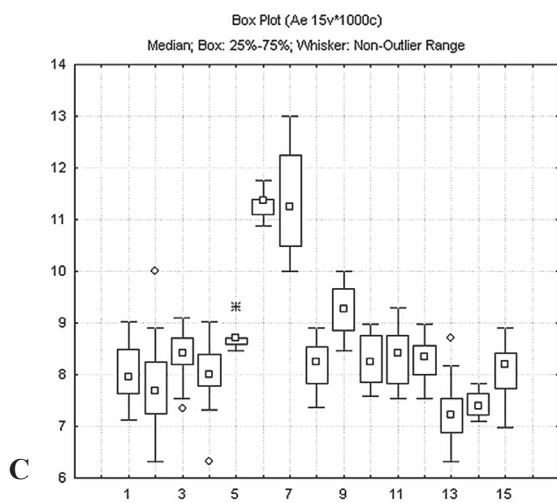
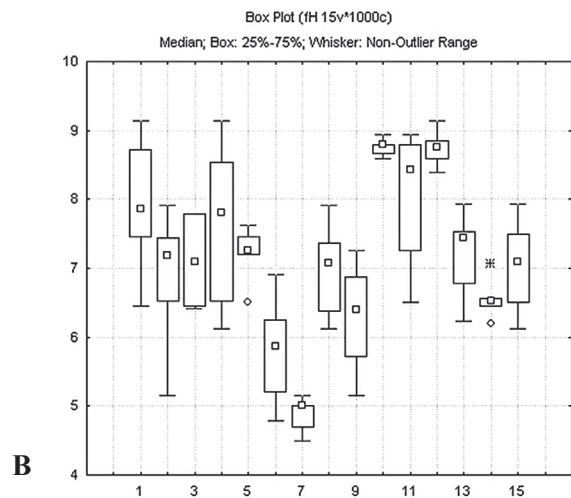
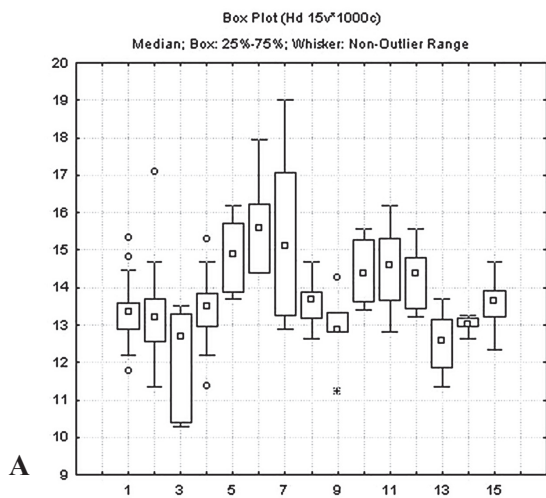


Рис. 7. Екологічні амплітуди та оптимуми синтаксонів за екологічними факторами
Fig. 7. Ecological amplitudes and syntaxa optima by ecological factors

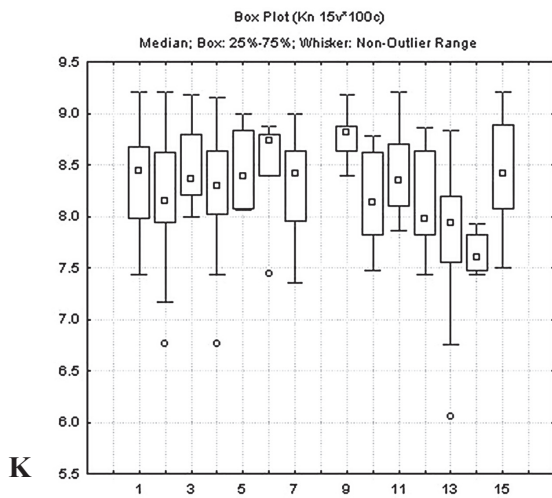
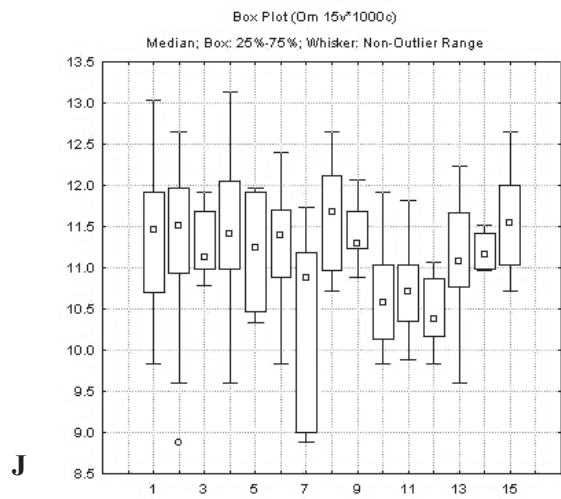
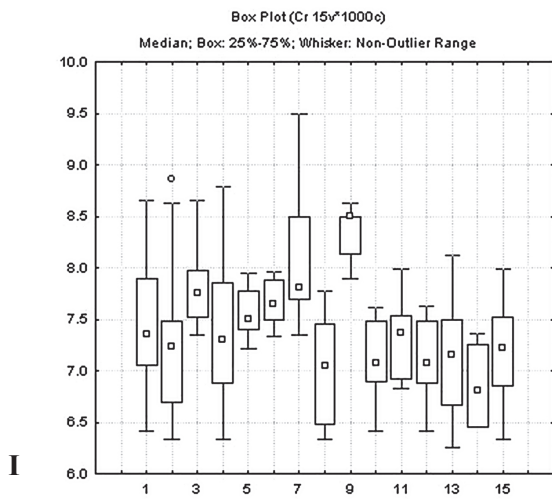
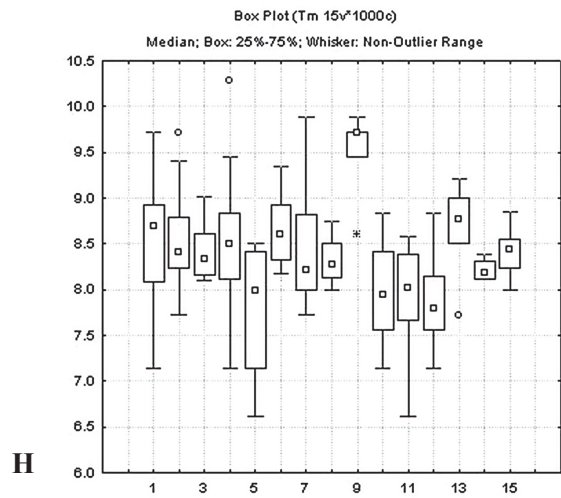
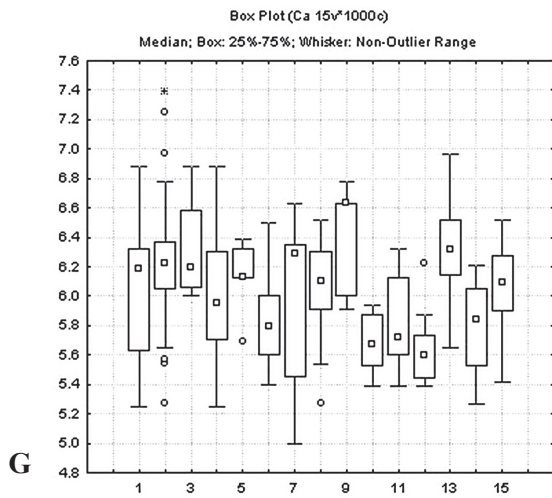


Рис. 7 (продовження). Екологічні амплітуди та оптимуми синтаксонів за екологічними факторами

Fig. 7 (continued). Ecological amplitudes and syntaxa optimals by ecological factors

A: Hd; B: fH; C: Ae; D: Nt; E: Sl; F: Rc; G: Ca; H: Tm; I: Cr; J: Om; K: Kn.

Синтаксони (Syntaxa): 1 – *Agrostio giganteae-Festucetum pratensis*; 2 – *Poëtum pratensis*; 3 – *Festucetum pratense*; 4 – *Bidentetea*; 5 – *Calthion palustris*; 6 – *Phragmitetum communis*; 7 – *Typhetum angustifoliae*; 8 – *Phalaridetum arundinaceae*; 9 – *Bolboschoenetum maritimi*; 10 – *Butometum umbellati*; 11 – *Eleocharitetum palustris*; 12 – *Cyperetum micheliani*; 13 – *Rubocaesii-Amorphion fruticosae*; 14 – *Salicion albae*; 15 – *Salicion triandrae*

угруповань (5,7 балів) на пісках, найвищими (6,6 балів) для угруповань, сформованих на колюв'яльних відкладах. Проте карбонатність при достатньому зволоженні диференціюючої ролі не має.

У розподілі рослинних угруповань у межах заплави провідними факторами виступають едафічні показники, проте певні їхні коливання притаманні і кліматичним. Континентальність (Kn) варіює в незначних межах, найменш континентальні умови характерні для заплавної ліси, найбільш континентальні – для лучної рослинності. За аналізом існуючих даних, в умовах сучасних кліматичних змін тенденції до розширення могли б мати угруповання *Bolboschoenetum maritimi*, що поширені південніше і витримують засолення, а до звуження – ліси *Salicion albae*, які втратили свою структуру. В складі різних типів угруповань зафіксовано наявність видів адвентивних рослин, що розширюють свій ареал з півдня: *Centaurea iberica* Trevir. ex Spreng., *Cyperus fuscus* L., *Juncus bufonius* L., *Verbena officinalis* L. Водночас трансформація біотопів можлива не лише за рахунок перерозподілу площ, а й за рахунок вселення адвентивних видів. До останніх належить потужний трансформер *Amorpha fruticosa*, що заселяє не лише прибережні екотони із різкою зміною зволоження, а й проникає в наскельні біотопи і спричинює їхню деградацію. Головним фактором цих процесів є зміна гідрологічного режиму в заплаві р. Дністер.

Висновки

За нашими дослідженнями, заплава Дністровського каньйону представлена рослинними угрупованнями повітряно-водної, лучної (*Phragmito-Magnocaricetea*, *Bolboschoenetea maritimi*, *Isoëto-Nanojuncetea*, *Bidentetea tripartitae*, *Molinio-Arrhenatheretea*) та заплавної деревної і чагарникової рослинності (*Salicetea purpureae*). Незважаючи на достатньо трансформований характер заплавної екосистем, спричинений господарською діяльністю людини (викошування, випасання, штучна зміна гідрологічного режиму), нам вдалось встановити територіальну диференціацію біотопів і закономірності їхніх поєднань. Територіальний розподіл комплексу біотопів і межах заплави описано п'ятьма типами екомер, специфіка яких визначається сукупною дією едафічних та кліматичних факторів. Встановлено, що внаслідок зміни умов середовища відбувається експансія адвентивних видів (*Amorpha fruticosa*, *Acer tataricum*, *Centaurea iberica*, *Bidens*

frondosa, *Xanthium albinum*), зокрема їхня міграція на північ, що в подальшому може спричинити деградацію природних біотопів. У заплаві Дністра відмічається високий ступінь експансії *Amorpha fruticosa*, де він виступає домінантом (*Rubro caesii-Amorphion fruticosae*). Цей вид проникає у важкодоступні місця підніжжя схилів та їхні тріщини, поодинокі трапляється у вербово-тополевих заплавної лісах (*Salicion albae*). Заплава Дністра як природний екологічний коридор, який, з одного боку, є осередком збереження природної рослинності, а з іншого – шляхом поширення адвентивних видів, потребує як подальших моніторингових досліджень так і заходів щодо охорони.

Список посилань

- Delbosc P. 2015. *Phytosociologie dynamico-caténale des végétations de la Corse: méthodologies typologique et cartographique*: Thèse de doctorat. Brest, Université de Bretagne Occidentale, 638 pp. [NNT : 2015BRES0069]. Available at: https://www.researchgate.net/profile/Pauline_Delbosc/
- Dubyna D.V. 2006. *Vyshcha vodna roslynnist. Lemnetaea, Potametea, Ruppieteae, Zostereteae, Isoeto-Littorelletea (Eleocharicion acicularis, Isoetion lacustris, Potamion graminei, Sphagno-Utricularion), Phragmito-Magnocaricetea (Glycerio-Sparganion, Oenanthion aquaticae, Phragmition communis, Scirpion maritimi)* Ed. D.V. Dubyna. Kyiv: *Phytosociocentr*, 534 pp. [Дубина Д.В. 2006. *Вища водна рослинність. Lemnetaea, Potametea, Ruppieteae, Zostereteae, Isoeto-Littorelletea (Eleocharicion acicularis, Isoetion lacustris, Potamion graminei, Sphagno-Utricularion), Phragmito-Magnocaricetea (Glycerio-Sparganion, Oenanthion aquaticae, Phragmition communis, Scirpion maritimi)*. Київ: Фітосоціоцентр, 534 с.].
- Dubyna D.V., Dzyuba T.P., Yemelyanova S.M., Bahrikova N.O., Borysova O.V., Borsukevych L.M., Vynokurov D.S., Hapon S.V., Hapon Yu.V., Davydov D.A., Dvoretzkyi T.V., Didukh Ya.P., Zhmud O.I., Kozyr M.S., Konishchuk V.V., Kuzemko A.A., Pashkevych N.A., Ryff L.E., Solomakha V.A., Felbaba-Klushyna L.M., Fitsaylo T.V., Chorna H.A., Chorney I.I., Shelyah-Sosonko Yu.R., Yakushenko D.M. 2019. *Prodrome of the Vegetation of Ukraine*. Eds D.V. Dubyna, T.P. Dzyuba. Kyiv: Naukova Dumka, 782 pp. [Дубина Д.В., Дзюба Т.П., Смелянова С.М., Багрікова Н.О., Борисова О.В., Борукевич Л.М., Винокуров Д.С., Гапон С.В., Гапон Ю.В., Давидов Д.А., Дворецкий Т.В., Дідух Я.П., Жмуд О.І., Козир М.С., Конішук В.В., Куземко А.А., Пашкевич Н.А., Рифф Л.Е., Соломаха В.А., Фельбаба-Клушина Л.М., Фіцайло Т.В., Чорна Г.А., Чорней І.І., Шеляг-Сосонко Ю.Р., Якушенко Д.М. 2019. *Продромус рослинності України*. Відп. ред. Д.В. Дубина, Т.П. Дзюба. Київ: Наукова думка, 782 с.].

- Didukh Ya.P. *Ukrainian Phytosociological Collection*, 2005, 1(23): 3–14. [Дідух Я.П. Теоретичні підходи до створення класифікації екосистем. *Український фітоценологічний збірник*, 2005, 1(23): 3–14].
- Didukh Ya.P. 2011. *The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication*. Kyiv: Phytosociocentre, 176 pp.
- Didukh Ya.P. 2017. *Ukrainian Botanical Journal*, 74(4): 347–354. [Дідух Я.П. 2017. Схема класифікації чагарникових біотопів України. *Український ботанічний журнал*, 74(4): 347–354]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.04.347>
- Didukh Ya.P., Chorney I.I., Budzhak V.V., Tokaryuk A.I., Kish R.Ya., Protoporova V.V., Shevera M.V., Kozak O.M., Kontar I.S., Rozenblit Yu.V., Norenko K.M. 2016. *Climatogenic changes of plant life of the Ukrainian Carpathians*. Eds Ya.P. Didukh, I.I. Chorney. Chernivtsi: Druk Art, 280 pp. [Дідух Я.П., Чорней І.І., Буджак В.В., Токарюк А.І., Кіш Р.Я., Протопопова В.В., Шевера М.В., Козак О.М., Контар І.С., Розенбліт Ю.В., Норенко К.М. 2016. *Кліматогенні зміни рослинного світу Українських Карпат*. Від. ред. Я.П. Дідух, І.І. Чорней. Чернівці: Друк Арт, 280 с].
- Didukh Ya.P., Chorney I.I., Budzhak V.V., Vashenyak Yu.A., Korzyk V.P., Rozenblit Yu.V., Tokaryuk A.I., Mykhaylyuk T.I. 2018. *Ukrainian Botanical Journal*, 75(2): 149–159. [Дідух Я.П., Чорней І.І., Буджак В.В., Вашеняк Ю.А., Коржик В.П., Розенбліт Ю.В., Токарюк А.І., Михайлюк Т.І. 2018. Рідкісний туфогенний біотоп у басейні Дністра. *Український ботанічний журнал*, 75(2): 149–159]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.02.149>
- Didukh Ya.P., Chusova O.O., Olshevska I.A., Polishchuk Yu.V. 2015. River valleys as the object of ecological and geobotanical research. *Ukrainian Botanical Journal*, 72(5): 415–430. <http://dx.doi.org/10.15407/ukrbotj72.05.415>
- Didukh Ya.P., Fitsaylo T.V., Korotchenko I.A., Yakushenko D.M., Pashkevych N.A., Aloskhina U.M. 2011. *Біотопи лісової та лісостепової зон України*. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: TOV Makros, 288 pp. [Дідух Я.П., Фіцайло Т.В., Коротченко І.А., Якушенко Д.М., Пашкевич Н.А., Альошкіна У.М. 2011. *Біотопи лісової та лісостепової зон України*. Ред. Я.П. Дідух. Київ: TOV Макрос, 288 с.].
- Didukh Ya.P., Plyuta P.H. 1994. *Fitoindykatsiya ekolohichnykh faktoriv*. Kyiv: Naukova Dumka, 280 pp. [Дідух, Я.П., Пльота, П.Г. 1994. *Фітоіндикація екологічних факторів*. Київ: Наукова думка, 280 с.].
- Didukh Ya.P., Rozenblit Yu.V. 2017. *Ukrainian Botanical Journal*, 74(3): 227–247. [Дідух Я.П., Розенбліт Ю.В. 2017. Методичні основи виділення та оцінки екомер (на прикладі Дністровського каньйону). *Український ботанічний журнал*, 74(3): 227–247]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.03.227>
- Google Maps. 2020. Available at: <https://www.google.com/maps/> (Accessed 15 March 2020).
- Hennekens S.M., Schaminée J.H.J. 2001. TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data. *Journal of Vegetation Science*, 12(4): 589–591. <https://doi.org/10.2307/3237010>
- Hill M.O., Gauch H.G. 1980. Detrended correspondence analysis, an improved ordination technique. *Vegetatio*, 42: 47–58.
- Izco J. 2014. Symphytosociological nomenclature: new proposals. *Lazaroa*, 35: 191–194. https://doi.org/10.5209/rev_LAZA.2014.v35.47003
- Kholod S.S. 2015. Phytocoenochoras in arctic tundras: cartographic research method. In: *Geobotanicheskoe kartografirovanie*. St. Petersburg: Botanicheskii in-t im. V.L. Komarova RAN, pp. 120–143. [Холод С.С. 2015. Фитоценохоры подзоны арктических тундр: картографический метод исследования. В кн.: *Геоботаническое картографирование*. С.-Петербург: Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, с. 120–143]. <https://doi.org/10.31111/geobotmap/2015.120>
- Kholod S.S. 2016. Sigma-sintaksony ostrova Vrangelya. *Rastitelnost Rossii*, 29: 101–128. [Холод С.С. 2016. Сигма-синтаксоны острова Врангеля. *Растительность России*, 29: 101–128].
- Kholod S.S. 2017. *Struktura rastitel'nogo pokrova ostrova Vrangelya*. Dr. Sci. Diss: Botanicheskii institut im. V.L. Komarova Rossiyskoj akademii nauk, 611 pp. (manuscript). [Холод С.С. 2017. *Структура растительного покрова острова Врангеля*: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: спец. 03.02.08 "Экология (в биологии)" Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 611 с. (рукопись)].
- Kozak M.I. 2012. *Vyshcha vodna flora ta roslynnist Zakhidnoho Podillya: syntaksonomiya, antropohenna dynamika, okhrona*. Ed. M.I. Kozak. Kam'yanets-Podilskyi: Medobory-2006, 268 pp. [Козак М.І. 2012. *Вища водна флора та рослинність Західного Поділля: синтаксономія, антропогенна динаміка, охорона*. Від. ред. М.І. Козак. Кам'янець-Подільський: Медобори-2006, 268 с.].
- Kuz I.A. 2013. *Ukrainian Botanical Journal*, 70(3): 380–385. [Кузь І.А. 2013. Флористична та ценотична структура боліт Середнього Придністров'я. *Український ботанічний журнал*, 70(3): 380–385].
- Kurylyuk O.V., Kostenyuk L.V., Opetchenyk V.M. (eds.). 2009. *Problemy ekolohichnoho rusloznavstva: Konspekt lektsiy*. Eds O.V. Kurylyuk, L.V. Kostenyuk, V.M. Opetchenyk. Chernivtsi: Ruta, vol. 2, 83 pp. [Кирилюк О.В., Костенюк Л.В., Опеченик В.М. (ред.). 2009. Проблеми екологічного руслознавства: Конспект лекцій. Чернівці: Рута, т. 2, 83 с.]. Available at: https://collectedpapers.com.ua/category/river_bed_3
- Lavrinenko I.A. 2016. *Sbornik nauchnykh trudov GNBS*, 143: 86–94. [Лавриненко І.А. 2016. Типологическая схема территориальных единиц растительности на примере острова Колгуев. *Сборник научных трудов ГНБС*, 143: 86–94].
- Pryroda Khmelnytskoi oblasti*. 1980. Ed. K.I. Herenchuka. Lviv: Vyshcha shkola, 152 pp. [*Природа Хмельницької області*. 1980. Ред. К.І. Геренчук. Львів: Вища школа, 152 с.].

- Rivas-Martínez S. 2005. Notions on dynamic-catenal phytosociology as a basis of landscape science. *Plant Biosystems*, 139(2): 135–144. <https://doi.org/10.1080/11263500500193790>
- Roleček J., Tichý T., Zelený D., Chytrý M. 2009. Modified TWISpan classification in which the hierarchy respects cluster heterogeneity. *Journal of Vegetation Science*, 20: 596–602.
- Serednye Prydnistrovya*. 2007. Ed. G.I. Denysyk. Vinnytsya: PP Vydavnytstvo Teza, 431 pp. [*Середні Придністров'я*. 2007. За ред. Г.І. Денисика. Вінниця: Видавництво Теза, 431 с.].
- Tichý L. 2002. JUICE, software for vegetataion classification. *Journal of Vegetation Science*, 13(3): 451–453. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x>
- Shevtsava L.V., Aliev K.A., Kuzko O.A. 1988. *Ekologicheskoe sostoyanie reki Dnestr*. Kyiv, 148 pp. [Шевцава Л.В., Алиев К.А., Кузько О.А. *Экологическое состояние реки Днестр*. Киев, 148 с.].
- Sochava V.B. 1979. *Rastitelnyi pokrov na tematicheskikh kartakh*, Novosibirsk: Nauka, 190 p. [Сочава В.Б. 1979. *Растительный покров на тематических картах*, Новосибирск: Наука, 190 с.].
- Tüxen R. 1973. Vorschlag zur Aufnahme von Gesellschaftskomplexen in potentiell natürlichen Vegetationsgebieten. *Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 19(1–4): 379–384.
- Tüxen R. 1978. Bemerkungen zur historischen, bergifflichen und methodischen Grundlagen der Synsoziologie-Assoziationskomplexe (Sigmäten) und ihre praktische Anwendung R. Tüxen. In: *Berichte der Internationalen symposien der Internationalen Vereinigungen für Vegetationskunde Herausgegeben von R. Tüxen* (Rientaln, 4–7.04.1977). Vaduz, pp. 3–16.
- Westhoff V., van der Maarel E. 1978. The Braun-Blanquet approach. In: *Classification of plant communities*. Ed. R.H. Whittaker. The Hague: Junk, pp. 287–399.
- Рекомендує до друку І.І. Чорней



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.03.173>

Поширення в Україні папороті *Salvinia natans* (*Salviniaceae*, *Polypodiopsida*), включеної до Червоної книги України

Олеся О. БЕЗСМЕРТНА^{1,2}, Василь П. ГЕЛЮТА³, Іван М. ДАНИЛИК⁴, Олександр О. ОРЛОВ⁵,
Ганна О. КАЗАРІНОВА⁶, Марія А. ЯНЮК¹, Андрій І. БАБИЦЬКИЙ⁷, Ірина А. КОРОТЧЕНКО³

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

² Національний природний парк "Цуманська пуца"
вул. Незалежності 18, Ківерці 45200, Волинська обл., Україна

³ Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська 2, Київ 01004, Україна
vheluta@botany.kiev.ua
korotchen@ukr.net

⁴ Інститут екології Карпат НАН України
вул. Козельницька 4, Львів 79026, Україна
idanylyk@ukr.net

⁵ Поліський філіал Українського науково-дослідного інституту лісового господарства та агролісомеліорації ім. Г.М. Висоцького
вул. Нескорених 2, с. Довжик 10004, Житомирський р-н, Житомирська обл., Україна
orlov.botany@gmail.com

⁶ Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна
майдан Свободи 4, Харків 61022, Україна
hanna.kazarinova@karazin.ua

⁷ Національний університет біоресурсів та природокористування України
вул. Героїв Оборони 13, Київ 03041, Україна
andriy.babytskiy@gmail.com

Bezsmertna O.O.^{1,2}, Heluta V.P.³, Danylyk I.M.⁴, Orlov O.O.⁵, Kazarinova H.O.⁶, Janyuk M.A.¹, Babytskiy A.I.⁷, Korotchenko I.A.³
2020. **Distribution of *Salvinia natans* (*Salviniaceae*, *Polypodiopsida*), a fern listed in the Red Data Book of Ukraine, within the country.** *Ukrainian Botanical Journal*, 77(3): 173–188.

¹ National Taras Shevchenko University of Kyiv
64/13 Volodymyrska Str., Kyiv 01601, Ukraine

² Tsumanska Pushcha National Nature Park
20 Nezalezhnosti Str., Kivertsi 45200, Volyn Region, Ukraine

³ M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2 Tereschenkivska Str., Kyiv 01004, Ukraine

⁴ Institute of Ecology of the Carpathians, National Academy of Sciences of Ukraine
4 Kozelnytska Str., Lviv 79026, Ukraine

⁵ G.M. Vysotsky Polyskiy Branch of Ukrainian Scientific Research Institute of Forestry and Agro-Forest Amelioration
2 Neskorenykh Str., Dovzhyk village 10004, Zhytomyr District, Zhytomyr Region, Ukraine

⁶ V.N. Karazin Kharkiv National University
4 Svobody Sq., Kharkiv 61022, Ukraine

⁷ National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine
13 Heroiv Oborony Str., 03041 Kyiv, Ukraine

© 2020 O.O. Bezsmertna, V.P. Heluta, I.M. Danylyk, O.O. Orlov, H.O. Kazarinova, M.A. Janyuk, A.I. Babytskiy, I.A. Korotchenko. 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

Abstract. *Salvinia natans* (Salviniaceae, Polypodiopsida) is a warm-temperate presumably relict fern species that is currently protected not only at the national level in Ukraine, but also internationally in some other countries. It was included in all three editions of the *Red Data Book of Ukraine* (1980, 1996, 2009), as well as in Appendix I of the *Bern Convention*, the *European Red List* (as Near Threatened), and the *IUCN Red List of Threatened Species* (as Least Concern). An updated analysis of the distribution patterns of *S. natans* within the territory of Ukraine is provided based on the original research and observations of the authors, herbarium specimens from 37 Ukrainian, Austrian, Czech, Romanian and Russian herbaria, and available literature. As a result, more than 400 localities of this aquatic fern were registered in almost all administrative regions of the country, except Chernivtsi Region and the Autonomous Republic of Crimea. Based on the results of the comparative chorological analysis and the study of the spatial distribution of these localities, it is concluded that the geographic range of *S. natans* within Ukraine is currently expanding. The studied species in many localities forms large and stable populations, often occupying large areas (over 1 ha) with numerous individuals and projective cover of up to 100% (completely covering the water surface). Due to the active expansion of *S. natans* throughout Ukraine, the presence of numerous stable populations and over-reproduction of this fern in many regions, it is proposed to exclude (delist) this species from the *Red Data Book of Ukraine*. However, the need to protect individual natural habitats of the species in the territories included in the Emerald Network and/or in protected areas of the nature reserve fund is emphasized. Populations of *S. natans* should also be protected at the regional level in geographic regions where the species is infrequent and does not show the expansion trend. In other regions where this fern is excessively abundant, biomass extraction and utilization measures should be developed and implemented.

Keywords: Bern Convention, International Union for Conservation of Nature, mass distribution, population, rare species, red list, water fern

Submitted 24 March 2020. Published 30 June 2020

Безсмертна О.О., Гелюта В.П., Данилик І.М., Казарінова Г.О., Орлов О.О., Янюк М.А., Бабицький А.І., Коротченко І.А. 2020. **Поширення в Україні папороті *Salvinia natans* (Salviniaceae, Polypodiopsida), включеної до Червоної книги України.** *Український ботанічний журнал*, 77(3): 173–188.

Реферат. *Salvinia natans* (Salviniaceae, Polypodiopsida) – ймовірно реліктовий вид з переважно помірнширотним поширенням, який охороняється не тільки на національному рівні в Україні, а й на міжнародному рівні. Він був включений до всіх видань "Червоної книги України" (1980, 1996, 2009 рр.), Додатку I Бернської конвенції, Європейського червоного списку (категорія Near Threatened) та списку Міжнародного союзу охорони природи (категорія Least Concern). За результатами власних досліджень авторів, а також з урахуванням матеріалів 37 гербарних колекцій України, Австрії, Росії, Румунії та Чеської республіки та відповідних літературних джерел, здійснено аналіз поширення *S. natans* на території України, де на даний час встановлено понад 400 локалітетів цієї папороті майже в усіх адміністративних регіонах країни, за виключенням Чернівецької області та АР Крим. На основі результатів порівняльного хорологічного аналізу та вивчення просторового розподілу виявлених місцезнаходжень підтверджено, що ареал *S. natans* у межах України розширюється. Досліджений вид у багатьох локалітетах формує великі та стійкі популяції, які часто займають значні площі (понад 1 га) з великою кількістю особин і проективним покриттям до 100% (тобто, вкриває всю водну поверхню). Зважаючи на активне поширення *S. natans* територією України, наявність численних стійких популяцій та надмірне розмноження виду в низці областей, запропоновано виключити його з Червоної книги України. Однак наголошується на необхідності охороняти окремі природні оселища виду на територіях, включених до Смарагдової мережі, або ж на територіях об'єктів природно-заповідного фонду. Також варто здійснювати заходи охорони популяцій *S. natans* на регіональному рівні в тих областях, де вид трапляється зрідка та де не спостерігається його експансія. У решті ж областей, де відбувається надмірний розвиток цієї папороті, слід розробити і вжити заходів з відбирання й утилізації її біомаси.

Ключові слова: Бернська конвенція, Міжнародний Союз охорони природи, водяна папороть, масове поширення, популяція, рідкісний вид, червоний список

Вступ

Salvinia natans (L.) All. (Salviniaceae, Polypodiopsida) – переважно помірнширотний палеарктичний ймовірно реліктовий вид, який охороняється не лише на національному, а й на міжнародному рівнях. Він наведений в усіх виданнях "Червоної книги України" (Chervona knyha..., 1980, 1996, 2009), а також включений до Додатку I Бернської конвенції (Vinnichenko, 2006), Європейського червоного списку (категорія Near Threatened) (Christenhusz

et al., 2017) та списку Міжнародного союзу охорони природи (категорія Least Concern) (Allen, 2011; Christenhusz et al., 2017). Вид відмічався майже по всій території нашої країни (Chervona knyha..., 2009; Fitoriznomanitya, 2012a, b). Найбільше його знахідок було відомо з басейнів річок Дніпро, Дністер, Дунай, Південний Буг і Сіверський Донець (Didukh et al., 2000; Bezsmertna et al., 2016). Однак відомості про поширення цього виду для низки регіонів були суперечливими та недостатньо висвітленими.

Зазначене стосується насамперед територій Волинської, Житомирської, Івано-Франківської, Львівської, Рівненської та Чернівецької областей. Тому метою нашої роботи було проаналізувати й узагальнити інформацію про динаміку поширення *S. natans* в Україні, з'ясувати сучасний стан популяції та уточнити соціологічний статус цього виду.

Матеріали та методи

Упродовж 2003–2019 рр. нами були опрацьовані гербарні фонди низки наукових установ України, Австрії, Росії, Румунії та Чехії (загалом 37 гербаріїв, акроніми наведені за *Index Herbariorum*: Thiers, 2008–onward): Karl Franzens University of Graz & Institute of Botany (GZU), Masaryk University (BRNU), Ботанічного інституту імені В.Л. Комарова РАН (LE), Ботанічного саду ім. акад. О.В. Фоміна Київського національного університету імені Тараса Шевченка (KWHU), Ботанічного саду у м. Ясси (BUC), Університету агрономічних наук та ветеринарної медицини у м. Ясси (IASI), Університету імені А.Й. Кузи у м. Ясси (I, IAGB), Музею історії природи у м. Ясси, Волинського краєзнавчого музею, Волинського національного університету імені Лесі Українки, Державного природознавчого музею НАН України, Львів (LWS), Дніпровського (раніше Дніпропетровського) національного університету імені Олеся Гончара (DSU), Донецького ботанічного саду НАН України (DNZ), Житомирського краєзнавчого музею (ZHM), Закарпатського інституту імені Ференца Ракоці II, Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW), Інституту екології Карпат НАН України (LWKS), Кам'янець-Подільського університету імені Івана Огієнка, Київського національного університету імені Тараса Шевченка (KWU), Криворізького ботанічного саду, Львівського національного університету імені Івана Франка (LW), Мелітопольського державного педагогічного університету імені Богдана Хмельницького, Московського державного університету (MSU), Національного ботанічного саду ім. М.М. Гришка НАН України (KWHU), Національного дендрологічного парку "Софіївка" – Науково-дослідного інституту НАН України, Нікітського Національного ботанічного саду – Навчально-наукового центру НААН України (YALT), Одеського національного університету імені І.І. Мечникова (MSUD), Полтавського

Український ботанічний журнал, 2020, 77(3)

державного педагогічного університету імені В.Г. Короленка, Прикарпатського університету імені Василя Стефаника, Рівненського природознавчого музею, Рівненського національного університету водного господарства та природокористування, Тернопільського національного педагогічного університету ім. Володимира Гнатюка, Ужгородського національного університету (UU), Харківського національного університету імені В.Н. Каразіна (CWU), Херсонського державного університету, Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича (CHER), Чернігівського державного педагогічного університету ім. Т.Г. Шевченка. Окрім того, впродовж 2008–2019 рр. автори здійснили численні експедиції до різних регіонів України, а також опрацювали матеріали бази *UKRBin* (<http://www.ukrbn.com/>) та літературні джерела. Картографічне поширення досліджуваного виду була побудована з використанням програмного забезпечення QGIS 2.18-Las Palmas.

Результати та обговорення

Уперше для України *Salvinia natans* наводиться з Галичини і Буковини ще у першій половині XIX ст. (Zawadzki, 1835), а вже в другій – з'являються повідомлення про місцезнаходження виду в затоках Дніпра біля Києва та Канева, у р. Сулі біля Лубен, а також у Чернігівській, Херсонській та Таврійській губерніях (Montresor, 1882, 1886; Schmalhausen, 1886, 1897). Детальне узагальнення щодо поширення *S. natans* у тодішніх адміністративно-географічних межах України здійснив Фомін у першому томі "Флори УРСР" (Fomin, 1938). У виданні вказуються місцезнаходження виду в слабопроточних та застійних водоймах у Київській, Чернігівській, Полтавській, Харківській, Донецькій, Одеській, Миколаївській, Херсонській, Дніпропетровській областях. Таким чином, протягом століття з часу першої згадки виду для території України, відоме на той час географічне поширення *S. natans* значно розширилося.

До 1980-х років уже була виявлена значна кількість локалітетів виду для багатьох адміністративних областей України (Bobrov, 1974; Chopik, 1978), проте залишалися недостатньо дослідженими такі регіони, як Волинська, Івано-Франківська, Рівненська, Сумська, Тернопільська, Чернівецька та інші області, для яких вказівки виду були або сумнівними, або ж

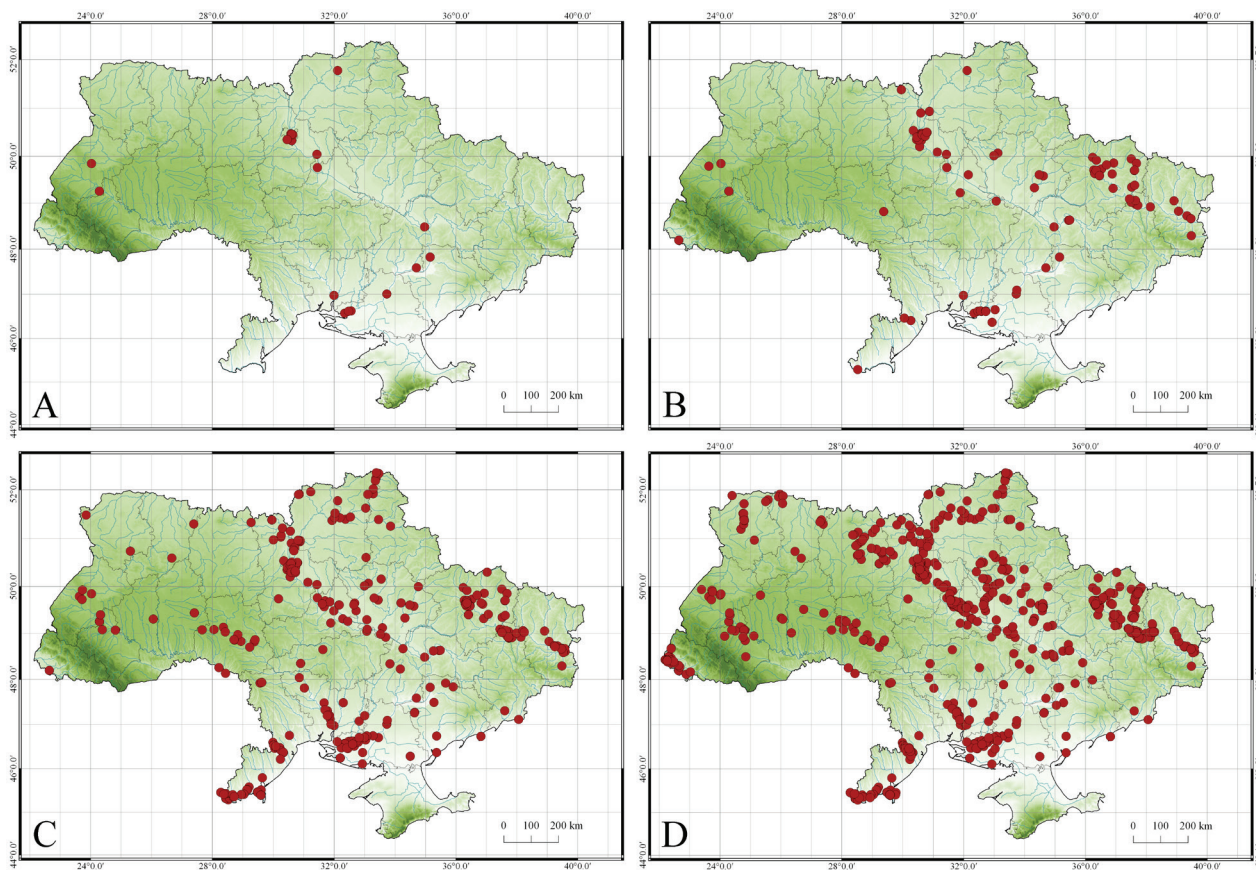


Рис. 1. Поширення *Salvinia natans* на території України. А: до 1900 р.; В: до 1950 р.; С: до 2000 р.; D: відомості на сьогодні
 Fig. 1. Distribution of *Salvinia natans* in the territory of Ukraine. A: before 1900; B: before 1950; C: before 2000; D: present-day information

зовсім відсутніми. З часом кількість знахідок *S. natans* зростає, однак відповідно до видань кінця XX – початку XXI ст. (Bobrov, 1974; Chopik, 1978; Zelena knyha..., 1987, 2009; Didukh et al., 2000; Chervona knyha..., 2009) поширення виду в різних областях виглядає досить нерівномірним (рис. 1, А–С).

На сьогодні *S. natans* достовірно відома майже на всій території України, окрім Чернівецької обл. та АР Крим (Bezsmertna, 2012; Bezsmertna et al., 2016; Znahidky..., 2019). Проте зазначимо, що для двох останніх регіонів вид раніше наводився – в "Екофлорі України" (Didukh et al., 2000) та "Новостях систематики высших растений" (Tsvelev, 2005), однак без будь-яких подробиць, тож достовірність цих відомостей сумнівна (Yena, 2012). За даними Собка й Косенка (Sobko, Kosenko, 2001), *S. natans* було відмічено в заказнику загальнодержавного значення "Святе Озеро" у Козелецькому р-ні Чернівецької обл. Цей район є адміністративною одиницею

Чернівецької обл., де існує природоохоронний об'єкт з такою самою назвою і є гідрологічною пам'яткою природи загальнодержавного значення "Озеро Святе". Отже, цю інформацію про трапляння виду на Чернівецьчині слід вважати помилковою. Дубина (Dubyna, 2006) вказує *S. natans* для Герцаївського р-ну Чернівецької обл. Однак нами не виявлені будь-які гербарні матеріали, які б підтверджували знахідки виду в даному регіоні. До того ж, він не наводиться у пізнішій спеціальній праці, присвяченій рідкісним видам Чернівецьчини (Chornei et al., 2010). Отже, з огляду на сказане, поширення *S. natans* у Чернівецькій обл. вважаємо поки що достовірно не доведеним.

Щодо знахідок *S. natans* в інших адміністративних регіонах, то на сьогодні, з урахуванням відомостей з опрацьованих нами гербаріїв, літературних джерел та результатів власних польових досліджень, для Вінницької області відомо 17 локалітетів, Волинської–

15, Дніпропетровської – 14, Донецької – 14, Житомирської – 27, Закарпатської – 19, Запорізької – 8, Івано-Франківської – 13, Кіровоградської – 6, Київської – 32, Луганської – 18, Львівської – 10, Миколаївської – 18, Одеської – 18, Полтавської – 38, Рівненської – 8, Сумської – 9, Тернопільської – 3, Харківської – 38, Херсонської – 26, Хмельницької – 3, Черкаської – 25 та Чернігівської – 33. Отже, загалом *S. natans* була знайдена на території України у понад 400 локалітетах (рис. 1). Однак реальна кількість знахідок цієї папороті, мабуть, є істотно більшою, оскільки у випадках, коли поширення наводиться як "багато", "часто", "повсюдно" на території району, області тощо або ж "на всій протяжності" русла чи долини річки, зробити точну кількісну оцінку просто неможливо.

Ураховуючи хронологію реєстрації та просторовий розподіл установлених локалітетів (рис. 1), можна констатувати, що *S. natans* нині розширює свій ареал у межах України. Наприклад, для р. Дністер (в Одеській обл.) у першій половині ХХ ст. відмічалися поодинокі знахідки цього виду (Klimentov, 1924), сьогодні ж він є звичайним для майже всіх водойм не тільки дністровських плавнів, але й усїєї території регіону. Значно збільшилася кількість локалітетів *S. natans* за останні 30 років у Волинській (Yashchenko, 1984, 1985; Stojko et al., 1986; Varansky, 2005; Dubyna, 2006; Andriyenko et al., 2009; Likho et al., 2009; Fitoriznomanittya..., 2012b), Житомирській (Fitoriznomanittya..., 2012a) та Рівненській (Barbarich et al., 1986; Dubyna et al., 1993; Dubyna, 2006; Horokhovska et al., 2013) областях. Автори цієї статті також упродовж останніх 10 років відмічали нові місцезнаходження *S. natans* на територіях Волинської, Закарпатської (Bezsmertna et al., 2012; Bezsmertna et al., 2016), Житомирської (Orlov, 2005, 2009; Bezsmertna et al., 2016), Івано-Франківської (Bezsmertna et al., 2016; Bezsmertna, 2017), Львівської (Bezsmertna et al., 2016), Одеської (Bezsmertna et al., 2016; Bezsmertna, 2017), Рівненської (Bezsmertna et al., 2016) та Харківської (Kazarinova, 2018) областей. Гербарні зразки, що підтверджують ці знахідки, передані до низки гербаріїв України (KW, KWHU, CWU, LWS, LWKS, Гербарій Рівненського природного заповідника).

Навіть упродовж 2016–2019 рр. нами було виявлено низку нових локалітетів *S. natans*, зокрема на території Волинської, Житомирської та Рівненської областей, інформація про які ще не була опублікована. Нижче наводимо перелік цих нових місцезнаходжень виду.

Волинська обл.: Камінь-Каширський р-н, с. Ставище, масово у р. Турія, 28.07.2018, В.П. Гелюта; с. Хотешів, перекидає русло р. Турія, 30.07.2018, В.П. Гелюта; Ковельський р-н, с. Заріччя, на р. Турія (перед і за мостом, розташованим на дорозі Ковель – Камінь-Каширський), повне перекриття русла, 26.07.2018, В.П. Гелюта; м. Ковель, 06.08.2018, 10.07.2019, В.П. Гелюта; Любешівський р-н, північніше смт Любешів, 25.06.2017, І.М. Данилик; Ратнівський р-н, с. Датинь, 27.07.2018, В.П. Гелюта; с. Хабарище, 04.10.2019, І.М. Данилик; Старовижівський р-н, с. Солов'ї, часткове перекриття русла, 26.07.2018, В.П. Гелюта.

Житомирська обл.: Коростенський р-н, окол. с. Барди, у водосховищі на р. Уж, разом з *Trapa natans*, багато, 14.09.2017, О.О. Орлов; Лугинський р-н, смт Лугини, у р. Жерев, багато, 03.09.2019, О.О. Орлов; 2 км на пн. від с. Лугинки, урочище Казка, у р. Жерев, багато, 04.09.2011, 03.09.2019, О.О. Орлов; Малинський р-н, 1 км на пн. від с. Загребля, у р. Ірша, при березі, багато, 16.08.2017, О.О. Орлов; 0,6 км на пд.-зах. від с. Рудня-Городищенська, у Ворсівському водосховищі на р. Візня, біля берега, місцями неширокою смугою, 18.08.2017, О.О. Орлов; 1,5 км на сх. від с. Рудня-Городищенська, у р. Візня (проти кв. 55 Українківського л-ва ДП "Малинське ЛГ"), створює затор по всій ширині річки, 02.10.2018, О.О. Орлов; 1 км на сх. від с. Візня, у р. Візня, біля берега, місцями неширокою смугою, 18.08.2017, О.О. Орлов; 1 км на пн. від с. Гранітне, у р. Ірша біля мосту, при берегах, великими групами, 17.08.2017, О.О. Орлов; 1,5 км на пд.-зах. від с. Щербатівка, у верхів'ях Малинського водосховища на р. Ірша, поміж *Trapa natans*, 17.08.2017, О.О. Орлов; Пулинський р-н, 1 км на пн. від с. Топорище, у р. Тростяниця, біля берегів, групами, 10.08.2019, О.О. Орлов; 1 км на сх. від с. Радичі, пд.-зах. частина Новоборівського водосховища на р. Ірша, Радичський затон, багато, 09.07.2019, О.О. Орлов; Радомишльський р-н, сх. окол. с. Кримок, в обвідному каналі Кримоцьких ставків на р. Білка, суцільно, 01.09.2017, О.О. Орлов; зах. окол. с. Хомівка, при березі у риборозвідному ставку на р. Білка, 01.09.2017, О.О. Орлов; 2 км на пд.-сх. від с. Межирічка, правий берег р. Тетерів, старичні озерця, суцільно, 01.09.2017, О.О. Орлов.

Рівненська обл.: Зарічненський р-н, с. Вовчиці, 08.07.2019, І.М. Данилик; Рокитнівський р-н, с. Залав'я, 24.08.2019, О.О. Орлов.

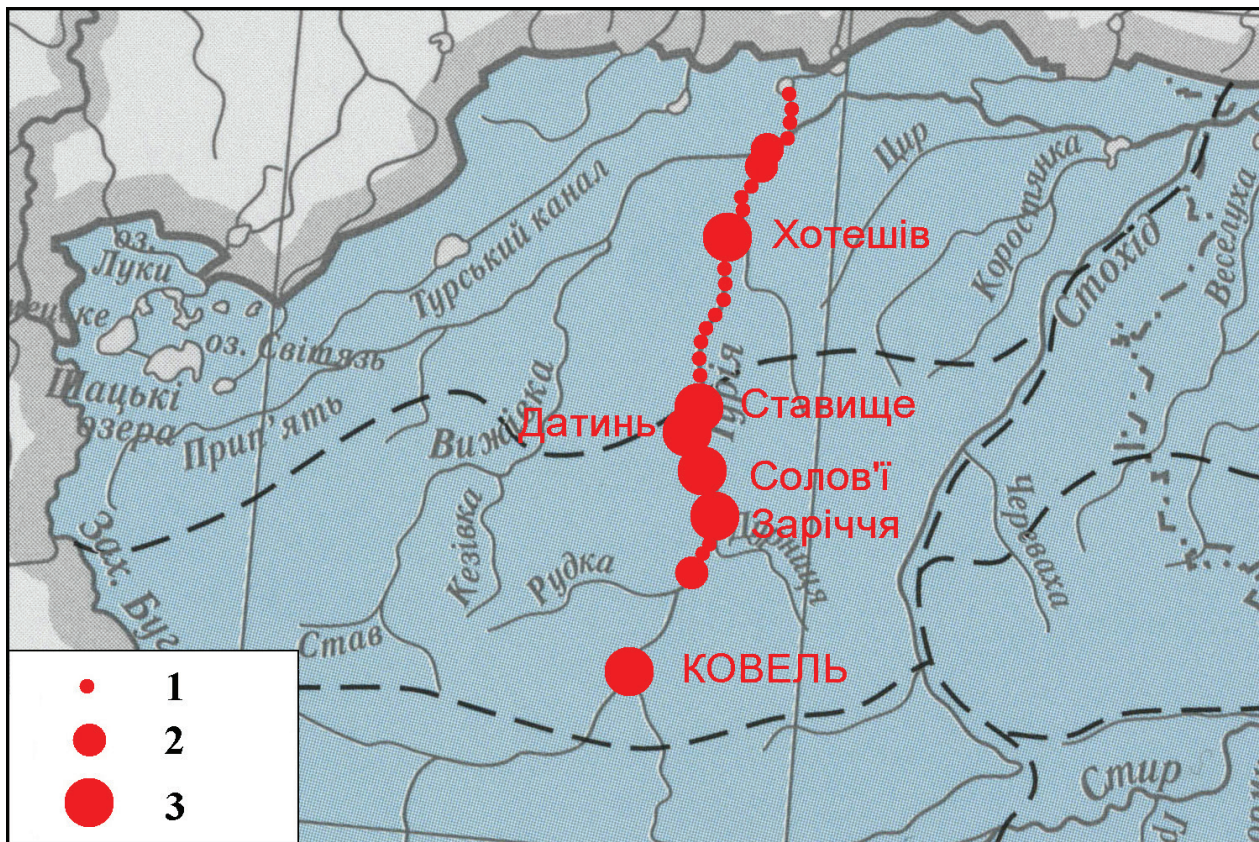


Рис. 2. Схема поширення *Salvinia natans* на водотоці р. Турія – р. Прип'ять – Виживський канал (Волинська обл.) у липні–серпні 2018 р. (1 – постійна присутність біля берегів, 2 – скупчення, прохідні для човнів, 3 – потужне перекриття руслу)

Fig. 2. Distribution scheme of *Salvinia natans* in the watercourse of the Turia River – Prip'yat River – Vyzhivsky Canal (Volyn Region) in July–August 2018 (1 – continuous presence near riverbanks, 2 – accumulation passable for boats, 3 – strongly blocked waterway)

Відомості щодо ситуації, яка склалася з розвитком *S. natans* на території України загалом, автори отримали в результаті польових досліджень стану деяких популяцій цього виду. Так, у липні–серпні 2018 р. В.П. Гелютою під час байдарочного походу обстежено р. Турія (Волинська обл.) від с. Гішин Ковельського р-ну до її впадіння в р. Прип'ять, потім декілька кілометрів останньої до початку Виживського каналу та сам канал до його впадіння в оз. Святе (рис. 2). Виявилося, що по всій довжині цього єдиного водотоку немає жодного погонного метра, де б не траплялася *S. natans*. Кількісний розподіл рослин визначався гідрологічними умовами річки: де швидка течія – рослини формували угруповання попід берегами, у невеличких затоках; перед місцями, де річка перекривається водною рослинністю (насамперед, видами роду *Potamogeton* L. і *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla),

або ж перед і за мостами утворювалися величезні майже непрохідні для човнів суцільні скупчення (рис. 3, А, В; рис. 4), в яких кількість особин сягала мільйонів. Саме ці "вузькі" місця перелічені в наведеному вище списку та показані на карті (рис. 2). Одразу ж після проходження зазначеного маршруту було оглянуто р. Турія в межах м. Ковель. Тут також спостерігався масовий розвиток *S. natans*.

Зазначимо, що на спеціально дослідженому відрізку руслу р. Прип'ять від впадіння в неї р. Турія і понад три кілометри проти течії не було знайдено жодної особини *S. natans*, тоді як нижче від вказаної точки розвиток папороті місцями був масовим, незважаючи на зміну хімічного складу води, що сталася через злиття двох річок. Отже, освоєння цієї рослиною р. Прип'ять та її приток не є глобальним явищем у регіоні і, напевно, пов'язане з її експансією у р. Турії.



Рис. 3. Скупчення *Salvinia natans* на р. Турія в с. Заріччя Ковельського р-ну Волинської обл. А: загальний вигляд; В: шар рослин на поверхні води

Fig. 3. Accumulation mats of *Salvinia natans* on the Turia River in Zarichchia village, Kovel District, Volhynian (Volyn') Region. A: general view; B: a layer of plants on the water surface



Рис. 4. Скупчення *Salvinia natans* та на р. Турія поблизу с. Хотешів Камінь-Каширського р-ну Волинської обл. (30 липня 2018 р.)

Fig. 4. Accumulation mats of *Salvinia natans* on the Turia River near Khoteshiv village, Kamin-Kashytskyi District, Volyn Region (30 July 2018)

Додамо, що байдарочні експедиції по р. Прип'ять та її притоках Вижівці, Стоходу і Турії здійснювалися Гелютою з іншими ботаніками щорічно упродовж 1997–2015 рр., однак на той час рослини *S. natans* не були відмічені. Отже, складається враження, що експансія цього виду в р. Турія розпочалася у пропусенні 2016–2017 рр. Пошуки в Інтернеті засвідчили, що ця папороть була достовірно відмічена тут раніше, ще у 2014 р., і в районі м. Ковель набула масового розвитку (<http://prokovel.com/kovel2014-1915.html>). Однак її поширення тоді було все ще відносно локальним, оскільки в середині липня того ж року поблизу с. Гішин і нижче за течією р. Турії не було помічено жодної рослини цієї папороті. Очевидно, не досягла вона р. Прип'ять і наступного року: байдарочна експедиція по цій річці (до і після впадіння р. Турія) у другій половині червня також не зареєструвала цю рослину. У районі Ковеля вона розвивалася дуже інтенсивно (<http://www.volynpost.com/news/57539-u-koveli-pomyraie-richka-turiia-foto-video>; [\[turiya-u-koveli-peretvoryuyetsya-na-boloto-foto-/;\]\(http://prokovel.com/kovel_2017/1527-kovelska_turiya_stala_ridnim_domom_dlya_chervonoknizhnoi_roslini.html\) \[http://prokovel.com/kovel_2017/1527-kovelska_turiya_stala_ridnim_domom_dlya_chervonoknizhnoi_roslini.html\]\(http://prokovel.com/kovel_2017/1527-kovelska_turiya_stala_ridnim_domom_dlya_chervonoknizhnoi_roslini.html\)\). На жаль, упродовж 2016–2017 рр. дослідження не проводилися, а вже у 2018 р. на водотоці Турія – Прип'ять – Вижівський канал спостерігалася катастрофічна ситуація, описана вище. *Salvinia natans* досягла кінця р. Турія і поширилася далі по течії в оз. Святе, Волянський канал, оз. Волянське та канал Хабарище, про що свідчить знахідка папороті Даниликом у 2019 р. в цьому каналі на окол. с. Хабарище.](https://konkurent.in.ua/publication/18019/richka-</p>
</div>
<div data-bbox=)

Зазначимо, що у 2018 р. Безсмертна обстежила відрізок русла р. Турія вище м. Ковель, поблизу смт Турійськ, однак *S. natans* там не виявила. Перегляд космічних знімків у *Google* свідчить про те, що угруповання цієї рослини з'являються у р. Турія після впадіння в неї правої притоки – р. Воронка. Пригирлова частина останньої майже повністю вкрита килимом, сформованим *S. natans* (<https://www.google.com/maps/@51.2001782,24.692578,503m/>



Рис. 5. Угрупування *Salvinia natans* та *Nuphar lutea* (L.) Sm. на р. Турія у м. Ковель Волинської обл. (10 липня 2019 р.)

Fig. 5. Plant communities of *Salvinia natans* and *Nuphar lutea* (L.) Sm. on the Turia River in Kovel, Volyn Region (10 July 2019)

data=!3m1!1e3). У нас немає гіпотез щодо пояснення, звідки тут взялася ця папороть і чому її розвиток став катастрофічним для р. Турія. Ми також не знаємо, як далеко *S. natans* спустилася по р. Прип'ять і системі каналів, що живлять Дніпровсько-Бузький канал, який знаходиться в сусідній Білорусі. Однак додамо, що на початку липня 2019 р. під час байдарочного походу по р. Прип'ять поблизу с. Люб'язь Любешівського р-ну Волинської обл. (значно нижче по течії річки від наведених вище локалітетів) цього виду не було знайдено. У той же час у Ковелі в прибережній смузі русла р. Турії вже сформувалися стійкі угруповання (рис. 5).

Аналогічна ситуація склалася на території Закарпатської та Львівської областей. Так, Безсмертною упродовж 2014–2015 рр. обстежено низку водойм в Ужгородському та Берегівському районах Закарпатської обл. І якщо за відомостями "Червоної книги України" (Chervona knyha..., 2009) на території області налічувалося лише чотири



Рис. 6. Килим *Salvinia natans* на "Піскових Озерах" у Львові (31 серпня 2018 р.)

Fig. 6. *Salvinia natans*, overgrown surface of Piskovi (Sandy) Lakes in Lviv (31 August 2018)

місцезнаходження *S. natans*, то декілька років тому в долині р. Латориця їх було виявлено вже 17. Вид доволі агресивно поводить себе тут як у природних, так і у штучних водоймах (меліоративних каналах), займаючи значні площі водного плеса, іноді із 100% покриттям і часто утворюючи монодомінантні угруповання або разом із *T. natans* (рис. 7). Подібне явище виявив один із авторів даної статті (Данилик) у м. Львів на водоймах зі стоячою водою в парку "Піскові Озера" (рис. 6). Тут "спалах" чисельності *S. natans* спостерігався в серпні–вересні 2018 р. (інтенсивний розвиток рослини призвів до суцільного вкриття поверхні водного дзеркала названих озер). Знаходили цей вид у межах області й в інших локалітетах. На сьогодні відомо 10 знахідок проти однієї, зазначеної у "Червоній книзі України" (Chervona knyha..., 2009). Поширенню виду в цих областях сприяло будівництво водосховищ як малопроточних, а місцями й мілководних водойм, і меліоративних каналів, де для розвитку *S. natans*



Рис. 7. Скупчення *Salvinia natans* у меліоративному каналі в долині р. Латориця поблизу сіл Батрадь та Батьово Березівського р-ну Закарпатської обл. (26 липня 2014 р.)

Fig. 7. Accumulation mats of *Salvinia natans* in the Latoritsa River valley near Batrad and Batyovo villages, Berehove District, Transcarpathian Region (26 July 2014)



Рис. 8. *Salvinia natans* у р. Жерев, смт Лугини Лугинського р-ну Житомирської обл. (4 вересня 2011 р.)

Fig. 8. *Salvinia natans* in the Zherev River, Luhyny settlement, Luhyny District, Zhytomyr Region (4 September 2011)



Рис. 9. Суцільні зарості *Salvinia natans* у водосховищі на околиці с. Залав'я Рокитнівського р-ну Рівненської обл. (24 серпня 2019 р.)

Fig. 9. Solid floating thickets of *Salvinia natans* in a reservoir around Zalavia village, Rokytne District, Rivne Region (24 August 2019)



Рис. 10. *Salvinia natans* на околиці с. Бишкін Зміївського р-ну Харківської обл. (6 вересня 2011 р.)

Fig. 10. *Salvinia natans* near Byshkyn village, Zmiiv District, Kharkiv Region (6 September 2011)

виявилися сприятливі умови. Особливо яскраво це помітно на прикладі долини р. Латориця, де кількість природних водойм і болотистих місцезростань зменшилася. Однак *S. natans* достатньо добре себе почуває у системі меліоративних каналів на переважній більшості території Закарпатської низовини.

У Житомирській обл. (Житомирське Полісся та західна частина Київського Полісся) за останні 10 років *S. natans* виявлено в басейнах головних річок регіону – Тетерева та Ірші, де раніше цей вид не відмічали. Нові його локалітети також знайдено по річках Уж та Жерев (рис. 8), причому в усіх місцях спостерігався масовий розвиток рослини. Найбільший з відомих за площею та чисельністю популяції локалітет у Житомирській обл. існує багато років поспіль у центрі м. Радомишль, у водосховищі на р. Мика (так званий став Папіронський), де площа суцільних заростей *S. natans* у різні роки коливається від 2 до 5 га. Цьому сприяє практично застійний режим водойми, невелика її глибина, значна евтрофікація води.

На Рівненщині також відбувається експансія *S. natans*, зокрема у її північній частині (Зарічненський та Рокитнівський р-ни) (рис. 9).

Підкреслимо, що *S. natans* утворює стійкі популяції переважно у мілководних водоймах із непроточною або слабопроточною водою. І ті куртини папороті, які реєструвалися у відмінних від вказаних вище умовах, швидше за все були ефемерними. Руслу річок можуть слугувати шляхом транзиту виду із заводей та мілководь до аналогічних біотопів нижче за течією. Площа "плавучих островів", що постійно у великій кількості пропливають за течією річки, може сягати понад 10 м². Так, за дослідженнями Безсмертної та Казарінової, які проводилися у 2016–2019 рр., у руслі р. Сіверський Донець скупчення *S. natans* локалізувалися переважно на мілководдях уздовж берегів і в затоках, що не створювало перешкод для проходження човнів руслом річки; затоки річки з товщею води понад 50 см, де вплив руслових процесів мінімальний, заростали вільноплаваючими видами, серед яких не останню роль відігравали і килимки *S. natans*, іноді площею до 30 м² (рис. 10).

Згідно з останніми дослідженнями, швидке поширення *S. natans* спостерігається і поза межами України (наприклад, Wojton, Kubejko, 2012). Його пов'язують, серед іншого, із глобальним потеплінням (Święta-Musznicka et al., 2011). Так, була встановлена пряма залежність кількісної структури популяцій

від суми ефективних температур у вегетаційний період, саме підвищення температури середовища сприяє збільшенню кількості особин у популяціях і, відповідно, зростанню числа локалітетів *S. natans* (Tsaplina, 2014).

Відзначається (Christenhusz et al., 2017), що *S. natans* інколи можуть сплутати з *S. molesta* D.S.Mitch., інвазійним (можливо, гібридогенним) видом південноамериканського походження, який зараз активно розповсюджується і часто масово розмножується в багатьох тропічних, субтропічних та почасти навіть помірноширотних регіонах Африки, Північної Америки, південної Азії, Австралії та Нової Зеландії, а також у західній та центральній Європі (Brownsey, Perrie, 2015; Chapman et al., 2017; POWO, 2020–onward; etc.). Нещодавно окремі місцезнаходження *S. molesta* були виявлені в Угорщині (Rigó, 2019); ці осередки наразі є найближчими до території України. Можливість інвазії *S. molesta* або іншого виду була нами врахована при дослідженнях випадків масового розмноження *Salvinia* у водоймах України. Дотепер всі відомі нам зразки *Salvinia* з природних водойм України відповідали ознакам саме *S. natans*, а випадків інвазії інших видів роду на території нашої держави поки не виявлено. З філогенетичної точки зору, *S. natans* та *S. molesta* є досить відокремленими видами, які належать до двох різних клад у межах роду (Nagalingum et al., 2008).

Підсумовуючи сказане вище, відмітимо, що досліджений вид у багатьох регіонах України утворює стійкі популяції, часто великої площі (понад 1 га) зі значною кількістю особин і проективним покриттям до 100% (тобто, з суцільним вкриттям водної поверхні). Водночас вид домінує, утворюючи угруповання разом із *Lemna minor* L., *L. trisulca* L., *L. gibba* L., *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid. і *Trapa natans* s. l., *Riccia fluitans* L., *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Batrachium rionii* (Lagget) Nyman, *Potamogeton crispus* L., *Myriophyllum spicatum* L., *M. verticillatum* L., а нерідко – навіть монодомінантні угруповання. Вид має широку еколого-ценотичну амплітуду, входить до складу угруповань асоціацій *Lemnetum minoris* Soó 1927, *Salvinio natantis-Spirodeletum polyrrhizae* Slavnić 1956, *Trapetum natantis Kárpáti* 1963, *Riccietum fluitantis* Slavnić 1956, *Lemno gibbae-Wolffietum arrhizae* Slavnić 1956, *Lemnetum gibbae* Miyawaki et J.Tx. 1960, *Lemnetum trisulcae* Den Hartog 1963, *Lemno-Salvinietum natantis* Miyawaki et J.Tx. 1960, *Lemno-Azolletum carolinianae* Nedelcu 1967, *Lemno-Azolletum fliculoidis* Br.-Bl. in Br.-Bl.

et al. 1952, *Riccio-Azolletum carolinianae* Nedelcu et al. 1986, *Hydrocharitetum morsus-ranae* van Langendonck 1935, *Lemno-Hydrocharitetum morsus-ranae* Oberd. 1957, *Salvinio-Hydrocharitetum* (Oberd. 1957) Boşcaiu 1966, *Lemno-Utricularietum vulgaris* Soó 1947, *Aldrovandetum vesiculosae* Borhidi et Komlódi 1959, *Batrachietum circinati* Segal 1965, *Batrachietum rionii* Hejný et Husák in Dykyjová et Květ 1978, *Nymphaea albae-Nupharetum luteae* Nowiński 1927, *Nymphaeetum candidae* Miljan 1958, *Potametum crispum* Soó 1927, *Myriophylletum spicati* Soó 1927, *Myriophylletum verticillati* Gaudet ex Šumberová in Chytrý 2011, *Eleocharito acicularis-Marsiletum quadrifoliae* Ubrizsy 1948 (Bezsmertna, Shevchyk, 2014; Prodromus..., 2019).

Угрупування за участю, з домінуванням або співдомінуванням *S. natans* входять до складу 12 формацій, які підлягають охороні та включені до Зеленої книги України (Zelena knyha..., 2009), а саме: водяного горіху плаваючого (*Trapeta natantis*), глечиків жовтих (*Nupharetum luteae*), куги приморської (*Schoenoplecteta littoralis*), латаття білого (*Nymphaeeta albae*), латаття сніжно-білого (*Nymphaeeta candidae*), марсилеї чотирилистої (*Marsileeta quadrifoliae*), плавуна щитолистого (*Nymphoideta peltatae*), пухирника малого (*Utricularieta minoris*), рдесника довгого (*Potamogetoneta praelongi*), ряски горбатої (*Lemneta gibbae*), сальвінії плаваючої [*Salvinietum natantis*; асоціації: горбаторясково-плаваючосальвінієва – *Salvinietum (natantis) lemnosum (gibbae)*, зануренокуширово-плаваючосальвінієва – *Salvinietum (natantis) ceratophyllosum (demersi)*, каролінськоазолово-плаваючосальвінієва – *Salvinietum (natantis) azollosum (carolinianae)*, малорясково-плаваючосальвінієва – *Salvinietum (natantis) lemnosum (minoris)*, папоротевидноазолово-плаваючосальвінієва – *Salvinietum (natantis) azollosum (filiculoidis)*, плаваючосальвінієва чиста – *Salvinietum natantis purum*, спіроделево-плаваючосальвінієва – *Salvinietum (natantis) spirodelosum (polyrrhizae)*, триборозенчаторясково-плаваючосальвінієва – *Salvinietum (natantis) lemnosum (trisolcae)*], стрілолисту стрілолистого (*Sagittarieta sagittifoliae*).

Масовий розвиток виду спричинює проблеми для місцевого населення: у водоймах зі значним проєктивним покриттям *S. natans* під час піку розвитку (липень–серпень) і відмирання рослин (вересень–жовтень) спостерігається брак кисню та, як наслідок, може відбуватися задуха риби в штучних мілких водоймах із малопроточною чи

непроточною водою. Значно знижуються рекреаційні можливості водойм, оскільки гальмується чи навіть унеможливується рух маломірних суден, зникають умови для купання, аматорського рибальства тощо. Восени, через відмирання та гниття рослин папороті, погіршуються естетичні властивості рік і ставків, вода в них набуває неприємного гнилісного запаху. Однак органами місцевої влади не вживаються ніякі заходи для поліпшення екологічної ситуації через те, що *S. natans* перебуває під охороною на національному рівні. З огляду на отримані нами результати пропонуємо виключити цей вид з Червоної книги України. Оскільки *S. natans* включена до резолюції № 4 Бернської конвенції (види, що знаходяться під загрозою і потребують спеціальних заходів охорони), а місцезростання за участі *S. natans* охороняються згідно до Директиви Ради Європи 92/43/ЄЕС (No. 3150 Natural eutrophic lakes with *Magnopotamion* or *Hydrocharition* – type vegetation; 3260 Water courses of plain to montane levels with the *Ranunculion fluitantis* and *Callitriche-Batrachion* vegetation; 3130 Oligotrophic to mesotrophic standing water with vegetation of the *Littorelletae uniflorae* and/or of the *Isoëto-Nanojuncetea*), то, очевидно, необхідно охороняти окремі її природні оселища на територіях, що входять до Смарагдової мережі, або ж на територіях об'єктів природно-заповідного фонду. А в тих областях, де вид трапляється рідко та де не спостерігається експансія цієї рослини (наприклад, Тернопільська, Хмельницька та ін.), *S. natans* слід включити до списків регіонально рідкісних видів і охороняти її на регіональному рівні. У решті ж областей, де спостерігається надмірний розвиток виду, слід розробити заходи з відбирання та утилізації його біомаси.

Подяки

Висловлюємо щирі вдячність працівникам усіх згаданих у статті гербаріїв та наукових і освітніх установ за сприяння нашим дослідженням, а також нашим багатьом колегам, які надали відомості про поширення *Salvinia natans*. Дякуємо рецензентам за слушні зауваження і побажання, а також С.Л. Мосякіну і Г.В. Бойко за редакційні зміни до нашого тексту.

Список посилань

- Allen D.J. 2011. *Salvinia natans*. In: *The IUCN Red List of Threatened Species 2011: e.T163996A5688211*. Available at: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2011-2.RLTS.T163996A5688211.en> (Accessed 29 June 2020).
- Andriyenko T.L., Pryadko O.I., Arap R. Ya., Konishchuk M.O. 2009. *Natsionalnyi pryrodnyi park "Prypyat-Stokhid". Roslinnyi svit*. Kyiv: Fitosotsiotsentr, 86 pp. [Андрієнко Т.Л., Прядко О.І., Арап Р.Я., Коніщук М.О. 2009. *Національний природний парк "Прийп'ять-Стохід". Рослинний світ*. Київ: Фітосоціоцентр, 86 с.]
- Baransky A.R. 2005. *Rare and vanishing species of the flora of Volhynian Polesye (chorology, ecological and coenological peculiarities, conservation)*: Cand. Sci. Diss. Abstract. Kyiv, M.M. Gryshko National Botanical Garden NAS of Ukraine, 20 pp. [Баранський О.Р. 2005. *Рідкісні та зникаючі види флори Волинського Полісся (хорологія, еколого-ценотичні особливості, охорона)*: автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.05 "Ботаніка". Київ, Нац. бот. сад ім. М.М.Гришка НАН України, 20 с.]
- Barbarich A.I., Dobrochaeva D.N., Dubovik O.N. 1986. *Khorologiya flory Ukrainy*. Kyiv: Naukova Dumka, 272 pp. [Барбарич А.И., Доброчаева Д.Н., Дубовик О.Н. 1986. *Хорологія флори України*. Київ: Наукова думка, 272 с.]
- Bezsmertna O.O. 2012. *Ferns of the flora of Ukraine: chorology, coenology, conservation*: Cand. Sci. Diss. Kyiv, Taras Shevchenko National University, 245 pp. (manuscript). [Безсмертна О.О. 2012. *Папоротеподібні флори України: хорологія, ценологія, охорона*: дис. ... канд. біол. наук: 03.00.05 "Ботаніка". Київ, Національний університет ім. Тараса Шевченка, 245 с. (рукопис)].
- Bezsmertna O.O. 2017. In: *Conservation Biology in Ukraine*, 2(2): 29–33. [Безсмертна О.О. 2017. *Salvinia natans* (L.) All. у басейні р. Дністер (Україна). У зб.: *Заповідна справа в Україні (до 90-річчя від створення надморських заповідників. Серія "Conservation Biology in Ukraine"*, 2(2): 29–33].
- Bezsmertna O.O., Danyluk K.M., Borsukevych L.M., Orlov O.O., Iakushenko D.M. 2016. In: *Ridkisi rosliny i hryby Ukrainy ta prylehlykh terytorij: realizaciya pryrodookhoronnykh stratehij: materialy VI Mizhnarodnoi naukovoi konferentsii*. Kyiv: Palyvoda A.V., pp. 51–54. [Безсмертна О.О., Данилюк К.М., Борсукевич Л.М., Орлов О.О., Якушенко Д.М. 2016. *Salvinia natans* (L.) All. на території Західного та Житомирського Полісся (Україна). У зб.: *Рідкісні рослини і гриби України та прилеглих територій: реалізація природоохоронних стратегій: матеріали IV Міжнародної конференції (м. Київ, 16–20 травня 2016 р.)*. Київ: Паливода А.В., с. 54–58.]
- Bezsmertna O.O., Solomakha V.A., Kuzmishyna I.I., Koczun L.O., Vojtyuk V.P., Korkh Yu. O., Dasyuk V.V. 2012. *Visnyk Kyivskoho natsionalnoho universytetu imeni Tarasa Shevchenka. Introdukciya ta zberezhennya roslynnoho riznomanittya*, 30: 4–8. [Безсмертна О.О., Соломаха В.А., Кузьмішина І.І., Коцун Л.О., Войтюк В.П., Корх Ю.О., Дацюк В.В. 2012. Птеридофлора Волинської області в контексті всеєвропейської стратегії збереження біорізноманіття. *Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття*, 30: 4–8].
- Bezsmertna O.O., Shevchuk V.L. 2014. In: *Aktualni problemy botaniky ta ekolohiyi: materialy mizhnarodnoi konferenciyi molodyh uchenyh*. Uman: Sochinsky, pp. 55–56. [Безсмертна О.О., Шевчук В.Л. 2014. *Salvinia natans* (L.) All. на території Канівського природного заповідника. В зб.: *Актуальні проблеми ботаніки та екології: матеріали міжнародної конференції молодих учених (м. Умань, 9–12 вересня 2014 року)*. Умань: Соцінський, с. 55–56].
- Brownsey P.J., Perrie L.R. 2015. *Flora of New Zealand: ferns and lycophytes*. Fascicle 10, *Salviniaceae*. Lincoln, N.Z.: Manaaki Whenua Press, 17 pp. <http://dx.doi.org/10.7931/B1H59T>
- Chapman D., Coetzee J., Hill M., Hussner A., Netherlands M., Newman J., Pescott O., Stiers I., van Valkenburg J., Tanner R. 2017. *Salvinia molesta* D.S. Mitch. *Bulletin OEPP/EPPO Bulletin* 47(3): 531–536. <https://doi.org/10.1111/epb.12428>
- Chervona knyha Ukrainy. Roslynnyi svit*. 1996. Ed. Yu. R. Shelyag-Sosonko. Kyiv: Ukrayinska encyklopediya, 603 pp. [*Червона книга України. Рослинний світ*. 1996. Ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонко. Київ: Українська енциклопедія, 603 с.]
- Chervona knyha Ukrainy. Roslynnyi svit*. 2009. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalkonsalting, 912 pp. [*Червона книга України. Рослинний світ*. 2009. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг, 912 с.]
- Chopik V.I. 1978. *Redkie i ischezayuschie rasteniya Ukrainy*. Kiev: Naukova Dumka, 216 pp. [Чопик В.И. 1978. *Редкие и исчезающие растения Украины*. Киев: Наукова думка, 216 с.]
- Chornei I.I., Budzhak V.V., Tokariuk A.I. 2010. *Storinkamy Chervonoj Knyhy Ukrainy (Roslynnyi Svit)*. *Chernivetska Oblast*. Chernivtsi: DrukArt, 452 pp. [Чорней І.І., Буджак В.В., Токарюк А.І. 2010. *Сторінками Червоної книги України (рослинний світ)*. Чернівецька область. Чернівці: ДрукАрт, 452 с.]
- Christenusz, M., Lansdown, R.V., Bento Elias, R., Dyer, R., Ivanenko, Y., Rouhan, G., Rumsey, F., Väre, H. 2017. *Salvinia natans*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2017*: e.T163996A85449648. Available at: <https://www.iucnredlist.org/species/163996/85449648> (Accessed 29 June 2020).
- Didukh Ya.P., Pluta P.G., Protoporova V.V., Ermoenko V.M., Korotchenko I.A., Karkutsiev G.M., Burda R.I. 2000. *Ekoflora Ukrainy (Ekoflora of Ukraine)*, vol. 1. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Fitosotsiotsentr, 284 pp. [Дідух Я.П., Плута П.Г., Протопова В.В., Ермоленко В.М., Коротченко І.А., Каркуцієв Г.М., Бурда Р.І. 2000. *Екофлора України*, т. 1. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Фітосоціоцентр, 284 с.]

- Dubyna D.V. 2006. *Vyshha vodna roslynnist. Lemneta, Potametea, Ruppiete, Zosteretea, Isoeto-Littorelletea (Eleocharition acicularis, Isoetion lacustris, Potamion graminei, Sphagno utricularion), Phragmito-Magnocaricetea (Glycerio-Sparganion, Oenanthion aquaticae, Phragmiton communis, Scirpion maritime)*. Kyiv: Fitosotsiotsentr Press, 412 pp. [Дубина Д.В. 2006. *Вища водна рослинність. Lemneta, Potametea, Ruppiete, Zosteretea, Isoeto-Littorelletea (Eleocharition acicularis, Isoetion lacustris, Potamion graminei, Sphagno utricularion), Phragmito-Magnocaricetea (Glycerio-Sparganion, Oenanthion aquaticae, Phragmiton communis, Scirpion maritime)*. Київ: Фітосоціоцентр, 412 с.].
- Dubyna D.V., Stojko S.M., Sytnik K.M., Tassenkevich L.A., Shelyag-Sosonko Y.R., Hejny S., Hroudova Z., Husak S., Otyagelova G., Erzhakova O. 1993. *Makrofyty-indicatory izmenenij prirodnoj sredy*. Kyiv: Naukova Dumka, 434 pp. [Дубина Д.В., Стойко С.М., Сытник К.М., Тасенкевич Л.А., Шеляг-Сосонко Ю.Р., Гейни С., Гроудова З., Гусак Ш., Отягелова Г., Эржакова О. 1993. *Макрофиты – индикаторы изменений природной среды*. Киев: Наукова думка, 434 с.].
- Fitoriznomanitnya zapovidnykiv i nacionalnyh pryrodnyh parkiv Ukrainy. Ch.1. Biosferni zapovidnyky. Pryrodni zapovidnyky*. 2012a. Eds V.A. Onyshchenko, T.L. Andrienko. Kyiv: Fitosotsiotsentr, 406 pp. [Фіторізнманіття заповідників і національних природних парків України. Ч.1. Біосферні заповідники. Природні заповідники. 2012а. Ред. В.А. Онищенко, Т.Л. Андрієнко. Київ: Фітосоціоцентр, 406 с.].
- Fitoriznomanitnya zapovidnykiv i nacionalnyh pryrodnyh parkiv Ukrainy. Ch.2. Natsionalni pryrodni parky. Pryrodni zapovidnyky*. 2012b. Eds V.A. Onyshchenko, T.L. Andrienko. Kyiv: Fitosotsiotsentr, 580 pp. [Фіторізнманіття заповідників і національних природних парків України. Ч.2. Національні природні парки. 2012б. Ред. В.А. Онищенко, Т.Л. Андрієнко. Київ: Фітосоціоцентр, 580 с.].
- Bobrov A.E. 1974. *Salvinia*. In: *Flora evropeyskoy chasti SSSR*, vol. 1. Ed. An.A. Fedorov. Leningrad: Nauka, p. 99 pp. [Бобров А.Е. 1974. *Salvinia*. В кн.: *Флора европейской части СССР*, т. 1. Ред. Ан.А. Федоров. Ленинград: Наука, с. 99].
- Fomin O.V. 1938. *Salvinia*. In: *Flora URSR*, vol. 1. Kyiv: Vydavnytstvo Akademii nauk URSR, pp. 100–102. [Фомин О.В. 1938. *Salvinia*. В кн.: *Флора УРСР*, т. 1. Київ: Вид-во Академії наук УРСР, с. 100–102].
- Hrokhovska Y.R., Volodymyrets V.A., Konontsev S.V. 2013. *Visnyk nacionalnoho universytetu vodnoho hospodarstva ta pryrodokorystuvannya. Seriya Silskohospodarski nauky*, 2(62): 182–197. [Гроховська Ю.Р., Володимирець В.О., Кононцев С.В. 2013. Раритетні види та угруповання вищих водних і прибережно-водних рослин Рівненської області. *Вісник національного університету водного господарства та природокористування. Серія сільськогосподарські науки*, 2(62): 182–197].
- Kazarinova H.O. 2018. In: *The development of nature sciences: problems and solutions: the international research and practical conference*. Brno: Baltija Publishing, pp. 31–35. [Казарінова Г.О. 2018. Рідкісні угруповання вищої водної рослинності долини р. Сіверський Донець. У зб.: *The development of nature sciences: problems and solutions: the international research and practical conference (Brno, April 27–28, 2018)*. Brno: Baltija Publishing, 31–35 pp.].
- Klimentov L.V. 1924. *Zhurnal nauchno-issledovatel'skikh kafedr v Odessa*, 1(10–11): 107–116. [Климентов Л.В. 1924. О растительности Белого озера и его ближайших окрестностей. *Журнал научно-исследовательских кафедр в Одессе*, 1(10–11): 107–116].
- Klyestov M.L., Shcherbak V.I., Kovalchuk I.P., Sitnik Yu.M., Klenus V.G., Pryadko O.I., Khimin M.I., Legeyda I.S., Shevchenko P.G., Olasyuk Yu.P., Mateychik V.I. 2001. *Suchasnyi stan vodno-bolotyanykh uhid landshafinoho parku "Prypyat-Stokhid" ta yikh bioriznomanitnya*. Ed. V.I. Shcherbak. Kyiv: Fitosotsiotsentr, 108 pp. [Клестов М.Л., Щербак В.І., Ковальчук І.П., Ситник Ю. М., Кленус В.Г., Прядко О.І., Химин М.В., Легейда І.С., Шевченко П.Г., Оласюк Ю.П., Матейчик В.І. 2001. *Сучасний стан водно-болотних угідь регіонального ландшафтного парку "Прийп'ять–Стохід" та їх біорізноманіття*. Ред. В.І. Щербак. Київ: Фітосоціоцентр, 108 с.].
- Likho O.A., Grokhovska Yu.R., Veremiychyk I.A. 2009. *Visnyk of Lviv University. Series Geography*, 37: 158–163. [Ліхо О.А., Гроховська Ю.Р., Веремійчик І.А. 2009. Оцінка якості води р. Турія за індексом фітоіндикації. *Вісник Львівського університету. Серія географічна*, 37: 158–163].
- Montresor V.V. 1882. *Zapiski Kievskogo obshchestva estestvoispytateley*, 6(1): 177–182. [Монтрезор В.В. 1882. Список редких растений, найденных в разных местах Киевской, Подольской и Волынской губерний в 1877, 78 и 79 годах. *Записки Киевского общества естествоиспытателей*, 6(1): 177–182].
- Montresor V.V. 1886. *Zapiski Kievskogo obshchestva estestvoispytateley*, 8(1): 1–144. [Монтрезор В.В. 1886. Обзорение растений, входящих в состав флоры губерний Киевского учебного округа: Киевской, Подольской, Волынской, Черниговской и Полтавской [Часть 1]. *Записки Киевского общества естествоиспытателей*, 8(1): 1–144].
- Nagalingum N.S., Nowak M.D., Pryer K.M. 2008. Assessing phylogenetic relationships in extant heterosporous ferns (*Salviniales*), with a focus on *Pilularia* and *Salvinia*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 157(4): 673–685. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2008.00806.x>
- Orlov O.O. 2009. In: *Visnyk Zhytomyrskoho natsionalnoho ahroekolohichnoho universytetu*, 1: 3–12. [Орлов О.О. 2009. Забезпеченість охорони видів судинних рослин, занесених до III видання "Червоної книги України", в об'єктах природно-заповідного фонду Житомирської області. *Вісник Житомирського національного агро-екологічного університету*, 1: 3–12].
- Orlov O.O. 2005. *Ridkisi ta znykayuchi vydy sudynnykh roslyn Zhytomyrskoi oblasti*. Zhytomyr: Volyn, 496 pp. [Орлов О.О. 2005. *Рідкісні та зникаючі види судинних*

- рослин Житомирської області. Житомир: Волинь, 496 с.].
- POWO. 2020–onward. *Plants of the World Online*. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Available at: <http://www.plantsoftheworldonline.org> (Accessed 20 June 2020).
- Dubyna D.V., Dzyuba T.P., Yemelyanova S.M., Bahrikova N.O., Borysova O.V., Borsukevych L.M., Vynokurov D.S., Hapon S.V., Hapon Yu.V., Davydov D.A., Dvoretzkyi T.V., Didukh Ya.P., Zhmud O.I., Kozyr M.S., Konishchuk V.V., Kuzemko A.A., Pashkevych N.A., Ryff L.E., Solomakha V.A., Felbaba-Klushyna L.M., Fitsaylo T.V., Chorna H.A., Chorney I.I., Shelyah-Sosonko Yu.R., Yakushenko D.M. 2019. *Prodrome of the Vegetation of Ukraine*. Eds D.V. Dubyna, T.P. Dzyuba. Kyiv: Naukova Dumka, 782 pp. [Дубина Д.В., Дзюба Т.П., Смельянова С.М., Багрикова Н.О., Борисова О.В., Борсукевич Л.М., Винокуров Д.С., Гапон С.В., Гапон Ю.В., Давидов Д.А., Дворецкий Т.В., Дідух Я.П., Жмуд О.І., Козир М.С., Конішчук В.В., Куземко А.А., Пашкевич Н.А., Рифф Л.Е., Соломаха В.А., Фельбаба-Клушина Л.М., Фіцайло Т.В., Чорна Г.А., Чорней І.І., Шеляг-Сосонко Ю.Р., Якушенко Д.М. 2019. *Продромус рослинності України*. Відп. ред. Д.В. Дубина, Т.П. Дзюба. Київ: Наукова думка, 782 с.].
- Rigó A. 2019. Additions to the Distribution atlas of vascular plants of Hungary. *Studia Botanica Hungarica*, 50(1): 185–224.
- Schmalhausen I.F. 1886. *Flora of South-Western Russia, or Governorates of Kiev, Volhynia, Podolia, Poltava, Chernigov, and adjacent territories*. Kiev: O.V. Kulzhenko Publ., xlviii + 783 pp. [Шмальгаузен И.Ф. 1886. *Флора Юго-Западной России, т.е. губерний: Киевской, Волынской, Подольской, Полтавской, Черниговской и смежных местностей*. Киев: О.В. Кульженко, xlviii + 783 pp.].
- Schmalhausen I.F. 1897. *Flora of Middle and Southern Russia, Crimea and the North Caucasus*, vol. 2. Kiev: I.N. Kushnerev & Co., xvi + 752 pp. [Шмальгаузен И.Ф. 1897. *Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа*, т. 2. Киев: И.Н. Кушнерев и Ко., xvi + 752 pp.].
- Sobko V.H., Kosenko I.S. 2001. *Ridkisi ta znykaiuchi vydy roslyn Cherkaskoi oblasti (Storinkamy Chervonoï knyhy Ukrainy)*. Kyiv: Fitosotsiotsentr, 214 pp. [Собко В.Г., Косенко І.С. 2001. *Рідкісні та зникаючі види рослин Черкаської області (Сторінками Червоної книги України)*. Київ: Фітосоціоцентр, 214 с.].
- Stojko S.M., Yashchenko P.T., Zhyzhyn M.P. 1986. *Shaczkyj pryrodnyj nacionalnyj park: ilyustrovanyj narys*. Lviv: Kamenyar, 48 pp. [Стойко С.М., Ященко П.Т., Жижин М.П. 1986. *Шацький природний національний парк: ілюстрований нарис*. Львів: Каменяр, 48 с.].
- Świąta-Musznicka J., Latałowa M., Szmęja J., Badura M. 2011. *Salvinia natans* in medieval wetland deposits in Gdańsk, northern Poland: evidence for the early medieval climate warming. *Journal of Paleolimnology*, 45: 369–383. <https://doi.org/10.1007/s10933-011-9505-1>
- Thiers B. 2008–onward. *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden. Available at: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih> (Accessed 29 June 2020).
- Tsaplina K.M. 2014. In: *Hidrolohiya, hidroximiya ta hidroekolojiya*, 2(33): 65–70. [Цапліна Г.М. 2014. Фітогеографічна структура флори Київського водосховища і напрямок її зміни в умовах підвищення температур. *Гідрологія, гідрохімія та гідроекологія*, 2(33): 65–70].
- Tselev N.N. 2005. *Novosti sistematiki vysshikh rasteniy*, 37: 7–32. [Цвелев Н. Н. 2005. Краткий конспект сосудистых споровых растений Восточной Европы. *Новости систематики высших растений*, 37: 7–32].
- Vinnichenko T.S. 2006. *Roslyny Ukrayiny pid ohoronoju Bernskoyi konvenciyi*. Kyiv: Himdzhest, 123 pp. [Вінніченко Т.С. 2006. *Рослини України під охороною Бернської конвенції*. Київ: Хімджест, 123 с.].
- Wojton A., Kubejko L. 2012. Obfite stanowisko salwinii pływającej *Salvinia natans* na rozlewisku bobrowym w Kotlinie Sandomierskiej (SE Polska) [The abundant location of *Salvinia natans* in the beaver ponds of the Sandomierz Basin (Kotlina Sandomierska, SE Poland)]. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą* 68(3): 209–212.
- Yashchenko P.T. 1984. *Ukrainian Botanical Journal*, 41(5): 73–77. [Ященко П.Т. 1984. Біоморфологічний спектр флори району Шацьких озер. *Український ботанічний журнал*, 41(5): 73–77].
- Yashchenko P.T. 1985. *Synanthropisation and preservation issues of the vegetation of the Shatsk National Natural Park*: Cand. Sci. Diss. Abstract. Kyiv, 18 pp. [Ященко П.Т. 1985. *Растительный покров Шацкого природного национального парка, его синантропизация и вопросы охраны*: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 18 с.].
- Yena A.V. 2012. *Pryrodnyaya flora Krymskogo poluostrova*. Simferopol: N. Orianda, 232 pp. [Ена А.В. 2012. *Природная флора Крымского полуострова*. Симферополь: Н. Орианда, 232 с.].
- Zawadzki A. 1835. *Enumeratio plantarum Galiciae et Bucowin oder die in Galizien und der Bukowina wildwachsenden Pflanzen mit genauer Angabe ihrer Standorte*. Breslau: Korn, 200 pp.
- Zelena knyha Ukrainy. 2009. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Alterpress, 448 pp. [Зелена книга України. 2009. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Альтерпрес, 448 с.].
- Zelenaya kniga Ukrainy SSR: Redkie, ischezayuschie i tipichnyie, nuzhdayuschiesya v ohrane rastitelnyie soobschestva. 1987. Ed. Yu.R. Shelyag-Sosonko. Kiev: Naukova Dumka, 216 pp. [Зеленая книга Украинской ССР: Редкие, исчезающие и типичные, нуждающиеся в охране растительные сообщества. 1987. Ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонко. Киев: Наукова думка, 216 с.].
- Znahidky roslyn i grybiv Chervonoï knyhy ta Bernskoi konvencii (Rezoljucija 6), vol. 1. 2019. Ed. A.A. Kuzemko. Kyiv; Chernivtsi: Druk-Art, vol. 1, 496 pp. [Знахідки рослин і грибів Червоної книги та Бернської конвенції (Резолюція 6), т. 1. 2019. Ред. А.А. Куземко. Київ; Чернівці: Друк Арт, 496 с.].

Рекомендує до друку С.Л. Мосякін

Включення міксоміцетів до Червоної книги України: доцільність, критерії відбору та рекомендовані види

Дмитро В. ЛЕОНТЬЄВ¹, Ірина І. ЯЦІУК², Анастасія В. КОЧЕРГІНА¹

¹ Харківський національний педагогічний університет імені Г.С. Сковороди
вул. Валентинівська 2, Харків 61168, Україна
alwisiamorula@gmail.com

² Інститут екології та наук про Землю, Університет Тарту
Ванемюісе 46, ЕЕ-51014 Тарту, Естонія
iryua.yatsiuk@ut.ee

Leontyev D.V.¹, Yatsiuk I.I.², Kochergina A.V.¹ 2020. **Inclusion of myxomycetes in the Red Data Book of Ukraine: feasibility, selection criteria and recommended species.** *Ukrainian Botanical Journal*, 77(3): 189–203.

¹ H.S. Skovoroda Kharkiv National Pedagogical University
Valentynivska Str. 2, Kharkiv 61168, Ukraine

² Institute of Ecology & Earth Sciences, University of Tartu
Vanemuise 46, EE-51014 Tartu, Estonia

Abstract. Myxomycetes is the only group of macroscopic terrestrial organisms not yet represented in the *Red Data Book of Ukraine*, although their need in conservation is recognized internationally. Myxomycetes are included in a number of Red Data Books and Red Lists of different regions of the world, including IUCN official publications; special reserves and international committees have been established to support their conservation. The state of knowledge about myxomycetes of Ukraine is now sufficient to determine a list of threatened species, which abundance can be monitored by conservationists. Currently, 301 species of myxomycetes have been registered in the country; among them, 202 species can be easily identified in the field without using special methods, and their records are confirmed by herbarium specimens with more or less exact geolocation data. For these species, distribution in Ukraine and in the world was determined and the Leroy's relative rarity weight was calculated. The species were subsequently divided into four categories, according to their relative rarity weight: A – rare in Ukraine and in the world (25 species), B – rare in Ukraine but common in the world (7), C – rare in the world but common in Ukraine (67), and D – common in Ukraine and in the world (103). Species assigned to the categories A–C are listed in the compiled Red List of myxomycetes of Ukraine. Furthermore, using additional criteria, seven species, selected from the category A, are recommended for inclusion in the *Red Data Book of Ukraine*: *Diderma meyeriae*, *Lamproderma pulveratum*, *L. spinulosporum*, *L. zonatum*, *Reticularia olivacea*, *Symphytocarpus trechispora*, and *Tubifera pseudomicrosperma*. For these species, ecological and biogeographical characteristics and original illustrations are provided.

Keywords: *Eumycetozoa*, nature conservation, rarity assessment, slime molds

Supplementary Material. Electronic Supplement (Table E1, e1–6) is available in the online version of this article at: <https://ukrbotj.co.ua/archive/77/3/189>

Submitted 25 March 2020. Published 30 June 2020

Леонтьев Д.В., Яцюк І.І., Кочергіна А.В. 2020. Включення міксоміцетів до Червоної книги України: доцільність, критерії відбору та рекомендовані види. *Український ботанічний журнал*, 77(3): 189–203.

Реферат. Міксоміцети – єдина група макроскопічних наземних організмів, що досі не представлена в Червоній книзі України, не зважаючи на те, що доцільність охорони цих організмів визнана на міжнародному рівні. Міксоміцети внесені до низки Червоних книг та Червоних списків різних регіонів світу, включаючи офіційні видання МСОП; для їхньої охорони створюються заповідники та міжнародні комітети. Рівень вивченості міксоміцетів на території України є достатнім для того, щоб визначити перелік видів, які потребують охорони та можуть стати об'єктами моніторингу, здійснюваного фахівцями природоохоронної галузі. Наразі на території України зареєстрований 301 вид міксоміцетів, серед яких 202 виявляються в польових умовах без залучення спеціальних методів культивування, а їхні знахідки підтверджені гербарними зразками з точним зазначенням локалітету. Для цих видів було визначено поширення в Україні та світі, після чого за методом Леруа обчислено відносний показник рідкості. За цим показником види розділено на чотири категорії: А – рідкісні в Україні та світі (25 видів), В – рідкісні в Україні, але звичайні у світі (7), С – рідкісні у світі, але звичайні в Україні (67) і D – звичайні в Україні та світі (103). З 99 видів, що належать до категорій А–С, укладено Червоний список міксоміцетів України. З використанням додаткових критеріїв серед видів категорії А відібрано сім видів, які рекомендовано для включення до Червоної книги України: *Diderma meyerae*, *Lamproderma pulveratum*, *L. spinulosporum*, *L. zonatum*, *Reticularia olivacea*, *Symphytocarpus trechispora* та *Tubifera pseudomicrosperma*. Для цих видів наведено екологічні та біогеографічні характеристики, а також оригінальні ілюстрації.

Ключові слова: *Eumycetozoa*, охорона природи, оцінка рідкості, слизовики

Вступ

Серед державних документів, які забезпечують законні підстави для охорони біологічного різноманіття, чільне місце займає Червона книга України. Перелік видів, що входять до її складу, створений на основі результатів багаторічних наукових досліджень (Chervona..., 2009). Водночас, за існуючою традицією, під час укладання Червоної книги України беруться до уваги і суто практичні міркування. Зокрема, через обмежений обсяг видання, до нього включаються переважно ті організми, що можуть бути ідентифіковані у польових умовах, або, принаймні, у колекціях, створення яких не потребує володіння складними методиками. Серед наземних еукаріотів цій вимозі відповідають чотири таксономічні групи: багатоклітинні тварини (*Metazoa*), вищі рослини (*Embryophyta*), справжні гриби (*Nucleotmycea*) та міксоміцети (*Myxomycetes*). Перші три групи складають ядро Червоної книги України і представлені у ній десятками й сотнями видів. Міксоміцети ж не представлені взагалі. І це при тому, що до видання включено низку мікроскопічних об'єктів, у т. ч. одноклітинні водорості, планктонні ракоподібні, нематоди та інші організми, практичний сенс внесення яких до Червоної книги можна поставити під сумнів.

Можливою причиною несвідомої "дискримінації" міксоміцетів є те, що для природоохоронної спільноти ці організми досі залишаються малочисельною і малозначущою підгрупою "нижчих грибів". Однак, за сучасними уявленнями, міксоміцети не розглядаються як гриби у жодному

розумінні цього поняття: у таксономічному сенсі вони належать до супергрупи *Amoebozoa* (Kang et al., 2017; Adl et al., 2019), а в екоморфологічному – до самостійної життєвої форми, слизовиків (Rojas, Stephenson, 2017). Кількість описаних видів міксоміцетів перевищує тисячу; в Україні відомо понад 300 видів цих організмів (Кругомаз, 2010). Поширеність та екологічну значущість міксоміцетів важко переоцінити: вони складають до 50% біомаси ґрунтових амеб і є ключовими регуляторами чисельності бактерій, водоростей та гетеротрофних протистів у наземних екосистемах (Urich et al., 2008).

Постійним джерелом непорозуміння є застарілі уявлення про космополітизм міксоміцетів як спорових організмів (Foissner, 2008). Але на прикладі інших груп добре відомо, що розповсюдження за допомогою спор далеко не завжди забезпечує повсюдне поширення. Спорами розмножуються мохоподібні, плауни, папороті, агарикоїдні гриби, для яких цілком типовими є ендемізм, локальна рідкісність та вразливість окремих видів. Серед покритонасінних найдрібніші насінини (300 × 80 мкм) мають *Orchidaceae* – група, аж ніяк не схильна до космополітизму. Те ж саме стосується і гетеротрофних протистів. У вільноіснуючих найпростіших відомі й зональні, і навіть вузько-ендемічні ареали (Martiny et al., 2006; Cotterill et al., 2008).

За існуючими оцінками, 53% видів міксоміцетів мають ареал, обмежений лише одним континентом чи природно-кліматичною зоною (Novozhilov, 2005). У цих організмів відомо декілька типів ареалу, зокрема

аркто-бореально-альпійський, голарктичний, бореально-неморальний, аридний (пустельно-степовий), пантропічний і, головне – регіональний, обмежений частиною одного континенту. Хоча вузьколокальний ендемізм у міксоміцетів наразі не описаний, серед них відомі види, ареали яких обмежуються гірськими масивами Європи, пустелями Південної Америки, лісами Південно-Східної Австралії, окремими регіонами Центральної та Східної Азії тощо (Novozhilov, 2005; Leontyev et al., 2015, 2019a, b; Rojas, Stephenson, 2017).

Обмеженість ареалів видів міксоміцетів може мати декілька причин: 1) низька чисельність і, відповідно, низька продуктивність спороутворення; 2) нетривала життєздатність спор, що просто "не встигають" перенестися на великі відстані у живому стані; 3) чутливість до ультрафіолету, особливо у світлоспорових видів, що зменшує ефективність поширення у верхніх шарах атмосфери (Schnittler et al., 2011). Відносний внесок цих чинників у обмеження поширеності окремих видів наразі невідомий, але результат їхньої дії очевидний: дані про глобальне поширення міксоміцетів, що накопичуються понад 200 років, спростовують припущення про їхній космополітизм (Rojas, Stephenson, 2017).

Варто, однак, зауважити, що і наявність космополітного або, коректніше, мультизонального ареалу не означає неодмінно, що його власник не потребує охорони в окремих країнах. По-перше, помітна частина видів міксоміцетів з широким ареалом є чисельно рідкісними у світовому масштабі. По-друге, деякі види мають вкрай вузький діапазон екологічної толерантності: наприклад, *Colloderma robustum* (G. Lister ex Meyl.) Meyl., *Diderma lucidum* Berk. & Broome та *D. ochraceum* Hoffm. розвиваються лише на вапнякових скелях, вкритих юнгерманієвими печіночниками (Schnittler et al., 2010). Тож, хоча ареали цих видів охоплюють різні континенти, вони усюди трапляються лише у рідкісних та вразливих біотопах. Нарешті, по-третє, для деяких видів доведене розділення на географічні раси із суттєво відмінними генофондами (Rojas, Stephenson, 2017; Dagamac et al., 2017), і деякі з цих рас можуть потребувати охорони.

На відміну від грибів, міксоміцети не є сапротрофами. Вони фаготрофно живляться окремими видами бактерій, водоростей, гетеротрофних найпростіших та грибів, займаючи в екосистемах нішу мікроконсументів (Clark, Haskins, 2014; Rojas, Stephenson, 2017). За відсутності у

середовищі харчових організмів спори міксоміцетів інцистуються протягом лічених годин (Clark, Haskins, 2013). Відповідно, для формування природної популяції певного виду міксоміцета недостатньо самої лише наявності сприятливих фізико-хімічних умов, необхідна присутність сталого мікробіому. Тож немає підстав очікувати від цих організмів більшого рівня космополітизму, ніж, наприклад, від дрібних тварин, так само залежних від наявності певної кормової бази.

Втім, варто зауважити, що регіональне поширення виду не тотожно його потребі в охороні, адже не обов'язково свідчить про чутливість до антропогенного тиску. І дійсно, деякі види міксоміцетів постійно трапляються на антропогенно-змінених територіях і навіть тяжіють до синантропних умов: *Arcyria pomiformis* (Leers) Rostaf., *Lycogala epidendrum* (L.) Fr., *Reticularia lycoperdon* Bull. (Fefelov, 2006). Однак ці властивості не є характерними для групи загалом. Навпаки, в умовах антропогенного навантаження видовий склад міксоміцетів суттєво збіднюється, а таксономічна структура зазнає принципових змін (Fefelov, 2006; Plotnikov, Fefelov, 2009). Серед чинників, що мають найбільш руйнівний вплив на різноманіття міксоміцетів, вказують підкислення опадів промисловими викидами, руйнування підстилки внаслідок рекреаційного навантаження та знищення відмерлої деревини під час здійснення лісгосподарських заходів (Wrigley de Basanta, 2004; Plotnikov, Fefelov, 2009).

Особливу небезпеку для міксоміцетів створюють глобальні кліматичні зміни. Наразі найчутливішими до них вважаються полярні та високогірні біоценози (Climate..., 2013). Саме за цих умов розвиваються так звані *нівальні* міксоміцети, які утворюють плодові тіла навесні, під час танення снігу. Руйнація альпійських та субальпійських фітоценозів, зміна властивого їм режиму температури і вологості можуть суттєво позначитися на різноманітті нівальних міксоміцетів гірських регіонів, зокрема Українських Карпат (Kryvomaz, 2014; Rojas, Kryvomaz, 2017).

Підсумовуючи вищезазначене, констатуємо, що потреба міксоміцетів в охороні наразі цілком очевидна і активно підтримується фаховою спільнотою. Ці організми вже внесені до Червоних книг регіонів, де працюють фахівці з цієї групи: Ленінградської (20 видів), Тверської (16), Волгоградської (2), Астраханської (1 вид) областей Російської Федерації, м. Санкт-Петербург (1 вид) (Noskov et al., 2000; Pilipenko et al., 2014; Zemlyanskaya, 2015, 2017;

Smolyakova, 2017). У каталозі Міжнародного мікологічного інституту (IMI, Велика Британія) представлені 30 видів міксоміцетів, що потребують охорони (Kryvomaz et al., 2010, 2012, 2017). До Червоного списку міксоміцетів Німеччини включено 145 рідкісних видів (Schnittler et al., 2011). У Великій Британії, в околицях м. Честер, за ініціативи Брюса Інґа (Bruese Ing) створено природний резерват, спеціально призначений для охорони цих організмів (Kryvomaz, 2014).

У 2011 р. Міжнародний союз охорони природи (МСОП) оприлюднив перелік видів живих істот, що знаходяться на межі зникнення. До нього увійшов міксоміцет *Diacheopsis metallica* Meul. (Species..., 2011). У 2016 р., беручи до уваги численні докази чутливості міксоміцетів, нижчих грибів та псевдогрибів до глобальних кліматичних змін, МСОП, у межах Комісії зі збереження видів (Species Survival Commission, SSC), створила Експертну групу з охорони хітридієвих та зигоспорових грибів, ооміцетів і міксоміцетів (IUCN SSC Chytrid, Zygomycete, Downy Mildew, Slime Mould Specialist Group) (Camino-Vilaro, Kryvomaz, 2017).

Зважаючи на ці глобальні тенденції, ми вважаємо за необхідне визначити перелік видів міксоміцетів, що потребують охорони в межах України (Leontyev et al., 2011b; Leontyev, Kochergina, 2019). Міксоміцети досліджуються тут із першої половини XIX ст. і наразі відомі майже в усіх ботаніко-географічних регіонах країни (Kryvomaz, 2010). Для поширених видів сьогодні накопичені відомості щодо їхніх місцезнаходжень по всій території України (Leontyev, 2010, 2013). Тож наявних даних цілком достатньо для первинної оцінки як рідкості окремих видів, так і доцільності спеціальних заходів щодо їхньої охорони.

Матеріали та методи

Оцінку рідкості видів міксоміцетів у світовому масштабі здійснювали за набором даних, отриманим з ресурсу GBIF (<https://www.gbif.org/occurrence/download/0021492-191105090559680>) з використанням програмного пакету *rgbif* для R (<https://cran.r-project.org/web/packages/rgbif/index.html>). Обліковою одиницею в цьому наборі даних виступав окремий гербарний зразок або спостереження.

Поширення видів міксоміцетів на території України оцінювали за електронною базою даних "Міксоміцети України" (Kryvomaz, 2010) та публікаціями 2011–

2019 рр., присвяченими різноманіттю цієї групи на окремих природоохоронних територіях (Leontyev et al., 2010, 2011a, 2013, 2015; Morozova, 2011; Akulov et al., 2016; Dudka, Leontyev, 2017; Moreno et al., 2017; Prylutskyi et al., 2017; Dudka et al., 2018; Yatsiuk et al., 2018; Kochergina, Leontyev, 2019). Як облікову одиницю поширеності виду використовували його згадку в публікації, що характеризує флору окремої території. Поширення міксоміцетів у ботаніко-географічних регіонах України визначали за районуванням, запропонованим В.П. Гелютюю (Heluta, 1989).

Рідкісність видів, як у світі, так і на території України, оцінювали за відносним показником рідкості (ВПП), англ. *relative rarity weight* (Gaston, 1994), що коливається від 0 до 1. Ми вважали рідкісними види зі значеннями ВПП $\geq 0,75$.

Наразі запропоновано декілька способів обчислення ВПП. Ми використовували метод Леруа (Leroy et al., 2012), відповідно до якого ця величина розраховується за формулою:

$$W_i = e^{-\left(\frac{Q_i}{Q_{max}} \times n + 1\right)}, \text{ де}$$

Q_i – ясність i -того виду, Q_{max} – ясність найпоширенішого виду у переліку, n – коефіцієнт, який розраховується відповідно до обраного порогу рідкості.

Поріг рідкості, що згадується у вищенаведеному рівнянні, – це певний рівень ясності, за досягнення якого вид перестає вважатися рідкісним. Відповідно до рекомендації Гастона (Gaston, 1994), порогом ясності ми призначили межу першого квартилю розподілу видів за ясністю. Іншими словами, 25% видів, що мають найнижчу ясність, були визначені нами як рідкісні. Обчислення ВПП проводили за допомогою програмного пакунку *rarity* для програмного середовища R (<https://cran.r-project.org/web/packages/Rarity/Rarity.pdf>), а для графічного відображення даних застосовували програмний пакунок *ggplot2* та вбудовані функції R.

Порівняно з іншими способами обчислення ВПП, наприклад шляхом визначення оберненої відносної ясності, Q_{max}/Q_i , запропонований Леруа спосіб сприяє чіткішому відмежуванню рідкісних видів від решти елементів флори. Наприклад, види з ясністю 1, 4 та 5 знахідок у світі мають суттєво відмінні значення оберненої відносної рідкості (1, 0,25 та 0,2 відповідно), але демонструють значно ближчі

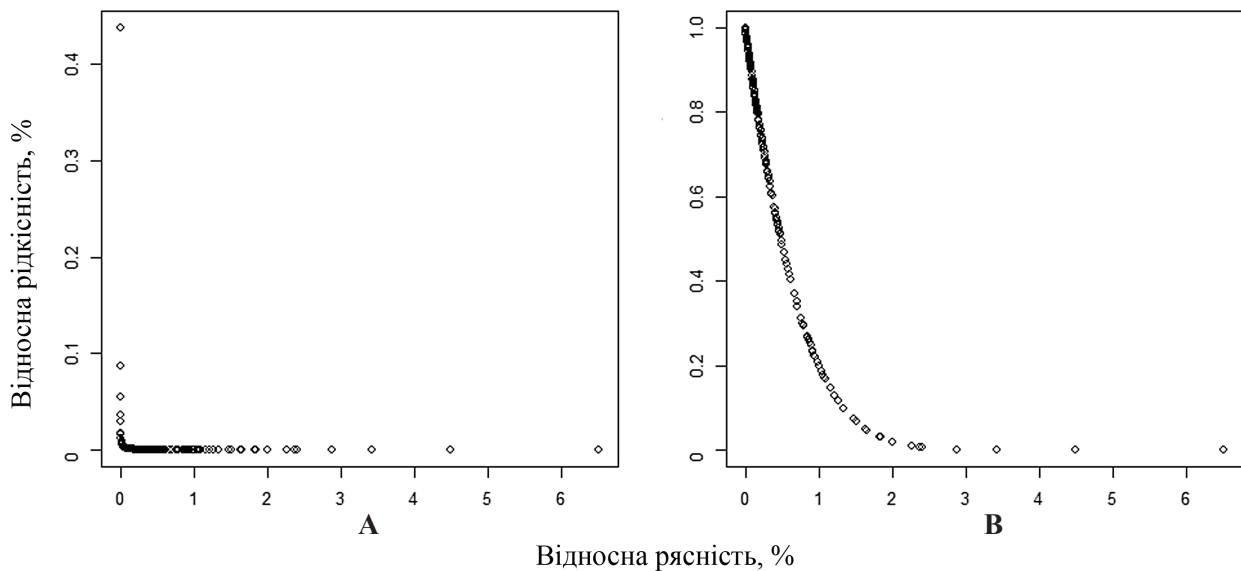


Рис 1. Залежність відносного показника рідкості (ВІР) від відносної рясності для світової флори міксоміцетів. А: ВІР, обчислений через визначення оберненої відносної рясності; В: ВІР, обчислений за методикою Леруа. Видно, що за використання методики Леруа в першому кватилі (тобто для рідкісних видів) показник рідкості має вищі значення, аніж за використання альтернативного способу обчислення

Fig. 1. Dependence of relative rarity weight (RRW) on relative abundance for the world flora of myxomycetes. A: RRW calculated by determining the inverse relative abundance; B: RRW calculated using Leroy's method. The graph shows that when using Leroy's method, in the first quartile which contains rare species, the rarity weight is generally higher than the obtained with the alternative method of calculation

значення ВІР за Леруа (1, 0,999 та 0,998 відповідно). А для видів, рясність яких є вищою за обраний поріг рідкості (25%), по мірі збільшення рясності виду ВІР швидко спадає, досягаючи 0 (рис. 1).

Результати та обговорення

У результаті опрацювання літературних джерел нами було створено перелік міксоміцетів України, що склав 301 вид (див. табл. Е1 *). До нього були включені лише таксони, видовий статус яких визнаний у базі номенклатури міксоміцетів Ладо (Lado, 2005–2020). Надалі з цього переліку були виключені види, охоронний статус яких наразі встановити неможливо, а саме: 1) мікроскопічні види, виявлення яких потребує використання спеціальних методів; 2) види, знайдені на території України лише один або два рази, якщо їхні знахідки не підтверджені доступними для аналізу, добре збереженими зразками; 3) види з дискусійним таксономічним статусом,

малодосліджені, сумнівні; 4) види, стосовно яких інформація про місцезнаходження є недостатньо точною для віднесення знахідок до території сучасної України. Після виключення цих категорій у переліку лишилося 202 види. Для них було проведено обчислення відносної ваги рідкості як в Україні, так і в світі (див. табл. Е1). Положення досліджених видів в умовному "просторі рідкості" наведено на рис. 2.

Згідно зі встановленим нами порогом ВІР $\geq 0,75$, види, включені до аналізу, були розділені на чотири категорії (див. рис. 2):

- А. Рідкісні в Україні та світі – 25 видів.
- В. Рідкісні в Україні, але звичайні у світі – 7 видів.
- С. Рідкісні у світі, але звичайні в Україні – 67 видів.
- Д. Звичайні в Україні та світі – 103 види.

Серед видів міксоміцетів, включених нами до аналізу, представники категорії А є, вочевидь, найцікавішими в природоохоронному аспекті. Саме з цієї групи ми відібрали види, рекомендовані для включення до Червоної книги України (див. нижче).

Категорія В також становить потенційний природоохоронний інтерес, оскільки види є численними у світі, але рідкісними в Україні та можуть

* Таблицю Е1 див. у електронній версії статті на сайті <https://ukrbotj.co.ua/archive/77/3/189>

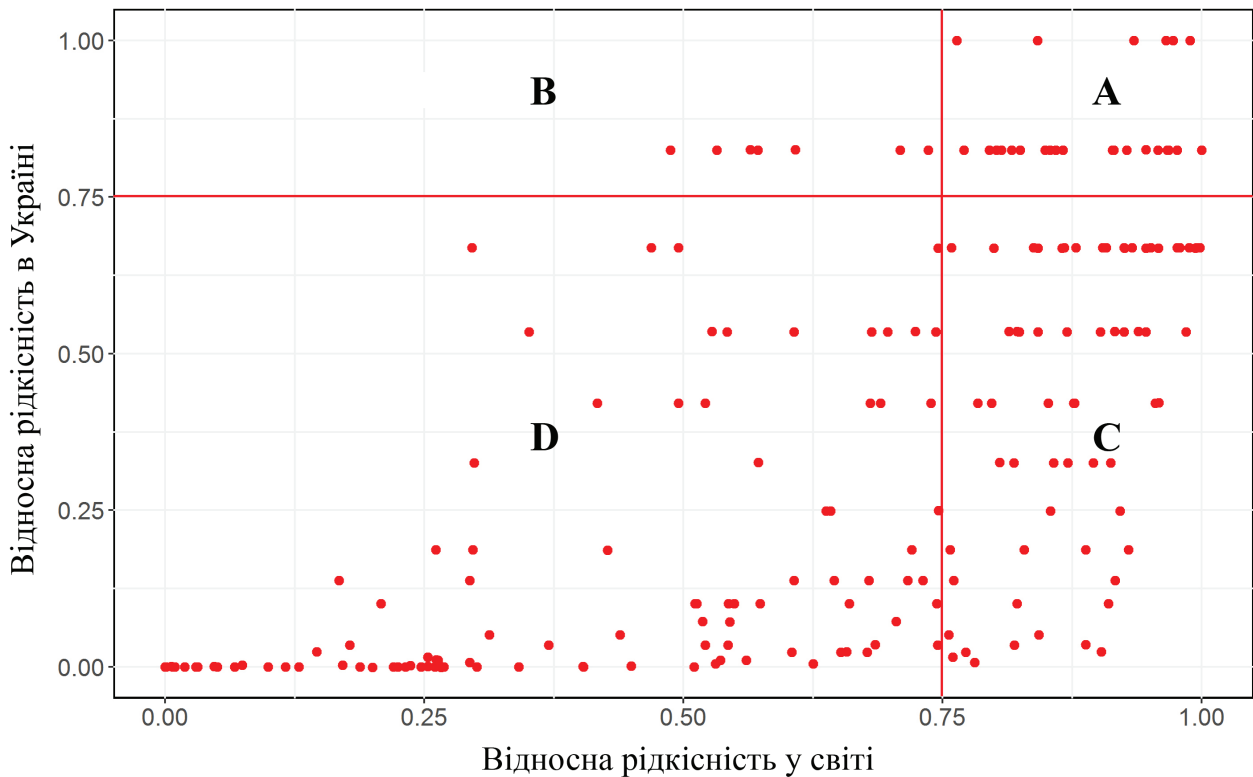


Рис. 2. Показники відносної рідкісності видів міксоміцетів, включених до аналізу. Види позначені крапками. Лінії на діаграмі вказують на межі чотирьох груп рідкісності, які позначені великими літерами (пояснення у тексті)

Fig. 2. The relative rarity weight for species of myxomycetes included in the analysis. Species are marked with dots. The lines in the diagram indicate the boundaries of the four rarity groups indicated by uppercase letters (see text for explanations)

знаходиться тут на межі свого ареалу. І дійсно, майже всі представники цієї групи належать до нівальних міксоміцетів, поширення яких в Україні обмежене високогір'ям Карпат: *Diderma alpinum*, *Lamproderma ovoideum*, *L. echinosporum*, *Lepidoderma carestianum*, *L. chaliatii*, *Trichia alpina*. Лише один вид з категорії В, *Lamproderma columbinum*, не належить до нівальних міксоміцетів. Він відомий з XIX ст., включений до більшості визначників, є хрестоматійним і легко впізнаваним, тож немає очевидних причин, з яких він міг би бути проігнорований колекторами. Тим не менш, в Україні *L. columbinum* відомий лише з двох публікацій (Krzemieniewska, 1934; Zerova et al., 1967).

Категорія С складається з видів, рідкісних у світі та відносно звичайних в Україні (три та більше знахідок у різних регіонах). У складі цієї категорії опинилися види з двома типами поширення: 1) ті, що мають широкі ареали, але залишаються рідкісними на всій території поширення (*Arcyria helvetica*, *Collaria rubens*, *Diderma montanum*, *Oligonema aurantium*, *Symphytocarpus confluens* тощо) та 2) види, що

мають відносно вузькі ареали, які, однак, частково чи повністю охоплюють територію України (*Fuligo luteonitens*, *Tubifera dudkae*, *Trichia munda*). Обидва випадки дають підстави для охорони вказаних видів.

Не зважаючи на вищезазначене, весь перелік видів категорій А–С (99 видів) не може бути рекомендований для включення до Червоної книги України як через обмежений обсяг цього видання, так і через те, що види з переліку суттєво відрізняються за ступенем рідкісності та вразливості. Окрім цього, далеко не всі вони можуть бути ідентифіковані у польових умовах, а цю ознаку ми вважаємо важливим критерієм доцільності включення виду до Червоної книги України. Складно уявити регулярні дієві заходи щодо захисту організмів, які мають численних двійників, без використання мікроскопа. Тож розгорнутому переліку рідкісних видів, на нашу думку, краще відповідає формат Червоного списку, поширений у країнах ЄС та США (IUCN..., 2003). Зважаючи на це, ми вирішили створити Червоний список міксоміцетів України і включили до нього всі види, виявлення яких

Таблиця 1. Червоний список міксоміцетів України (пояснення в тексті)

Table 1. The Red List of the myxomycetes of Ukraine (see text for explanations)

Вид	Категорія рясності
1. <i>Amaurochaete atra</i> (Alb. & Schwein.) Rostaf.	C
2. <i>Arcyodes incarnata</i> (Alb. & Schwein.) O.F. Cook	C
3. <i>Arcyria globosa</i> Schwein.	C
4. <i>A. helvetica</i> (Meyl.) H.Neubert, Nowotny & K.Baumann	C
5. <i>A. oerstedii</i> Rostaf.	C
6. <i>Badhamia capsulifera</i> (Bull.) Berk.	C
7. <i>B. nitens</i> Berk.	C
8. <i>B. versicolor</i> Lister	C
9. <i>Collaria rubens</i> (Lister) Nann.-Bremek.	C
10. <i>Comatricha alta</i> Preuss	C
11. <i>C. longipila</i> Nann.-Bremek.	A
12. <i>Cribraria macrocarpa</i> Schrad.	C
13. <i>C. oregana</i> H.C. Gilbert	A
14. <i>C. persoonii</i> Nann.-Bremek.	A
15. <i>C. purpurea</i> Schrad.	C
16. <i>C. pyriformis</i> Schrad.	C
17. <i>C. splendens</i> (Schrad.) Pers.	C
18. <i>Diachea subsessilis</i> Peck	C
19. <i>Diderma alpinum</i> (Meyl.) Meyl.	B
20. <i>D. cingulatum</i> Nann.-Bremek.	A
21. <i>D. deplanatum</i> Fr.	C
22. <i>D. floriforme</i> (Bull.) Pers.	C
23. <i>D. globosum</i> Pers.	C
24. <i>D. hemisphaericum</i> (Bull.) Hornem.	C
25. <i>D. meyeriae</i> H.Singer, G.Moreno, Illana & A.Sanchez	A
26. <i>D. montanum</i> (Meyl.) Meyl.	C
27. <i>D. niveum</i> (Rostaf.) T.Macbr.	C
28. <i>D. ochraceum</i> Hoffm.	C
29. <i>Didymium flexuosum</i> Yamash.	C
30. <i>D. serpula</i> Fr.	C
31. <i>D. sturgisii</i> Hagelst.	C
32. <i>Fuligo leviderma</i> H.Neubert, Nowotny & K. Baumann	C
33. <i>F. luteonitens</i> L.D.Kriegelst & Nowotny	C
34. <i>Hemitrichia abietina</i> (Wigand) G.Lister	C
35. <i>H. intorta</i> (Lister) Lister	C
36. <i>H. leiotricha</i> (Lister) G.Lister	C
37. <i>H. minor</i> G.Lister	C
38. <i>Lamproderma aeneum</i> Mar.Mey. & Poulain	A
39. <i>L. columbinum</i> (Pers.) Rostaf.	B
40. <i>L. cribrarioides</i> (Fr.) R.E.Fr.	C
41. <i>L. cristatum</i> Meyl.	A
42. <i>L. cucumer</i> (Meyl.) Nowotny & H.Neubert	A
43. <i>L. echinosporum</i> Meyl.	B
44. <i>L. guilmae</i> Meyl.	A
45. <i>L. ovoideochimulatum</i> Mar. Mey. & Poulain	A
46. <i>L. ovoideum</i> Meyl.	B
47. <i>L. pseudomaculatum</i> Mar. Mey. & Poulain	A
48. <i>L. pulveratum</i> Mar. Mey., Nowotny & Poulain	A
49. <i>L. retirugisporum</i> G.Moreno, H.Singer, Illana & A.Sanchez	A
50. <i>L. spinulosporum</i> Mar. Mey., Nowotny & Poulain	A

Вид	Категорія рясності
51. <i>L. splendens</i> Meyl.	A
52. <i>L. zonatum</i> Mar. Mey. & Poulain	A
53. <i>Lepidoderma alpestroides</i> Mar. Mey. & Poulain	A
54. <i>L. carestianum</i> (Rabenh.) Rostaf.	B
55. <i>L. chailletii</i> Rostaf.	B
56. <i>Licea variabilis</i> Schrad.	C
57. <i>Lindbladia tubulina</i> Fr.	C
58. <i>Lycogala conicum</i> Pers.	C
59. <i>Oligonema aurantium</i> Nann.-Bremek.	C
60. <i>O. flavidum</i> (Peck) Peck	A
61. <i>Physarum citrinum</i> Schumach.	C
62. <i>P. confertum</i> T.Macbr.	C
63. <i>P. conglomeratum</i> (Fr.) Rostaf.	C
64. <i>P. diderma</i> Rostaf.	C
65. <i>P. flavicomum</i> Berk.	C
66. <i>P. gyrosum</i> Rostaf.	C
67. <i>P. licheniforme</i> (Schwein.) Lado	C
68. <i>P. mutabile</i> (Rostaf.) G.Lister	C
69. <i>P. pezizoideum</i> (Jungh.) Pavill. & Lagarde	A
70. <i>P. psittacinum</i> Ditmar	C
71. <i>P. pulcherripes</i> Peck	C
72. <i>P. spectabile</i> Nann.-Bremek., Lado & G.Moreno	A
73. <i>P. sulphureum</i> Alb. & Schwein.	C
74. <i>P. tenerum</i> Rex	C
75. <i>P. xanthinum</i> Nann.-Bremek. & Dobbeler	A
76. <i>Reticularia intermedia</i> Nann.-Bremek.	C
77. <i>R. jurana</i> Meyl.	C
78. <i>R. olivacea</i> (Ehrenb.) Fr.	A
79. <i>R. splendens</i> Morgan	C
80. <i>Stemonaria irregularis</i> (Rex) Nann.-Bremek., R.Sharma & Y.Yamam.	C
81. <i>S. longa</i> (Peck) Nann.-Bremek., R.Sharma & Y.Yamam.	C
82. <i>Stemonitopsis amoena</i> (Nann.-Bremek.) Nann.-Bremek.	C
83. <i>S. gracilis</i> (G.Lister) Nann.-Bremek.	C
84. <i>S. microspora</i> (Lister) Nann.-Bremek.	C
85. <i>S. peritricha</i> (Nann.-Bremek.) Nann.-Bremek.	C
86. <i>Symphytocarpus amaurochaetoides</i> Nann.-Bremek.	C
87. <i>S. confluens</i> (Cooke & Ellis) Ing & Nann.-Bremek.	C
88. <i>S. impexus</i> Ing & Nann.-Bremek.	C
89. <i>S. trechispora</i> (Berk. ex Torrend) Nann.-Bremek.	A
90. <i>Trichia alpina</i> (R.E.Fr.) Meyl.	B
91. <i>T. crateriformis</i> G.W.Martin	C
92. <i>T. flavicoma</i> (Lister)Ing	A
93. <i>T. lutescens</i> (Liser) Lister	C
94. <i>T. munda</i> (Lister) Meyl.	C
95. <i>T. subfusca</i> Rex	C
96. <i>Tubifera applanata</i> (Leontyev & Fefelov) Leontyev & Fefelov	C
97. <i>T. dudkae</i> (Leontyev & G.Moreno) Leontyev, G.Moreno & Schnittler	C
98. <i>T. montana</i> Leontyev, Schnittler & S.L.Stephenson	C
99. <i>T. pseudomicrosperma</i> Leontyev, Schnittler & S.L.Stephenson	A

на території України та рідкісність у масштабі країни та/або світу надійно підтверджені (табл. 1). Список наразі має рекомендаційний характер і створений, передусім, з метою підвищення суспільної уваги до охорони міксоміцетів, а також спрямування зусиль спеціалістів та аматорів від громадянської науки на пошук і публікацію даних щодо їхнього поширення.

Задля обрання видів міксоміцетів, які доцільно включити до Червоної книги України, ми розглянули перелік видів категорії А (рідкісні в Україні та світі) у світлі критеріїв, які характеризують рідкісність виду (критерій 1), можливості виявлення видів працівниками природоохоронної галузі та активістами громадянської науки (критерії 2–3), а також еколого-ценотичні (4) та хорологічні (5–6) особливості видів. Нижче наводимо перелік цих критеріїв.

1. Сумарна рідкісність виду (сума значень ВІР для України та світу, див. табл. Е1) перевищує 1,7.
2. Легкість виявлення у польових умовах, яка визначається макроскопічними розмірами плодових тіл або їхніх колоній.
3. Легкість визначення *in oculo nudo* у неущкоджену стані.
4. Типовість для вразливих та рідкісних біоценозів.
5. Розташування межі відомого ареалу виду на території України.
6. Обмежений ареал виду (не більше двох частин світу).

Порівняльна оцінка за допомогою додаткових критеріїв дозволила нам виділити з 25 видів категорії А вісім видів, включення яких до Червоної книги України найбільше відповідає її завданням (табл. 2). Однак один з них, *L. alpestroides*, є складним як для виявлення, так і для ідентифікації (див. пп. 2–3 у табл. 2), а отже його включення до Червоної книги України ми вважаємо недоцільним. Решту видів – *Diderma meyerae*, *Lamproderma pulveratum*, *L. spinulosporum*, *L. zonatum*, *Reticularia olivacea*, *Symphytocarpus trechispora* та *Tubifera pseudomicrosperma* – ми рекомендуємо для включення до цього державного документа. Нижче наведено еколого-біогеографічну характеристику цих видів, оригінальні світліни зразків, зібраних на території України (рис. 3), та картосхему їхнього поширення в Україні (рис. 4). Поширення видів у світі наведено за онлайн-базами GBIF (www.gbif.org) та DiscoverLife (www.discoverlife.org).

Таблиця 2. Оцінка доцільності включення видів міксоміцетів категорії А до Червоної книги України. Критерії оцінки (1–6) наведено в тексті

Table 2. The assessment of feasibility of including of the category A myxomycete species in the Red Data Book of Ukraine. Evaluation criteria (1–6) are listed in the text

Рідкісні види категорії А	Критерії						Сумарна оцінка*
	1	2	3	4	5	6	
<i>Comatricha longipila</i>	+	+	–	+	–	–	3
<i>Cribraria oregana</i>	+	–	–	–	–	–	1
<i>C. persoonii</i>	–	+	–	–	–	–	1
<i>Diderma cingulatum</i>	+	+	–	–	–	+	3
<i>D. meyerae</i>	+	+	–	+	+	+	5
<i>Lamproderma aeneum</i>	–	+	+	+	–	–	3
<i>L. cristatum</i>	–	+	–	+	–	+	3
<i>L. cucumer</i>	+	+	–	+	–	–	3
<i>L. guilielmae</i>	+	–	–	–	–	+	2
<i>L. ovoideoechinulatum</i>	–	+	–	+	–	–	2
<i>L. pseudomaculatum</i>	+	+	–	–	–	+	3
<i>L. pulveratum</i>	–	+	+	+	+	+	5
<i>L. retirugisporum</i>	+	+	–	+	–	–	3
<i>L. spinulosporum</i>	–	+	–	+	+	+	4
<i>L. splendens</i>	–	+	–	+	–	+	3
<i>L. zonatum</i>	+	+	+	+	+	+	6
<i>Lepidoderma alpestroides</i>	+	–	–	+	+	+	4
<i>Oligonema flavidum</i>	–	–	–	–	–	+	1
<i>Physarum pezizoideum</i>	–	+	+	+	–	–	3
<i>Ph. spectabile</i>	+	+	–	–	–	–	2
<i>Ph. xanthinum</i>	+	–	–	–	+	+	3
<i>Reticularia olivacea</i>	–	+	+	+	–	+	4
<i>Symphytocarpus trechispora</i>	+	+	+	+	–	–	4
<i>Trichia flavicoma</i>	+	–	–	–	–	+	2
<i>Tubifera pseudomicrosperma</i>	+	+	+	–	–	+	4

*Вказано кількість критеріїв, яким відповідає вид. Жирним шрифтом виділено види, що відповідають понад трьома критеріям.

*Summary score column indicates the number of criteria that each species meets. Species that meet more than three criteria are highlighted in bold.

***Diderma meyerae* H.Singer, G.Moreno, Illana & A.Sánchez**, in Moreno, Singer, Illana & Sánchez, Cryptog. Mycol. 24(1): 53. 2003 (рис. 3, А).

Екологія. Нівальний міксоміцет. Розвивається в горах навесні під час танення снігу, на залишках трав'яних рослин та тонких пагонах кущів.

Поширення у світі. Європа: Австрія, Італія, Німеччина, Норвегія, Російська Федерація, Франція, Швейцарія; Азія: Казахстан.

Знахідки в Україні. Карпатські ліси: Закарпатська обл., Рахівський р-н, Карпатський біосферний заповідник (далі БЗ), Чорногірський масив, г. Шешул (Arnould et al., 2008). Івано-Франківська обл., Надвірнянський р-н, Карпатський

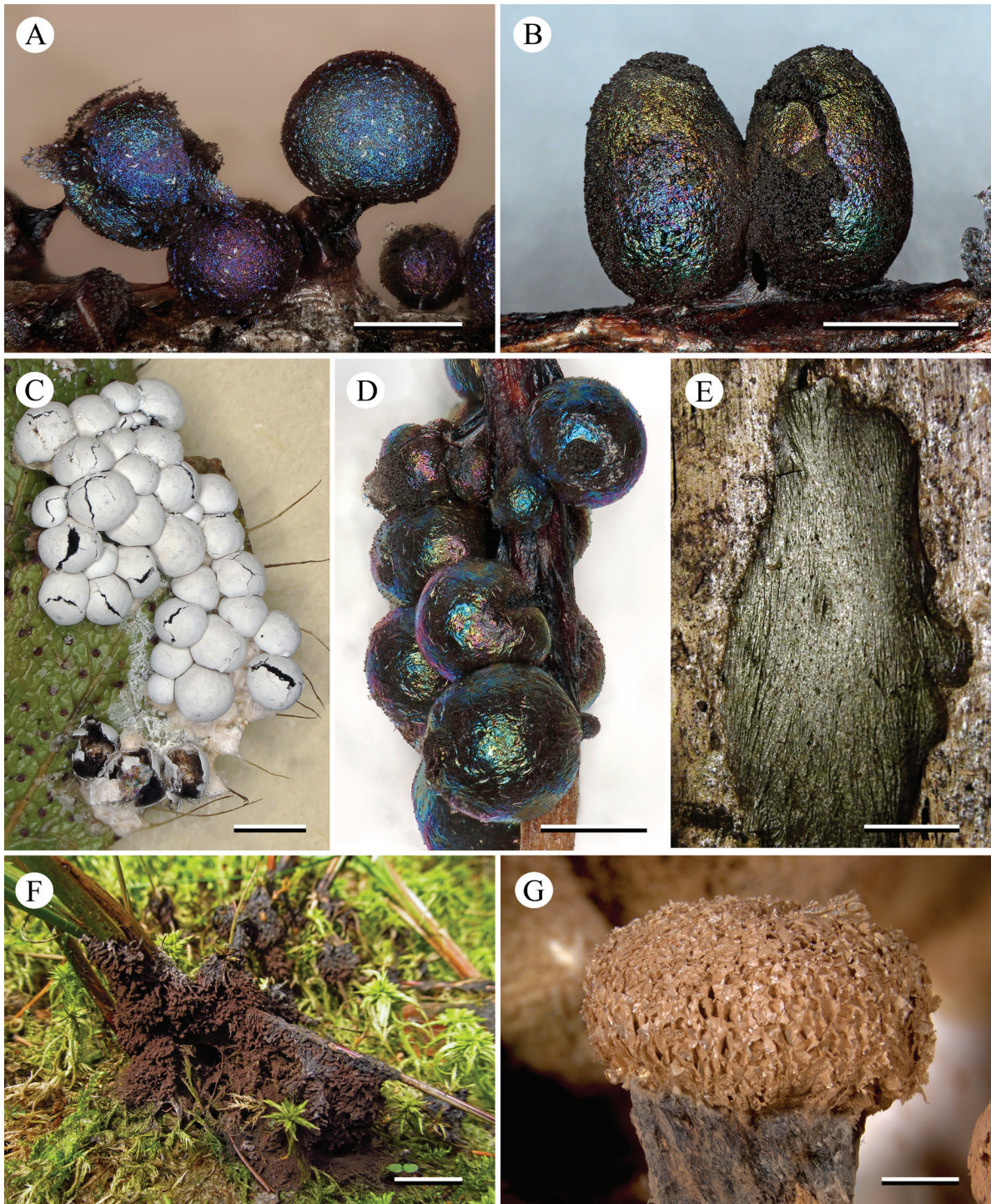


Рис. 3. Види міксоміцетів, рекомендовані для включення до Червоної книги України.

Fig. 3. Species of myxomycetes recommended to be included in the Red Data Book of Ukraine.

A: *Lamproderma pulveratum*, CWP3458; B: *L. zonatum*, CWP3640; C: *Diderma meyerae*, CWP3648; D: *Lamproderma spinulosporum*, CWP3476; E: *Reticularia olivacea*, CWP3075; F: *Symphytocarpus trechispora*, CWP3195; G: *Tubifera pseudomicrosperma*, CWU-MR0008. Bars: 2 cm (F), 5 mm (E), 2 mm (C, G), 1 mm (A, B, D)



Рис. 4. Поширення в Україні видів міксоміцетів, рекомендованих для включення до Червоної книги України. Позначки видів див. на рис. 3. Розмір кружків пропорційний кількості видів, знайдених у локалітеті

Fig. 4. Distribution in Ukraine of the myxomycete species recommended to be included in the *Red Data Book of Ukraine*. See the legend in Fig. 3. The size of circles corresponds to the number of species found in the locality

національний природний парк (далі НПП), г. Говерла, 24.04.2019, Д.В. Леонтьєв, СWP3559.

Європейсько-центральназізійський аркто-альпійський вид з диз'юнктивним ареалом. В Україні перебуває на східній межі європейської частини ареалу. Всі нивальні міксоміцети вважаються видами під загрозою зникнення через глобальні зміни клімату (Rojas, Stephenson, 2017). Райдужно забарвлений внутрішній перидій та рудувато-охряна колонка дозволяють з використанням кишенькової лупи відрізнити *D. meyerae* від морфологічно близької *D. niveum* (Rostaf.) E.Sheld., в якій внутрішній перидій сірий, а колонка – яскраво-помаранчева.

***Lamproderma pulveratum* Mar. Mey. & Poulain**, in Bozonnet, Meyer & Poulain, Soc. Hist. Nat. Pays Montbéliard 1991: 54. 1991 (рис. 3, B).

Екологія. Нивальний міксоміцет. Розвивається у горах навесні під час танення снігу, на залишках трав'яних рослин та тонких пагонах кущів.

Поширення у світі. Європа: Австрія, Андорра, Німеччина, Іспанія, Італія, Норвегія, Україна, Франція, Швейцарія; Півд. Америка: Аргентина (?).

Знахідки в Україні. Карпатські ліси: *Закарпатська обл.*, Воловецький р-н, окол. с. Пилипець, г. Гимба (Круvomaz et al., 2005; Arnould et al., 2008); Рахівський р-н, Карпатський БЗ, Чорногірський масив, г. Шешул (Arnould et al., 2008). *Івано-Франківська обл.*, Надвірнянський р-н, Карпатський НПП, г. Говерла (Круvomaz et al., 2005; Arnould et al., 2008). *Львівська обл.*, Сколівський р-н, окол. с. Славське, г. Волосянка (Круvomaz et al., 2005; Arnould et al., 2008).

Європейський аркто-альпійський вид. У межах ареалу рідкісний; поза Європою відома єдина

знахідка у Південній Америці, що може належати іншому біологічному виду. Матова поверхня перидію та наявність на ньому голчастих кристалів вапна дозволяють легко відрізнити вказаний вид від інших представників роду навіть без використання спеціальної оптики.

***Lamproderma spinulosporum* Mar. Mey., Nowotny & Poulain, Bull. Féd. Mycol. Dauphiné-Savoie 132: 34. 1994 (рис. 3, С).**

Екологія. Нівальний міксоміцет. Розвивається у горах навесні під час танення снігу, на залишках трав'яних рослин та тонких пагонах кущів.

Поширення у світі. Європа: Німеччина, Норвегія, Україна, Франція; Азія: Японія.

Знахідки в Україні. Карпатські ліси: *Закарпатська обл.*, Міжгірський р-н, НПП "Синевир", г. Озірна (Kryvomaz et al., 2005; Леонтьєв та ін., 2010).

Європейсько-східноазійський аркто-альпійський вид з диз'юнктивним ареалом. В Україні перебуває на східній межі європейської частини ареалу. Вид відносно складний для ідентифікації. Від спорідненої *L. splendidissimum* відрізняється сидячими спорокарпами, а від *L. pulchellum* – помітно більшими споротеками (1,0–1,7 мм діам.) та значно темнішим, буро-коричневим капіліцієм.

***Lamproderma zonatum* Mar. Mey. & Poulain, in Poulain, Meyer & Moreau, Bull. Soc. Mycol. France 119(3-4): 277. 2004 (рис. 3, D).**

Екологія. Нівальний міксоміцет. Розвивається у горах навесні під час танення снігу, на залишках трав'яних рослин та тонких пагонах кущів.

Поширення у світі. Європа: Німеччина, Норвегія, Україна, Франція; Азія: Японія.

Знахідки в Україні. Карпатські ліси: *Івано-Франківська обл.*, Надвірнянський р-н, Карпатський НПП, г. Говерла (Kryvomaz et al., 2005; Arnould et al., 2008).

Європейсько-східноазійський аркто-альпійський вид з диз'юнктивним ареалом. В Україні перебуває на східній межі європейської частини ареалу. Короткоциліндричні, зонально забарвлені споротеки, розташовані на короткому гіпоталюсі, дозволяють легко відрізнити *L. zonatum* від інших видів роду навіть без використання спеціальної оптики.

***Reticularia olivacea* (Ehrenb.) Fr., Stirp. agri femsion. 5: 82. 1827 (рис. 3, F).**

Екологія. Ксилофільний міксоміцет. Розвивається влітку в світлих рівнинних лісах, на мертвій деревині

переважно хвойних рослин. В Україні відмічено на деревині *Pinus sylvestris*.

Поширення у світі. Європа: Бельгія, Велика Британія, Данія, Іспанія, Італія, Литва, Люксембург, Нідерланди, Німеччина, Норвегія, Російська Федерація, Україна, Фінляндія, Франція, Швеція; Азія: Японія; Півн. Америка: Канада, Мексика, США; Півд. Америка: Аргентина, Чилі; Австралія; Нова Зеландія.

Знахідки в Україні. Правобережний злаково-лучний Степ: *Одеська обл.*, Дунайський БЗ (Dudka, Kryvomaz, 2010). Харківський Лісостеп: *Харківська обл.*, НПП "Гомільшанські ліси" (Morozova, 2011).

Космополітний вид. Всюди дуже рідкісний. Регіональні популяції мають суттєві генетичні відмінності і в подальшому можуть набути статус самостійних видів (Leontyev et al., 2015), що підіймає питання про необхідність охорони популяцій, розташованих на території України. Не зважаючи на те, що вид добре досліджений, має великі плодові тіла (до декількох сантиметрів) і дуже характерний вигляд, його знахідки в Україні залишаються поодинокими. Загалом, *R. olivacea* є гарним прикладом класичного, але дуже рідкісного міксоміцета.

***Symphytocarpus trechispora* (Berk. ex Torrend) Nann.-Bremek., in Ing & Nannenga-Bremekamp, Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., C. 70(2): 219. 1967 (рис. 3, G).**

Екологія. Сфагнофільний міксоміцет. Розвивається влітку на сфагнових болотах, плодові тіла утворює безпосередньо на пагонах мохів роду *Sphagnum* та при основі стебел болотних видів покритонасінних.

Поширення у світі. Європа: Велика Британія, Литва, Нідерланди, Німеччина, Норвегія, Російська Федерація, Україна; Азія: Японія; Півн. Америка: Канада, Мексика, США; Півд. Америка: Венесуела, Еквадор, Чилі; Австралія.

Знахідки в Україні. Західне Полісся: *Волинська обл.*, НПП "Шацький" (Kochergina, Leontyev, 2019).

Космополітний вид з вузькою екологічною нішею, відомий лише зі сфагнових боліт. Поєднання габітутсу, характерного для декількох видів роду (*S. trechispora*, *S. amaurochaetoides*, *S. impexus*), з поширенням у своєрідних біотопах робить первинну ідентифікацію цього виду дуже простою.

Tubifera pseudomicrosperma Leontyev, Schnittler & S.L. Stephenson, Mycologia 107(5): 971. 2015 (рис. 3, I).

Екологія. Ксилофільний вид. Поширений у низовинних, іноді заболочених лісах. В Україні знайдений на деревині *Populus alba* та *Pinus sylvestris*.

Поширення у світі. Європа: Іспанія, Україна; Півн. Америка: США.

Знахідки в Україні. Лівобережний злаково-лучний Степ: Дніпропетровська обл., Дніпровсько-Орільський природний заповідник (Leontyev et al., 2015). Харківський Лісостеп: Харківська обл., НПП "Гомільшанські ліси" (Leontyev et al., 2015).

Голарктичний вид. Усюди дуже рідкісний. Великі (до 2–3 см), добре помітні плодові тіла із масивним чорним гіпоталієм дозволяють ідентифікувати його у польових умовах без використання оптики.

Висновки

1. Міксоміцети – єдина група макроскопічних наземних організмів, що досі не представлена в Червоній книзі України, хоча їхня потреба в охороні добре аргументована і активно підтримується фаховою спільнотою. У багатьох країнах та регіонах світу міксоміцети вже включені до Червоних книг або Червоних списків.

2. Наразі на території України зареєстрований 301 вид міксоміцетів. З них 202 мають макроскопічні плодові тіла, а їхні знахідки підтверджені гербарними зразками з прив'язкою до локалітету, що дозволяє розглядати ці види як кандидатів для включення до Червоної книги України.

3. Аналіз поширення 202 видів міксоміцетів дозволив виділити 99 видів, що є рідкісними у країні та/або світі. Ці види об'єднано нами у Червоний список міксоміцетів України.

4. Для визначення переліку рідкісних видів, які доцільно включити до Червоної книги України, використані такі критерії: 1) сума відносних показників рідкості в Україні та світі перевищує 1,7; 2) легкість виявлення у польових умовах; 3) легкість визначення *in oculo nudo*; 4) типовість для вразливих та рідкісних біоценозів; 5) розташування межі відомого ареалу виду на території України; 6) обмежений ареал виду.

5. З використанням вищевказаних критеріїв сім видів міксоміцетів рекомендовано для включення до Червоної книги України: *Diderma meyerae*,

Lamproderma pulveratum, *L. spinulosporum*, *L. zonatum*, *Reticularia olivacea*, *Symphytocarpus trechispora* та *Tubifera pseudomicrosperma*.

Подяки

Автори висловлюють щирі подяки рецензентам за цінні поради та зауваження стосовно тексту і змісту роботи.

Список посилань

- Adl S.M., Bass D., Lane C.E., Lukeš J., Schoch C.L., Smirnov A., Agatha S., Berney C., Brown M.W., Burki J., Cárdenas P., Čepička I., Chistyakova L., Campo J., Dunthorn M., Edvardsen B., Eglit Y., Guillou L., Hampl V., Heiss A.A., Hoppenrath M., James T.Y., Karpov S., Kim E., Kolisko M., Kudryavtsev A., Lahr D.J.G., Lara E., Le Gall L., Lynn D.H., Mann D.G., Massana i Molera R., Mitchell E.A.D., Morrow C., Park J.S., Pawlowski J.W., Powell M.J., Richter D.J., Rueckert S., Shadwick L., Shimano S., Spiegel F.W., Torruella i Cortes G., Youssef N., Zlatogursky V., Zhang Q. 2019. Revisions to the Classification, Nomenclature, and Diversity of Eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 66(1): 4–119. <https://doi.org/10.1111/jeu.12691>
- Akulov O.Yu., Leontyev D.V., Savchenko A.O., Usichenko A.S., Shlakhter M.L., Yatsyuk I.I. 2016. *Chornomorski Botanical Journal*, 12(2): 178–190. [Акулов О.Ю., Леонт'єв Д.В., Савченко А.О., Усиченко А.С., Шлахтер М.Л., Яцюк І.І. 2016. Матеріали до мікобіоти Національного природного парку "Олешківські піски" та прилеглих територій (Херсонська область, Україна). *Чорноморський ботанічний журнал*, 12(2): 178–190].
- Arnould C., Fefelov K., Fenouil T., Fiore-Donno A.M., Haugli K., Hayova V., Kryvomaz T., Lavoise C., Leontyev D., Meyer M., Michaud A., Rouvière F., Rouvière M., Seraoui H., Zemlyanskaya I. 2008. Nivicolous Myxomycetes in Ukrainian Carpathians. In: *Abstracts of 6th International Congress on the Systematics and Ecology of Myxomycetes (Yalta, 4–11 October 2008)*. Yalta, p. 8.
- Camino-Vilaro M., Kryvomaz T.I. 2017. *IUCN SSC Chytrid, Zygomycete, Downy Mildew, Slime Mould Specialist Group. Report*. Available at: https://www.iucn.org/sites/dev/files/2016-2017_chytrid_zygomycete_downy_mildew_slime_mould_sg_report.pdf (Accessed at 19.03.2020).
- Chervona knyha Ukrainy. Roslynniyi 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.].

- Clark J., Haskins E.F. 2013. The nuclear reproductive cycle in the myxomycetes: a review. *Mycosphere*, 4: 233–248. <https://doi.org/10.5943/mycosphere/4/2/6>
- Clark J., Haskins E.F. 2014. Sporophore morphology and development in the myxomycetes: a review. *Mycosphere*, 5: 153–170. <https://doi.org/10.5943/mycosphere/5/1/7>
- Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. 2008. Ed. T.F. Stocker et al. IPCC, 204 pp.
- Cotterill F.P.D., Al-Rasheid K., Foissner W. Conservation of protists: Is it needed at all? *Biodiversity and Conservation*, 17: 427–443.
- Dagamac N.H.A., Rojas C., Novozhilov Y.K., Moreno G.H., Schluter R., Schnittler M. 2017. Speciation in progress? A phylogeographic study among populations of *Hemitrichia serpula* (Myxomycetes). *PLoS ONE*, 12: e0174825. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174825>
- Dudka I.O., Kryvomaz T.I. 2010. *Chornomorski Botanical Journal*, 6(1): 54–66. [Дудка І.О., Кривомаз Т.І. 2010. Міксоміцети в екотопах і рослинних угрупованнях Дунайського біосферного заповідника. *Чорноморський ботанічний журнал*, 6(1): 54–66].
- Dudka I.O., Leontyev D.V. 2017. The first records of myxomycetes in Cheremosh and Verkhovyna National Parks. In: *Regional aspects of floristic and faunistic research: proceedings of the fourth international scientific and practical conference (28–29 April 2017, Putyla)*. Chernivtsi: Druk Art, pp. 5–7.
- Dudka I.O., Leontyev D.V., Akulov O.Yu., Kochergina A.V. 2018. First records of myxomycetes in the beech forests of the National Nature Park "Hutsulshchina" (Ukrainian Carpathians). *Biologia ta valeologia*, 20: 59–64. <http://doi.org/10.5281/zenodo.2543653>
- Fefelov K.A. 2006. Myxomycetes (class *Myxomycetes*) of the Urals: taxonomic composition, ecology, geography: Cand. Sci. Diss. Abstract. Yekaterinburg, Institute of Plant and Animal Ecology RAS, 23 pp. [Фефелов К.А. Миксоміцети (клас *Myxomycetes*) Урала: таксономічний склад, екологія, географія: Автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.24 "Мікологія". Екатеринбург, Інститут екології рослин і тварин РАС, 23 с.].
- Foissner W. 2008. Protist diversity and distribution: some basic considerations. *Biodiversity and Conservation*, 17: 235–242.
- Gaston K.J. 1994. *Rarity*. London: Chapman & Hall, 205 pp.
- Heluta V.P. 1989. *Flora Fungorum Ukrainae. Ascomycetes, Erysiphales*. Kiev: Naukova Dumka, 256 pp. [Гелюта В.П. Флора грибів України. Мучнисторосяні гриби. Київ: Наукова думка, 256 с.].
- IUCN. Guidelines for Application of IUCN Red List Criteria at Regional Levels: Version 3.0*. 2003. Gland; Cambridge, 26 pp.
- Kang S., Tice A.K., Spiegel F.W., Silberman J.D., Pánek T., Cepicka I., Kostka M., Kosakyan A., Alcântara D.M.C., Roger A.J., Shadwick L.L., Smirnov A., Kudryavtsev A., Lahr D.J.G., Brown M.W. 2017. Between a Pod and a Hard Test: The Deep Evolution of Amoeboae. *Molecular Biology and Evolution*, 34(9): 2258–2270. <http://doi.org/10.1093/molbev/msx162>
- Kochergina A.V., Leontyev D.V. 2019. *Chornomorski Botanical Journal*, 15(4): 371–381. [Кочергіна А.В., Леонт'єв Д.В. 2019. Доповнення до видового складу міксоміцетів Шацького національного природного парку. *Чорноморський ботанічний журнал*, 15(4): 371–381]. <http://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2019-15-4-6>
- Kryvomaz T.I. 2010. *Myxomycetes of Ukraine*. Available at: <http://www.myxomycet.com.ua> (Accessed 19 March 2020).
- Kryvomaz T.I. 2014. First steps in myxomycete conservation activities. *Fungal Conservation*, 4: 35–39.
- Kryvomaz T.I., Meyer M., Michaud A. 2005. First search for nivicolous myxomycetes in the Ukrainian Carpathians and collection of samples for isolation of Dictyostelids and Protostelids. In: *Proceedings of the 5th International Congress on Systematics and Ecology of Myxomycetes (Tlaxcala, 8–13 August 2005)*. Tlaxcala: Universidad Autonoma de Tlaxcala, p. 50.
- Kryvomaz T.I., Michaud A., Minter D.W. 2010. Nivicolous Myxomycetes. *IMI Description Sheets of Fungi and Bacteria*, 184: 1–37.
- Kryvomaz T.I., Michaud A., Minter D.W. 2012. Myxomycete of order Trichiales. *IMI Description Sheets of Fungi and Bacteria*, 192: 1–54.
- Kryvomaz T.I., Minter D.W., Michaud A. 2017. Tropical myxomycete species of genus *Physarum*. *IMI Description Sheets of Fungi and Bacteria*, 212: 1–52.
- Krzeminiwska H. 1934. Słyzowce Karpat Wschodnich. *Kosmos*, 59: 207–223.
- Lado C. 2005–2020. *An online nomenclatural information system of Eumycetozoa*. Available at: <http://www.eumycetozoa.com> (Accessed 19 March 2020).
- Leontyev D.V. 2010. *Mikologiya i Fitopatologiya*, 44(5): 398–409. [Леонт'єв Д.В. Миксоміцети родів *Stemonitis*, *Stemonitopsis* і *Stemonaria* в Україні: розповсюдження і ідентифікація. *Мікологія і фітопатологія*, 44(5): 398–409].
- Leontyev D.V. 2013. *Mikologiya i Fitopatologiya*, 47(3): 159–168. [Леонт'єв Д.В. Миксоміцети родів *Comatricha*, *Macbrideola* і *Paradiacheopsis* в Україні: ідентифікація і розповсюдження. *Мікологія і фітопатологія*, 47(3): 159–168].
- Leontyev D.V., Kochergina A.V. 2019. In: *Znakhidky roslyn i hrybiv Chervonoї knyhy ta Bernskoi konventsii (Rezolyutsiya 6) (Findings of plants and fungi of the Red Book and Bern Convention (Resolution 6))*. Kyiv; Chernivtsi: Art Druk, pp. 273–278. [Леонт'єв Д.В., Кочергіна А.В. Міксоміцети у Червоній книзі України: утопія чи необхідність? В кн.: *Знахідки рослин і грибів Червоній книзі та Бернської конвенції (Резолюція 6)*. Т. 1. Під наук. ред. А.А. Куземко. Київ; Чернівці: Друк Арт, с. 273–278].
- Leontyev D.V., Dudka I.O., Kochergina A.V., Kryvomaz T.I. 2010. *Ukrainian Botanical Journal*, 67(4): 615–622. [Леонт'єв Д.В., Дудка І.О., Кочергіна А.В., Кривомаз Т.І. 2010. Міксоміцети Національного

- природного парку "Синевир". *Український ботанічний журнал*, 67(4): 615–622].
- Leontyev D.V., Dudka I.O., Malanyuk V.B., Kochergina A.V. 2011a. *Ukrainian Botanical Journal*, 68(5): 604–617. [Леонт'єв Д.В., Дудка І.О., Маланюк В.Б., Кочергіна А.В. 2011а. Міксоміцети Галицького національного природного парку. *Український ботанічний журнал*, 68(5): 604–617].
- Leontyev D.V., Dudka I.O., Kryvomaz T.I. 2011b. In: *Proceedings of the 13th Congress of Ukrainian Botanical Society*. Lviv, 216 p. [Леонт'єв Д.В., Дудка І.О., Кривомаз Т.І. 2011б. До питання про включення деяких видів міксоміцетів до Червоної книги України. В зб.: *Матеріали XIII з'їзду Українського ботанічного товариства (Львів, 19–23 вересня 2011 р.)*. Львів, 216 с.].
- Leontyev D.V., Dudka I.O., Malanyuk V.B., van Hoof J.P.M. 2013. *Ukrainian Botanical Journal*, 70(1): 94–102. [Леонт'єв Д.В., Дудка І.О., Маланюк В.Б., Ван Хууф Й.П.М. 2013. Міксоміцети природного заповідника "Торгани". *Український ботанічний журнал*, 70(1): 94–102].
- Leontyev D., Schnittler M., Stephenson S. 2015. A critical revision of the *Tubifera ferruginosa* complex. *Mycologia*, 107(5): 959–985. <http://doi.org/10.3852/14-271>
- Leontyev D.V., Schnittler M., Stephenson S.L., Novozhilov Y.K. 2019a. Systematic revision of the *Tubifera casparyi* – *T. dictyoderma* complex: Resurrection of the genus *Siphoptychium* and introduction of the new genus *Thecotubifera*. *Mycologia*, 111(6): 981–997. <https://doi.org/10.1080/00275514.2019.1660842>
- Leroy B., Petillon J., Gallon R., Canard A., Ysnel F. 2012. Improving occurrence-based rarity metrics in conservation studies by including multiple rarity cut-off points. *Insect Conservation and Diversity*, 5: 159–168. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2011.00148.x>
- Leontyev D.V., Schnittler M., Stephenson S., Novozhilov Y.K., Shchepin O.V. 2019b. Towards a phylogenetic classification of Muxomycetes. *Phytotaxa*, 399(3): 209–238. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.399.3.5>
- Martiny J.B., Bohannan B., Brown J., Colwell R., Fuhrman J., Green J., Horner-Devine M., Kane M., Krumins J., Kuske C., Morin P., Naeem S., Øvreås L., Reysenbach A.-L., Smith V., Staley J. 2006. Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. *Nature Reviews Microbiology*, 4: 102–112. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1341>
- Moreno G., Lopez-Villalba A., Castillo A., Romanenko K.O., Leontyev D.V. 2017. Notes on some muxomycetes from Crimea (Ukraine). *Mycotaxon*, 132(3): 649–663. <https://doi.org/10.5248/132.649>
- Morozova I.I. 2011. *Ukrainian Botanical Journal*, 68(4): 618–623. [Морозова І.І. 2011. Нові знахідки міксоміцетів *Comatricha filamentosa* Meyl. та *Reticularia olivacea* (Ehrenb.) Fr. (*Мухомуцота*) в Україні. *Український ботанічний журнал*, 68(4): 618–623].
- Noskov G.A., Gaginskaya A.R., Geltman D.V., Kovelenko A.E., Kuderskiy L.A. 2000. *Krasnaya kniga prirody Leningradskoy oblasti. Tom. 2. Rasteniya i griby. (Red Book of nature of Laningradskaya oblast. Vol. 2. Plants and Fungi)*. St.Petersburg, 672 pp. [Носков Г.А., Гагинская А.Р., Гельтман Д.В., Ковеленко А.Е., Кудерский Л.А. *Красная книга природы Ленинградской области. Т. 2. Растения и грибы*. С. Петербург, 672 с.].
- Novozhilov Yu.K. 2005. *Muxomycetes (class Muxomycetes) of Russia: taxonomic composition, ecology and geography*: Dr. Sci. Diss. Abstract. Saint-Petersburg, V.L. Komarov Botanical Institute RAS, 18 pp. [Новожилов Ю.К. 2005. *Миксомицеты (класс Мухомуцеты) России: таксономический состав, экология и география*: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.24 "Микология". С. Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова, 48 с.].
- Pilipenko V.N., Lozovskaya M.V., Zakutnova V.I., Laktionov A.P., Chuykov Yu.S. 2014. *Krasnaya kniga Astrakhanskoj oblasti (Red Book of Astrakhanskaya oblast)*. Astrakhan: Astrakhanskiy Universitet, 413 pp. [Пилипенко В.Н., Лозовская М.В., Закутнова В.И., Лактионов А.П., Чуйков Ю.С. 2014. *Красная книга Астраханской области*. Астрахань: Астраханский университет, 413 с.].
- Plotnikov B.S., Fefelov K.A. 2009. *Mikologiya i Fitopatologiya*, 43(1): 33–44. [Плотников Б.С., Фефелов К.А. 2009. Миксомицеты Южной тайги Среднего Урала в градиенте промышленного загрязнения выбросами медеплавильного комбината. *Микология и фитопатология*, 43(1): 33–44].
- Prylutskiy O.V., Akulov O.Yu., Leontyev D.V., Ordynets O.V., Yatsiuk I.I., Usichenko A.S., Savchenko A.O. 2017. Fungi and fungus-like organisms of Homilsha Forests National Park, Ukraine. *Mycotaxon*, 132(3): 1–56. <https://doi.org/10.5248/132.705>
- Rojas C., Stephenson S.L. 2017. *Muxomycetes. Biology, Systematics, Biogeography and Ecology*. 1st ed. Elsevier: Science Publishing Inc. Co, 474 pp.
- Rojas C., Kryvomaz T.I. 2017. Muxomycetes in the 21st Century. In: *Muxomycetes. Biology, Systematics, Biogeography and Ecology*. 1st ed. Elsevier: Science Publishing Inc. Co, pp. 413–433.
- Schnittler M., Unterseher, M., Pfeiffer T., Novozhilov Y.K., Fiore-Donno A.M. 2010. Ecology of sandstone ravine muxomycetes from Saxonian Switzerland (Germany). *Nova Hedwigia*, 90(3–4): 277–302. <https://doi.org/10.1127/0029-5035/2010/0090-0277>
- Schnittler M., Kummer V., Kuhnt A., Krieglsteiner L., Flatau L., Müller H., Täglich U. 2011. Rote Liste und Gesamtartenliste der Schleimpilze (*Muxomycetes*) Deutschlands. *Naturschutz und Biologische Vielfalt*, 70(6): 1–112.
- Smolyakova Yu.A. 2017. In: *Maintaining regional red books: achievements, problems and prospects: proceedings of 3rd All-Russian scientific-practical conference*. Volgograd, pp. 113–115. [Смолякова Ю.А. 2017. Проблемы и перспективы включения миксомицетов (*Мухомуцеты*) в региональные красные книги. В сб.: *Материалы III Всероссийской научно-практической конференции с международным участием "Ведение региональных*

- красных книг: достижения, проблемы и перспективы". Волгоград, с. 113–115].
- Species on the edge of survival. IUCN Red List.* 2011. New York: Harper Collins Publ., 400 pp.
- Urich T., Lanzén A., Qi J., Huson D.H., Schleper C., Schuster S.C. 2008. Simultaneous assessment of soil microbial community structure and function through analysis of the meta-transcriptome. *PLoS ONE*, 3: e2527. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002527>
- Wrigley de Basanta D. 2004. The effect of stimulated acid rain on corticolous Mухомycetes. *Systematics and Geography of Plants*, 74: 175–181.
- Yatsiuk I.I., Leontyev D.V., Shlakhter M. 2018. Mухомycetes of National Nature Park Slobozhanskiy (Ukraine): biodiversity and noteworthy species. *Nordic Journal of Botany*, 1: e01605. <https://doi.org/10.1111/njb.01605>
- Zemlyanskaya I.V. 2015. In: *Maintaining regional red books: achievements, problems and prospects: proceedings of 2nd All-Russian scientific-practical conference.* Volgograd, pp. 14–16. [Землянская И.В. 2015. О целесообразности включения слизевиков в красные книги. В сб.: *Материалы II Всероссийской научно-практической конференции с международным участием "Ведение региональных красных книг: достижения, проблемы и перспективы"*. Волгоград, с. 14–16].
- Zemlyanskaya I.V. 2017. In: *Maintaining regional red books: achievements, problems and prospects: proceedings of 3rd All-Russian scientific-practical conference.* Volgograd, pp. 3–6. [Землянская И.В. 2017. Критерии отнесения миксомицетов к редким и исчезающим видам. В сб.: *Материалы III Всероссийской научно-практической конференции с международным участием "Ведение региональных красных книг: достижения, проблемы и перспективы"*. Волгоград, с. 3–6].
- Zerova M.Ya., Morochkovskiy S.F., Radziievskiy H.H., Smitska M.F. 1967. *Vyznachnyk hrybiv Ukrainy*, vol. 1. Kyiv: Naukova Dumka, 255 p. [Зерова М.Я., Морочковський С.Ф., Радзієвський Г.Г., Сміцька М.Ф. 1967. *Визначник грибів України*, т.1. К.: Наук. думка, 255 с.]
- Рекомендує до друку В.П. Гелюта



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj77.03.204>

A new record of the rare fungus *Peziza saniosa* (Pezizales, Ascomycota) in Ukraine

Veronika V. DZHAGAN¹, Yulia V. SHCHERBAKOVA², Anastasia I. SNIETZHYK¹

¹ Taras Shevchenko National University of Kyiv
64/13 Volodymyrska Str., Kyiv 01601, Ukraine
veronika.dzhagan@gmail.com

² State Scientific Research Expert-Forensic Centre of the Ministry of Internal Affairs of Ukraine
10 Bohomoltsa Str., Kyiv 01024, Ukraine
yulia.shcherbakova@ukr.net

Dzhagan V.V., Shcherbakova Yu.V., Sniezhyk A.I. 2020. A new record of the rare fungus *Peziza saniosa* (Pezizales, Ascomycota) in Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 77(3): 204–209.

Abstract. A new locality of a rare species, *Peziza saniosa* (Pezizales, Ascomycota), is reported in Ukraine. The fungus was found in August 2016 in the Uholsko-Shyrokoluzhanskyi Mountain Range of Carpathian Biosphere Reserve (Transcarpathian Region, Ukraine). Earlier *P. saniosa* was registered in Ukraine only once, more than a hundred years ago in Ternopil Region. Thus, the current record from the Ukrainian Carpathians is the second one for Ukraine. A brief description of the species, information on its general distribution, and original illustrations are provided.

Keywords: biodiversity, Carpathian Biosphere Reserve, distribution, morphology, *Peziza*

Submitted 03 March 2020. Published 30 June 2020

Джаган В.В.¹, Щербаківа Ю.В.², Снієжик А.І.¹ 2020. Нова знахідка рідкісного гриба *Peziza saniosa* (Pezizales, Ascomycota) в Україні. *Український ботанічний журнал*, 77(3): 204–209.

¹ Київський національний університет імені Тараса Шевченка
вул. Володимирська 64/13, Київ 01601, Україна

² Державний науково-дослідний експертно-криміналістичний центр МВС України
вул. Богомольця 10, Київ 01014, Україна

Реферат. Повідомляється про знахідку в Україні рідкісного дисконіцета *Peziza saniosa* (Pezizales, Ascomycota). Гриб був знайдений у серпні 2016 року в Угольсько-Широколузанському масиві Карпатського біосферного заповідника (Закарпатська область, Україна). До цього *P. saniosa* був виявлений на території України лише один раз понад сто років тому в Тернопільській області. Таким чином, знахідка даного виду з Українських Карпат є другою для України. Подано короткий опис, інформацію щодо загального поширення та оригінальні ілюстрації цього виду.

Ключові слова: *Peziza*, дисконіцети, Карпатський біосферний заповідник, морфологія, поширення

Introduction

During a field trip to Carpathian Biosphere Reserve (Transcarpathian Region, Ukraine) in 2016, the second author of the present article found ascomata of an interesting fungus *Peziza saniosa* Schrad. ex J.F. Gmel. (Pezizales, Ascomycota). This operculate discomycete is known to occur in the Northern Hemisphere (Europe,

North America) as well as in Asia and Australasia (Barseghyan, Wasser, 2011). Despite its wide general distribution, the species has been rarely recorded throughout its range, and thus in most countries it is considered to be a rare or at least uncommon fungus. In Ukraine *P. saniosa* was first found in 1905 in Ternopil Region (Bobjak, 1907). Since that record, the species has not been reported again in Ukraine.

© 2020 V.V. Dzhagan, Yu.V. Shcherbakova, A.I. Sniezhyk. 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

Peziza Dill. ex Fr. is a large genus comprising approximately 112 confirmed taxa (Jaklitsch et al., 2016), with numerous synonymic names due to placement of some species in other genera. In the genus *Peziza*, it is sometimes hard to find reliable diagnostic characters of different species. One of the reasons is the lack of certain critical characters of apothecia, such as the hymenium and outer surface colour, production of coloured juice, etc., due to insufficient study of fresh material. The main morphological character of *P. saniosa* distinguishing it from other species of the genus is excretion of blue-violet or bluish coloured latex that appears in case of damage to the hymenial layer of the ascomata (Fig. 1). This kind of latex is not peculiar to the majority of other species of *Peziza* (Moser, 1963; Dennis, 1978; Breitenbach, Kränzlin, 1984; Moreno, Remondo, 2003). Thereby, this fungus can be easily recognized when the fresh material is available.

It should be noted that we have preliminarily reported this species (based on the same sample as presented here) in the list of fungal species in the recently published book *Fungi of Reserves and National Nature Parks of the Ukrainian Carpathians* (Dudka et al., 2019). However, in this article we provide a detailed description with the main diagnostic features, updated information about the general range, precise data on the locality in Ukraine, habitat, and original illustrations of the specimen of *P. saniosa* found in Ukraine (Figs 1–2).

Materials and Methods

The fungus was collected in August 2016 during a field survey in Carpathian Biosphere Reserve (Transcarpathian Region, Ukraine). Macroscopic description of the collected specimen is based on fresh ascomata. Microscopic features are described from dried material mounted in tap water (H₂O), 3% KOH, Congo Red solution (CR), Melzer's reagent (MLZ), IKI (iodine-potassium iodide) and Lactophenol Cotton Blue (LPCB), using an XY-B2T light microscope (Ulab, China) and a Primo Star light microscope (Carl Zeiss, Germany). Digital photomicrographs were made with a ScienceLab DCM 520 digital camera with Tsview 7 modular software (Fuzhou Tucsen Imaging Technology Co., Ltd., Fuzhou, Fujian, China).

Analysis of fungus' general distribution is based on the data from bibliographic sources listed in References and on critically revised open online resources, as well as the Global Biodiversity Information Facility (GBIF, [http://](http://www.gbif.org/)

www.gbif.org/). The collected specimen is deposited in the Herbarium of the Taras Shevchenko National University of Kyiv (KWHU).

Results and Discussion

Since the diagnosis of the species is provided by many available and easily accessible resources, we restrict our report to a brief description of morphological features of *P. saniosa* based only on the specimen recently collected in Ukraine.

***Peziza saniosa* Schrad. ex J.F. Gmel.**, Systema Naturae 2(2): 1459 (1792). – Syn.: *Aleuria saniosa* (Schrad. ex J.F.Gmel.) Gillet, Champignons de France, les Discomycètes: 46 (1879). – *Galactinia saniosa* (Schrad. ex J.F.Gmel.) Sacc., Sylloge Fungorum 8: 106 (1889). – *Plicaria saniosa* (Schrad. ex J.F.Gmel.) Rehm, Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, Pilze – Ascomyceten 1(3): 1004 (1894).

Apothecia discoid, about 1–1.5 (up to 2) cm in diameter. **Hymenium** smooth, from dark violet to dark brownish, almost black in old specimens, dark brown outside [some authors (Moser, 1963; Dennis, 1978) state the colour of the outer surface as being dark grayish brown or dark purple]. When hymenium is injured, bluish juice turning violaceous appears on the hymenial surface (Fig. 1). Medullary excipulum predominantly of *textura globulosa*, cells up to 60 µm in diameter, thin-walled. Ectal excipulum of *textura globulosa*, cells 19.0–42.5 µm in diameter, with gelled walls, intermixed with hyphae. **Asci** 360–400 × 14–15 µm, operculate, cylindrical, 8-spored, apex truncate-rounded, reacting positively with Melzer's reagent and IKI, turning blue at the apex (Fig. 2, A, B1–B2). **Ascospores** narrowly ellipsoid, slightly narrowed at the poles, 15.5–16.2 × 7.5–8.2 µm, uniseriate, hyaline, with two large guttules, sculpturing consists of small warts to extended ridges (Fig. 2, C1–C5). **Paraphyses** straight, cylindrical, simple, wider at the apex.

Habitat. Humus saprotroph. On wet soil, along the stream in a beech (*Fagus sylvatica*) forest.

Specimen examined. Ukraine, Transcarpathian Region, Tyachiv District, Uholsko-Shyrokoluzhanskyi Mountain Range of Carpathian Biosphere Reserve, Mala Uholka, 48.257523 N, 23.632278 E, 13 August 2016, leg. Yulia Scherbakova (KWHU 161308).

General distribution. Europe: Austria, Belgium, Bosnia and Herzegovina, Bulgaria, Czech Republic, Denmark, Finland, France, Germany, Italy, Netherlands,



Fig. 1. *Peziza saniosa*. Fresh apothecium with blue latex. Scale bar: 2 mm

Norway, Poland, Romania, Russia, Serbia, Slovakia, Slovenia, Spain [including Canary Islands (Tenerife) and Balearic Islands (Mallorca)], Sweden, Switzerland, Ukraine, United Kingdom; Asia: Israel, China, Turkey; North America: Mexico, USA; Africa: Morocco; Australasia: New Zealand (Tabarés, Rocabrana, 1991; Zotti, Orsino, 2001; Moreno, Remondo, 2003; Tănase, Pop, 2005; Ribes, 2009; Pancorbo, Ribes, 2010; Barseghyan, Wasser, 2011; Mihál et al., 2011; Ciortan, 2013; Kholfy et al., 2014; Akata, Uzin, 2017; Gierczyk

et al., 2018; Savić et al., 2018; Jukić et al., 2019; GBIF, <http://www.gbif.org/>).

Peziza saniosa is considered to be a rare species occurring in broad-leaved forests, particularly those formed by beech and oak-hornbeam stands, also in coniferous forests, among mosses, on grassy and bare ground, on leaf or needle litter, rotting wood, usually from late spring to mid-autumn.

It is listed in the preliminary European Red List of the European Council for the Conservation of Fungi (<http://>

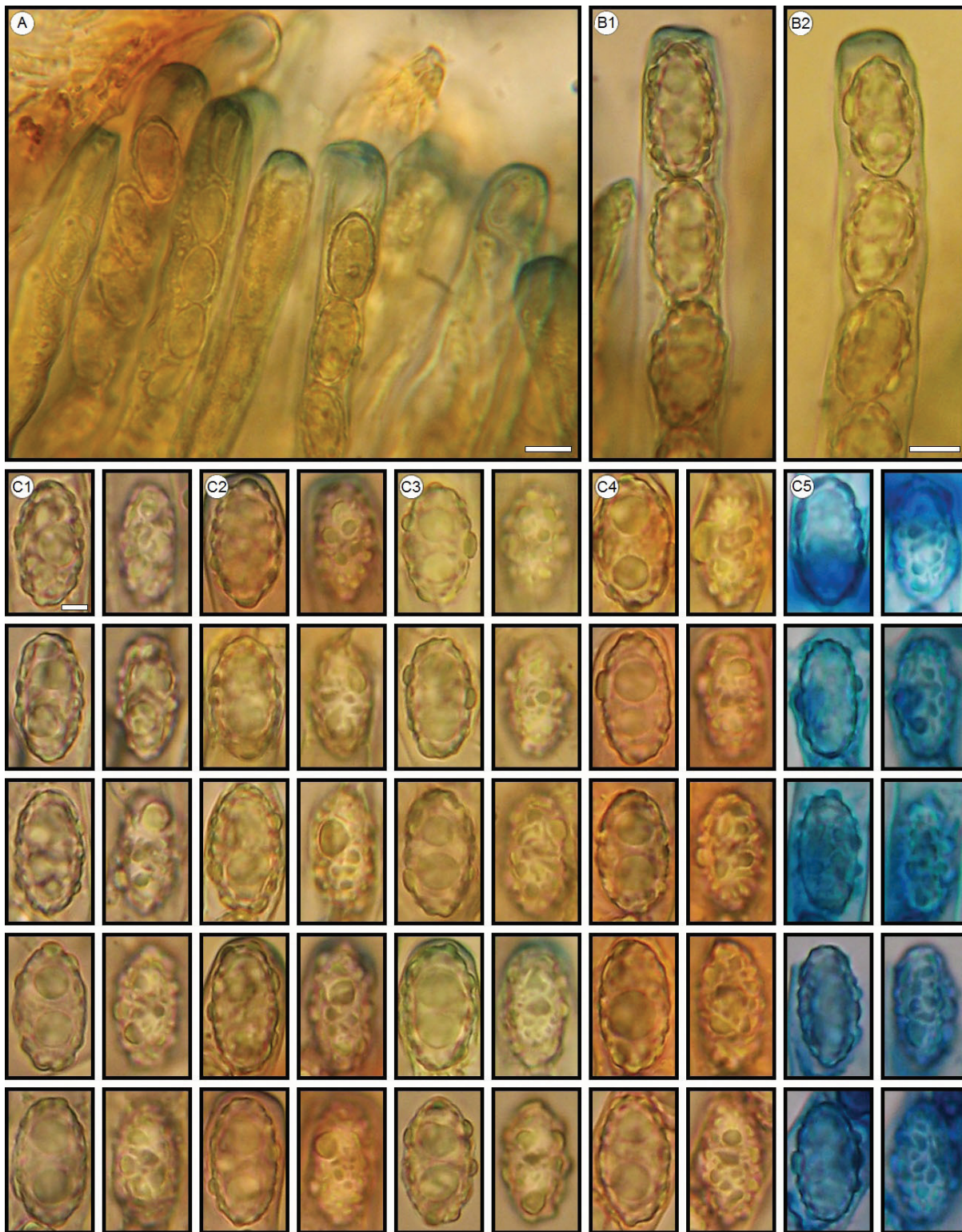


Fig. 2. *Peziza saniosa*. A: fragment of hymenial layer (IKI+); B1–B2: fragment of asci with ascospores (MLZ+); C1–C5: mature ascospores in different types of media (C1–H₂O; C2 – IKI; C3 – MLZ; C4 – CR; C5 – LPCB). Bars: 10 μm (A, B1–B2); 5 μm (C1–C5)

www.wsl.ch/eccf/candlist-subtotals.xls) and is protected under various categories in some countries, such as the Czech Republic (Critically Endangered, CR), Finland and France (Endangered, EN), Germany (Vulnerable, VU), Norway and Sweden (Near Threatened, NT). In the Red List of Romanian Macrofungi, *P. saniosa* is considered as very rare and has the Near Threatened (NT) status (Tănase, Pop, 2005). In the Red List of Fungi in Bulgaria the fungus is categorized as Vulnerable (VU) (Gyosheva et al., 2006), while in Poland it is classified as rare or potentially Endangered species (Kujawa et al., 2016).

Although it is red-listed as a threatened species in several European countries and most authors describe this species as rare, the number of its finds has increased over the last years (Ševčíková, 2017). Only in the Czech Republic, 45 localities of the fungus have been recorded since 2006 (Egertová, 2015). Considering that *P. saniosa* is a thermophilic species, it may be due to mild winters and hot summers that were predominant during recent years.

At the same time, in Bosnia and Herzegovina it is a quite common and widespread species, inhabiting various types of habitats. Thus, in this country *P. saniosa* is recommended to be evaluated as a Least Concern (LC) species (Jukić et al., 2019).

In Ukraine, our collection from the Ukrainian Carpathians is the second record of *P. saniosa* in the country. The first find, from vicinity of the town of Berezhany, Ternopil Region, was reported by Bobjak (1907) more than a hundred years ago. Therefore, we can assume that *P. saniosa* is a rare species in Ukraine. For better understanding of its distribution, conservation status and possibility of including the species in the *Red Data Book of Ukraine*, further observations in the Carpathians and in Ukraine in general are required.

References

- Akata I., Uzin Y. 2017. Macrofungi determined in Uzungöl Nature Park (Trabzon). *Trakya University Journal of Natural Sciences*, 18(1): 15–24. <https://doi.org/10.23902/trkjanat.295542>
- Barseghyan G.S., Wasser S.P. 2011. The genus *Peziza* Dill. ex Fr. (Pezizales, Ascomycota) in Israel. *Ascomycete.org*, 2(4): 39–50.
- Bobjak H. 1907. Symbolae ad Mycologiam Haliciae orientalis. Fungi agri Berežanensis. *Sammelschrift der Mathematisch-naturwissenschaftlich-ärztlichen Sektion der Ševčenko-Gesellschaft der Wissenschaften in Lemberg*, 11: 1–41. [Бобяк Г. 1907. Причинки до мікології східної Галичини. Гриби околиці Бережан. *Збірник Математично-природописно-лікарської секції Наукового Товариства імені Шевченка*, 11: 1–41].
- Breitenbach J., Kränzlin F. 1984. *Fungi of Switzerland*, vol. 1. *Ascomycetes*. 2nd ed. Lucerne: Mykologia, 310 pp.
- Ciortan I. 2013. The taxonomic diversity of the macromycetes from Căpățâni mountains (Romania). *Journal of Horticulture, Forestry and Biotechnology*, 17(1): 41–50.
- Dennis R.W.G. 1978. *British Ascomycetes*. 2nd ed. Vaduz: J. Cramer, 486 pp.
- Dudka I.O., Heluta V.P., Prydiuk M.P., Tykhonenko Yu.Ya., Akulov O.Yu., Hayova V.P., Zykova M.O., Andrianova T.V., Dzhagan V.V., Shcherbakova Yu.V. 2019. *Fungi of Reserves and National Nature Parks of the Ukrainian Carpathians*. Ed. V.P. Heluta. Kyiv: Naukova Dumka, 215 pp. [Дудка І.О., Гелюта В.П., Придюк М.П., Тихоненко Ю.Я., Акулов О.Ю., Гайова В.П., Зикова М.О., Андріанова Т.В., Джаган В.В., Щербакова Ю.В. 2019. *Гриби заповідників і національних природних парків Українських Карпат*. Ред. В.П. Гелюта. Київ: Наукова думка, 215 с.].
- Egertová Z. 2015. New finds of *Peziza saniosa* in the Czech Republic. *Mykologické listy*, Praha, 131: 1–9.
- Gierczyk B., Ślusarczyk T., Szczepkowski A., Kujawa A. 2018. 23th exhibition of Fungi of the Białowieża Forest. Materials to the knowledge of mycobiota of the Białowieża Primeval Forest. *Przegląd Przyrodniczy*, 29: 9–57.
- Gyosheva M.M., Denchev C.M., Dimitrova E.G., Assyov B., Petrova R.D., Stoichev G.T. 2006. Red list of fungi in Bulgaria. *Mycologia Balcanica*, 3: 81–87.
- Jaklitsch W., Baral H.O., Lücking R., Lumbsch H.T. 2016. *Syllabus of Plant Families – A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien*, vol. 1, part 2: *Ascomycota*. Borntraeger: Stuttgart, 322 p.
- Jukić N., Matočec N., Kušan I., Gašić R., Omerović N., Tomić S. 2019. *Diversity of Ascomycetous fungi in the territories of protected areas and in the areas evaluated for the protection in Bosnia-Herzegovina: establishing important fungus areas (IFA)*. Sarajevo: Mycological Society MycoBH, 234 pp.
- Kholfy S.E., Outcoumit A., Touhami A.O., Belahbib N., Benkirane R., Douira A. 2014. Bibliographic inventory of Tangier's fungi: catalogue of the Ascomycetes fungal flora. *International Journal of Plant, Animal and Environmental Sciences*, 4(3): 77–92.
- Kujawa A., Szczepkowski A., Gierczyk B., Ślusarczyk T., Chachuła P., Karasiński D. 2016. Grzyby wielkooowocnikowe w Bieszczadzkiem Parku Narodowym. In: *Bieszczadzki Park Narodowy – 40 lat ochrony*. Eds A. Górecki, B. Zemanek, Bieszczadzki Park Narodowy, pp. 199–210.
- Mihál I., Glejdura S., Blanár D. 2011. Macromycetes (Zygomycota, Ascomycota, Basidiomycota) in the massif of the Kohút Mountain (the Stolické vrchy Mts). *Reussia*, 6(1–2): 1–44.
- Moreno A.C., Remondo J.P. 2003. Aportación al catálogo micológico de la Rioja (España): el género *Peziza* Linneo ex Amans. *Zubia*, 21: 9–27.

- Moser M.M. 1963. Ascomyceten (Schlauchpilze). *Kleine Kryptogamenflora* IIa. Stuttgart, Gustav Fischer, 147 pp.
- Pancorbo F., Ribes M.A. 2010. Mediterranean dune fungi. *Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid*, 34: 271–294.
- Ribes M.A. 2009. Contribution to the mycobiota knowledge from Canary Islands (Spain) I. *Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid*, 33: 201–223.
- Savić D., Kajevska I., Milosavljević N. 2018. Checklist of Pezizomycetes from Serbia. *Bulletin of the Natural History Museum in Belgrade [Glasnik Prirodnjačkog muzeja u Beogradu]*, 11: 21–61. <https://doi.org/10.5937/bnhmb1811021S>
- Ševčíková H. 2017. Zajímavé makromycety přírodní rezervace Zadní Hády. *Mykologický sborník*, 1: 7–21.
- Tabarés M., Rocabrana A. 1991. Aportación al conocimiento de los hongos de la Sierra de Collserola y zonas próximas (Catalunya). II. *Revista Catalana de Micologia*, 14–15: 87–97.
- Tănase C., Pop A. 2005. Red list of Romanian macrofungi species. *Bioplatform – Romanian National Platform for Biodiversity*. București: Academiei Române: 101–107.
- Zotti M., Orsino F. 2001. The check-list of Ligurian macrofungi. *Flora Mediterranea*, 11: 115–294.

Recommended for publication by V.P. Hayova



Морфогенез плодів *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* (Iridaceae)

Христина І. СКРИПЕЦЬ, Анастасія В. ОДІНЦОВА

Львівський національний університет імені Івана Франка
вул. Грушевського 4, Львів 79005, Україна
xrustysja-skrypec@ukr.net

Skrypec K., Odintsova A. 2020. **Morphogenesis of fruits in *Gladiolus imbricatus* and *Iris sibirica* (Iridaceae).** *Ukrainian Botanical Journal*, 77(3): 210–224.

Ivan Franko National University of Lviv
4 Hrushevskiyi Str., Lviv 79005, Ukraine

Abstract. Based on light microscopy investigation of fruits and seeds in *Gladiolus imbricatus* and *Iris sibirica*, new data on morphogenesis and histogenesis of the pericarp and seed coat development have been revealed. The inner ovary structure, vascular system and fruit dehiscence were also studied. The ovary of the studied species has trilobular basal part and unilocular upper part with incomplete septae. The vascular system in both species is composed of three dorsal veins and three septal veins. The dorsal veins are each divided into three vascular bundles radially whereas the septal veins are also each divided into three bundles but tangentially. Vascular supply of ovules is provided by septal veins in the central column. In both species, the floral tube falls down with adnate stamens and style at the beginning of fruit ripening. For both species, a dorsiventral (valvate) type of fruit dehiscence is characteristic; however, in *I. sibirica*, a dorsal (fissuricidal) type, in which valvae are connected at the center, top and base of the capsule, occurs as well. According to our data, capsule in both species belongs to the *Lilium*-type, with lignified endocarpium. In *G. imbricatus*, we observed early tissues differentiation in the pericarp as well as earlier and faster dorsal slits formation. The seed coat in *G. imbricatus* is of endotestal type, while in *I. sibirica* – of exotestal type. Highly specialized features of the seed coat in *G. imbricatus* are the following: wing formation by outer integument, few-layered mesotesta and destruction of cellular structure of the inner integument. The obtained data complement our previously suggested consideration about more pronounced morphological adaptations for dissemination of fruits and seeds in *G. imbricatus*. In this article, we confirm the high level of adaptiveness of fruits and seeds in the anatomy and histogenesis of the pericarp and seed coat in *G. imbricatus* to external conditions.

Keywords: fruit dehiscence, histogenesis, inferior capsule, ovary, pericarpium, seed coat, vascular system

Submitted 23 January 2019. Published 30 June 2020

Скрипець Х.І. Одінцова А.В. 2020. **Морфогенез плодів *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* (Iridaceae).** *Український ботанічний журнал*, 77(3): 210–224.

Резюме. У результаті мікроскопічного дослідження плоду та насінини на різних стадіях розвитку в *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica* вперше виявлені особливості морфогенезу і гістогенезу перикарпію та вивчена структура насінної шкірки. З'ясовані особливості внутрішньої структури зав'язі, її провідної системи тощо та особливості розкривання плодів. Виявлено, що зав'язь в нижній частині тригнізна, а у верхній поділена на гнізда неповними перегородками. У стінці зав'язі проходять по три дорзальні і септальні жилки, кожна з яких розділяється на три провідні пучки. Похідні дорзальної жилки розташовані радіально, а похідні септальної жилки – тангентально. Водопостачання насінних зачатків здійснюється від вентральних пучків, розмічених у центральній колонці зав'язі. На початку плодоношення в обох видів опадає квіткова трубка разом з тичинками й стовпчиком. Для обох досліджених видів характерний дорзовентральний (стулчастий) спосіб розкривання плоду. В *I. sibirica* відмічений також дорзальний спосіб (щілинний), при якому стулки залишаються з'єднаними в центрі, знизу й зверху. Встановлено, що для обох видів характерна коробочка *Lilium*-типу зі здерев'янілим ендокарпієм. У *G. imbricatus* виявлені виражене гістологічне зонування перикарпію, рання лігніфікація ендокарпію та раннє і швидке формування дорзальних щілин у перикарпії. Для *G. imbricatus* характерний ендотестальний тип насінної шкірки, а для *I. sibirica* – екзотестальний тип насінини. Високо спеціалізованими ознаками спермодерми *G. imbricatus* є формування крила зовнішнім інтегументом, малощарова мезотеста та руйнування клітинної структури внутрішнього інтегументу. Отримані дані доповнюють висловлене нами раніше припущення про виражену морфологічну адаптацію до певного способу дисемінації та підтверджують пристосованість плодів і насінин у *G. imbricatus* на рівні анатомічної структури, гістогенезу перикарпію і насінної шкірки до певних умов зростання.

Ключові слова: гістогенез, зав'язь, насінна шкірка, нижня коробочка, перикарпій, провідна система, розкривання плоду

© 2020 K. Skrypec, A. Odintsova. 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

Родина *Iridaceae* Gues. налічує близько 1800 видів і 78 родів, з яких найбільшими є роди *Iris* L. (підродина *Iridoideae*) та *Gladiolus* L. (підродина *Crocoideae* Burnett) (Goldblatt et al., 1998; Takhtajan, 2009). Для флори України наводять 16 видів роду *Iris* та 6 видів роду *Gladiolus* (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999), з яких 5 видів роду *Iris* та 4 види роду *Gladiolus* охороняються законом (Chervona..., 2009; Kahalo et al., 2009; Melnyk et al., 2009). Згідно із сучасними даними (Mosyakin, Buyun, 2013; APG IV, 2016), родина *Iridaceae* належить до порядку *Asparagales* Link і відрізняється від більшості його представників відсутністю фітомелану в насінній шкірці, екстрозними пиляками, нуклеарним ендоспермогенезом та тенденцією до заміщення септальних нектарників перигональними (Meerow, 2002).

Тип плоду в родині *Iridaceae* описується в літературі як нижня синкарпна тригнізна багатонасінна локуліцидна коробочка (Rodionenko, 1961; Kaden, 1965; Nemirovich-Danchenko, 1985; Spjut, 1994; Goldblatt et al., 1998), яка відкривається трьома лопатями (дорзвентрально) у *Iris* та апікальними щілинами – у *Gladiolus* (Bobrov et al., 2009).

Згідно з морфогенетичним підходом у карпології (Bobrov et al., 2009), для визначення типів плодів є важливою диференціація тканин перикарпю. Структура перикарпю, як і структура насінної шкірки, часто використовується як важлива характеристика таксону для еволюційної систематики в межах окремих родин і родів покритонасінних (Clausing et al., 2000; Juan et al., 2000; Fagundes, Mariath, 2010; Bobrov et al., 2011; Pabon-Mora et al., 2011; Savinov et al., 2015). У родині *Iridaceae* анатомія перикарпю і спермодерми найбільш детально досліджена для представників роду *Iris*, в якому виявлено високий рівень варіабельності обох структур (Rodionenko, 1961; Nemirovich-Danchenko, 1985; Chugaeva, 2006; Kravtsova, Zhinkina, 2008; Alekseeva et al., 2011). На даний час основна увага дослідників приділена детальному вивченню морфологічних та ультраструктурних особливостей насінини представників родів *Iris* і *Gladiolus* у зв'язку з проблемами в таксономії цих родів (Futorna, Zhygalova, 2014; Zhygalova, Futorna, 2013, 2015, 2016; Zhygalova et al., 2014).

Мета нашої роботи – дослідження морфогенезу плоду та анатомічної будови перикарпю і насінної шкірки у двох представників родини *Iridaceae* –

G. imbricatus L. та *I. sibirica* L. задля встановлення структурних адаптацій плодів і насінин. Морфологічна будова зрілого плоду і насінини цих видів нами була вивчена раніше у зв'язку із особливостями дисемінації (Skrypets, Odintsova, 2015). У попередній роботі ми зробили висновок про більш виражені морфологічні пристосування до поширення плодів і насінин у *G. imbricatus* порівняно з *I. sibirica*. Зокрема, в *G. imbricatus* виявлено більший ступінь розкривання коробочки, прикріплення насінин у верхній частині зав'язі, наявні певні морфологічні пристосування, пов'язані з рознесенням насінин.

Матеріали та методи

Досліджували плоди та насінини *G. imbricatus* та *I. sibirica*, зібрані у природних популяціях у західних регіонах України. Квітки й плоди *G. imbricatus* на різних стадіях розвитку збирали в околицях с. Кострина Великобережанського р-ну Закарпатської обл. (Ужанський Національний природний парк), а плоди та насінини *I. sibirica* – в околицях с. Ролів Дрогобицького р-ну, а також у популяції, виявленої нещодавно в околицях с. Надітичі Миколаївського р-ну Львівської обл. на заплаві терасі р. Дністер, на вологій заболоченій луці поблизу залізничної колії (Seniv, Tasyenkevich, 2017). Оскільки види включені в Червону книгу України (Chervona..., 2009), матеріал збирали в мінімальній, необхідній для дослідження, кількості. Дозволи на збирання рослин, занесених до Червоної книги України (*G. imbricatus* – № 1/2019, 2/2019, *I. sibirica* – 3/2019), отримані у Міністерстві енергетики та захисту довкілля України й передані до редакції *Українського ботанічного журналу*.

Зібрані матеріали зберігали у фіксаторі Чемберлена. Препарати поперечних зрізів плодів (30 мкм завтовшки), насінини та зав'язі квітки (15 мкм завтовшки) виготовляли згідно зі стандартною методикою (Barykupa et al., 2004), зрізи фарбували гематоксиліном за Майером або Astra Влау та сафраніном. Для дослідження гістогенезу перикарпю виготовляли тимчасові препарати, на яких здійснювали реакцію на здерев'яніння тканин з флороглюцином і соляною кислотою (Barykupa et al., 2004). Дослідження здійснювали з використанням світлового мікроскопу XS-2610 (КНР) та бінокулярного мікроскопу МБС-10, фотографії зрізів виготовляли за допомогою цифрового окуляру

AmScore MD35 (США) та програмного забезпечення AmScore 3.7 для нього. Для карпологічного аналізу використали термінологію щодо зональності стінки плоду (Roth, 1977).

Результати та обговорення

Морфологічні особливості розвитку плоду

Плоди досліджених видів формуються з нижньої тригнізної зав'язі після опадання від неї квіткової трубки разом із стовпчиком, об'єднаних в основі (рис. 1, А, В). У *G. imbricatus* зав'язь у перерізі опуклотрикутна або округла, в обрисах еліптична; в *I. sibirica* зав'язь в перерізі трикутна, в обрисах видовжена (рис. 1, С, D). У стані цвітіння середня довжина зав'язі *G. imbricatus* дорівнює 1,1 см, а довжина зрілої коробочки перед розкриванням – 1,5–2,5 см. В *I. sibirica* середня довжина зав'язі у квітці 1,3 см, а довжина зрілого плоду – 1,5–3,7 см. В обох видів довжина зав'язі і плоду менша в останніх квіток в суцвітті порівняно з першими.

Від основи зав'язь в обох видів тригнізна, гнізда розділені суцільними перегородками. В базальній частині плоду в центрі зав'язі розміщується конусоподібна центральна колонка, до якої приєднуються перегородки зав'язі (рис. 1, Е, F). Вище центральної колонки перегородки об'єднуються між собою шляхом злипання їхніх епідермісів (постгенітально) так, що в центрі зав'язі помітна трипроменева щілина, яка об'єднує всі гнізда (рис. 1, Н, F). У верхній частині плоду внутрішні кінці перегородок роздвоюються радіально так, що центральна щілина стає шестипроменевою, а в центрі зав'язі формується невелика трикутна порожнина між кінцями перегородок. Насінні зачатки розташовані дворядно в кожному гнізді, плаценти займають близько 60% висоти гнізд у *G. imbricatus* та 80% – у *I. sibirica* (рис. 2, В, F).

Згідно з концепцією вертикальної зональності гінецею, у зав'язі досліджених видів виявлені три вертикальні зони (за Leinfellner, 1950): синасцидіатна (тригнізна, з центральною колонкою в центрі), симплікатна (з постгенітально з'єднаними перегородками) та гемісимплікатна (з роздвоєними перегородками). Насінні зачатки в *G. imbricatus* розташовані в симплікатній та гемісимплікатній зонах (рис. 2, В, С, D), а в *I. sibirica* – ще й на верхівці синасцидіатної зони (рис. 2, Е). У *G. imbricatus*

у гемісимплікатній зоні розміщений септальний нектарник, через який перегородки зав'язі потовщені (рис. 2, D).

У досліджених видів виявлені спільні особливості морфологічної будови й розвитку плоду. Виявлено наявність конусоподібної центральної колонки в основі зав'язі та розміщення насінних зачатків у симплікатній і гемісимплікатній зонах. Наявність у зав'язі синасцидіатної і симплікатної зон (без вказівки назв зон) та дворядне розміщення насінних зачатків було чітко проілюстровано рисунками Van Tieghem (1871) в інших представників родини *Iridaceae* – *Crocus vernus* (L.) Hill та *Iris lutescens* Lam. (в оригінальній роботі – *Iris chamaeiris* Bertol.), які належать відповідно до підродин *Crocoideae* та *Iridoideae*. Стерильна гемісимплікатна зона у верхній частині зав'язі зображена на рис. 26 в роботі Родіоненка (Rodionenko, 1961) для *Iris orientalis* Mill. (*I. monnieri* DC. – в оригінальній роботі), *I. pseudacorus* L., *I. korolkowii* Regel, а синасцидіатна та симплікатна зони в зав'язі різних видів роду *Iris* – на рис. 45–48 тієї самої роботи. Це дозволяє визначити гінецей у досліджених видів родини *Iridaceae* як евскарпний за класифікацією Leinfellner (1950). Морфогенез нижніх плодів у досліджених видів характеризується опаданням верхньої частини квітки (стовпчика і квіткової трубки разом) та відрізняється вираженим видовженням зав'язі в *I. sibirica*.

Структура провідної системи

У перикарпії досліджених видів розміщені крупні провідні пучки, які формують три дорзальні жилки в медіанних площинах кожного з плодолистків (рис. 3, В, Е) і три септальні жилки, розміщені в площині перегородок зав'язі (рис. 3, А, D). Гістогенез провідної системи перикарпію завершується до періоду цвітіння, формування додаткових пучків у плоді не спостерігається. Дорзальні жилки в основі плоду складаються з одного провідного пучка, який вище відгалужує до середини дві пари пучків (рис. 3, А, D). Внутрішня пара провідних пучків продовжується як медіанний пучок плодолистка, який входить у стовпчик і стилодії, а зовнішня пара пучків формує слід тичинки. Зовнішній непарний пучок переходить у зовнішній листочок оцвітини. Септальні жилки в основі плоду також складаються з одного провідного пучка, який вище послідовно відгалужує по одному пучку на обидва боки від нього (рис. 3, В, Е). Всі три утворені пучки, входячи у квіткову трубку, живлять внутрішній листочок оцвітини. Сліди

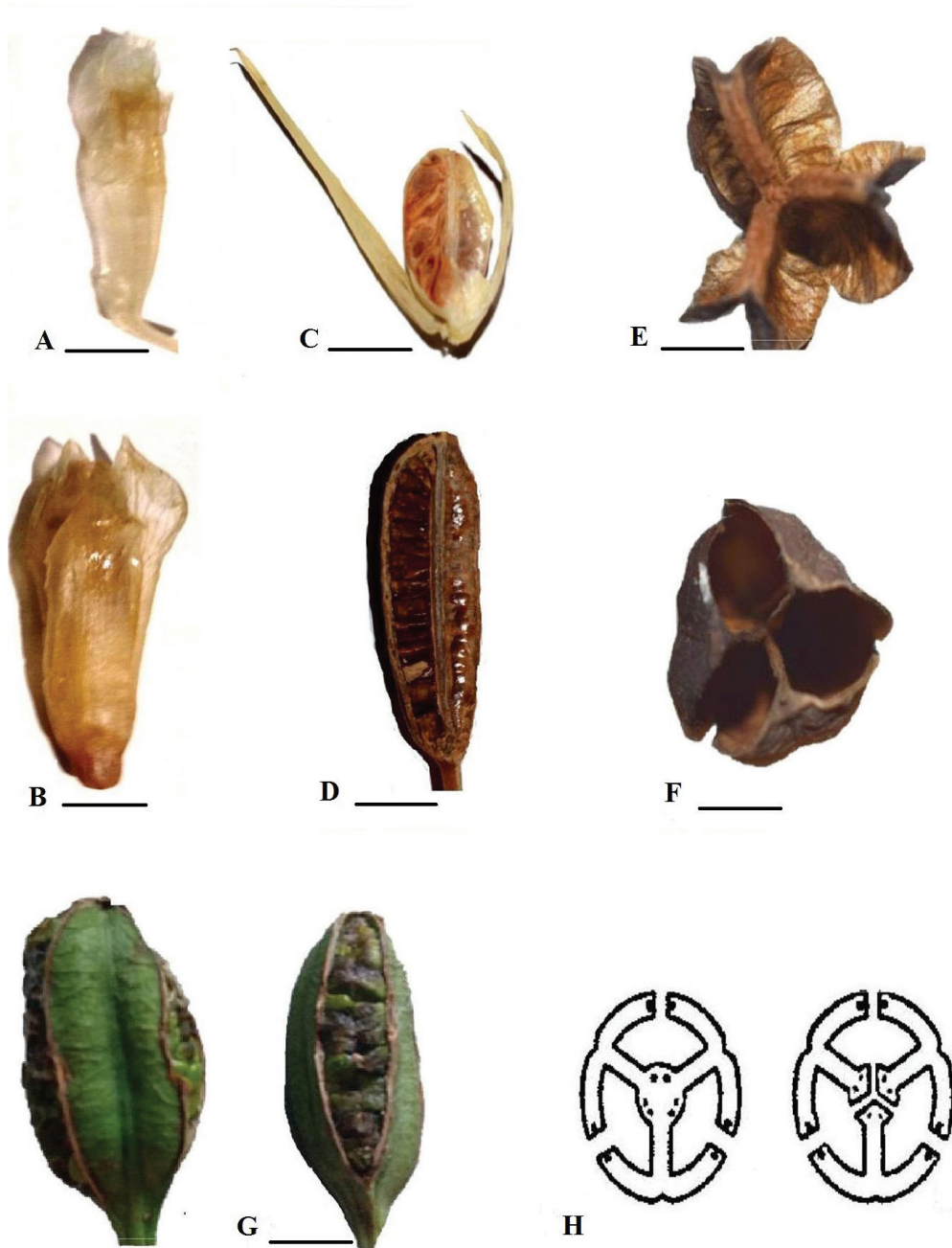


Рис. 1. Морфологічні особливості плодів *Gladiolus imbricatus* та *Iris sibirica*.

Опадні частини квітки (A: *Gladiolus imbricatus*; B: *Iris sibirica*), поздовжній переріз через плід (C: *Gladiolus imbricatus*; D: *Iris sibirica*), розкритий плід зверху (E: *Gladiolus imbricatus*; F: *Iris sibirica*); G: щілинне і стульчасте розкриття плодів *Iris sibirica*; H: дорзальний і дорзовентральний способи розкриття плодів (Kaden, 1962); E: потовщені перегородки зав'язі, в яких розміщувались септальні нектарники. Масштабна лінійка: 200 мкм.

Fig. 1. Morphological structure of the fruits in *Gladiolus imbricatus* and *Iris sibirica*.

Deciduous floral parts (A: *Gladiolus imbricatus*, B: *Iris sibirica*), longitudinal fruit section (C: *Gladiolus imbricatus*, D: *Iris sibirica*), opened fruit from above (E: *Gladiolus imbricatus*, F: *Iris sibirica*), G: fissuricidal and valvate fruit dehiscence in *Iris sibirica*, H: dorsal and dorsiventral types of dehiscence in fruits (Kaden, 1962). E: thickened septa are visible in which septal nectaries were located. Scale: 200 mkm

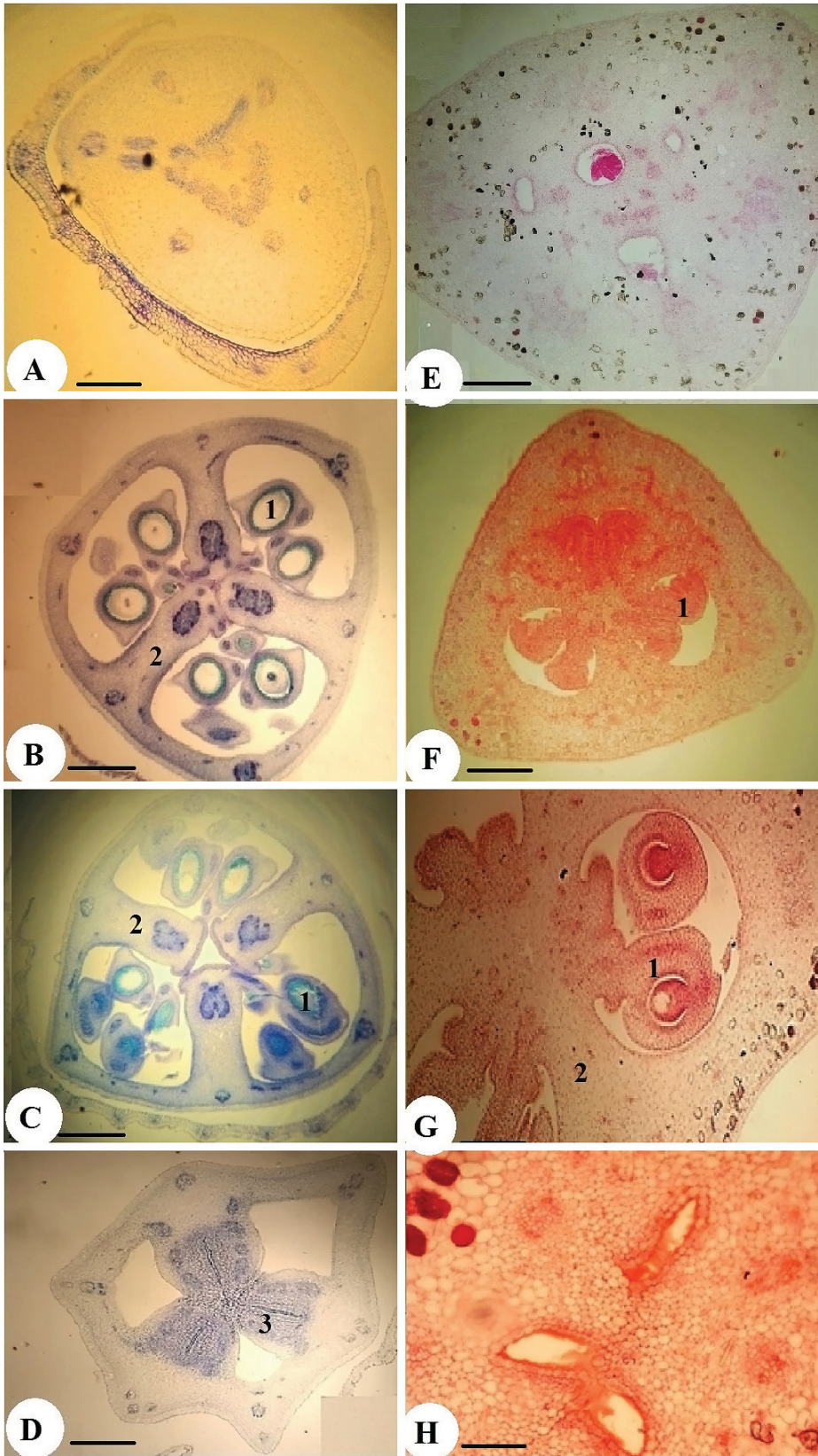


Рис. 2. Внутрішня структура зав'язі на поперечних перерізах через квітку *Gladiolus imbricatus* (A–D) та *Iris sibirica* (E–H) на рівні синасцидіатної зони (A, E), симплікатної (B, C, F, G) та гемісимплікатної зон (D, H) (постійні препарати). Масштабна лінійка: 50 мкм

1 – насінний зачаток (ovule),
2 – перегородка зав'язі (septa),
3 – септальний нектарник (septal nectary)

Fig. 2. Inner ovary structure in *Gladiolus imbricatus* (A–D) and *Iris sibirica* (E–H): cross-sectioned synascidiate zone (A, E), cross-sectioned symplicate zone (B, C, F, G), cross-sectioned hemisymplicate zone (D, H) (mounted specimens). Scale: 50 mkm

насінних зачатків в обох видів формуються з парних вентральних пучків плодолистків, які утворюються в центральній колонці зав'язі з решток провідного циліндру квіткового апексу. Від дорзальних жилок відходять дуже дрібні відгалуження в стінку зав'язі, які поступово закінчуються або входять по перегородках зав'язі до плацент і зливаються з вентральними пучками. В *G. imbricatus* вентральні пучки також утворюють рясні відгалуження, які забезпечують живлення септальних нектарників.

Провідну систему зав'язі в родині *Iridaceae* вивчав засновник васкулярно-анатомічного методу Van Tieghem (1871) на прикладі *Crocus vernus* та *Iris lutescens* (в оригінальній роботі наводиться як *Iris chamaeiris*). У цих видів виявлено принципово подібний характер будови провідної системи, зокрема, розгалуження дорзальної жилки на три радіально розміщені пучки, септальної жилки – на три латерально розміщені пучки, а також встановлено формування дрібних відгалужень від дорзальних жилок плодолистків до насінних зачатків (Van Tieghem, 1871). Наявність провідних пучків у перегородках зав'язі, які входять до плацент, зазначав також Родіоненко (Rodionenko, 1961) у видів роду *Iris*.

Досліджені нами рослини видів *G. imbricatus* та *I. sibirica* характеризуються спільним характером будови провідної системи квітки, який в загальних рисах характеризує всю родину *Iridaceae*. Особливістю досліджених видів є формування дорзальної жилки п'ятьма, а не трьома провідними пучками (замість двох внутрішніх пучків є дві пари зближених пучків).

Розкривання плоду

Розкривання плоду починається через 30–40 днів від початку плодоношення в *G. imbricatus* та через 40–60 днів – у *I. sibirica*. Дорзальні щілини починають формуватися зверху коробочки (у рослин *I. sibirica* в популяції з Миколаївського р-ну – в середній частині зав'язі). В процесі збільшення довжини дорзальної щілини стулки розходяться назовні, а перегородки зав'язі, які залишаються прикріпленими до стулок, від'єднуються одна від одної вздовж вентральних швів плодолистків, наявних у симплікатній і гемісимплікатній зонах (рис. 2). У синасцидіатній зоні гінецею, яка займає базальну ділянку зав'язі, перегородки не від'єднуються від центральної колонки й залишаються об'єднаними (рис. 2, А, Е). Період розкривання плоду (від початку утворення

дорзальних щілин до досягнення їхньої максимальної довжини) триває близько 5 діб у *G. imbricatus* і близько 10 діб – у *I. sibirica*.

Розкривання плоду вздовж дорзальної жилки в *G. imbricatus* є довершеним (до основи зав'язі) (рис. 1, Е). Під час розходження стулок плоду й розділення вентральних швів, насінини відриваються від центральної колонки та піддаються дії вітру як агенту дисемінації, або опадають.

Розкривання плоду вздовж дорзальної жилки у рослин *I. sibirica* в популяції Дрогобицького р-на є недовершеним, часто не досягає половини довжини зав'язі, а в малонасінних плодах ледве сягає ¼ довжини плоду (рис. 1, F), що відмічали й інші дослідники (Chugaeva, 2006). Внаслідок розходження стулок насінини у верхній частині плоду відриваються від плацент і висипаються назовні. В нижній частині плоду насінини залишаються в гніздах зав'язі й висипаються з них лише при струшуванні. Часто насінини з нижньої половини коробочки залишаються в ній до полягання і загнивання генеративних пагонів.

У рослин *I. sibirica* з популяції Миколаївському р-на знайдені плоди з іншим способом розкривання. У них дорзальні щілини формуються в середній частині плоду, а в основі і на верхівці вони не з'являються. Стулки плоду не розходяться, а залишаються міцно з'єднаними з центральною колонкою, в результаті чого насінини експонуються з коробочки завдяки тільки одному типу щілин – дорзальному (рис. 1, G). Відмітимо, що в плодах рослин з цієї популяції міститься значно більше насінин, ніж у рослин з популяції Дрогобицького р-ну (близько 100, проти 70 насінин відповідно).

За Родіоненком (Rodionenko, 1961), у видів роду *Iris* відмічені обидва зазначені нами способи розкривання коробочки – стулчастий, який починається з верху коробочки і здійснюється за участю двох типів щілин (дорзальних і вентральних), і щілинний, що здійснюється тільки завдяки дорзальним щілинам у середній частині коробочки. Він пов'язує відмінності у способах розкривання коробочки в різних видів роду *Iris* з відсутністю центральної колонки вздовж усієї зав'язі (при стулчастому розкриванні) або з її наявністю (при щілинному розкриванні) (рис. 1, Н). Так, у деяких видів зі стулчастим розкриванням у центрі розкритого плоду між стулками може залишатися тонкий "стрижень" або колонка (*I. imbricata* Lindl., *I. hybrida* Retz., *I. aphylla* L. та у більшості видів секції *Iris*). У видів зі стулчастим розкриванням, до яких належать переважно види

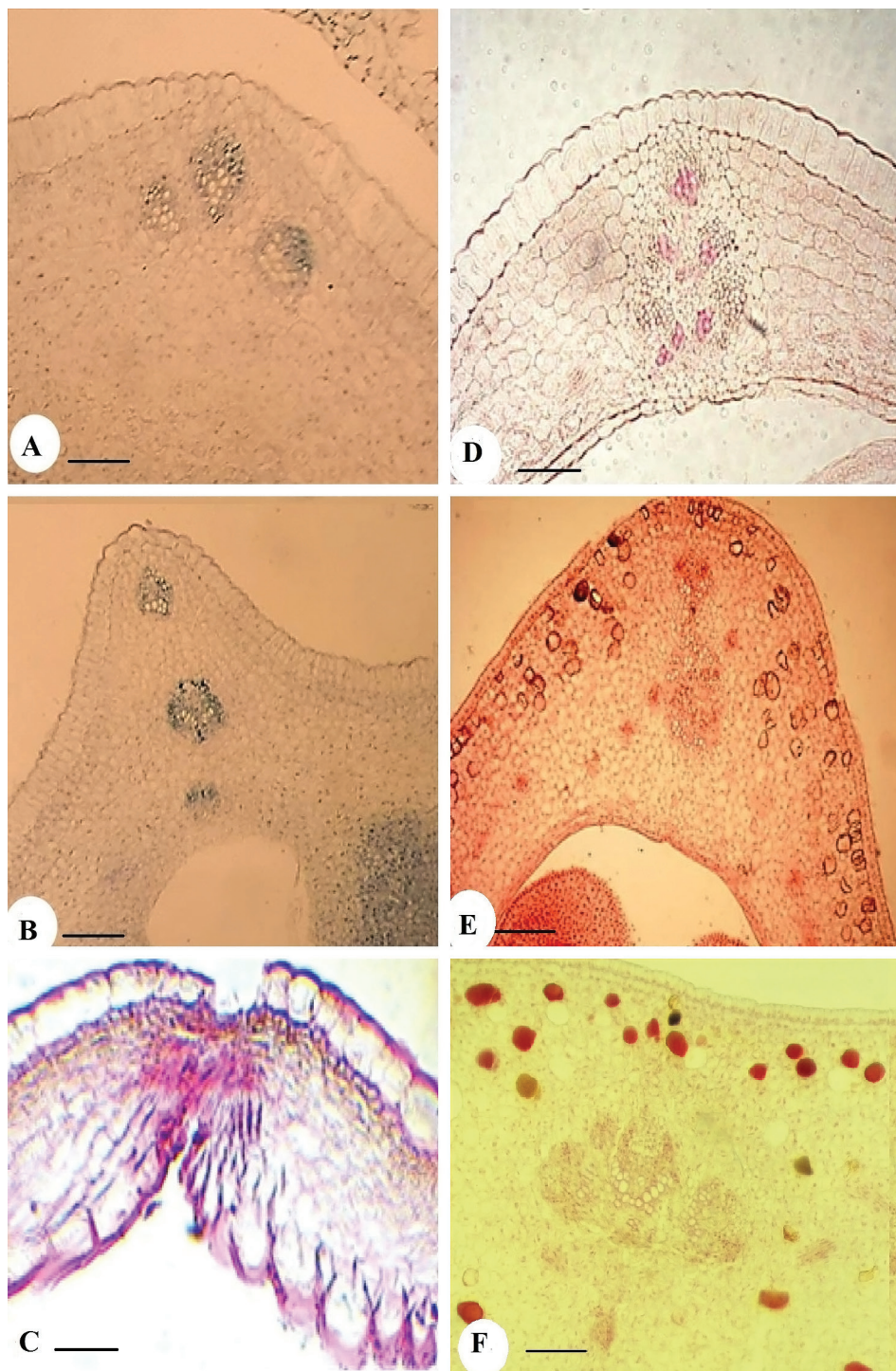


Рис. 3. Провідна система плоду *Gladiolus imbricatus* (A–C) та *Iris sibirica* (D–F). B, E: септальна жилка; A, D: дорзальна жилка. Оплодень у ділянці дорзальної жилки перед розкриванням плоду *Gladiolus imbricatus* (C) та *Iris sibirica* (F) (постійні препарати). Масштабна лінійка: 100 мкм

Fig. 3. Vascular system of the fruit in *Gladiolus imbricatus* (A–C) and *Iris sibirica* (D–F). B, E: septal vein; A, D: dorsal vein. Pericarpium structure near the dorsal vein before fruit dehiscence in *Gladiolus imbricatus* (C) and *Iris sibirica* (F) (mounted specimens). Scale: 100 mkm

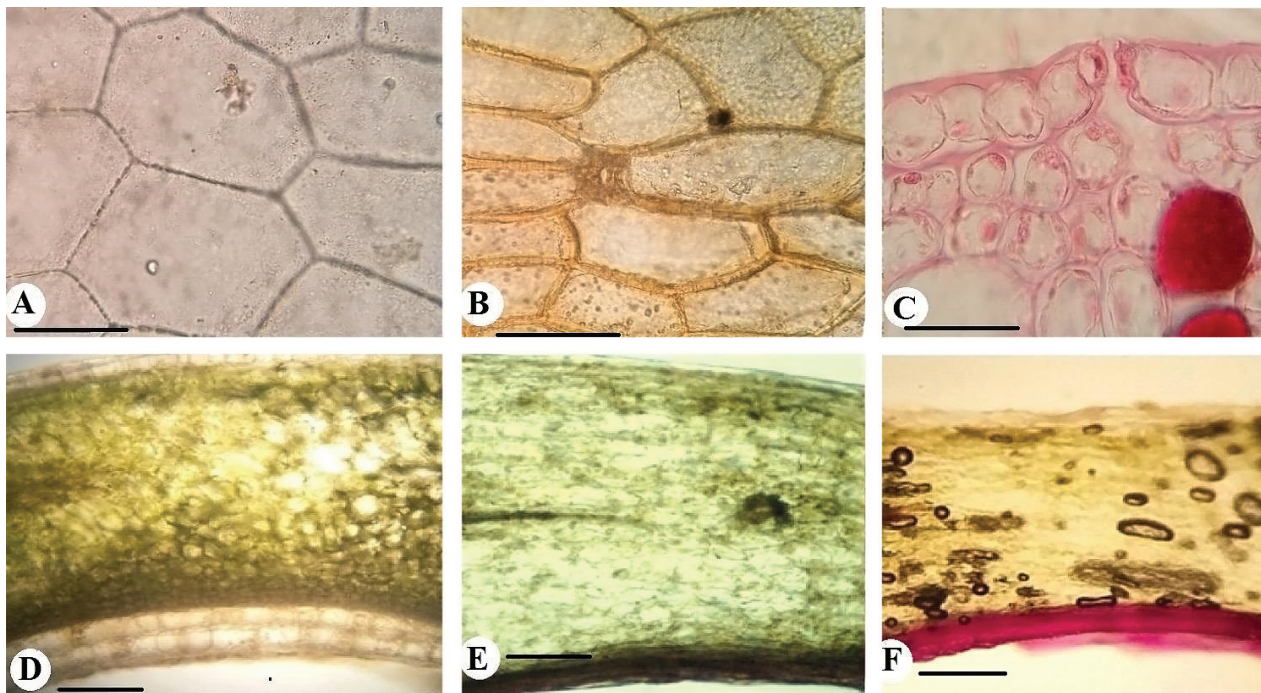


Рис. 4. Структура экзо- та ендокарпію в *Gladiolus imbricatus* (A) та *Iris sibirica* (B–F). A, B: парадермальні зрізи; C–F: поперечні зрізи; B, C: проди в екзокарпії, лігніфікація ендокарпію на стадії зеленого плоду (D), пожовтіння (E) та побуріння плоду (F) (реакція з флороглюцином). Масштабна лінійка: 50 мкм (A–C), 200 мкм (D–F)

Fig. 4. Exo- and endocarpium structure in *Gladiolus imbricatus* (A) and *Iris sibirica* (B–F). A, B: paradermal sections; C–F: transversal sections; B, C: stomium in the exocarpium, endocarpium lignification at the stage of green fruit (D), yellowish fruit (E), brown fruit (F) (phloroglucinol reaction). Scale: 50 mkm (A–C), 200 mkm (D–F)

з підроду *Limniris* (Tausch) Spach, секції *Xyridion* Tausch, у тому числі *I. sibirica* та *I. pseudacorus* L., колонка відсутня. Щілинне розкривання плодів, за Родіоненком (Rodionenko, 1961), характеризується ще більш вираженою диференціацією тканин колонки в центрі зав'язі і властиве видам з підсекції *Regelia* Schauer, *Pseudoregelia* Dykes, *Oncocyclus* Baker.

Наявність спеціалізованої тканини колонки в центрі плоду Родіоненко (Rodionenko, 1961) оцінив як еволюційно просунуту ознаку і поклав її в основу своєї системи підроду *Iris*. Водночас, він зауважив, що щілинне розкривання плоду (як більш еволюційно молоде) притаманне для видів, що ростуть у більш посушливих частинах ареалу роду та мають швидкий темп розвитку й росту плодів. Виявлення нами обох способів розкривання плодів у рослин одного виду ставить під сумнів доцільність використання цієї ознаки як таксономічно важливої і, в той же час, дозволяє оцінити *I. sibirica* як вид з варіабельним способом розкривання плодів залежно від умов оселища та кількості насінин.

Згідно з класифікацією способів розкривання синкарпних плодів за Каденом (Kaden, 1962), у

плодів *I. sibirica* ми підтверджуємо дорзальне (локуліцидне) (відповідає щілинному способу за Родіоненком) та дорзивентральне (стучасте за Родіоненком (Rodionenko, 1961)) розкривання плоду. Останнє полягає в розщепленні плодолистків уздовж дорзальної жилки та, додатково, розділенні країв плодолистків уздовж вентрального шва (рис 3, C, D). Цей спосіб був наведений для багатьох представників родин *Liliaceae* та *Iridaceae* як найпоширеніший (Kaden, 1965).

Гістогенез перикарпію

Розвиток структури перикарпію відбувається зі зміною його консистенції і кольору. Перикарпій в *G. imbricatus* на початку розвитку плоду зелений, трав'яний, згодом стає світло-бурым і сухим, у зрілому стані – темно-бурым. Товщина перикарпію на стадії зеленого плоду (період, коли плід має зелене забарвлення) близько 300 мкм, у зрілому плоді – 200 мкм. Екзокарпій одношаровий, утворений крупними клітинами, які на стадії цвітіння радіально видовжені й з дещо потовщеними тангентальними стінками (рис. 4). У процесі розвитку плоду клітини

екзокарпії збільшуються в тангентальному напрямку і стають на поперечному перерізі ізодіаметричними, шириною до 80 мкм, з опуклими зовнішніми стінками, які потовщуються до 10 мкм. Клітини зрілого екзокарпії в *G. imbricatus* мають неправильну багатокутну форму; продиhi в екзокарпії не виявлені (рис. 4, А).

Мезокарпій паренхімний, сформований 10–11 шарами клітин, під час цвітіння гомогенний, упродовж розвитку плоду ділиться на дві зони. Клітини зовнішньої зони мезокарпії, яка займає два–п'ять шарів клітин, містять хлоропласти. В процесі розвитку плоду вони дещо тангентально видовжуються, але залишаються дрібними (до 30 мкм завдовжки). Клітини внутрішньої зони мезокарпії безхлорофільні, при збільшенні в розмірах приймають неправильну форму й утворюють міжклітинники (рис. 5, А).

Ендокарпій одношаровий, його клітини на початку розвитку плоду дрібні, дещо сплюснені, з потовщеними тангентальними стінками (рис. 5, А). У процесі розвитку плоду клітини ендокарпії сильно видовжуються у тангентальному напрямку (до 50×100 – 200 мкм), їхні внутрішні стінки сильно потовщуються (до 20 мкм) і дерев'яніють, про що свідчить реакція з флороглюцином і соляною кислотою на тимчасових препаратах та реакція з сафраніном на постійних препаратах (рис. 5, А). Здерев'яніння ендокарпії проявляється вже на ранніх стадіях розвитку плоду (у зеленого плоду).

В ділянці дорзальної жилки клітини екзо- та ендокарпії помітно менші, ніж в інших частинах плоду, оболонки клітин ендокарпії менше лігніфіковані (рис. 3, С). Гістогенез перикарпії під час формування дорзальних щілин у *G. imbricatus* характеризується такими особливостями: стінка зеленого плоду в ділянці дорзальної жилки сильно звужується з формуванням добре помітної дорзальної борозенки. В останній шарі клітин екзо- та ендокарпії перериваються, а клітини мезокарпії сплюснюються. При формуванні щілини дорзальна жилка розділяється поздовжньо навпіл (рис. 3, С).

Перикарпій в *I. sibirica* на ранніх стадіях розвитку зелений, м'ясистий, згодом жовтий, в період розкривання плоду – темно-бурий, твердий і сухий (рис. 4, D, E, F). Товщина перикарпії на стадії зеленої коробочки близько 620 мкм (рис. 5, B), на стадії розкривання коробочки – до 300 мкм. Під час розкривання плоду *I. sibirica* борозенки вздовж дорзальної жилки у зеленому плоді непомітні,

структура оплодня не порушена (рис. 3, F). Борозенки з'являються тільки на стадії бурого здерев'янілого плоду й тільки у верхній його частині.

Екзокарпій одношаровий, на стадії цвітіння утворений радіально видовженими клітинами, які за розмірами не перевищують клітини мезокарпії, тангентальні стінки клітин дещо потовщені, зовнішні стінки плоскі (рис. 5, B). У процесі розвитку плоду клітини екзокарпії видовжуються вздовж осі плоду в тангентальному напрямку, так що на поперечному перерізі клітини стають ізодіаметричними, 30–50 мкм завширшки (рис. 5, B). Клітини екзокарпії набувають видовженої неправильно-багатокутної форми, антиклінальні клітинні оболонки потовщуються. В екзокарпії виявлені багаточисельні продиhi аномоцитного типу, оточені 4–7 основними клітинами. Замикаючі клітини продиhив дрібні, дещо піднесені над рівнем основних клітин екзокарпії (рис. 4, B, C).

Мезокарпій сформований 13–16 шарами клітин, під час цвітіння гомогенний, в зрілому стані нерізко диференційований на дві зони. Клітини чотирьох–п'яти зовнішніх шарів хлорофілоносні, розміщені щільно, дещо довші у тангентальному напрямку, за розмірами подібні до клітин екзокарпії. Клітини внутрішньої зони мезокарпії майже вдвічі крупніші, з міжклітинниками. В мезокарпії наявні численні ідіобласти з таніноподібним вмістом, який забарвлюється сафраніном у червоний колір (рис. 5, B).

Ендокарпій 1–3-тришаровий, на стадії цвітіння сформований зі сплюснених дрібних клітин, які поступово тангентально видовжуються до 60–100 мкм, а їхні внутрішні стінки дерев'яніють (рис. 5, B). Найбільш виражена диференціація ендокарпії спостерігається в медіанних ділянках гнізд зав'язі, в той час як ендокарпій, який прилягає до перегородок зав'язі, має меншу кількість шарів клітин, менші розміри та ступінь здерев'яніння оболонок. Протягом розвитку плоду в *I. sibirica* структура ендокарпії змінюється повільно. На стадії зеленого плоду клітини ендокарпії не здерев'янілі (рис. 4, D). На стадії жовтого плоду в реакції на здерев'яніння з флороглюцином клітини екзокарпії злегка темніють, що свідчить про початок здерев'яніння (рис. 4, E). На стадії бурого плоду клітини ендокарпії видовжуються й зафарбовуються в рожевий колір, що свідчить про слабе здерев'яніння цього шару (рис. 4, F). Максимальне здерев'яніння оболонок ендокарпії досягається лише у плоді перед його розкриванням.

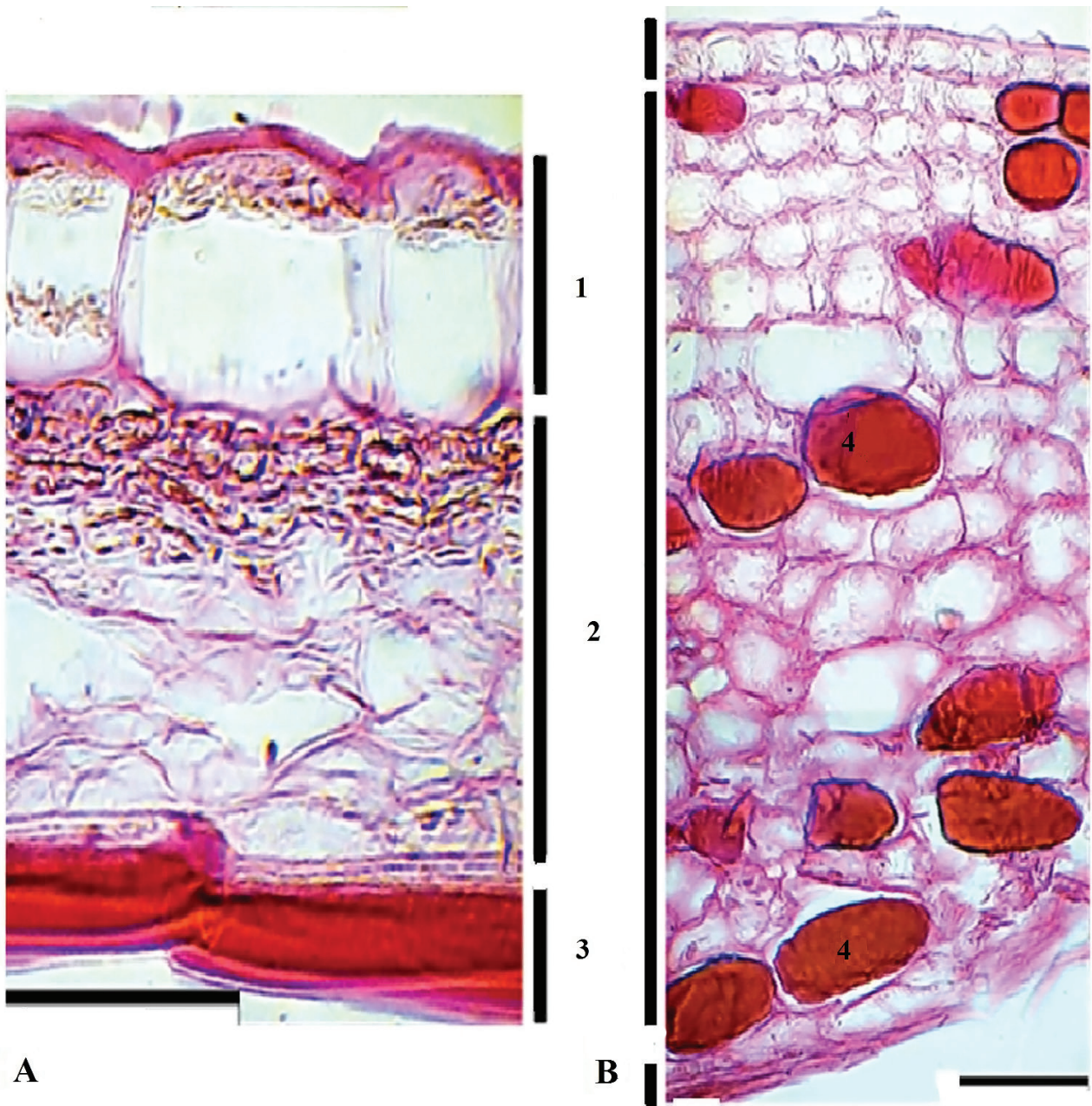


Рис. 5. Структура перикарпію. А: *Gladiolus imbricatus*; В: *Iris sibirica*. Масштабна лінійка: 100 мкм (А), 50 мкм (В)
 1 – екзокарпій (exocarpium), 2 – мезокарпій (mesocarpium), 3 – ендокарпій (endocarpium), 4 – ідіобласти (idioblasts) – постійні
 препарати, сафранін (mounted specimens, safranin)

Fig. 5. Pericarpium structure A: *Gladiolus imbricatus*; B: *Iris sibirica*. Scale: 100 mkm (A), 50 mkm (B)

Наявність ідіобластів-вмістилищ відмічали для видів роду *Iris* і раніше (Rodionenko, 1961). На думку Родіоненка, вони містять флобафени – продукти полімеризації й окислення дубильних речовин, які чинять протимікробну дію. Закономірною вважається наявність великого числа вмістилищ у видів, які рідко вражаються гниллю плодів, у тому числі, в *I. sibirica*.

Незважаючи на те, що досліджені види належать до різних підродів, у них виявлені подібні особливості розміщення механічних шарів у перикарпії. Згідно з гістогенетичним підходом у карпології (Bobrov et al., 2009), розміщення механічних шарів в екзо-, мезо- або ендокарпії є важливою характеристикою коробчастих плодів і критерієм їхньої класифікації на п'ять гістогенетичних типів. Оскільки в досліджених видів виявлено здерев'яніння лише клітинних оболонок клітин ендокарпю, ми стверджуємо, що для них характерна коробочка *Lilium*-типу (із здерев'янілим ендокарпієм).

Як і в досліджених нами видів, у багатьох представників *Liliopsida* виявляються спільні риси в структурі коробочок – здерев'янілий ендокарпій, дорзальні жилки наближені до здерев'янілого ендокарпю, V-подібні або розділені надвоє тяжем паренхіми, оболонки клітин ендокарпю чашоподібно потовщені (Roth, 1977; Rasmussen et al., 2006; Thadeo et al., 2015). В інших родинях порядку *Asparagales* – *Amaryllidaceae* J.St.-Hil. та *Hyacinthaceae* Batsch ex Borkh. спостерігається перехід від сухих коробочок до соковитих. Вважається, що формуванню соковитого оплодня сприяють вологі й лісові оселища (Rasmussen et al., 2006).

Ми спостерігаємо виражені ксероморфні риси в структурі оплодня *G. imbricatus* (потовщені зовнішні стінки клітин екзокарпю, виражена диференціація мезокарпю та сильно виражена лігніфікація ендокарпю), і, менш ксероморфні риси в оплодні *I. sibirica*. Отже, виявлений в досліджених видів різний ступінь ксероморфних рис в структурі оплодня може бути пов'язана з типом їхніх оселищ. Існування виду в більш вологих оселищах може спричинити зміну типу плоду в бік послаблення ксероморфних рис і появу більш соковитого оплодня. В крайньому вираженні ця тенденція може пояснити появу нерозкривних соковитих плодів із коробчастих у різних таксонах однодольних рослин.

Гістогенез насінної шкiрки

Насінний зачаток у *G. imbricatus* та *I. sibirica* анатропний, красинуцелятний, бітегмальний.

Зовнішній інтегумент багат шаровий, внутрішній інтегумент – двошаровий. Насінина на час висипання з коробочки містить паличкоподібний зародок, який займає до $\frac{1}{3}$ насінини, та твердий ендосперм. Клітини ендосперму сильно радіально витягнуті, живі, з тонкими стінками. Спермодерма формується за участі двох інтегументів.

У *G. imbricatus* зовнішній інтегумент на стадії бутону потовщується вздовж рафе та антирафе, формуючи оперізуюче крило (рис. 6, А). Клітини екзотести на стадії цвітіння мають плоскі зовнішні стінки, у сформованій насінині в обрисах багатокутні, їхні зовнішні стінки опуклі, потовщені та вкриті кутикулою. Мезотеста на тілі насінини налічує від трьох до 10–15 шарів клітин у ділянці крила. Її клітини паренхімної форми, розміщені нещільно, особливо в ділянці крила (рис. 6, В). Оболонки клітин мезотести не потовщуються. Ендотеста на стадії цвітіння складається з невеликих клітин зі щільним вмістом (рис. 6, С), у сформованій насінині її клітини збільшуються за розміром, їхні оболонки потовщуються в лігніфікуються (рис. 7, А). Клітини внутрішнього інтегументу в *G. imbricatus* на стадії цвітіння ізодіаметричні, з великими ядрами і щільною цитоплазмою (рис. 6, А), у процесі розвитку насінини вони сплющуються і руйнуються (рис. 6, В, С; 7, А). Отже для *G. imbricatus* характерний ендотестальний тип насінини (механічний шар формується з внутрішньої епідерми зовнішнього інтегументу, а внутрішній інтегумент втрачає клітинну структуру).

В *I. sibirica* зовнішній інтегумент у спермодермі багат шаровий, а внутрішній – двошаровий (рис. 6, D). Екзотеста складається зі сплосчених клітин з потовщеними клітинними стінками, які зафарбовуються сафраніном у червоний колір вже на стадії цвітіння (рис. 6, Е; 7, В). Мезотеста гомогенна, складається з 10–22 шарів паренхімних клітин, розміри яких зменшуються з зовні до середини. Найбільш потовщена мезотеста в ділянці мікропіле і в халазі (рис. 6, D). "Ліпоїдний шар" у вигляді забарвлених клітин у внутрішній частині мезотести, виявлений у багатьох видів роду *Iris* (Nemirovich-Danchenko, 1985), відсутній.

Ендотеста дрібноклітинна, нездерев'яніла (рис. 7, В). Внутрішній інтегумент в *I. sibirica* на стадії цвітіння сформований дрібними, дещо сплосченими клітинами (рис. 6, А). У ділянці мікропіле внутрішній інтегумент потовщений. У зрілій насінині зберігається клітинна структура внутрішнього інтегументу (рис. 7, В). Таким чином, для *I. sibirica* характерний

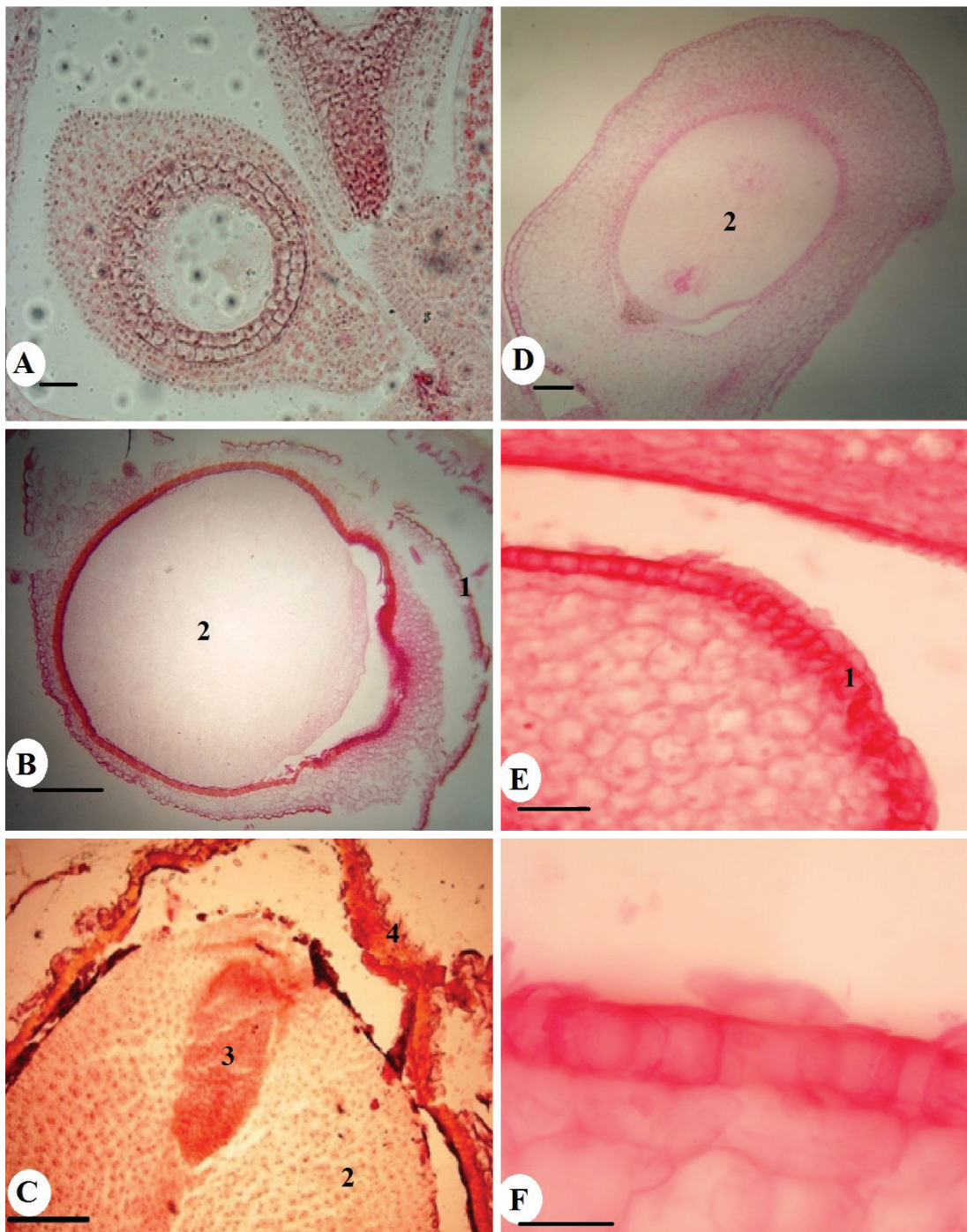


Рис. 6. Розвиток насінини *Gladiolus imbricatus* (A–C) та *Iris sibirica* (D–F). A, D: переріз через молоді насінини; B: переріз через зрілу насінини; C: фрагмент зрілої насінини з зародком; E: фрагмент насінної шкірки в ділянці халази (зверху помітний здрев'янілий ендокарпій); F: фрагмент насінної шкірки в ділянці антирафе. Масштабна лінійка: 200 мкм (A, D), 100 мкм (B, E), 50 мкм (C, F).

1 – екзотеста (exotesta), 2 – ендосперм (endosperm), 3 – зародок (embryo), 4 – насінна шкірка (seed coat)

Fig. 6. Seed development in *Gladiolus imbricatus* (A–C) and *Iris sibirica* (D–F). A, D: sectioned young seed; B: sectioned ripe seed; C: fragment of seed with embryo; E: fragment of seed coat in chalaza (lignified endocarpium visible above); F: fragment of seed coat in antiraphe. Scale: 200 mkm (A, D), 100 mkm (B, E), 50 mkm (C, F)

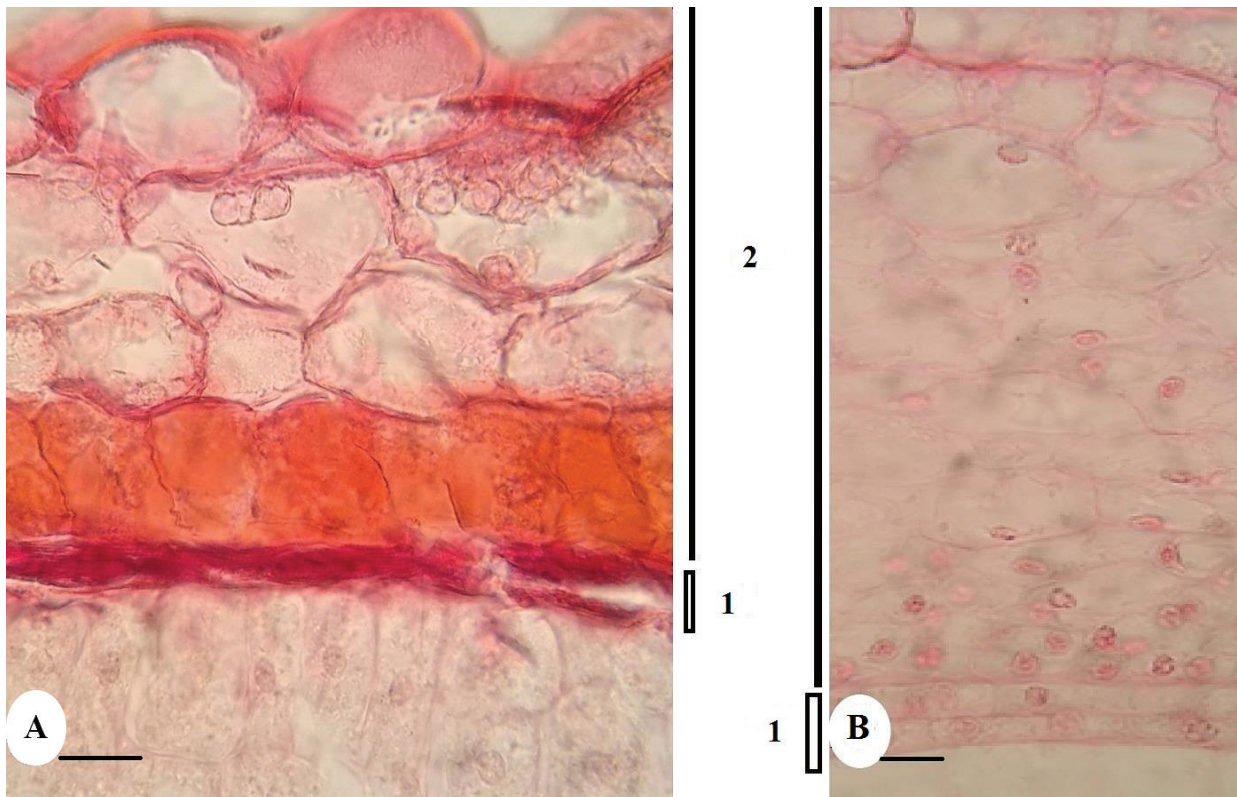


Рис. 7. Структура насінної шкірки *Gladiolus imbricatus* (A) та *Iris sibirica* (B). Масштабна лінійка 50 мкм.

1 – тегмен (tegmen), 2 – теста (testa)

Fig. 7. Seed coat structure in *Gladiolus imbricatus* (A) and *Iris sibirica* (B). Scale: 50 mkm.

екзотестальний тип насінини (механічний шар формується з зовнішньої епідерми зовнішнього інтегументу).

Ультраструктуру поверхні насінини у видів родів *Gladiolus* флори України та *Iris* детально вивчено раніше (Aleksieva et al., 2011, 2016; Futorna, Zhygalova, 2014; Zhygalova et al., 2014; Zhygalova, Futorna, 2015). Так, у *G. imbricatus* виявлені різні типи рельєфу поверхні насінин – від горбкуватого, зморшкуватого до ямчастого (Futorna, 2013). У групі "безбородих" видів роду *Iris*, до якої належить *I. sibirica*, виявлено велику різноманітність структури насінної шкірки, що пов'язують з екологічною гетерогенністю видів цієї групи, вважаючи трансформацію екзотести і редукцію мезотести основними тенденціями еволюції структури насінної шкірки в межах роду (Kravtsova, Zhinkina, 2008). Було показано, що насінна шкірка може механічно утримувати проростання насінин у *Iris lortetii* Barbey ex Boiss. та *I. atropurpurea* Baker, у тому числі завдяки токсичним речовинам (Blumenthal et al., 1986). Наші результати

підтверджують літературні дані щодо загальної морфології насінин досліджених видів, а також доповнюють їх анатомічними даними і дозволяють оцінити структуру спермодерми *I. sibirica* як слабкоспеціалізовану, порівняно з іншими видами роду *Iris*.

Висновки

У результаті наших досліджень вперше встановлено особливості морфогенезу зав'язі та її провідної системи, виявлено два способи розкривання плоду в *I. sibirica*, встановлено структуру перикарпію і спермодерми в *G. imbricatus* та *I. sibirica*. За нашими даними, для обох досліджених видів характерна коробочка *Lilium*-типу зі здерев'янілим ендокарпієм та з дорзовентральним розкриванням (в *I. sibirica* також з дорзальним розкриванням). Для *G. imbricatus* характерний ендотестальний тип насінини, а для *I. sibirica* – екзотестальний.

У роботі ми підтверджуємо високий рівень адаптованості плодів і насинин у *G. imbricatus* на рівні анатомічної структури та гістогенезу перикарпію та спермодерми. Нами виявлено виразне гістологічне зонування перикарпію, рання лігніфікація ендокарпію та раннє й швидке формування дорзальних щілин у перикарпії. Високо спеціалізованими ознаками спермодерми *G. imbricatus* є формування крила зовнішнім інтегументом, малошарова мезотеста та руйнування клітинної структури внутрішнього інтегументу. Отримані факти щодо особливостей анато-морфологічної будови й морфогенезу оплодня й насінної шкірки *G. imbricatus* та *I. sibirica* розширюють наші уявлення про важливу структурну складову репродуктивних процесів у досліджених видів, чисельність популяцій яких скорочується в антропогенно зміненому середовищі.

Подяки

Автори висловлюють подяки Андрію Ковальчуку (Гельсінкі, Фінляндія) та Thierry Deroin (Paris, France) за надану літературу.

Список посилань

- Alekseeva N.B., Boltenev E.V., Mironova L.N. 2011. *Botanicheskiy Zhurnal*, 96(7): 851–857. [Алексеева Н.Б., Болтенков Е.В., Миронова Л.Н. 2011. Некоторые особенности морфологии семян дальневосточных видов рода *Iris* (*Iridaceae*). *Ботанический журнал*, 96(7): 851–857].
- Angiosperm Phylogeny Group. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181(1): 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- Barykina R.P., Veselova T.D., Devyatov A.H., Dzhalilova Kh.Kh., Ylyna H.M., Chubatova N.V. 2004. *Spravochnik po botanicheskoy mikrotekhnike. (Handbook of the botanical microtechniques)*. Moscow: Moscow University Press, 287 pp. [Барыкина Р. П., Веселова Т.Д., Девятов А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. 2004. *Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы*. Москва: Изд-во Моск. ун-та, 287 с.].
- Blumenthal A., Lerner H.R., Werker E., Pojakoff-Mayber A. 1986. Germination preventing mechanisms in *Iris* seeds. *Annals of Botany*, 58: 551–561. <https://doi.org/10.1093/annbot/58.4.551>
- Bobrov A.V., Melikian A.P., Romanov M.S. 2009. *Morfogenez plodov Magnoliophyta (Morphogenesis of fruits of Magnoliophyta)*. Moscow: Librokom, 400 pp.

- [Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. 2009. *Морфогенез плодов Magnoliophyta*. Москва: Librokom, 400 с].
- Bobrov A.V., Romanov M.S., Melikian A.P. 2011. *Byulleten Moskovskogo obshchestvava uspytateley pryrody. Otdeleniye byolohiyi*, 116(6): 40–47. [Бобров А.В., Романов М.С., Меликян А.П. 2011. Опыт реконструкции морфогенеза плодов в семействе *Arecaceae*. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии*, 116(6): 40–47].
- Chervona knyha Ukrainy. Roslynni 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.].
- Chugaeva V.N. 2006. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya "Biologiya i ekologiya"*, 2: 138–143. [Чугаева В.Н. 2006. Особенности репродуктивной биологии представителей рода *Iris* L. *Вестник Тверского государственного университета. Серия "Биология и экология"*, 2: 138–143].
- Clausing G., Meyer K., Renner S. 2000. Correlations among fruit traits and evolution of different fruits within *Melastomataceae*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 133: 303–326. <https://doi.org/10.1006/bojl.1999.0340>
- Fagundes N.F., Mariath J.E.A. 2010. Morphoanatomy and ontogeny of fruit in *Bromeliaceae* species. *Acta Botanica Brasiliica*, 24(3): 765–779. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062010000300020>
- Futorna O., Zhygalova S. 2014. *Chornomorski Botanical Zhurnal*, 10(1): 15–25. [Футорна О., Жигалова С. 2014. Ультраструктура поверхні насинин видів роду *Gladiolus* L. (*Iridaceae* Juss). *Чорноморський ботанічний журнал*, 10(14): 15–25]. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/14.101/2>
- Goldblatt P., Manning J.C., Rudall P. 1998. *Iridaceae*. In: *The families and genera of vascular plants. III. Flowering plants: Monocotyledons: Liliaceae (except Orchidaceae)*. Eds K. Kubitzki, P. Goldblatt, T.J. Davies, J.C. Manning, M. van der Bank, and V. Savolainen. Berlin: Springer, pp. 295–333.
- Juan R., Pastor J., Fernandez I. 2000. SEM and light microscope observations on fruit and seeds in *Scrophulariaceae* from Southwest Spain and their systematic significance. *Annals of Botany*, 86: 323–338. <https://doi.org/10.1006/anbo.2000.1188>
- Kahalo O.O., Kuzyarin O.T. *Gladiolus imbricatus*. In: *Chervona knyha Ukrainy. Roslynni svit (Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom)*. Ed. Ya.P. Didukh, Kyiv: Globalkonsalting, 2009, pp. 124. [Карало О.О., Кузярін О.Т. *Gladiolus imbricatus*. В кн.: *Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух, Київ: Глобалконсалтинг, 2009, с. 124].
- Kaden N.N. 1962. *Botanicheskiy Zhurnal*, 47(4): 495–505. [Каден Н.Н. 1962. Типы продольного вскрывания плодов. *Ботанический журнал*, 47(4): 495–505].

- Kaden N.N. 1965. *Botanicheskiy Zhurnal*, 50(6): 775–787. [Каден Н.Н. 1965. Типы плодов растений средней полосы европейской части СССР. *Ботанический журнал*, 50(6): 775–787].
- Kravtsova T.I., Zhinkina N.A. 2008. *Botanical Journal*, 11(93): 1737–1749. [Кравцова Т.И., Жинкина Н.А. 2008. Строение семенной кожуры у представителей рода *Iris* (Iridaceae). *Ботанический журнал*, 93(11): 1737–1749].
- Leinfellner W. 1950. Der Bauplan des synkarpn Gynözeums. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 97: 403–436.
- Meerow A.W. 2002. The New Phylogeny of the Lilioid Monocotyledons. In: *Acta Horticulturae (Program VIII International Symposium on Flowerbulbs)*. Eds. G. Littlejohn et al., 570: 31–45.
- Melnyk V.I., Baranskiy O.R., Honcharenko V.I., Kuzyarin O.T., Podorozhnyi D.S. 2009. *Iris sibirica*. In: *Chervona knyha Ukrainy. Roslynni svit (Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom)*. Ed. Ya.P. Didukh, Kyiv: Globalkonsalting, pp. 132. [Мельник В.И., Баранський О.Р., Гончаренко В.И., Кузярін О.Т., Подорожний Д.С. 2009. *Iris sibirica*. В кн.: *Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух, Київ: Глобалконсалтинг, 2009, с. 132].
- Mosyakin S.L., Buyun L.I. 2013. In: *Fundamentalni ta prykladni aspekty suchasnoi orkhidologii*. Kyiv: Knyhonosha, pp. 116–126. [Мосякін С.Л., Буюн Л.І. 2013. Проблема *Asparges* sensu APG: сучасні погляди на макросистематику ключової групи однодольних. В кн.: *Фундаментальні та прикладні аспекти сучасної орхідології*. Київ: Книгоноша, с. 116–126].
- 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>
- Nemirovich-Danchenko E.N. 1985. *Iridaceae*. In: *Sravnitel'naya anatomyya semyan. Odnodolnye*, vol. 1. Ed. A. Takhtajan. St. Petersburg: Mir i semiya, pp. 108–113. [Немирович-Данченко Е.Н. 1985. *Iridaceae*. В кн.: *Сравнительная анатомия семян. Однодольные*, т. 1. Под ред. А.Л. Тахтаджяна. СПб.: Мир и семья, с. 108–113].
- Pabon-Mora N., Litt A. 2011. Comparative anatomical and developmental analysis of dry and fleshy fruits of *Solanaceae*. *American Journal of Botany*, 98(9): 1415–1436. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100097>
- Rodionenko G.I. 1961. *Rod iris – Iris L. Voprosy morfologii, biologii, evolyutsii i sistematiki*. Moscow: Izd-vo AN SSSR, 216 pp. [Родионенко Г.И. 1961. *Род ирис – Iris L. Вопросы морфологии, биологии, эволюции и систематики*. Москва: Изд-во АН СССР, 216 с.]
- Roth I. 1977. Fruits of *Angiosperms*. In: *Encyclopedia of Plant Anatomy*, Bd. 10, Teil 1. Eds W. Zimmermann, S. Carlquist, P. Ozenda, H.D. Wulff. Berlin: G. Borntraeger, pp. 1–675.
- Savinov I.A., Trusov N.A., Solomonova E.V., Nozdrina T.D. 2015. *Turczaninowia*, 18(1): 60–66. [Савинов И.А., Трусов Н.А., Соломонова Е.В., Ноздрина Т.Д. 2015. Структура, морфогенез и эволюционные преобразования плодов с крыловидными выростами у представителей семейства *Celastraceae* R.Br. *Turczaninowia*, 18(1): 60–66].
- Seniv M.M., Tasyenkevich L.O. 2017. *Ukrainian Botanical Journal*, 74(6): 574–577. [Сенів М.М., Тасенкевич Л.О. 2017. Нові локалітети *Iris sibirica* (Iridaceae) у Львівській області. *Український ботанічний журнал*, 74(6): 574–577]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj74.06.574>
- Skrypets Kh.I., Odintsova A.V. 2015. *Scientific Herald of Chernivtsy University. Biology (Biological Systems)*, 7(1): 93–96. [Скрипець Х.І., Одінцева А.В. 2015. Морфологічна будова плоду і насінини в *Iris sibirica* L. та *Gladiolus imbricatus* L. у зв'язку із способами дисемінації, *Біологічні системи*, 7(1): 93–96.]
- Spjut R.W. 1994. A systematic treatment of fruit types. *Memoirs of The New York Botanical Garden*, 70: 1–182.
- Takhtajan A. 2009. *Flowering Plants*, 2 ed. Berlin: Springer Science+Business Media B.V., 871 pp.
- Van Tieghem M. Ph. 1871. Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur, *Mémoires Pré. Divers Savants Académie Sciences Institute Imperial France, Série Botanique*, 2(21): 1–261.
- Zhygalova S.L., Futorna O.A. 2013. *Modern Phytomorphology*, 3: 273–280. [Жигалова С.Л., Фурорна О.А. 2013. Особливості мікроморфологічної будови *Gladiolus imbricatus* L. (Iridaceae Juss.). *Modern Phytomorphology*, 3: 273–280].
- Zhygalova S., Futorna O., Levanets A. 2014. Micromorphological study (ultrastructure of lamina surface, seeds, ultrasculpture of pollen grains) of *Gladiolus* L. species (Iridaceae Juss.) of Ukrainian flora. *Environmental and Socio-economic Studies*, 2(4): 21–27.
- Zhygalova S., Futorna O. 2015. *Introduktsiia ta zberezhennia roslynnoho riznomanittia*, 1(33): 40–43. [Жигалова С., Фурорна О. 2015. Порівняльно-мікроморфологічна характеристика *Iris pineticola* Klokov та *Iris arenaria* Waldst. et Kit. (Iridaceae Juss.). *Інтродукція та збереження рослинного різноманіття*, 1(33): 40–43].
- Zhygalova S., Futorna O. 2016. *Modern Phytomorphology*, 9: 97–105. [Жигалова С., Фурорна О. 2016. Ультраструктура поверхні насінин видів підроду *Xyridion* (Tausch) Spach роду *Iris* L. (Iridaceae) флори України. *Modern Phytomorphology*, 9: 97–105].

Рекомендує до друку М.М. Федорончук



Мікротрубочки цитоскелету у формуванні індукованої аеренхіми адвентивних коренів *Zea mays* (*Poaceae*)

Галина В. ШЕВЧЕНКО

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

Shevchenko G.V. 2020. **Involvement of cytoskeleton microtubules in the formation of induced aerenchyma in adventitious roots of *Zea mays* (*Poaceae*).** *Ukrainian Botanical Journal*, 77(3): 225–231.

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

Abstract. Plants of *Zea mays* were grown for 12 days in sulfur-deficient medium according to a standard technique applied specifically for formation of aerenchyma cavities in the adventitious roots. At the level of meristem and root elongation zone, cortical microtubules involved in formation of trophic-type lysigenous aerenchyma were examined. For the first time, organization of tubulin microtubules in cells lining the cavities of aerenchyma was investigated. In addition, we determined the stages of programmed cell death in which microtubules are destroyed, and also compared those with published data on programmed cell death due to deprivation of sulfur, phosphorus, potassium, nitrogen, and oxygen in the nutrient medium. Cortical and endoplasmic microtubules, which constitute the main components of the plant cytoskeleton, were studied. Comparison of stepwise destruction of cortical and endoplasmic microtubules with the stages of programmed cell death revealed that endoplasmic microtubules undergo disorganization later in time than cortical ones. It is suggested that disorganization of cortical microtubules occurs at the first stages of the programmed cell death process and results in destruction of rigid cell wall, which, in turn, contributes to disruption of cytoplasmic membrane. The latter causes invaginations of the cytoplasmic membrane, which is considered to be a hallmark of early stages of cell death. It is noted that intact organization of endoplasmic microtubules persists until the final stages of cell destruction and elimination.

Keywords: aerenchyma, microtubules, programmed cell death, sulfur deficiency

Submitted 24 December 2019. Published 30 June 2020

Шевченко Г.В. 2020. **Мікротрубочки цитоскелету у формуванні індукованої аеренхіми адвентивних коренів *Zea mays* (*Poaceae*).** *Український ботанічний журнал*, 77(3): 225–231.

Реферат. Рослини *Zea mays* вирощували впродовж 12 днів у середовищі із дефіцитом сірки за стандартною методикою, застосування якої викликає формування порожнин аеренхіми в адвентивних коренях. На рівні меристеми і зони розтягування коренів досліджували клітини кори, які беруть участь у формуванні лізигенної аеренхіми трофічного типу. Вперше дослідили організацію тубулінових мікротрубочок цитоскелету в клітинах, які облямовують порожнини аеренхіми. Визначали етапи загибелі клітин, упродовж яких відбувається руйнування мікротрубочок, та співвідносили їх із літературними описами розвитку процесів програмованої клітинної загибелі через нестачу сірки, фосфору, калію, азоту та кисню в поживному середовищі. Досліджували кортикальні та ендоплазматичні мікротрубочки, які є головними складовими каркасу цитоскелету клітин рослин. Порівняння ступеня руйнування кортикальних і ендоплазматичних мікротрубочок з етапами послідовного розвитку програмованої загибелі клітин показали, що ендоплазматичні мікротрубочки зазнають дезорганізації пізніше, ніж кортикальні. Руйнування кортикальних мікротрубочок відбувається на первинних етапах розвитку програмованої загибелі клітин та призводить до руйнування жорсткого каркасу клітини, що сприяє порушенню організації цитоплазматичної мембрани. Останнє призводить до появи мембранних інвагінацій, які розглядають як маркер ранніх етапів загибелі клітин. Відмічено, що ендоплазматичні мікротрубочки зберігаються в нативному стані до кінцевих етапів загибелі та їхнє руйнування відбувається разом із рештками клітинних органел.

Ключові слова: аеренхіма, дефіцит сірки, мікротрубочки цитоскелету, програмована клітинна загибель

Вступ

Сірка є важливим мікроелементом живлення рослин. Нестача сірки в ґрунті стримує ріст рослин та інгібує асиміляцію енергії в клітинах, що становить проблему для сільського господарства, оскільки спричинює зниження якості та кількості врожаю. У відповідь на дефіцит сірки у рослин розвинулися механізми, які дозволяють адаптуватися до низького рівня цього елемента (Hawkesford, 2005). У *Zea mays* L. (Poaceae, підродина Panicoideae, триба Andropogoneae, підтриба Tripsacinae: див. Soreng et al., 2017) адаптація, яка націлена на збільшення споживання сірки, полягає в модифікації архітектури коренів, що призводить до максимального поглинання сірки. При цій модифікації відбувається, зокрема, збільшення довжини та маси кореня, розвиток адвентивних коренів. Установлено, що нестача сірки в коренях багатьох видів рослин призводить до розвитку аеренхіми (АР) – компонента газопровідної тканини (Drew et al., 2000; Bouranis et al., 2003; Fan et al., 2003; Visser, Voeselek, 2004; Postma, Lynch, 2011). Виявлено, що при дефіциті сірки у поживному середовищі в адвентивних коренях найнижчого вузла (crown roots) рослин *Z. mays* утворюється так звана трофічна аеренхіма (АР). Її основна відмінність від гіпоксичної АР полягає у тому, що вона не формує континууму від пагона до кореня (Bouranis et al., 2006).

Доведено, що аеренхіма за умов дефіциту сірки утворюється шляхом програмованої клітинної загибелі (ПКЗ). З розвитком ПКЗ клітини зазнають біохімічних перетворень, спрямованих на їхнє руйнування та елімінацію, а сам процес включає багато взаємопов'язаних етапів (van Doorn, 2011). Одним із етапів цього процесу є структурні перебудови тубулінових мікротрубочок (МТ), філаментних структур цитоскелету, які у нормі забезпечують поділ та формотворчу функцію клітин. Доведена певна роль МТ у прогресі лізигенної аеренхіми повітряно-водних рослин *Sium latifolium* L. (Apiaceae) та *Alisma plantago-aquatica* L. (Alismataceae) (Shevchenko, Kordyum, 2012; Kordyum et al., 2019).

Представлена тут робота присвячена дослідженню організації кортикальних (кМТ) та ендоплазматичних (еМТ) мікротрубочок клітин кори адвентивних коренів *Z. mays*, у яких за допомогою штучного дефіциту сірки в середовищі індукували утворення трофічної аеренхіми. Мета дослідження полягала у виявленні перебудов та визначенні участі МТ в етапах програмованої загибелі клітин.

Матеріал та методи

У роботі використовували модифіковану методику Bouranis et al. (2006, 2007) для вирощування рослин *Z. mays* у водному середовищі, яке характеризується нестачею сірки (S). Застосування вказаної методики призводить до утворення аеренхіми у коренях наземних рослин. Попередньо зернівки кукурудзи пророщували протягом 3 днів на змоченому водою фільтрувальному папері в темряві при 26 °C, вологості 40% до появи 1 см коренів. Потім проростки залишали на 1 добу в 1/10 повного розчину солей, 1 добу – в 1/2 повного розчину солей і 3 доби – в повному розчині солей: 7 мМ KNO₃, 1 мМ KH₂PO₄, 2,15 мМ Mg(NO₃)₂, 0,1 мМ NaCl, 2,5 мМ MgSO₄, 0,074 мМ EDTA FeNa, 5 мМ Ca(NO₃)₂, 0,95 мМ Zn ацетат, 25,1 мкМ H₃BO₃, 0,5 мкМ Cu(NO₃)₂, 0,081 мкМ (NH₄)₆Mo₇O₂₄ за фотоперіоду 16 год. Після появи третього листка частину рослин продовжували тримати в повному розчині солей, а частину залишали в розчині, позбавленому SO₄²⁻ впродовж наступних 12 діб при постійній аерації водного середовища.

Для анатомічних досліджень адвентивні корені кукурудзи 1 см завд. промивали у фосфатному буфері (рН 6,9), фіксували 1 год у 3,7%-му формальдегіді і монтували в спирторозчинний віск згідно до стандартної цитологічної процедури (Baluška, Hasenstein, 1997). Поздовжні мікротомні зрізи 10 μм завтов. розміщували на предметному склі та проводили по низхідним концентраціям спиртів (97%, 70% та 50%) у фосфатному буфері. Мікротрубочки візуалізували за допомогою імуноцитохімії з первинними моноклональними антитілами до β-тубуліну (T-4026, Sigma) та вторинними антитілами, міченими флуоресцентною міткою флуоресциннізотіоціанатом (FITC) (F-9026, Sigma).

Пофарбовані зрізи монтували у середовище із суміші гліцерину (80%) і фосфатного буфера (20%). Спостереження проводили на конфокальному лазерному сканувальному мікроскопі LSM 5 PASCAL (Zeiss, Germany) зі стандартними фільтрами (BP 450-490, LP 520). Досліджували організацію кортикальних та ендоплазматичних мікротрубочок у клітинах кори, прилеглих до аеренхімних порожнин у меристемі та зоні розтягування коренів.

Було проведено три біологічні повтори, у кожному з яких досліджено та проаналізовано по 12 адвентивних коренів. Довжину первинних коренів (як один із маркерів реакції рослини на нестачу сірки) вимірювали в 56 рослин *Z. mays*.

Результати та обговорення

Виміри ростових параметрів первинного кореня *Z. mays* показали, що за умов нестачі сірки довжина коренів не змінюється і становить $33,68 \pm 1,33$ см у контрольному та $33,31 \pm 1,52$ см у безсірковому середовищі ($n = 56$).

Інші дослідники також відмічали відсутність впливу дефіциту сульфатів на довжину коренів упродовж 12-денного експериментального періоду (Bouranis et al., 2003). Проте, Mollier та Pellerin (1999) повідомляли, що при дефіциті фосфору (P) приріст коренів кукурудзи посилювався через декілька днів, але згодом помітно знижувався.

У досліджуваних рослин *Z. mays* за умова нестачі сірки невеликі порожнини аеренхіми беруть початок на рівні пізньої меристеми (приблизно 150–200 мкм від апексу) і досягають найбільших розмірів у зоні розтягування кореня. Встановлено, що, окрім сірки, дефіцит таких поживних речовин, як фосфор та азот, також стимулює утворення кортикальної аеренхіми в адвентивних коренях кукурудзи (Bouranis et al., 2006). У наших експериментах порожнини АР у коренях кукурудзи досягали повного розвитку на 12-ту добу вирощування в S-дефіцитному поживному розчині. При цьому спостерігали залишки клітинних стінок, які з'єднували гіподерму та ендодерму. У контрольних (+S) рослин також відмічали порожнини спорадичної аеренхіми на 12-ту добу, проте ступінь її розвитку був набагато нижчим. Слід зазначити, що при дефіциті мікроелементів (P, N та S) у поживному середовищі АР не утворюється як у гіподермі та ендодермі адвентивних коренів, так і в корі центрального кореня (Siyiannis et al., 2012). Це доводить, що функція тієї аеренхіми, що виникає за умов нестачі поживних речовин у адвентивних коренях, полягає не лише у забезпеченні переносу кисню зі стебла до кореня. Припускають, що, натомість, ця трофічна аеренхіма знижує рівень дихання сегментів кореня та мобілізує поживні речовини для інших цілей (Fan et al., 2003; Postma, Lynch, 2011; Siyiannis et al., 2012; York et al., 2013). Ну зі співавторами (Hu et al., 2014) стверджують, що формування АР, яка виникла у рослин, пристосованих до аеробних ґрунтових умов внаслідок дефіциту поживних речовин, є адаптивною відповіддю, спрямованою на зменшення потреб коренів та сприяння ширшій розвідці ґрунту. При цьому утворення АР є корисною кореневою адаптацією до неоптимальної доступності фосфору, азоту та калію за рахунок зменшення метаболічних

витрат на дослідження ґрунту (Hu et al., 2014). Таким чином, трофічна АР є ознакою кореневого фенотипу, яка впливає на здобуття або використання ресурсів коренем (York et al., 2013).

Postma та Lynch (2011) припускають, що суттєва різниця у формуванні аеренхіми між генотипами, а також корисність АР для протидії ряду стресів, роблять цю ознаку перспективною для розведення сільськогосподарських культур, спроможних до посиленої експлуатації ґрунтових ресурсів.

Формування АР відмічали лише в шарах кори коренів рослин *Z. mays*. Слід відмітити різний ступінь руйнації клітин, які прилягали до порожнин аеренхіми – від незначних пошкоджень до розриву клітинної стінки та повної загибелі клітин (рис. 1). Наші дослідження топографії мікротрубочок у клітинах меристеми і зони розтягування коренів *Z. mays*, які прилягали безпосередньо до порожнин аеренхіми, показали, що у таких клітинах пучки кортикальних МТ мали спотворений вигляд. Характерна для контрольних клітин поперечна організація кМТ не зберігалася (рис. 2, А, В).

Натомість, кМТ розташовувалися хаотично, також відмічали їхні окремі фрагменти (рис. 2, В; 3, А). У місцях руйнування клітин утворювалися скупчення МТ (рис. 3, А). Відмітимо, що в клітинах, які руйнувалися в процесі утворення АР, ендоплазматичні мікротрубочки, на відміну від кортикальних, у цілому, зберігали свою організацію майже до кінцевих етапів клітинної загибелі (рис. 2, С; 3, В). У таких клітинах ендоплазматичні МТ мали свою характерну будову, а саме, вони облямовували ядро і у вигляді поодиноких пучків відходили від навколяядерної області до клітинної периферії (рис. 2, С; 3, В). У цитоплазмі відмічали також окремі МТ без впорядкованої орієнтації. У зруйнованих клітинах мережа еМТ виглядала нехарактерною для непошкоджених клітин.

Як зазначалося вище, в коренях кукурудзи за умов нестачі сірки, азоту, фосфору або гіпоксії аеренхіма утворюється в результаті процесу програмованої загибелі клітин (ПКЗ) (Hara-Nishimura et al., 2005; Bouranis et al., 2007; Fagerstedt, 2010; van Doorn, 2011), у розвитку якого є декілька послідовних етапів.

Bouranis зі співавторами (Bouranis et al. 2007) вважають, що формування лізигенної аеренхіми починається з процесу активації, під час якого клітина готується до ПКЗ, і центральну роль в ньому відіграє мітохондрію. На цьому етапі відмічають зниження рівня дихання мітохондрій і початок анаеробного

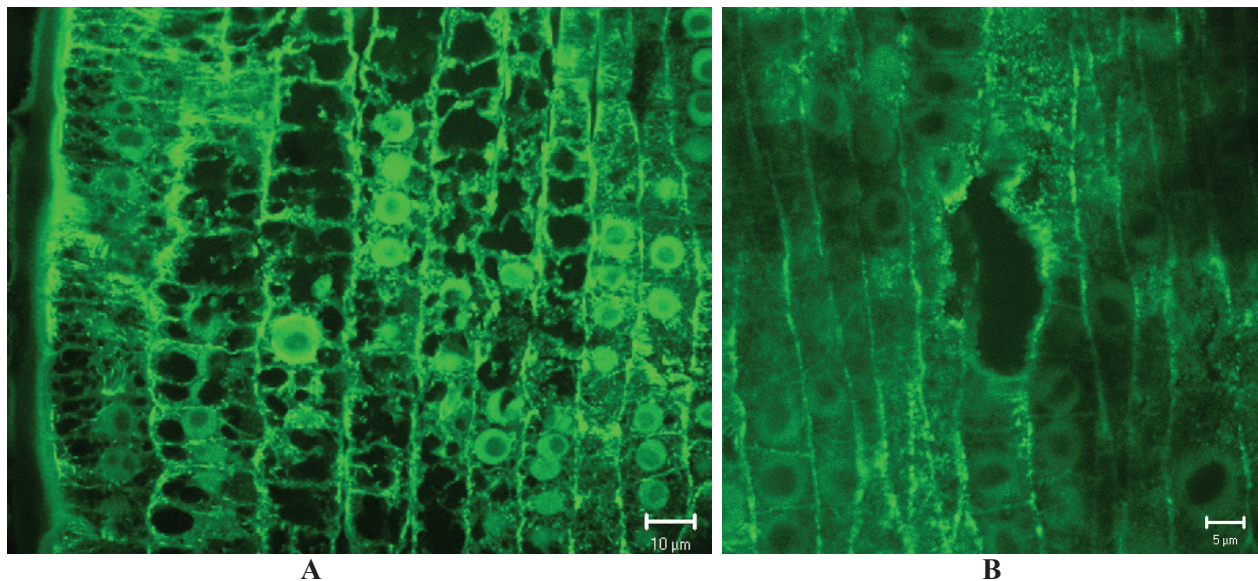


Рис. 1. Різний ступінь руйнації клітин кори на рівні зони пізньої меристеми адвентивного кореня *Zea mays* при формуванні аеренхіми за умов нестачі сірки. А: загальний вигляд; В: окрема порожнина аеренхіми. Антитіла до тубуліну. Масштаб: 10,5 мкм

Fig. 1. Different degree of cortical cell destruction at the level of late meristem in adventitious roots of *Zea mays* during S-deficient aerenchyma formation. A: general view; B: separate aerenchyma cavity. Tubulin antibody staining. Bar: 10.5 µm

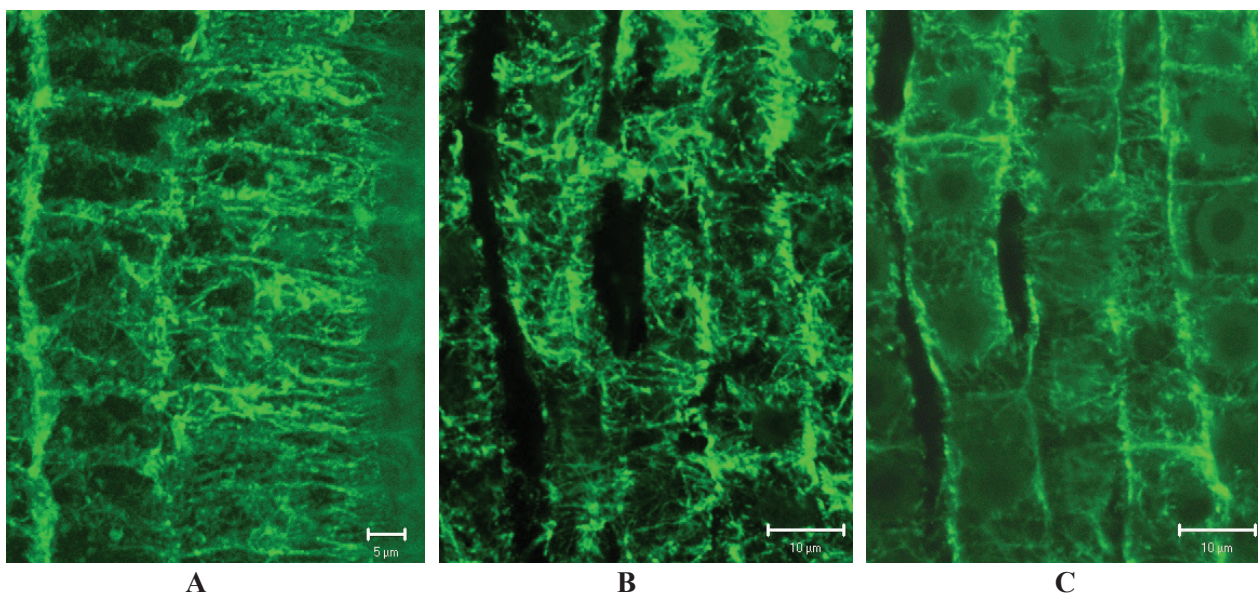


Рис. 2. Організація мікротрубочок у клітинах адвентивних коренів *Zea mays*. А: кортикальні та ендоплазматичні мікротрубочки у нормі (+ S); кортикальні (В) та ендоплазматичні (С) мікротрубочки в процесі розвитку програмованої клітинної загибелі (- S) у клітинах, які поступово руйнуються. Антитіла до тубуліну. Масштаб: 5 мкм (А), 10 мкм (В, С)

Fig. 2. Organization of cortical MTs in cells of adventitious roots of *Zea mays*. A: in the control (+ S) and during PCD process (- S) (C); cortical (B) and endoplasmic MTs (C) in cells undergoing PCD. Tubulin antibody staining. Bars: 5 µm (A), 10 µm (B)

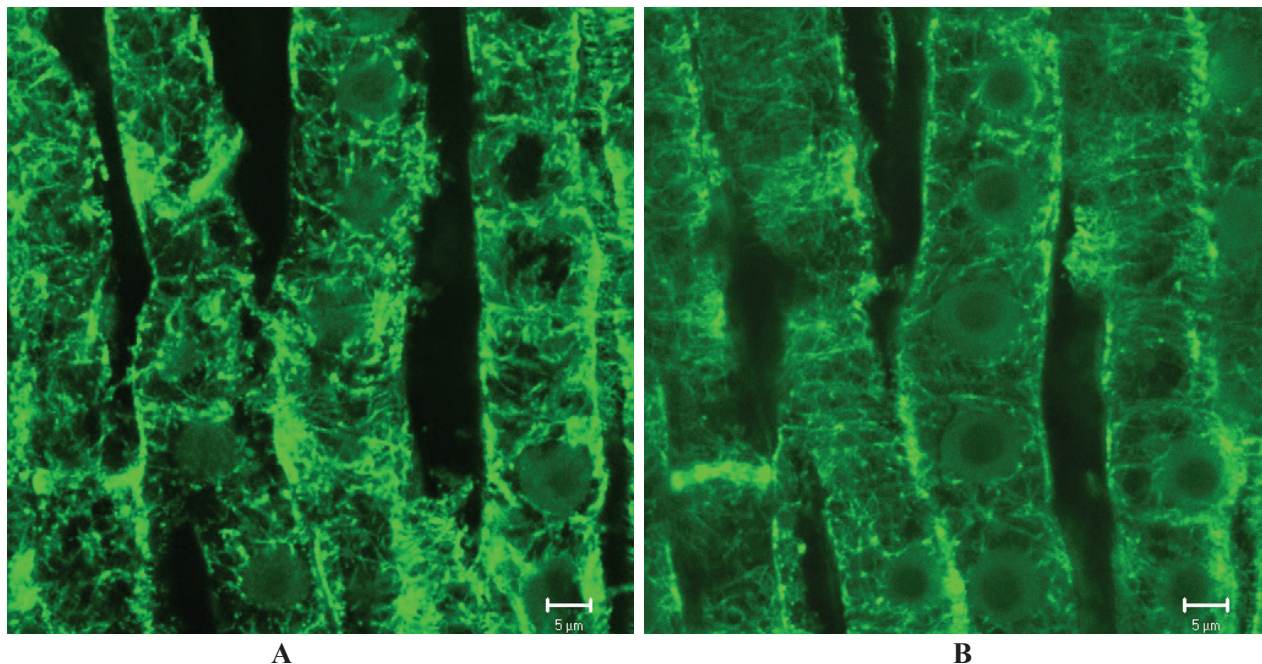


Рис. 3. Кортикальні (А) та ендоплазматичні (В) мікротрубочки в клітинах меристеми коренів *Zea mays* при дефіциті сірки. Антитіла до тубуліну. Масштаб: 5 мкм

Fig. 3. Cortical (A) and endoplasmic (B) microtubules in root meristem cells of *Zea mays* with sulfur deficiency. Tubulin antibody staining. Bars: 5 µm

метаболізму, який характеризується збільшенням рівня НАДФН, продукуванням активних форм кисню (АФК) та загальним зниженням цитозольного рН.

Так, аніони супероксиду та пероксиду водню реєстрували вже на шосту добу росту в цілих клітинах кори кореня кукурудзи лише у – S-рослин (Bouranis, 2006, 2007), тоді як на 12-ту добу АФК були присутні в клітинних стінках ендодерми і гіподерми. На 12-ту добу наявність АФК відмічали також у дегенеруючих клітинах середини кори + S-рослин (Bouranis, 2003, 2006). Відомо, що АФК продукуються в рослин у цитоплазматичній мембрані або позаклітинно в апопласті як продукт ферментативної діяльності НАДФН-залежної оксидази, активність якої модулюється безпосередньо кальцієм (Neill et al., 2002). В апопласті такими ферментами, окрім НАДФН оксидази, є рН-залежна пероксидаза клітинної стінки, герміноподібні оксалатні оксидази і амінооксидази. Відомо, що, пероксид водню активує Ca^{2+} -канали в мембрані захисних клітин та індукує специфічний вхід кальцію в клітинах рослин *Arabidopsis*. Показано, що водночас кальцій/кальмодулінові комплекси зв'язуються з рослинними каталазами та активують їх, внаслідок чого рівень

Український ботанічний журнал, 2020, 77(3)

пероксиду водню знижується (Neill et al., 2002). Таким чином, у коренях + S рослин підвищена концентрація Ca^{2+} в клітинній стінці ендодерми на 12-ту добу може бути пов'язана з підвищеним рівнем пероксиду водню (Bouranis et al., 2006). У зв'язку із цим актуальним є вивчення ролі елементів цитоскелету, зокрема кортикальних МТ у розвитку ПКЗ, оскільки зважаючи на численні роботи, присвячені функціонуванню цитоскелету рослин, функція мікротрубочок у сигнальних процесах, спрямованих на розвиток кортикальної аеренхіми, залишається невизначеною. Так, не до кінця той встановлений термін, коли саме відбувається руйнація шару кМТ при лізисі клітин кори та утворенні внутрішньокоренових порожнин (Shevchenko, Kordyum, 2012; Kordyum et al., 2019).

Хоча існує різниця в ступені руйнування різних угруповань МТ, очевидним є те що кортикальні та ендоплазматичні МТ знаходяться на різних щаблях клітинних процесів розвитку ПКЗ. Початок дезорганізації кМТ характерний саме для етапу активації ПКЗ. Логічно припустити, що порушення організації кортикальних МТ у клітинах відбувається після появи АФК-сигналіngu, який сприяє ацидофікації клітин. Завдяки цьому

відбувається дезорганізація кортикальних МТ, що, згодом, призводить до порушення жорсткого каркасу цитоскелету та сприяє появі мембранних інвагінацій, відмінної ознаки ПКЗ (Gunawardena et al., 2001b).

Після етапу активації починається сам процес ПКЗ, під час якого активується багато літичних ферментів і руйнуються клітинні органели. Розрив центральної вакуолі, кислий рН середовища та численні вивільнені гідролітичні ферменти руйнують решту клітинних органел та ядерну ДНК, тим самим доводячи до кінця загибель клітини (Naga-Nishimura et al., 2005; van Doorn, 2011). Відмінними рисами цього етапу є поява конденсованого хроматину, оточення органел, таких як мітохондрії та тіла Гольджі, мембранами, що утворюють апоптозні тіла (Gunawardena et al., 2001a). У своїх дослідженнях ми часто відмічали зруйновані ядра в клітинах кори коренів кукурудзи, що характеризує кінцеві етапи ПКЗ. Відмічали, що руйнування еМТ відбувається саме на цьому етапі лізису клітинного вмісту. Як правило, в зруйнованих клітинах еМТ були нечисленні, або відсутні. Загальна елімінація клітин, яка необхідна для утворення великих повітряних просторів, досягається завдяки дії численних ферментів, які руйнують клітинну стінку (Jones, 2000; Gunawardena et al., 2001b). Процес ПКЗ розповсюджується, за цей час всі клітини, які мають загинути, руйнуються, утворюючи різні за розмірами повітряні порожнини, система яких і формує аеренхіму. Далі процес ПКЗ припиняється, повітряні порожнини АР досягають певних розмірів і поширення ПКЗ обмежується (Bouranis et al., 2007).

Висновки

Представлена робота є першим дослідженням стану кортикальних та ендоплазматичних МТ при формуванні лізигенної трофічної АР адвентивних коренів кукурудзи. Визначено етапи процесу (див. схему).

Мікротрубочки на етапах формування аеренхіми коренів рослин (схема)

Індукція ПКЗ: Нестача кисню та/або поживних елементів (S) у середовищі → Поява АФК, літичне розрихлення клітинної стінки, тощо → Від'єднання кМТ від цитоплазматичної мембрани, їхні дезорієнтація та дезорганізація → Поява звивистих клітинних стінок, зміна форми клітини, розвиток ПКЗ → Руйнування клітинних стінок та міжклітинних зв'язків, деградація клітинних органел, еМТ → Утворення аеренхімних порожнин.

У результаті порівняння ступеня руйнування кортикальних та ендоплазматичних МТ з розвитком послідовних процесів ПКЗ виявлено, що еМТ зазнають дезорганізації пізніше в часі, порівняно із кортикальними МТ. Припускається, що руйнування кортикальних МТ передують порушенню організації цитоплазматичної мембрани і формуванню мембранних інвагінацій, які є маркером ранніх етапів розвитку ПКЗ. При цьому ендоплазматичні МТ зберігаються в клітинах до кінцевих етапів руйнування та елімінації клітин.

Результати роботи є внеском у розвиток фундаментальних уявлень про функціонування коренів кукурудзи в умовах дефіциту поживних речовин. Отримані дані окреслюють напрямки досліджень впливу певних екологічних умов на врожайність.

Подяка

Автор висловлює подяку провідному інженеру відділу клітинної біології Г.Ф. Іваненко за допомогу при підготовці матеріалу для світлової мікроскопії.

Робота виконана за бюджетною темою відділу клітинної біології та анатомії №432 "Стійкість онтогенезу рослин, різних за екологією, до водного стресу: клітинні та молекулярні аспекти".

Список посилань

- Baluška F., Hasenstein K. 1997. Root cytoskeleton: Its role in perception of and response to gravity. *Planta*, 203(Suppl): 69–78. <https://doi.org/10.1007/PL00008117>
- Bouranis D.L., Chorianopoulou S.N., Siyiannis V.F., Protonotarios V.E., Hawkesford M.J. 2003. Aerenchyma formation in roots of maize during sulphate starvation. *Planta*, 217: 382–391. <https://doi.org/10.1007/s00425-003-1007-6>
- Bouranis D., Chorianopoulou S.N., Kollias Ch., Maniou Ph., Protonotarios V., Siyiannis V., Hawkesford M.J. 2006. Dynamics of aerenchyma distribution in the cortex of sulfate-deprived adventitious roots of maize. *Annals of Botany*, 97: 695–704. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl024>
- Bouranis D.L., Chorianopoulou S.N., Siyiannis V.F., Protonotarios V.E., Hawkesford M.J. 2007. Lysigenous aerenchyma development in roots – triggers and cross-talks for a cell elimination program. *International Journal of Plant Developmental Biology*, 1(1): 127–140.
- Drew M.C., He C.J., Morgan P.W. 2000. Programmed cell death and aerenchyma formation in roots. *Trends*

- in *Plant Science*, 5(3): 123–7. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01570-3](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01570-3)
- Fan M., Zhu J., Richards C., Brown K.M., Lynch J.P. 2003. Physiological roles for aerenchyma in phosphorus-stressed roots. *Functional Plant Biology*, 30(5): 493–506. <https://doi.org/10.1071/FP03046>
- Fagerstedt K.V. 2010. Programmed cell death and aerenchyma formation under hypoxia. In: *Waterlogging signalling and tolerance in plants*. Eds S. Mancuso, S. Shabala. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, pp. 45–96. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-10305-6>
- Gunawardena A.H., Pearce D.M., Jackson M.B., Hawes C.R., Evans D.E. 2001a. Characterisation of programmed cell death during aerenchyma formation induced by ethylene or hypoxia in roots of maize (*Zea mays* L.). *Planta*, 212: 205–214. <https://doi.org/10.1007/s004250000381>
- Gunawardena A.H., Pearce D.M., Jackson M.B., Hawes C.R., Evans D.E. 2001b. Rapid changes in cell wall pectic polysaccharides are closely associated with early stages of aerenchyma formation, a spatially localized form of programmed cell death in roots of maize (*Zea mays* L.) promoted by ethylene. *Plant Cell Environ*, 24: 1369–1375. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00774.x>
- Hara-Nishimura I., Hatsugai N., Nakaune S., Kuroyanagi M., Nishimura M. 2005. Vacuolar processing enzyme, an executor of plant cell death. *Current Opinion in Plant Biology*, 8(4): 404–408. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2005.05.016>
- Hawkesford M.J. 2005. *Sulphur*. In: *Nutritional genomics*. Eds M.R. Broadley, P. White. Oxford: Blackwell Publishers, pp. 87–111.
- Hu B., Henry A., Brown K.M., Lynch J.P. 2014. Root cortical aerenchyma inhibits radial nutrient transport in maize (*Zea mays*). *Annals of Botany*, 113(1): 181–189. <https://doi.org/10.1093/aob/mct259>
- Jones A. 2000. Does the plant mitochondrion integrate cellular stress and regulate programmed cell death? *Trends in Plant Science*, 5(5): 225–230. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01605-8](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01605-8)
- Kordyum E.L., Shevchenko G.V., Brykov V.O. 2019. Cytoskeleton during aerenchyma formation in plants. *Cell Biology International*, 43(9): 991–998. <https://doi.org/10.1002/cbin.10814>
- Mollier A., Pellerin S. 1999. Maize root system growth and development as influenced by phosphorus deficiency. *Journal of Experimental Botany*, 50(333): 487–497. <https://doi.org/10.1093/jxb/50.333.487>
- Neill S.J., Desikan R., Clarke A., Hancock J.T. 2002. Nitric oxide is a novel component of abscisic acid signaling in stomatal guard cells. *Plant Physiology*, 128: 13–16. <https://doi.org/10.1104/pp.010707>
- Postma J.A., Lynch J.P. 2011. Root cortical aerenchyma enhances the growth of maize on soils with suboptimal availability of nitrogen, phosphorus, and potassium. *Plant Physiology*, 156: 1190–1201. <https://doi.org/10.1104/pp.111.175489>
- Shevchenko G.V., Kordyum E.L. 2012. *Ukrainian Botanical Journal*, 69(4): 568–579. [Шевченко Г.В., Кордюм Є.Л. Тубуліновий цитоскелет у клітинах кореневих апексів повітряно-водних рослин *Alisma plantago-aquatica* L. (*Alismataceae*) та *Sium latifolium* L. (*Apiaceae*). *Український ботанічний журнал*, 69(4): 568–579].
- Siyiannis V.F., Protonotarios V.E., Zechmann B., Chorianopoulou S.N., Müller M., Hawkesford M.J. 2012. Comparative spatiotemporal analysis of root aerenchyma formation processes in maize due to sulphate, nitrate or phosphate deprivation. *Protoplasma*, 249: 671–686. <https://doi.org/10.1007/s00709-011-0309-y>
- Soreng R.J., Peterson P.M., Romaschenko K., Davidse G., Teisher J.K., Clark L.G., Barberá P., Gillespie L.J., Zuloaga F.O. 2017. A worldwide phylogenetic classification of the *Poaceae* (*Gramineae*) II: An update and a comparison of two 2015 classifications. *Journal of Systematics and Evolution*, 55(4): 259–290. <https://doi.org/10.1111/jse.12262>
- van Doorn W.G. 2011. Classes of programmed cell death in plants, compared to those in animals. *Journal of Experimental Botany*, 62(14): 4749–4761. <https://doi.org/10.1093/jxb/err196>
- Visser E.J.W., Voesenek L.A.C.J. 2004. Acclimation to soil flooding—sensing and signal-transduction. *Plant Soil*, 254: 197–214. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-1650-0>
- York L.M., Nord E.A., Lynch J.P. 2013. Integration of root phenes for soil resource acquisition. *Frontiers in Plant Science*, 4: 355–360. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00355>

Рекомендує до друку І.В. Косаківська



Віталію Михайловичу ВІРЧЕНКУ – 60



Восени 2019 р. виповнилося 60 років відомому українському бріологу, фахівцю з вивчення різноманіття мохоподібних заповідних територій України, знавцю гербарної справи та історії ботанічної науки Віталію Михайловичу Вірченку.

Народився В.М. Вірченко 10 листопада 1959 р. в смт Калинівка Вінницької області в багатодітній сім'ї вчителів історії та географії Михайла Семеновича та Наталії Титівни. Після закінчення середньої школи в 1976 р., працював слюсарем на Калинівському ремонтному заводі. Впродовж 1977–1982 рр. Віталій Михайлович навчався на біологічному факультеті Київського державного університету ім. Т.Г. Шевченка. Ще студентом третього курсу

він розпочав наукову діяльність під керівництвом відомої дослідниці Т.Л. Андрієнко у відділі геоботаніки Інституту ботаніки АН УРСР, беручи участь в експедиційних відрядженнях. Його курсова робота була присвячена вивченню флори вищих рослин заказника "Почаївський" на Рівненщині, де ним було знайдено низку рідкісних видів, зокрема *Hypericum humifusum*. Цікаві поїздки та спілкування з досвідченими науковцями визначили незгасаючий інтерес Віталія Михайловича до природи Українського Полісся та розуміння особливої важливості дослідження її флори, яка дуже швидко змінюється під впливом антропогенних факторів.

Після закінчення кафедри вищих рослин В.М. Вірченко отримав спеціальність біолог-ботанік і за направленням кілька місяців працював учителем біології та хімії. Вже у грудні 1982 р. був зарахований до аспірантури Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного АН УРСР, де вивчав бріофлору лісостепової частини Придніпровської височини. У 1986 р. захистив дисертацію на здобуття вченого ступеня кандидата біологічних наук, яку виконував під керівництвом д.б.н. Г.Ф. Бачуриної. У грудні 1985 р. Віталій Михайлович почав працювати в Інституті ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, спочатку молодшим науковим співробітником, з 1992 р. – науковим співробітником, а з 1996 р. і до сьогодні – старшим науковим співробітником. У 2006 році він отримав звання старшого наукового співробітника.

На сьогодні В.М. Вірченко працює в царині критичної флористики мохоподібних України. Цей напрямок обумовлений швидким розвитком бріотаксономії та постійною потребою переглядати обсяг та назви таксонів вітчизняних мохоподібних. Так, на основі критичного перегляду матеріалів бріологічних гербаріїв в Україні опрацьовано комплекс видів *Bryum erythrocarpum*, пропагулоносні види роду *Pohlia*, роди *Plagiothecium*, *Racomitrium* та *Zygodon*. У результаті з бріофлори країни було вилучено низку таксонів, а інші вказані для неї вперше. Під час цієї роботи виникла необхідність у складанні ключів для визначення таксонів, уточнення їхнього поширення, зведення синонімів, створення нових українських назв. Усі ці зміни знайшли відображення в низці статей і трьох випусках "Списку мохоподібних України" (2000–2001).

Другим напрямком наукової діяльності В.М. Вірченка є вивчення мохоподібних природно-заповідних територій України – заповідників, національних парків (у тому числі проєктованих), зокрема Українського Полісся. Загалом у них відзначено 314 видів, що складає 85% видового різноманіття бріофітів зони мішаних лісів. Автором проведено еколого-ценотичний аналіз бріофлори обстежених заповідних територій та виявлено ряд нових і раритетних мохоподібних. Також встановлено, що на Українському Поліссі головну роль у збереженні рідкісних мохів осоково-гіпнових боліт відіграють Шацький національний природний парк (НПП) і Черемський природний заповідник (ПЗ), сфагнових боліт – Поліський і Рівненський ПЗ, кам'янистих виходів – Древянський ПЗ та

Надслучанський регіональний ландшафтний парк (РЛП), лесових відслонень – Мезинський НПП.

В.М. Вірченко з колегами здійснював інвентаризацію й інших природно-заповідних територій, зокрема Українських Карпат (РЛП "Стужиця", НПП "Синевир", НПП "Гуцульщина"), Правобережного Лісостепу (Канівський ПЗ, НПП "Голосіївський", дендропарки "Олександрія" та "Софіївка", пам'ятка природи "Тясминський каньйон"), Степу (РЛП "Гранітно-степове Побужжя", НПП "Тузлівські лимани") та Криму (заказник "Новий Світ").

Після кількох років досліджень науковець склав список мохоподібних лісопаркової зони Києва (250 видів) і з'ясував генеральний напрямок зміни її бріофлори під впливом антропогенних факторів. Виявив, що головні особливості бріофлори НПП "Голосіївський", полягають у багатстві неморальних епіфітів, наявності тут бореальних мохів та петрофітних видів на дотах. Констатував зникнення з околиць Києва низки болотних видів, включених до Червоної книги України. Виявив епіфітні мохи (*Dicrnum tauricum*, *Syntrichia papillosa*, *Orthotrichum lyellii* та ін.), що збільшують своє поширення в Україні.

В.М. Вірченко також цікавиться історією ботаніки. Ним започатковано випуск бібліографії бріологічних праць України, опубліковано матеріали про бріологічні колекції І.Ф. Шмальгаузена, та його учня О. Покровського, В.В. Монтрезора, Ж.Е. Жілібера, Ю. Юндзіла.

Загалом В.М. Вірченко є автором і співавтором 190 публікацій, серед яких є одноосібна монографія "Мохоподібні природно-заповідних територій Українського Полісся" (2014). Чималим є перелік монографій, у підготовці яких Віталій Михайлович брав участь. Це, зокрема, такі книги: "Заказник"Любче" (2001), "Каталог раритетного біорізноманіття заповідників і національних природних парків України" (2002), "Фіторізноманіття Українського Полісся та його охорона" (2006), "Переяслав-Хмельницький. Рослинний світ" (2010), "Мохоподібні Житомирської області" (2009) "НПП Гуцульщина" (2011, 2013), "Фіторізноманіття Поліського ПЗ" (2013), "Судинні рослини і мохоподібні НПП "Голосіївський" (2016), "Мохоподібні НПП "Синевир" (2016, 2019) тощо.

Віталій Михайлович Вірченко завжди із вдячністю згадує своїх учителів Т.Л. Андрієнко, Г.Ф. Бачурину, В.М. Любченка, колег-бріологів Л.Я. Партику,

Є.А. Миронюк, а також всіх, хто допомагав йому в науковому становленні. В.М. Вірченко високо цінує в науковцях професіоналізм, працьовитість, порядність, патріотизм. Колеги лабораторії ліхенології та бріології, відділу фікології, ліхенології та бріології Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України поважають його за оптимізм, неупереджене та коректне ставлення, співчуття й готовність допомогти слушною порадою. З Віталієм

Михайловичем цікаво їздити в експедиції. Він завжди може розказати і показати в природі конкретні види не лише мохоподібних, але й добре знається на флорі судинних рослин.

Вітаємо ювіляра і зичимо йому міцного здоров'я, наснаги та втіхи від подальших бріологічних досліджень на благо української науки.

*С.Я. КОНДРАТЮК, С.В. ГАПОН, С.О. НИПОРКО,
Т.І. МИХАЙЛЮК, Л.П. ПОПОВА*

Український ботанічний журнал. 2020 • 77 • 3. 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 №9 от 25 червня 2020 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

Табл. E1. Показники рідкості видів міксоміцетів флори України.
Table E1. Rarity indicators of the myxomycete species of the flora of Ukraine

Категорія	Вид	Кількість знахідок у світі	Кількість знахідок в Україні	ВБР в Україні	ВБР у світі	Сумарна ВБР	Поширення у світі (Кількість континентів)
A	<i>Comatricha longipila</i>	76	2	0,825	0,967	1,792	2
A	<i>Cribraria oregana</i>	166	2	0,825	0,928	1,753	>2
A	<i>Cribraria persoonii</i>	414	2	0,825	0,825	1,65	2
A	<i>Diderma cingulatum</i>	150	1	1	0,935	1,935	2
A	<i>Diderma meyerae</i>	571	1	1	0,764	1,764	>2
A	<i>Lamproderma aeneum</i>	459	2	0,825	0,807	1,632	>2
A	<i>Lamproderma cristatum</i>	342	2	0,825	0,854	1,679	>2
A	<i>Lamproderma cucumer</i>	54	2	0,825	0,976	1,801	2
A	<i>Lamproderma gulielmae</i>	65	1	1	0,972	1,972	>2
A	<i>Lamproderma ovoideoechinulatum</i>	490	2	0,825	0,795	1,62	>2
A	<i>Lamproderma pulveratum</i>	471	2	0,825	0,802	1,627	>2
A	<i>Lamproderma retirugisporum</i>	95	2	0,825	0,958	1,783	>2
A	<i>Lamproderma spinulosporum</i>	552	2	0,825	0,771	1,596	2
A	<i>Lamproderma splendens</i>	433	2	0,825	0,817	1,642	2
A	<i>Lamproderma zonatum</i>	123	2	0,825	0,946	1,771	>2
A	<i>Lepidoderma alpestroides</i>	74	2	0,825	0,968	1,793	>2
A	<i>Oligonema flavidum</i>	329	2	0,825	0,859	1,684	>2
A	<i>Physarum pezizoideum</i>	312	2	0,825	0,866	1,691	>2
A	<i>Physarum spectabile</i>	373	1	1	0,842	1,842	>2
A	<i>Reticularia olivacea</i>	354	2	0,825	0,849	1,674	>2
A	<i>Symphytocarpus trechispora</i>	78	1	1	0,966	1,966	>2
A	<i>Trichia flavicoma</i>	195	2	0,825	0,915	1,74	>2
A	<i>Tubifera pseudomicrosperma</i>	1	2	0,825	1	1,825	2
A	<i>Lamproderma pseudomaculatum</i>	198	2	0,825	0,914	1,739	2
A	<i>Physarum xanthinum</i>	25	1	1	0,989	1,989	1
B	<i>Diderma alpinum</i>	1148	2	0,825	0,564	1,389	>2
B	<i>Lamproderma columbinum</i>	1012	2	0,825	0,608	1,433	2
B	<i>Lamproderma echinosporum</i>	1255	2	0,825	0,532	1,357	>2
B	<i>Lamproderma ovoideum</i>	1409	2	0,825	0,487	1,312	1
B	<i>Lepidoderma carestianum</i>	719	2	0,825	0,709	1,534	>2
B	<i>Lepidoderma chailletii</i>	1123	2	0,825	0,572	1,397	2
B	<i>Trichia alpina</i>	644	2	0,825	0,736	1,561	>2
C	<i>Amaurochaete atra</i>	369	12	0,051	0,843	0,894	2
C	<i>Arcyodes incarnata</i>	334	6	0,326	0,857	1,183	>2
C	<i>Arcyria globosa</i>	430	13	0,035	0,819	0,854	>2
C	<i>Arcyria helvetica</i>	95	3	0,669	0,958	1,627	2
C	<i>Arcyria oerstedii</i>	592	12	0,051	0,756	0,807	>2
C	<i>Badhamia capsulifera</i>	225	14	0,024	0,903	0,927	2
C	<i>Badhamia nitens</i>	227	4	0,535	0,902	1,437	>2
C	<i>Badhamia versicolor</i>	204	6	0,326	0,912	1,238	2
C	<i>Collaria rubens</i>	213	3	0,669	0,908	1,577	2
C	<i>Comatricha alta</i>	303	4	0,535	0,87	1,405	>2
C	<i>Cribraria macrocarpa</i>	484	5	0,421	0,797	1,218	>2
C	<i>Cribraria pyriformis</i>	428	6	0,326	0,819	1,145	>2
C	<i>Cribraria purpurea</i>	288	5	0,421	0,876	1,297	2
C	<i>Cribraria splendens</i>	315	3	0,669	0,865	1,534	>2
C	<i>Diachea subsessilis</i>	302	6	0,326	0,871	1,197	>2

Категорія	Вид	Кількість знахідок у світі	Кількість знахідок в Україні	ВБР в Україні	ВБР у світі	Сумарна ВБР	Поширення у світі (Кількість континентів)
C	<i>Diderma deplanatum</i>	441	4	0,535	0,814	1,349	>2
C	<i>Diderma floriforme</i>	464	6	0,326	0,805	1,131	>2
C	<i>Diderma globosum</i>	578	9	0,138	0,761	0,899	2
C	<i>Diderma hemisphaericum</i>	173	3	0,669	0,925	1,594	>2
C	<i>Diderma montanum</i>	416	4	0,535	0,824	1,359	>2
C	<i>Diderma niveum</i>	173	4	0,535	0,925	1,46	>2
C	<i>Diderma ochraceum</i>	173	3	0,669	0,925	1,594	>2
C	<i>Didymium flexuosum</i>	124	4	0,535	0,946	1,481	>2
C	<i>Didymium serpula</i>	346	5	0,421	0,852	1,273	>2
C	<i>Didymium sturgisii</i>	139	4	0,535	0,939	1,474	>2
C	<i>Fuligo leviderma</i>	404	8	0,187	0,829	1,016	1
C	<i>Fuligo luteonitens</i>	28	3	0,669	0,988	1,657	2
C	<i>Hemitrichia abietina</i>	343	7	0,249	0,854	1,103	>2
C	<i>Hemitrichia intorta</i>	102	5	0,421	0,955	1,376	2
C	<i>Hemitrichia leiotricha</i>	124	3	0,669	0,946	1,615	>2
C	<i>Hemitrichia minor</i>	371	4	0,535	0,842	1,377	>2
C	<i>Lamproderma cribrarioides</i>	35	4	0,535	0,985	1,52	2
C	<i>Licea variabilis</i>	550	14	0,024	0,772	0,796	>2
C	<i>Lindbladia tubulina</i>	588	8	0,187	0,757	0,944	>2
C	<i>Lycogala conicum</i>	519	5	0,421	0,784	1,205	>2
C	<i>Oligonema aurantium</i>	12	3	0,669	0,995	1,664	2
C	<i>Physarum citrinum</i>	208	10	0,101	0,91	1,011	>2
C	<i>Physarum confertum</i>	310	3	0,669	0,867	1,536	>2
C	<i>Physarum conglomeratum</i>	163	8	0,187	0,929	1,116	2
C	<i>Physarum diderma</i>	194	4	0,535	0,916	1,451	>2
C	<i>Physarum flavicomum</i>	580	15	0,016	0,76	0,776	>2
C	<i>Physarum gyrosum</i>	281	3	0,669	0,879	1,548	>2
C	<i>Physarum licheniforme</i>	153	3	0,669	0,933	1,602	>2
C	<i>Physarum mutabile</i>	287	5	0,421	0,877	1,298	>2
C	<i>Physarum psittacinum</i>	525	17	0,007	0,781	0,788	2
C	<i>Physarum pulcherripes</i>	243	6	0,326	0,895	1,221	>2
C	<i>Physarum sulphureum</i>	193	9	0,138	0,916	1,054	>2
C	<i>Physarum tenerum</i>	584	3	0,669	0,759	1,428	>2
C	<i>Reticularia intermedia</i>	112	3	0,669	0,951	1,62	>2
C	<i>Reticularia jurana</i>	480	3	0,669	0,799	1,468	>2
C	<i>Reticularia splendens</i>	382	3	0,669	0,838	1,507	>2
C	<i>Stemonaria irregularis</i>	182	7	0,249	0,921	1,17	>2
C	<i>Stemonaria longa</i>	422	10	0,101	0,822	0,923	>2
C	<i>Stemonitopsis amoena</i>	261	13	0,035	0,888	0,923	>2
C	<i>Stemonitopsis gracilis</i>	422	4	0,535	0,822	1,357	>2
C	<i>Stemonitopsis microspora</i>	48	3	0,669	0,979	1,648	2
C	<i>Stemonitopsis peritricha</i>	5	3	0,669	0,998	1,667	>2
C	<i>Symphytocarpus amaurochaetoides</i>	259	8	0,187	0,888	1,075	>2
C	<i>Symphytocarpus confluens</i>	113	3	0,669	0,951	1,62	>2
C	<i>Symphytocarpus impexus</i>	93	5	0,421	0,959	1,38	>2
C	<i>Trichia crateriformis</i>	55	3	0,669	0,976	1,645	>2
C	<i>Trichia lutescens</i>	419	4	0,535	0,823	1,358	>2
C	<i>Trichia munda</i>	223	3	0,669	0,904	1,573	>2
C	<i>Trichia subfusca</i>	371	3	0,669	0,842	1,511	>2
C	<i>Tubifera applanata</i>	8	3	0,669	0,997	1,666	>2
C	<i>Tubifera dudkae</i>	5	3	0,669	0,998	1,667	>2

Категорія	Вид	Кількість знахідок у світі	Кількість знахідок в Україні	ВБР в Україні	ВБР у світі	Сумарна ВБР	Поширення у світі (Кількість континентів)
C	<i>Tubifera montana</i>	15	3	0,669	0,994	1,663	2
D	<i>Arcyria affinis</i>	751	4	0,535	0,697	1,232	>2
D	<i>Arcyria cinerea</i>	9573	40	0	0	0	>2
D	<i>Arcyria denudata</i>	8087	38	0	0,001	0,001	>2
D	<i>Arcyria ferruginea</i>	1216	13	0,035	0,543	0,578	>2
D	<i>Arcyria incarnata</i>	4643	36	0	0,047	0,047	>2
D	<i>Arcyria insignis</i>	879	14	0,024	0,652	0,676	>2
D	<i>Arcyria minuta</i>	1303	11	0,072	0,518	0,59	>2
D	<i>Arcyria obvelata</i>	2808	38	0	0,2	0,2	>2
D	<i>Arcyria pomiformis</i>	2500	28	0	0,247	0,247	>2
D	<i>Arcyria stipata</i>	802	9	0,138	0,679	0,817	>2
D	<i>Badhamia affinis</i>	770	5	0,421	0,69	1,111	>2
D	<i>Badhamia foliicola</i>	1218	10	0,101	0,543	0,644	>2
D	<i>Badhamia macrocarpa</i>	622	13	0,035	0,745	0,78	>2
D	<i>Badhamia melanospora</i>	2220	8	0,187	0,297	0,484	>2
D	<i>Badhamia panicea</i>	1292	13	0,035	0,521	0,556	>2
D	<i>Badhamia utricularis</i>	2235	9	0,138	0,294	0,432	>2
D	<i>Brefeldia maxima</i>	618	7	0,249	0,746	0,995	2
D	<i>Collaria arcyrionema</i>	1023	14	0,024	0,604	0,628	>2
D	<i>Comatricha laxa</i>	1548	21	0,001	0,449	0,45	>2
D	<i>Comatricha nigra</i>	5623	35	0	0,019	0,019	>2
D	<i>Comatricha pulchella</i>	1117	10	0,101	0,574	0,675	>2
D	<i>Comatricha tenerrima</i>	795	4	0,535	0,682	1,217	>2
D	<i>Craterium aureum</i>	638	5	0,421	0,739	1,16	>2
D	<i>Craterium leucocephalum</i>	2671	23	0	0,22	0,22	>2
D	<i>Craterium minutum</i>	2139	12	0,051	0,313	0,364	>2
D	<i>Cribraria argillacea</i>	1729	21	0,001	0,403	0,404	>2
D	<i>Cribraria aurantiaca</i>	1328	24	0	0,51	0,51	>2
D	<i>Cribraria cancellata</i>	2387	35	0	0,266	0,266	>2
D	<i>Cribraria intricata</i>	1270	4	0,535	0,527	1,062	>2
D	<i>Cribraria rufa</i>	1327	10	0,101	0,511	0,612	>2
D	<i>Cribraria tenella</i>	866	14	0,024	0,657	0,681	>2
D	<i>Cribraria vulgaris</i>	960	18	0,005	0,625	0,63	>2
D	<i>Diachea leucopodia</i>	2196	24	0	0,301	0,301	>2
D	<i>Dictydaethalium plumbeum</i>	1240	16	0,011	0,536	0,547	>2
D	<i>Diderma effusum</i>	2213	6	0,326	0,298	0,624	>2
D	<i>Diderma radiatum</i>	688	8	0,187	0,72	0,907	>2
D	<i>Diderma spumarioides</i>	1210	11	0,072	0,545	0,617	>2
D	<i>Diderma testaceum</i>	785	13	0,035	0,685	0,72	>2
D	<i>Didymium anellus</i>	1015	4	0,535	0,607	1,142	>2
D	<i>Didymium bahiense</i>	909	7	0,249	0,642	0,891	>2
D	<i>Didymium clavus</i>	1871	13	0,035	0,37	0,405	>2
D	<i>Didymium difforme</i>	2968	13	0,035	0,178	0,213	>2
D	<i>Didymium dubium</i>	1474	3	0,669	0,469	1,138	>2
D	<i>Didymium iridis</i>	1636	8	0,187	0,427	0,614	>2
D	<i>Didymium melanospermum</i>	2464	21	0,001	0,253	0,254	>2
D	<i>Didymium minus</i>	1317	10	0,101	0,513	0,614	>2
D	<i>Didymium nigripes</i>	2462	15	0,016	0,253	0,269	>2
D	<i>Didymium squamulosum</i>	6732	21	0,001	0,006	0,007	2
D	<i>Enerthenema papillatum</i>	2402	16	0,011	0,263	0,274	>2
D	<i>Fuligo cinerea</i>	925	7	0,249	0,637	0,886	>2

Категорія	Вид	Кількість знахідок у світі	Кількість знахідок в Україні	ВБР в Україні	ВБР у світі	Сумарна ВБР	Поширення у світі (Кількість континентів)
D	<i>Fuligo muscorum</i>	678	4	0,535	0,724	1,259	>2
D	<i>Fuligo septica</i>	12561	48	0	0	0	>2
D	<i>Hemitrichia calyculata</i>	3053	9	0,138	0,168	0,306	>2
D	<i>Hemitrichia clavata</i>	2635	25	0	0,225	0,225	2
D	<i>Hemitrichia serpula</i>	2417	16	0,011	0,261	0,272	>2
D	<i>Lamproderma arcyrioides</i>	1222	4	0,535	0,542	1,077	>2
D	<i>Lamproderma scintillans</i>	1957	4	0,535	0,351	0,886	1
D	<i>Leocarpus fragilis</i>	4119	19	0,003	0,074	0,077	1
D	<i>Lycogala epidendrum</i>	18234	44	0	0	0	>2
D	<i>Lycogala exiguum</i>	699	9	0,138	0,716	0,854	>2
D	<i>Lycogala flavofuscum</i>	657	9	0,138	0,731	0,869	>2
D	<i>Metatrichia floriformis</i>	2225	3	0,669	0,296	1,121	>2
D	<i>Metatrichia vesparia</i>	2419	39	0	0,26	0,26	>2
D	<i>Mucilago crustacea</i>	2895	30	0	0,188	0,188	2
D	<i>Perichaena corticalis</i>	2590	23	0	0,232	0,232	>2
D	<i>Perichaena depressa</i>	3244	14	0,024	0,146	0,17	>2
D	<i>Physarum albescens</i>	1380	3	0,669	0,495	1,164	>2
D	<i>Physarum album</i>	4589	42	0	0,05	0,05	>2
D	<i>Physarum bitectum</i>	1380	5	0,421	0,495	0,916	>2
D	<i>Physarum bivalve</i>	2232	17	0,007	0,294	0,301	>2
D	<i>Physarum cinereum</i>	3026	19	0,003	0,171	0,174	2
D	<i>Physarum compressum</i>	2413	8	0,187	0,261	0,448	2
D	<i>Physarum contextum</i>	857	10	0,101	0,66	0,761	2
D	<i>Physarum decipiens</i>	901	9	0,138	0,645	0,783	>2
D	<i>Physarum didermoides</i>	1123	6	0,326	0,572	0,898	>2
D	<i>Physarum globuliferum</i>	1217	13	0,035	0,543	0,578	>2
D	<i>Physarum leucophaeum</i>	2750	10	0,101	0,208	0,309	>2
D	<i>Physarum leucopus</i>	808	14	0,024	0,677	0,701	2
D	<i>Physarum notabile</i>	1675	5	0,421	0,417	0,838	>2
D	<i>Physarum oblatum</i>	618	3	0,669	0,746	1,415	>2
D	<i>Physarum verum</i>	1290	5	0,421	0,521	0,942	>2
D	<i>Physarum virescens</i>	800	5	0,421	0,68	1,101	>2
D	<i>Physarum viride</i>	3543	28	0	0,116	0,116	>2
D	<i>Reticularia lycoperdon</i>	5165	23	0	0,03	0,03	2
D	<i>Stemonitis axifera</i>	5103	44	0	0,031	0,031	>2
D	<i>Stemonitis flavogenita</i>	1256	18	0,005	0,531	0,536	>2
D	<i>Stemonitis fusca</i>	6664	39	0	0,007	0,007	>2
D	<i>Stemonitis herbatica</i>	623	10	0,101	0,744	0,845	>2
D	<i>Stemonitis pallida</i>	1015	9	0,138	0,607	0,745	>2
D	<i>Stemonitis splendens</i>	2557	20	0,002	0,237	0,239	>2
D	<i>Stemonitis virginiensis</i>	728	11	0,072	0,705	0,777	1
D	<i>Stemonitopsis hyperopta</i>	1199	10	0,101	0,549	0,65	2
D	<i>Stemonitopsis typhina</i>	2381	32	0	0,267	0,267	>2
D	<i>Symphytocarpus flaccidus</i>	625	4	0,535	0,743	1,278	1
D	<i>Trichia affinis</i>	1159	16	0,011	0,561	0,572	>2
D	<i>Trichia botrytis</i>	2003	24	0	0,341	0,341	>2
D	<i>Trichia contorta</i>	1731	23	0	0,403	0,403	2
D	<i>Trichia decipiens</i>	4229	31	0	0,067	0,067	>2
D	<i>Trichia favoginea</i>	3744	34	0	0,099	0,099	2
D	<i>Trichia persimilis</i>	1588	12	0,051	0,439	0,49	>2
D	<i>Trichia scabra</i>	2372	24	0	0,269	0,269	>2

Категорія	Вид	Кількість знахідок у світі	Кількість знахідок в Україні	ВБР в Україні	ВБР у світі	Сумарна ВБР	Поширення у світі (Кількість континентів)
D	<i>Trichia varia</i>	6367	37	0	0,009	0,009	1
D	<i>Tubifera ferruginosa</i>	3407	30	0	0,129	0,129	>2
X	<i>Amaurochaete tubulina</i>	143	1	1	0,938	1,938	>2
X	<i>Arcyria bulbosa</i>	5	1	1	0,998	1,998	1
X	<i>Arcyria imperialis</i>	8	1	1	0,997	1,997	2
X	<i>Arcyria major</i>		1	1	0,904	1,904	2
X	<i>Badhamia dubia</i>	89	1	1	0,961	1,961	1
X	<i>Badhamia spinispora</i>	235	1	1	0,898	1,898	>2
X	<i>Barbeyella minutissima</i>	195	1	1	0,915	1,915	>2
X	<i>Calomyxa metallica</i>	786	8	0,187	0,685	0,872	>2
X	<i>Clastoderma debaryanum</i>	1014	6	0,326	0,607	0,933	>2
X	<i>Clastoderma pachypus</i>	69	1	1	0,97	1,97	2
X	<i>Colloderma oculatum</i>	435	1	1	0,817	1,817	>2
X	<i>Comatricha brachypus</i>	6	1	1	0,998	1,998	1
X	<i>Comatricha elegans</i>	836	6	0,326	0,667	0,993	>2
X	<i>Comatricha ellae</i>	373	8	0,187	0,842	1,029	1
X	<i>Comatricha filamentosa</i>	79	1	1	0,965	1,965	2
X	<i>Comatricha nodulifera</i>	56	1	1	0,976	1,976	1
X	<i>Comatricha rigidireta</i>	62	2	0,825	0,973	1,798	1
X	<i>Comatricha suksdorfii</i>	540	2	0,825	0,776	1,601	1
X	<i>Comatricha variabilis</i>	4	1	1	0,999	1,999	1
X	<i>Craterium concinnum</i>	187	1	1	0,919	1,919	>2
X	<i>Cribraria ferruginea</i>	38	2	0,825	0,984	1,809	>2
X	<i>Cribraria microcarpa</i>	1271	7	0,249	0,527	0,776	>2
X	<i>Cribraria minutissima</i>	336	1	1	0,857	1,857	>2
X	<i>Cribraria mirabilis</i>	163	1	1	0,929	1,929	>2
X	<i>Cribraria rubiginosa</i>	27	1	1	0,988	1,988	2
X	<i>Cribraria violacea</i>	1263	13	0,035	0,529	0,564	>2
X	<i>Dianema corticatum</i>	414	1	1	0,825	1,825	2
X	<i>Dianema depressum</i>	130	1	1	0,943	1,943	2
X	<i>Dianema harveyi</i>	133	2	0,825	0,942	1,767	2
X	<i>Diderma chondrioderma</i>	40	1	1	0,983	1,983	>2
X	<i>Diderma umbilicatum</i>	378	2	0,825	0,84	1,665	2
X	<i>Didymium eximium</i>	250	1	1	0,892	1,892	>2
X	<i>Didymium megalosporum</i>	565	1	1	0,766	1,766	2
X	<i>Didymium pertusum</i>	26	1	1	0,989	1,989	1
X	<i>Didymium trachysporum</i>	365	2	0,825	0,845	1,67	>2
X	<i>Didymium vaccinum</i>	586	1	1	0,758	1,758	2
X	<i>Didymium verrucosporum</i>	227	2	0,825	0,902	1,727	>2
X	<i>Didymiun ovoideum</i>	300	1	1	0,871	1,871	2
X	<i>Echinostelium apitectum</i>	311	5	0,421	0,867	1,288	2
X	<i>Echinostelium arboreum</i>	100	4	0,535	0,956	1,491	1
X	<i>Echinostelium brooksii</i>	171	1	1	0,926	1,926	>2
X	<i>Echinostelium coelocephalum</i>	107	2	0,825	0,953	1,778	1
X	<i>Echinostelium colliculosum</i>	468	3	0,669	0,804	1,473	>2
X	<i>Echinostelium corynophorum</i>	83	1	1	0,964	1,964	1
X	<i>Echinostelium elachiston</i>	108	5	0,421	0,953	1,374	2
X	<i>Echinostelium fragile</i>	237	2	0,825	0,898	1,723	2
X	<i>Echinostelium lunatum</i>	6	2	0,825	0,998	1,823	2
X	<i>Echinostelium minutum</i>	2258	14	0,024	0,29	0,314	>2
X	<i>Echinostelium paucifilum</i>	48	1	1	0,979	1,979	2

Категорія	Вид	Кількість знахідок у світі	Кількість знахідок в Україні	ВБР в Україні	ВБР у світі	Сумарна ВБР	Поширення у світі (Кількість континентів)
X	<i>Elaeomyxa cerifera</i>	92	2	0,825	0,96	1.785	>2
X	<i>Enerthenema berkeleyanum</i>	47	1	1	0,98	1,98	1
X	<i>Lepidoderma tigrinum</i>	658	1	1	0,731	1.731	>2
X	<i>Licea belmontiana</i>	192	8	0,187	0,917	1.104	>2
X	<i>Licea biforis</i>	595	6	0,326	0,755	1.081	>2
X	<i>Licea castanea</i>	484	8	0,187	0,797	0.984	2
X	<i>Licea denudescens</i>	195	1	1	0,915	1.915	>2
X	<i>Licea floriformis</i>	13	1	1	0,995	1.995	2
X	<i>Licea hydrargira</i>	4	1	1	0,999	1.999	Немає даних
X	<i>Licea inconspiqua</i>	33	1	1	0,986	1.986	1
X	<i>Licea kleistobolus</i>	1026	13	0,035	0,603	0.638	>2
X	<i>Licea marginata</i>	172	1	1	0,925	1.925	2
X	<i>Licea minima</i>	1446	13	0,035	0,477	0.512	>2
X	<i>Licea operculata</i>	531	12	0,051	0,779	0.83	>2
X	<i>Licea parasitica</i>	1242	7	0,249	0,536	0.785	>2
X	<i>Licea pedicellata</i>	191	1	1	0,917	1.917	2
X	<i>Licea pusilla</i>	520	4	0,535	0,783	1.318	2
X	<i>Licea pygmaea</i>	291	1	1	0,875	1.875	>2
X	<i>Licea scintillans</i>	9	3	0,669	0,996	1.665	1
X	<i>Licea tenera</i>	148	3	0,669	0,935	1.604	>2
X	<i>Macbrideola cornea</i>	1219	14	0,024	0,542	0.566	>2
X	<i>Macbrideola decapillata</i>	169	4	0,535	0,926	1.461	2
X	<i>Macbrideola synsporos</i>	112	3	0,669	0,951	1,62	>2
X	<i>Oligonema fulvum</i>	57	1	1	0,975	1.975	2
X	<i>Paradiacheopsis acanthodes</i>	37	2	0,825	0,984	1.809	2
X	<i>Paradiacheopsis cribrata</i>	124	2	0,825	0,946	1.771	2
X	<i>Paradiacheopsis fimbriata</i>	823	11	0,072	0,672	0.744	>2
X	<i>Paradiacheopsis longipes</i>	30	1	1	0,987	1.987	1
X	<i>Paradiacheopsis rigida</i>	67	4	0,535	0,971	1.506	2
X	<i>Paradiacheopsis solitaria</i>	458	11	0,072	0,808	0.88	2
X	<i>Perichaena chrysosperma</i>	2207	18	0,005	0,299	0.304	>2
X	<i>Perichaena luteola</i>	176	1	1	0,923	1.923	>2
X	<i>Perichaena pedata</i>	191	2	0,825	0,917	1.742	2
X	<i>Perichaena quadrata</i>	320	2	0,825	0,863	1.688	2
X	<i>Perichaena vermicularis</i>	1763	9	0,138	0,395	0.533	>2
X	<i>Physarum alpestre</i>	434	2	0,825	0,817	1.642	2
X	<i>Physarum auriscalpium</i>	483	1	1	0,798	1.798	>2
X	<i>Physarum bethelii</i>	330	2	0,825	0,859	1.684	2
X	<i>Physarum digitatum</i>	34	2	0,825	0,985	1,81	1
X	<i>Physarum honkongense</i>	101	1	1	0,956	1.956	>2
X	<i>Physarum lakhanpalii</i>	135	1	1	0,941	1.941	>2
X	<i>Physarum murinum</i>	301	2	0,825	0,871	1.696	2
X	<i>Physarum nudum</i>	137	1	1	0,94	1,94	>2
X	<i>Physarum pusillum</i>	2252	2	0,825	0,291	1.116	>2
X	<i>Physarum serpula</i>	422	2	0,825	0,822	1.647	>2
X	<i>Stemonaria gracilis</i>	24	1	1	0,99	1,99	1
X	<i>Stemonitis mussooriensis</i>	59	1	1	0,974	1.974	2
X	<i>Stemonitopsis aequalis</i>	148	1	1	0,935	1.935	>2
X	<i>Trichia erecta</i>	285	1	1	0,878	1.878	2
X	<i>Trichia mirabilis</i>	15	2	0,825	0,994	1.819	1