

УКРАЇНСЬКИЙ ТОМ 73 • 2 • 2016

БОТАНІЧНИЙ ЖУРНАЛ

UKRAINIAN BOTANICAL JOURNAL

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

З М І С Т

Загальні проблеми, огляди та дискусії

Дубина Д.В., Устименко П.М., Попович С.Ю., Мовчан Я.І., Вакаренко Л.П. «Зелена книга України»: ще раз щодо тлумачення сутності 107

Геоботаніка, екологія, охорона рослинного світу

Лисогор Л.П., Багрікова Н.О., Красова О.О. Перелогові землі як перспективні відновлювальні елементи екомережі Правобережного степового Придніпров'я 116

Нецветов М.В., Прокопук Ю.С. Вік і радіальний приріст старовікових дерев *Quercus robur* парку «Феофанія» . . . 126

Федорончук М.М., Мосякін С.Л. Рід *Minuartia* s. l. (*Caryophyllaceae*) у флорі Східної Європи: огляд номенклатурних змін у світлі нових молекулярно-філогенетичних даних 134

Шоль Г.Н. Аналіз аборигенної та адвентивної фракцій урбанofлори Кривого Рогу 144

Кучер О.О. Систематична структура адвентивної фракції флори Старобільського злаково-лучного степу 153

Флористичні знахідки

Шевчик В.Л., Нікітчук О.В., Шевчик Т.В., Соломаха В.А. Нове місцезнаходження *Crataegus ucrainica* (*Rosaceae*) в дельті р. Рось 158

Спорові рослини та гриби

Паламар-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. Харофітні водорості: питання еволюції та філогенії 163

Леонтьев Д.В. Еволюція спорофора у *Reticulariaceae* (*Muchomycetes*). 178

Фізіологія, анатомія, біохімія, клітинна та молекулярна біологія рослин

- Шевченко Г.В., Кордюм Є.Л. Організація мікрофіламентів цитоскелета в коренях повітряно-водних рослин *Sium latifolium* (*Apiaceae*) та *Alisma plantago-aquatica* (*Alismataceae*) у процесі формування аеренхіми 185
- Козеко Л.Є., Рахметов Д.Б. Особливості динаміки синтезу білків теплового шоку HSP70 у *Malva sylvestris* і *M. pulchella* (*Malvaceae*) і стійкість до високої температури, затоплення та посухи 194

Ювілейні дати

- Бойко М.Ф., Кондратюк С.Я., Ходосовцев О.Є. Відомому таджицькому ліхенологу Імомназару Кудратову – 70. 204

Рецензії та новини літератури

- Шеляг-Сосонко Ю.Р. Дослідження лісових екосистем. Рецензія: *І.М. Коваленко*. Екологія рослин нижніх ярусів лісових екосистем 206
- Тихоненко Ю.Я., Дудка І.О. Нова книга видатного міколога. Рецензія: *З.М. Азбукина*. Определитель грибов России. Порядок Ржавчинные. 1. 208

Втрати науки

- Андрік Є.Й., Клименко С.В., Когут Е.І., Музичук Г.М., Орос І.І., Протопопова В.В., Шевера М.В. Світлій пам'яті Йосипа Йосиповича Сікури 210

НОВІ ВИДАННЯ

Чопик В.І., Федорончук М.М. Флора Українських Карпат. – Тернопіль: ТЗОВ «Тернограф», 2015. – 712 с.

Це повне зведення видового складу судинних рослин досліджуваної території, що за суттю і формою можна розглядати як друге видання «Визначника рослин Українських Карпат» (1977). Новим у праці є збільшення видового складу на 520 таксономічних найменувань. Таким чином, флора Українських Карпат нараховує 2532 види спонтанної флори, а також найважливіші культивовані види. Наведено їхню географічну, екологічну, фітосозологічну характеристики та сучасну номенклатуру. Подаються латинська абетка, транслітерація українських і латинських вимовлень. Це важливо, оскільки нині у вишах не викладають основи латинської мови, і студенти артикулюють латинські назви на англійський манер, що утруднює розуміння, про яку саме рослину йдеться. Вперше в українській і колишній союзній (за деякими винятками) науковій ботанічній літературі позначено наголоси у назвах усіх таксонів, що уніфікує та стандартизує їх з європейськими мовами. Необхідність видання «Флори ...» на сучасному рівні диктується ще й тим, що «Флора України» (1937– 1964), «Определитель высших растений Украины» (1987), «Визначник рослин Українських Карпат» (1977) фахово та морально застаріли і стали бібліографічними раритетами. Праця ілюстрована габітуальними й аналітичними малюнками.

Для науковців (систематиків, флористів, екологів, спеціалістів з охорони природи), працівників лісового та сільського господарств, викладачів вишів, фармацевтів, туристів, студентів біологічних, сільськогосподарських і лісівничих спеціальностей.



doi: 10.15407/ukrbotj73.02.107

Д.В. ДУБИНА¹, П.М. УСТИМЕНКО¹, С.Ю. ПОПОВИЧ², Я.І. МОВЧАН³, Л.П. ВАКАРЕНКО¹

¹Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01004, Україна
geobot@ukr.net

²Національний університет біоресурсів і природокористування України
вул. Героїв Оборони, 15, м. Київ, 03041, Україна
n8u5k0@ukr.net

³Національний авіаційний університет
пр. Космонавта Комарова 1, м. Київ, 03058, Україна
yaroslav.movchan@gmail.com

«ЗЕЛЕНА КНИГА УКРАЇНИ»: ЩЕ РАЗ ЩОДО ТЛУМАЧЕННЯ СУТНОСТІ

Dubyna D.V.¹, Ustymenko P.M.¹, Popovych S.Yu.², Movchan Ya.I.³, Vakarenko L.P.¹ The Green Data Book of Ukraine: once again on the essence of interpretation. Ukr. Bot. J., 2016, 73(2): 107–115.

¹M. G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2, Tereshchenkivska Str., Kyiv, 01004, Ukraine

²National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine
15, Heroiv Oborony Str., Kyiv, 03041, Ukraine

³National Aviation University
1, Cosmonaut Komarov Blvd., Kyiv, 03058, Ukraine

Abstract. The authors highlight the role of phytocoenotic diversity protection in Ukraine as an integral part of the concept of sustainable development, of the national programs on biodiversity and therefore an obligatory component of the state ecological politics. It is emphasized that protection of plant communities is one of the principal issues of plant conservation. The Green Data Books are necessary tools for the conservation organization. In accordance with this approach, the Green Data Books have been produced for many regions of Eastern Europe. With respect to current Ukrainian legislation, a status of the Green Data Book is defined by many Laws of Ukraine. However, in recent scientific publications there are attempts to criticize or to replace it with the biotope (habitat) concept. The authors provide arguments for applying various approaches in biodiversity conservation.

Key words: rare communities, Green Data Book of Ukraine, criticism, biotope, habitat, biotope concept

Як відомо, жива природа охоплює незліченну кількість організмів, кожен із яких, за умовами існування, самостійно вижити неспроможний. Саме тому на основі відносин і зв'язків, різних за характером та ступенем виявлення як з іншими організмами, так і з середовищем існування, вони утворюють різні сукупності, що є структурними одиницями організації біорізноманітності: популяції, угруповання, екосистеми тощо. Всі вони мають право на виокремлення на основі притаманних їм ознак, відносин, зв'язків тощо.

Популяції видів рослин є елементами фітоценозів, які, в свою чергу, стають формівними блоками екосистем. Вони створюють складні, різні за характером взаємодії та ієрархією рослинні угруповання, варіабельність яких нескінченна: їм притаманні всі властивості системи – від здатності до самостійного існування до організації складніших систем на основі функціональних зв'язків (Shelyag-Sosonko, 2007, 2008; Didukh, 2014). У біосфері рослинність виступає автотрофним блоком екосистеми планети (біогеоценотичної оболонки), основою біогеохімічних циклів та головним трансформатором енергії.

© Д.В. ДУБИНА, П.М. УСТИМЕНКО, С.Ю. ПОПОВИЧ,
Я.І. МОВЧАН, ВАКАРЕНКО Л.П., 2016

Розуміння того, що рослинність є національним багатством, національною цінністю, й альтернативи її збалансованому, невиснажному використанню немає, поступово формується в українському суспільстві та його державних інституціях. Охорона фітоценотичної різноманітності в Україні стає невід'ємною частиною концепції збалансованого розвитку, національних програм з біорізноманітності як обов'язкового елементу державної екополітики (Movchan, 2003). Напрямок такої політики реалізуються, зокрема, шляхом розроблення окремих національних, регіональних, місцевих та об'єктних програм і проектів. Зокрема, нині «Зелена книга України» (ЗКУ) згадується в чотирьох існуючих та запроєктованих державних програмах у галузі охорони довкілля та природно-заповідної справи.

Відомо, що однією з основних форм охорони рослинного світу є збереження рослинних угруповань. Вони цінні не лише як джерела рослинних ресурсів і оселищ раритетних видів, а й як автотрофна «біотична матриця», що визначає розподіл гетеротрофної біоти і, відповідно, характер екосистем. Необхідною умовою організації охорони рослинних угруповань є розроблення кадастрів їхніх раритетних типів – своєрідних фітоекологічних Зелених книг (Stoyko, Shelyag-Sosonko, 2005; Ustylenko et al., 2007; Shelyag-Sosonko, 2008; Martynenko et al., 2015).

Фундатором створення Зелених книг можна вважати Є.М. Лавренка (Lavrenko, 1971), який зазначав, що наявність рідкісних видів, особливо в статусі домінантів і співдомінантів, є одним із критеріїв вибору рослинних угруповань, котрі підлягають охороні. Він підкреслював і те, що охороняти варто також типові (зональні) рослинні угруповання, які знаходяться на межі ареалу.

У рамках цього підходу створені «Зелені книги України» (Zelena knyga Ukrainy..., 1987, 2002, 2009), Зелені книги Сибіру, Самарської та Брянської областей (Zelenaya kniga..., 1996, 2012; Saksonov et al., 2006); з'явилися інші роботи, присвячені рідкісним типам рослинності різних регіонів Євразії (Boikov, 1999; Rachkovskaya et al., 1999; Krestov, Verkholat, 2002; Davidenko, Nevskiy, 2013). Останні розглядають як підготовчий етап до складання регіональних Зелених книг. Слід зазначити, що з усіх опублікованих в Україні та Росії Зелених книг і переліків кадастр брянських фітоценологів – єдиний, який спирається на

синтаксономію, складену відповідно до підходу Браун-Бланке.

За весь період від ідеї створення до практичного впровадження ЗКУ (1987, 2002, 2009) отримувала різнобічне схвалення фахівців у галузі охорони природи, відомчих установ, громадських організацій тощо. У 2005 р. учені-ботаніки Т.Л. Андрієнко-Малюк, Д.В. Дубина, Я.І. Мовчан, С.М. Стойко, Ю.Р. Шеляг-Сосонко були удостоєні Державної премії України в галузі науки і техніки за розроблення та впровадження наукових основ і практичних засад збереження біорізноманітності як неодмінної умови збалансованого розвитку України, зокрема за створення першої в світі «Зеленої книги України» (Zelena knyga Ukrainy..., 1987) та інші напрацювання в галузі охорони природи. ЗКУ вже утвердилася і як предмет навчальних дисциплін у загальноосвітній середній школі (11 клас) і вищих навчальних закладах з екології, біосозології та природно-заповідної справи (Metodychni..., 2006; Popovych, 2007; Popovych et al., 2009; та ін.).

У сучасній українській правовій базі статус Зеленої книги визначений Законом України «Про рослинний світ» (1999) і відповідними документами Кабінету Міністрів України. Постановою Кабміну від 29 серпня 2002 р., № 1286 затверджено Положення про «Зелену книгу України», в якому вона трактується як офіційний державний документ з питань охорони рідкісних, таких, що перебувають під загрозою зникнення, і типових природних рослинних угруповань. ЗКУ містить узагальнені відомості про сучасний стан і заходи щодо їх збереження та науково обґрунтованого відтворення. До ЗКУ заносять синтаксони угруповань, які трапляються у природних умовах на території України, в межах її територіальних вод, континентального шельфу та виключної (морської) економічної зони і яким загрожує зникнення. Посилання на ЗКУ знаходимо в постановках Кабінету Міністрів України: від 12.05.1997 р., якою затверджено Концепцію збереження біологічної різноманітності України, від 12.12.1997 р. – «Про державне управління заповідною справою в Україні», від 08.02.1999 р. – «Про затвердження Положення про водно-болотні угіддя загальнодержавного значення», законах України та «Про Загальнодержавну програму формування національної екомережі України на 2000–2015 роки» (2000), «Про екологічну мережу

України» (2004) та в інших офіційних документах. Це питання обговорювалося на засіданні Президії НАН України, де ухвалено відповідну постанову про ЗКУ.

Під час обговорення концепції ЗКУ уже як державного документа звучали різні міркування та пропозиції. Найбільш категоричним було судження М.А. Голубця (Golubets, 2006), який не поділяв поглядів щодо значення та необхідності ЗКУ, дотримуючись думки про відмову від концепції ЗКУ і перехід до концепції біотопів. На це Ю.Р. Шеляг-Сосонко (Shelyag-Sosonko, 2008) дав аргументовану відповідь щодо значущості охорони раритетного фітоценофонду та актуальності й необхідності ЗКУ, а з виходом у 2009 р. «Зеленої книги України» як державного документа дискусії з цього питання завершилися.

Проте останнім часом у науковій літературі трапляються нові дивні спроби критики ЗКУ, за якими проглядається недостатнє розуміння ідеї її створення, концепту та ролі в охороні біорізноманітності. Так, у звіті *«Розробка ключових законодавчих актів щодо охорони біорізноманіття в лісах: адаптація українського законодавства до вимог ЄС»* (Kagalo et al., 2015), підготовленому в рамках програми «Правозастосування й управління в лісовому секторі країн східного регіону дії Європейського інструменту сусідства та партнерства», О.О. Кагало та співавтори допустили низку критичних висловлювань щодо доцільності функціонування ЗКУ та її ролі у збереженні біорізноманітності.

Наведемо деякі цитати з цього звіту в авторській редакції: *«Однак сама ідея Зеленої книги як переліку синтаксонів, які заслуговують на охорону (яка, до речі, не "прижилася" в жодній європейській країні), а тим більше виділених за традиційним в Україні домінуючим принципом, жодною мірою не може забезпечити комплексного підходу до визначення природних і напівприродних природно-територіальних комплексів, які є ключовими для збереження характерних для країни комплексів видового й ценотичного різноманіття біоти»* (с. 11). На ці закиди авторів звіту висловимо свої зауваження.

Природа має різні властивості та цінності, які необхідно зберегти, насамперед це самовідновлення і функціонування (Shelyag-Sosonko, 2007). Перше забезпечується спадковою речовиною, друге – типами організації. Зберігаючи рослинний

блок, зберігаємо й усі інші, нерозривно з ним пов'язані, оскільки без них він просто не існує, як і вони без рослинного блоку, що забезпечує умови для їхнього існування, а не навпаки. Адже поза впливом екоумов і чинників середовища місцезростання жодні процеси в рослинних угрупованнях не відбуваються.

Зелена книга – форма науково обґрунтованої охорони рослинних угруповань, яка запроваджує системний підхід до збереження біорізноманіття з акцентом на фітоценотичному аспекті. Щодо розвою Зеленої книги, то певну інформацію викладено вище. Додамо, що досвід українських учених з її створення нині використовують для підготовки проекту «Зеленої книги Республіки Башкортостан» (Martynenko et al., 2015) та «Зеленої книги Білорусі» (Ermolenkova et al., 2014). У США охороні рідкісних рослинних угруповань у різних штатах присвячені численні програми, які зазвичай реалізуються під егідою різних урядових і громадських організацій. Наприклад, товариство ботаніків Каліфорнії (California Native Plant Society – CNPS) здійснює програму (Rare Plant Communities Initiative – RPC) з виявлення та картування рідкісних рослинних угруповань. Слід зазначити, що угруповання виокремлюють на основі домінуючого підходу до класифікації рослинності (Sawyer et al., 2009; Evens, 2011; Martynenko et al., 2015).

Щодо світових практик у збереженні біорізноманітності. Слід зазначити, що «зелено-книжна» ідея не прижилася в Європі. Це тому, що в країнах Євросоюзу провідним напрямом збереження біорізноманітності є охорона місцезростань популяцій рідкісних видів рослин і тварин, а також унікальних або еталонних природних локалітетів, незалежно від того, чи трапляються там рідкісні види (Council Directive 92/43/ees, 1992). Така традиція пов'язана з історично високим ступенем освоєння території та наявністю фінансових і людських ресурсів для втілення відповідного підходу. Але ж нікому не спадає на думку вимагати, щоб директиви ЄС були впроваджені в США, Азії чи Африці? Чому Зелена книга мала «прописатися» в Європі і чи варто Україні сліпо користуватися «біотопним» підходом? Уже після появи Бернської конвенції та «Оселищної» директиви на міжнародному рівні було узгоджено Стратегію збереження рослинного світу чи її аналоги для різних регіонів, а до того й Конвенцію

про біорізноманітність (далі – КБР, 1992), а також десятки інших документів (Karamushka, Movchan, 2007), які сприяють досягненню мети – збереженню живої природи в різних її проявах. Власне, цією конвенцією і передбачений ценотичний рівень збереження біорізноманітності. Показовим прикладом є Всеєвропейська стратегія збереження біологічного та ландшафтного різноманіття (1995), яка інтегрально охоплює різні аспекти та підходи до природоохоронної діяльності – від видово-популяційної до ценотичної та екомережної. Ще складніше подібна діяльність організована на планетарному рівні, де ядром виступає КБР, завдання якої втілюються через функціональні (наприклад, природно-заповідної справи) (Movchan, 2008) чи об'єктові програми («гірські», «морські» тощо), протоколи, підходи (зокрема, екосистемний). Саме ці інструменти співпрацюють і/чи працюють паралельно.

На с. 12 вищезазначеного звіту натрапляємо на таке міркування: *«Цілком очевидним є те, що Зелена книга України жодним чином не може замінити оселищної концепції, оскільки має низку методологічних обмежень. Крім того, навіть позитивні сторони Зеленої книги України не можуть бути враховані належним чином у справі збереження біорізноманіття й охорони довкілля, оскільки, незважаючи на наявність декларативних положень, реально відсутні відповідні правові механізми, що забезпечували б можливість створення відповідних природоохоронних територій для збереження певних типів рослинних угруповань, як це зроблено для видів Червоної книги України»*. Але ж перед ЗКУ і не ставиться мета підміни «оселищної концепції», у неї інші цілі та завдання. Безперечно, ця концепція має право на самостійне існування, не поглинаючи сутність ЗКУ. Це дві гілки одного природоохоронного дерева. Разом з тим, як доречно зазначає Ю.Р. Шеляг-Сосонко (Shelyag-Sosonko, 2008), утилітарне застосування ЗКУ пов'язане з глибоким екосистемним сенсом поняття, оскільки «матеріальною сигнатурою» – тим об'єктом довкілля, що «породжує» поняття «Зелена книга», є фітоценотичні комплекси, які виконують організаційну функцію в екосистемі. Водночас вони прагматично виявляються і природним чином класифікуються. Ця дуалістичність Зеленої книги робить її методологічно та методично зрозумілою, доступною, інструментальною. Її інноваційність полягає в екосистемності,

інструментальності та виборі об'єкта, від якого залежить біорізноманітність інших царств і який є «творцем» переважної більшості екосистем Землі.

Стосовно ж зауваження про відсутність відповідних правових механізмів для збереження раритетних рослинних угруповань, то варто уважніше прочитати Положення про ЗКУ, де у пункті 4 чітко зазначаються шляхи та механізми їхньої охорони, а державний контроль за дотриманням вимог щодо охорони, відтворення та використання рослинних угруповань здійснює Мінприроди України. До речі, інструментальність ЗКУ стала одним із принципових чинників у впровадженні державної програми «Заповідники» (це дало можливість примножити площу природно-заповідного фонду України), а також у формуванні екомережі держави як потенційно головного важеля з відновлення природності довкілля. Варто пам'ятати, що основним інструментом втілення природоохоронної політики в Україні сьогодні є процес заповідання, тому нормативно-правові документи щодо охорони живої природи узгоджені з відповідними підходами та процедурами (Masikevych et al., 2013). Відповідно, підлягають охороні «зеленокнижні» об'єкти, що передбачено, як уже зазначалося, і в Законі України «Про рослинний світ» (1999, статті 26, 27, 31 тощо) та інших прямих законодавчих документах, а також у функційному (горизонтальному) законодавстві (Pravove..., 2013).

Далі на с. 31 автори звіту цитують свої ж абсурдні зауваження, опубліковані ще в 2012 р.: *«В основі ідеї охорони та збереження рідкісних і типових рослинних угруповань, навіть точніше – типів угруповань, тобто синтаксонів, виділених за домінантною класифікацією, було прагнення зберегти відповідні середовища існування для видів, які потребують збереження (Зелена..., 1987; Стойко, Шеляг-Сосонко, 2005). Проте в останньому виданні Зеленої книги України (Зелена..., 2009) ця ідея практично відкинута, а мова йде тільки про охорону певних, визначених за низкою критеріїв, типів рослинних угруповань (синтаксонів)»*. Тут узагалі важко щось коментувати. З таким же успіхом можемо спробувати описати тяжіння протилежно заряджених елементарних частинок законом їх «любові», або пояснити відхилення траєкторії польоту кулі тим, що вона «п'яна». Вибачте за грубе порівняння, але навряд чи процитоване твердження можна назвати науковим, оскільки це метафізика

(методологія) голослівності. Хочеться запитати, де автори вичитали в наведених посиланнях, що «в основі ідеї охорони та збереження рідкісних і типових рослинних угруповань було прагнення зберегти відповідні середовища існування для видів, які потребують збереження»? Наведемо ще один фрагмент з уже цитованих джерел: «Тому методологічно правильно розв'язати цю проблему можна, спираючись на концепцію збереження функціональних, а не генетичних фітосистем, тобто на основі Зелених книг, а не рідкісних видів, занесених до Червоних списків чи Червоних книг. Це не означає, що рідкісні види не потрібно охороняти. Вони, безперечно, мають певне значення для охорони генофонду, для біосфери, але не для підтримання її динамічної рівноваги» (Stoyko, Shelyag-Sosonko, 2005). Наявність раритетних видів є лише одним із показників інтегральної синфітосозологічної оцінки рослинних природних угруповань для виявлення тих із них, які підлягають охороні та занесенню до ЗКУ.

Розглянемо й інші судження опонентів, зокрема: «В основі виділення раритетних фітоценозів за традицією Зеленої книги України лежить екосистемний підхід, але самі критерії та методи виділення типів синтаксонів є принципово відмінними від прийнятих у європейській практиці» (с. 31). Варто зауважити, що основою виділення є насамперед фітоценотичний підхід, хоча враховуються й екологічні чинники, без чого нині не обходиться жодний напрям розвитку науки про життя. Або чого варте твердження О.О. Кагала зі співавторами: «Зелена книга стосується лише територій, на яких представлена рослинність і лише суходільних (включно з водною рослинністю). Вона не бере до уваги морських екосистем. Крім того, її підходи не можуть бути застосовані до територій, на яких рослинність відсутня, але які мають важливе значення як місця життєдіяльності, насамперед тваринних організмів. Наприклад, скелі з «пташиними базарами», кам'яністі береги, які є місцем розмноження морських ссавців, глибоководні екосистеми, рухомі піщані дюни тощо. Разом з тим ці території відіграють важливу роль у структурі екомережі» (с. 31). За логікою авторів звіту, можна і далі продовжити цей перелік, додавши сюди й інші природні об'єкти, позбавлені рослинності. Який все це має стосунок до ЗКУ? Таке враження, що автори не розуміють різниці між синтаксономічною і територіальною охороною і що ЗКУ створена для

забезпечення охорони саме рослинних угруповань, а не екотопів.

Виникає питання: чим мотивується людина, яка пише такі алогічні тексти? Принагідно зазначимо, що до Зеленої книги заносяться синтаксони угруповань, які трапляються у природних умовах на території України, в межах її територіальних вод, континентального шельфу та виключної (морської) економічної зони і яким загрожує зникнення.

Або ще таке висловлювання: «Тим більше, що доки немає Червоної книги типів природних оселищ України, Зелена книга України виконує важливу інформаційну функцію щодо оцінки рівня ценотичного, та, до певної міри, екосистемного різноманіття території країни» (с. 32). Зазначимо, що найважливішою функцією ЗКУ все ж таки є синфітосозологічна. Тобто синфітосозологія не може оцінювати рівень фітоценотичного й екосистемного різноманіття території країни, а є базисним документом щодо багатства та різноманітності раритетного фітоценофонду. Гадаємо, що і з виданням «Червоної книги типів природних оселищ України» інформацію про ценотичне різноманіття країни не отримає, оскільки класифікація природних оселищ не передбачає наведення наявних у них угруповань. Про це свідчить, зокрема, розроблена класифікація екосистем України (Didukh, Shelyag-Sosonko, 2001). Як вважають Я.П. Дідух та О.Л. Кузьманенко (Didukh, Kuzmanenko, 2010), критеріями виділення екотопів (біотопів) є не власне фітоценотичні, а екологічні характеристики, які визначають специфіку функціонування екосистем, хоча перші використовуються як індикатори цих процесів і способу організації екосистем. Ми усвідомлюємо, що світу потрібна, образно кажучи, «коричнева» чи якогось іншого кольору книга, не заперечуючи достоїнства «червоної» та «зеленої».

Закономірно виникає питання: а що на заміну ЗКУ пропонують автори? Відповідь знаходимо в наведеному в цьому звіті додатку 4 «Перелік зникаючих, рідкісних та вразливих типів природних оселищ лісових територій України, категорії їх рідкісності та поширення типів оселищ за 15-ма лісогосподарськими округами України». Зокрема, тут наводяться такі «цікаві» для України оселища лісових територій, як «середньоевропейські субальпійські букові ліси» (G1.65 – код EUNIS) та «субальпійські смерекові ліси з *Adenostyles alliariae*». Проте ліси, як відомо, ростуть лише в лісовому

поясі, за його межами, у вищих поясах, зокрема субальпійському, трапляються угруповання інших типів рослинності (чагарники, чагарнички, луки тощо). Або ж як автори віднайшли «мішані листопадні ліси Чорного та Каспійського морів» (G1.A7)? А що означають «неморальні сфагнові смерекові ліси» (G3.E5) чи «неморальні болота з *Pinus sylvestris*» (G3.E2)? Нагадаємо, що неморальна флора (від лат. *nemoralis* – лісовий) – це комплекс видів рослин, який генетично пов'язаний із широколистяними лісами. Ось такі примари пропонуються для охорони.

Можна було б і далі наводити викладені у звіті дискусійні та суперечливі положення щодо ЗКУ та інших питань фітосозологічного характеру, вказувати на їхню хибність, надавати аргументи і контраргументи, але на цьому поставимо крапку. Ситуація, що склалася, вимальовує в уяві сюжет про християнина. Він цілує Біблію, обережно ставить її на полицю і починає молитися до неї, замість того, щоб читати цю книгу.

Кожна людина у своєму житті стикалася з певною критикою її суджень чи вчинків. Це явище неодмінно присутнє і в науковій сфері життя. Постає тільки запитання: як реагувати на критику? За тлумачним словником, «**критика** – це аналіз чи оцінка когось/чогось із метою виявлення й усунення вад». З цього визначення випливає, що критика не є негативним явищем (хоча 90% людей саме так її сприймають), натомість це обговорення, яке допомагає визначити позитивні якості дискусійного питання, виявити і виправити недоліки. Як зазначав американський письменник Франклін П. Джонс, «чесну критику вислуховувати важко, особливо від рідних, знайомих, друзів і чужих». Але разом із тим, за Дейлом Карнегі, «необґрунтована критика – це ретельно замаскований комплімент, адже ніхто ніколи не б'є мертву собаку».

Множинність завдань щодо вивчення та охорони біорізноманіття потребує найповнішого та чіткого уявлення про реальне біорізноманіття та його раритетну складову. У збереженні екосистеми в стані збалансованого розвитку, без загрози виникнення глибоко критичних ситуацій або ж катастроф, найважливішою умовою є підтримання в гомеостатичному режимі самовідновлення ресурсів на всіх рівнях ієрархічної організації екосистеми та збереження біорізноманітності на рівні фітоценозів (Shelyag-Sosonko et al., 1992).

Наукова методологія, закладена у вищезгадані українські нормативно-правові документи, теж базується на баченні природного довкілля як складної системи, в ієрархії якої варто враховувати співіснування популяцій, ценозів, екосистем, біомів. Тому немає жодних підстав відмовлятися від охорони раритетних об'єктів/елементів природи різних рівнів її організації. Такі дії мають бути взаємодоповнювальними, орієнтованими, зрештою, на втілення елементів стратегії збалансованого розвитку (Movchan, 2008). Адже створені міжнародні Червоні списки видів рослин і тварин не відмінюють національні Червоні книги, а різноманітні Конвенції (Бернська, Боннська, Вашингтонська, Рамсарська та ін.) доповнюють одна одну в справі збереження й охорони біорізноманітності, а не діють на противагу, або ж не вимагають відміни котроїсь із них. Так, у тексті «Конвенції про охорону дикої флори та фауни і природних середовищ існування в Європі (Берн, 1979 р.)» записано: «З метою уникнення дублювання та підвищення ефективності заходів охорони дикої флори і фауни Бернська конвенція координує свою діяльність з виконавчими органами інших міжнародних природоохоронних договорів: Конвенції про біологічне різноманіття, Боннської конвенції про збереження мігруючих видів диких тварин, Угоди про збереження кажанів у Європі тощо». Ю.Р. Шеляг-Сосонко (Shelyag-Sosonko, 2008) зауважує, що західні експерти з «Натури-2000» після ознайомлення з методологією Зеленої книги високо оцінили її науковість і простоту. Але ці напрямки вже співіснують і розвиваються паралельно. В цьому – ще один прояв різноманітності та багатогранності біотичного світу, його стохастичності, складності в умовах стійкості, збалансованості та стабільності.

Враховуючи багатогранність завдань, які стосуються охорони окремих об'єктів/елементів природи, в її рамках логічним є виокремлення відповідних наукових підрозділів. Досвід свідчить, що надійну охорону раритетних видів рослин можна забезпечити лише завдяки збереженню їхніх біотопів, популяцій, а також фітоценозів, компонентами яких вони є. Так само охорона раритетних фітоценозів залежить від збереження їхнього видового різноманіття. У свою чергу, збереження раритетних видів рослин і раритетних фітоценозів можливе лише тоді, коли охоронятимуться екосистеми та ландшафти, з

якими вони екологічно пов'язані (Stoyko, 2011). Саме тому С.Ю. Попович (Popovych, 2002) і С.М. Стойко (Stoyko, 2011) вважали, що існують підстави для виділення у фітосозології трьох взаємопов'язаних структурних підрозділів – аутфітосозології, синфітосозології, екосозології щодо екосистем і ландшафтів. Кожен із них має відповідні методи досліджень, на базі яких слід обґрунтовувати диференційовані геосозологічні заходи збереження фітогенфонду, фітоценофонду та природних екосистем.

І насамкінець. Автори переконані в доцільності охорони біотопів і створенні, як зазначає Я.П. Дідух (Didukh, 2014), Червоних списків рослинних угруповань і біотопів із використанням досвіду, набутого в процесі підготовки трьох видань ЗКУ. І не замість, а поряд. Але для цього потрібна копітка, тривала і велика робота з системного обґрунтування цінності біотопів як геосозологічно значущих об'єктів з метою їхньої охорони та збереження.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Boikov T.G. *Redkie rasteniya i fitosenozy Zabaykalia*, Novosibirsk: Nauka, 1999, 264 pp. [Бойков Т.Г. *Редкие растения и фитоценозы Забайкалья*. – Новосибирск: Наука, 1999. – 264 с.].
- Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. In: *Official Journal of the European Communities*, 1992, № L 206. 22/07/1992, pp. 7–50.
- Davidenko O.N., Nevskiy S.A. *Fitoraznoobrazie Vostochnoy Evropy*, 2013, 7(2): 86–93. [Давиденко О.Н., Невский С.А. Редкие сообщества макрофитной водной растительности Саратовского Заволжья и вопросы их охраны // *Фиторазнообразие Восточной Европы*. – 2013. – 7(2). – С. 86–93].
- Didukh Ya.P. *Ukr. Bot. J.*, 2006, 63(3): 432–439. [Дідух Я.П. Якою ж бути Зеленої книзі України? // *Укр. ботан. журн.* – 2006. – 63(3). – С. 432–439].
- Didukh Ya.P. *Ukr. Bot. J.*, 2014, 71(4): 339–411. [Дідух Я.П. Стратегія розвитку геоботаніки в Україні // *Укр. ботан. журн.* – 2014. – 71(4). – С. 339–411].
- Didukh Ya.P., Kuzmanenko O.L. *Ukr. Bot. J.*, 2010, 67(5): 668–679. [Дідух Я.П., Кузьманенко О.Л. До питання про співвідношення понять «екосистема», «габітат», «біотоп» та «екотоп» // *Укр. ботан. журн.* – 2010. – 67(5). – С. 668–679].
- Didukh Ya.P., Shelyag-Sosonko Yu.R. *Ukr. Bot. J.*, 2001, 58(4): 393–403. [Дідух Я.П., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Класифікація екосистем – імператив національної екомережі (ECONET) України // *Укр. ботан. журн.* – 2001. – 58(4). – С. 393–403].
- Ermolenkova G.V., Kulikova E.Ya., Voznyachuk N.L. *Redkie pribrezhno-vodnye fitosenozy Belorusskogo Poozerya*. In: *Rastitelnost Vostochnoy Evropy i Severnoy Azii: materialy mezhdunar. nauch. konf. (Bryansk, 28 sentyabrya – 3 oktyabrya 2014)*. Bryansk: Bryanskoe poligraficheskoe obiedinenie, 2014, p. 54. [Ермоленкова Г.В., Куликова Е.Я., Вознячук Н.Л. Редкие прибрежно-водные фитоценозы Белорусского Поозерья // *Растительность Восточной Европы и Северной Азии: мат-лы Междунар. науч. конф. (Брянск, 28 сентября–3 октября 2014)*. – Брянск: ГУП «Брянское полиграфическое объединение», 2014 – С. 54].
- Evens J.M. Identification and mapping of rare plant communities – state of knowledge and adoption of standardized techniques. In: *Proceedings of the CNPS Conservation Conference «Strategies and Solutions», (17–19 January 2009)*, Sacramento, California: California Native Plant Society, 2011, pp. 49–55, available at: www.cnps.org/cnps/vegetation/pdf/rare_plant_comms-evens2009.pdf.
- Golubets M.A. *Ukr. Bot. J.*, 2006, 63(3): 422–431. [Голубець М. А. До питання про Національну зелену книгу // *Укр. ботан. журн.* – 2006. – 63(3). – С. 422–431].
- Interpretation Manual of European Union Habitats – EUR 28. In: *European commission DG environment*, 2013, available at: www.ec.europa.eu/environment/nature/legislation/habitatsdirective/docs/Int_Manual_EU28.pdf.
- Kagalo O., Protsenko L., Bondaruk G., Skrylnikov D. *Rozrobka klyuchovykh zakonodavchykh aktiv shchodo okhorony bioriznomanityta v lisakh: adaptatsiya ukraïnskogo zakonodavstva do vymog YeS (proekt)*, Kagalo / IEK NAN Ukrayiny / WWF-DCP Ukrayiny, 2015, 77 p. [Кагало О., Проценко Л., Бондарук Г., Скрильников Д. *Розробка ключових законодавчих актів щодо охорони біорізноманіття в лісах: адаптація українського законодавства до вимог ЄС (проект)*. – Кагало / ІЕК НАН України / WWF-DCP України, 2015. – 77 с.].
- Kagalo O.O., Prots V.G., Danylyk I.M., Chorney I.I., Kisch R.Ya. In: *Biotsy (oselyshcha) Ukrayiny: naukovi zasady yikh doslidzhennya ta praktychni rezultaty inventaryzatsiyi: materialy rob. seminaru (Kyiv, 21–22 bereznya 2012)*, Kyiv; Lviv, 2012, pp. 29–36. [Кагало О.О., Проць В.Г., Данилик І.М., Чорней І.І., Кіш Р.Я. Принципи, категорії, поняття й терміни оселищної концепції збереження біотичної різноманітності – український контекст // *Біотопи (оселища) України: наукові засади їх дослідження та практичні результати інвентаризації: мат-ли роб. семінару (Київ, 21–22 березня 2012 р.)*. – Київ; Львів, 2012. – С. 29–36].
- Karamushka V.G., Movchan Ya.I. *Mizhnarodni pravovi dokumenty v sferi okhorony navkolyshnogo seredovyscha ta yikh status dlya Ukrayiny*. In: *Ekologichna entsyklopediya*, Kyiv: Tsentr ekologichnoyi osvity ta informatsiyi, 2007, vol. 2, add. 2, pp. 353–366. [Карамушка В.Г., Мовчан Я.І. *Міжнародні правові документи в сфері охорони навколишнього середовища та їх статус для України* // *Екологічна енциклопедія*. – Т. 2, дод. 2. – К.: ТОВ «Центр екологічної освіти та інформації», 2007. – С. 353–366].
- Krestov P.V., Verkhohat V.P. *Redkie rastitelnye soobshchestva Primorya i Priamurya*, Vladivostok: DVO RAN, 2002,

- 200 pp. [Крестов П.В., Верхолат В.П. *Редкие растительные сообщества Приморья и Приамурья*. – Владивосток: ДВО РАН, 2002. – 200 с.]
- Lavrenko E.M. Ob okhrane biologicheskikh obektov v SSSR. In: *Voprosy okhrany botanicheskikh obektov*, Leningrad: Nauka, 1971, pp. 106–113. [Лавренко Е.М. Об охране биологических объектов в СССР // *Вопросы охраны биологических объектов*. – Л.: Наука, 1971. – С. 106–113].
- Martynenko V.B., Mirkin B.M., Baisheva E.Z., Muldashev A.A., Naumova L.G., Shirokikh P.S., Yamalov S.M. *Uspekhy sovremennoy biyologii*, 2015, **135**(1): 40–51. [Мартыненко В.Б., Миркин Б.М., Баишева Э.З., Мулдашев А.А., Наумова Л. Г., Широких П.С., Ямалов С.М. Зеленые книги: концепции, опыт, перспективы // *Успехи современной биологии*. – 2015. – **135**(1). – С. 40–51].
- Masikevych Yu.N., Movchan Ya.I., Tsytsyma P.M. *Pravove rehulyuvannya zapovidnoi spravy v Ukraini (spetsialne zibrannya zakonodavchikh dokumentiv)*, Chernivtsi: Knyhu–XXI, 2007, 816 pp. [Масікевич Ю.Г., Мовчан Я.І., Цицима П.М. *Правове регулювання заповідної справи в Україні (спеціальне зібрання законодавчих документів)*. – Чернівці: Книги–XXI, 2007. – 816 с.]
- Metodychni rekomendatsiyi do vuvchennya dystsyplyny «Biosozologiya» studentamy magistratury dennoyi formy navchannya za napryatom 1304 – «Lisove ta sadovoparkove gospodarstvo»*. Compilers S.Yu. Popovych, O.M. Korinko, Kyiv: Vydavnychu tsestr NAU, 2006, 42 p. [Методичні рекомендації до вивчення дисципліни «Біосологія» студентами магістратури денної форми навчання за напрямом 1304 – «Лісове та садово-паркове господарство» / Укладачі: С.Ю. Попович, О.М. Корінко. – К.: Видав. центр НАУ, 2006. – 42 с.]
- Movchan Ya.I. *Nauk. zap. NaUKMa. (Spets. Vyr.)*, 2003, **22**(2): 395–399. [Мовчан Я.І. Стратегія збереження біорізноманіття в Україні: обґрунтування структури та алгоритм впровадження // *Наук. зап. НаУКМа. (Спец. вип.)*. – 2003. – **22**(2). – С. 395–399].
- Movchan Ya.I. Econet in the framework of sustainable development. In: *Social and economic potential of sustainable development*. Eds L. Hens. and L. Melnyk, Sumy: University Book, 2008, pp. 103–108.
- Movchan Ya. Transboundary protected areas: issues for consideration. In: *Secretariat of the Convention on Biological Diversity, CBD Technical Series №.15. Biodiversity for consideration in the planning, establishment and management of protected areas sites and networks*, Montreal; Kuala Lumpur: Gempita Maju Shd., 2004, pp. 82–88.
- Popovych S.Yu. *Synfitosozologiya lisiv Ukrainy*, Kyiv: Akadempriodyka, 2002, 228 pp. [Попович С.Ю. Синфітосологія лісів України. – К.: Академперіодика, 2002. – 228 с.]
- Popovych S.Yu. *Pryrodno-zapovidna sprava. Navchalnyy posibnyk*, Kyiv: Aristey, 2007, 480 pp. [Попович С. Ю. *Природно-заповідна справа: Навч. посібник*. – К.: Арістей, 2007. – 480 с.]
- Popovych S.Yu., Korinko O.M., Ustyomenko P.M. *Zapovidne lisoznavstvo. Navchalnyy posibnyk*, Ternopil: Navchalna knyha–Bogdan, 2009, 384 pp. [Попович С.Ю., Корінко О.М., Устименко П.М. *Заповідне лісознавство: Навч. посібник*. – Тернопіль: Навч. книга–Богдан, 2009. – 384 с.]
- Pravove reguluyvannya zapovidnoyi spravy v Ukraini (spetsialne zibrannya zakonodavchikh dokumentiv)*. Eds V. Chernyavskyy, Yu. Masikevych, Ya. Movchan, P. Tsytsyma, M. Bilokon, Chernivtsi: Knyhu–XXI, 2013, 800 pp. [Правове регулювання заповідної справи в Україні (спеціальне зібрання законодавчих документів)/ Упорядники В. Чернявський, Ю. Масікевич, Я. Мовчан, П. Цицима, М. Білоконь. – Чернівці: Книги–XXI, 2013. – 800 с.]
- Rachkovskaya E.I., Ogar N.P., Marinich O.V. *Stepnoy byulleten*, 1999, **3–4**: 41–46. [Рачковская Е.И., Огарь Н.П., Маринич О.В. Редкие растительные сообщества степей Казахстана и их охрана // *Степной бюллетень*. – 1999. – **3–4**. – С. 41–46].
- Saksonov S.V., Lysenko T.M., Piina V.N., Koneva N.V. *Zelenaya kniga Samarskoy oblasti*, Samara: SamarNTsRAN, 2006, 201 pp. [Саксонов С.В., Лысенко Т.М., Ильина В.Н., Конева Н.В. *Зеленая книга Самарской области*. – Самара: СамарНЦРАН, 2006. – 201 с.]
- Sawyer J.O., Keeler-Wolf T., Evens G.M. *A manual of California Vegetation*. 2 ed., Sacramento, California: California Native Plant Society, 2009, 1300 pp.
- Shelyag-Sosonko Yu.R. *Ukr. Bot. J.*, 2007, **64**(6): 777–796. [Шеляг-Сосонко Ю.Р. Біорізноманітність: парадигма та визначення // *Укр. ботан. журн.* – 2007. – **64**(6). – С. 777–796].
- Shelyag-Sosonko Yu.R. *Ukr. Bot. J.*, 2008, **65**(2): 274–288. [Шеляг-Сосонко Ю.Р. Стан рослинності – головна проблема світової спільноти // *Укр. ботан. журн.* 2008. – **65**(2). – С. 274–288].
- Shelyag-Sosonko Yu.R., Krysachenko V.S., Movchan Ya.Y. *Metodologiya geobotanyky*, Kyiv: Naukova Dumka, 1991, 272 pp. [Шеляг-Сосонко Ю.Р., Крисаченко В.С., Мовчан Я.І. *Методологія геоботаніки*. – Київ: Наук. думка, 1991. – 272 с.]
- Shelyag-Sosonko Yu.R., Ustyomenko P.M., Popovych S.Yu., Vakarenko L.P. *Zelena knyha Ukrainy. Lisy*, Kyiv: Naukova Dumka, 2002, 256 pp. [Шеляг-Сосонко Ю.Р., Устименко П.М., Попович С.Ю., Вакаренко Л.П. *Зелена книга України. Ліси*. – К.: Наук. думка, 2002. – 256 с.]
- Stoyko S.M. *Ukr. Bot. J.*, 2011, **68**(3): 331–351. [Стойко С.М. Основи фітосології та її завдання у збереженні фітогенофонду і фітоценофонду // *Укр. ботан. журн.* – 2011. – **68**(3). – С. 331–351].
- Stoyko S.M., Shelyag-Sosonko Yu.R. *Ukr. Bot. J.*, 2005, **62**(5): 611–623. [Стойко С.М., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Раритетний фітоценофонд України та концепція національної «Зеленої книги» // *Укр. ботан. журн.* – 2005. – **62**(5). – С. 611–623].
- Ustyomenko P.M., Shelyag-Sosonko Yu.R., Vakarenko L.P. *Rarytetnyy fitotsenofond Ukrainy*, Kyiv: Phytosociocentre, 2007, 268 pp. [Устименко П.М., Шеляг-Сосон-

ко Ю.Р., Вакаренко Л.П. *Раритетний фітоценофонд України*. — К.: Фітосоціоцентр, 2007. — 268 с.].

Zelena knyga Ukrainy. Ed. Ya.P. Didukh, Kyiv: Alterpress, 2009, 448 pp. [*Зелена книга України* / За ред. Я.П. Дідуха. — К.: Альтерпрес, 2009. — 448 с.].

Zelena knyga Ukrainy: yakoyi yiy buty? Ed. Yu.R. Shelyag-Sosonko, Kyiv: Akadempriodyka, 2003, 33 pp. [*Зелена книга України: якою їй бути?* / За ред. Ю.Р. Шеляга-Сосонка. — К.: Академперіодика, 2003. — 33 с.].

Zelenaya kniga Bryanskoj oblasti (rastitelnye soobshchestva, nuzhdayushchiesya v okhrane). Ed. A.D. Bulokhova, Bryansk: GUP Bryansk. obl. poligr. obiedinenie, 2012, 144 pp. [*Зеленая книга Брянской области (растительные сообщества, нуждающиеся в охране)* / Под ред. А.Д. Булохова. — Брянск: ГУП «Брянск. обл. полиграф. объединение», 2012. — 144 с.].

Zelenaya kniga Sibiri: redkie i nuzhdayushchiesya v okhrane rastitelnye soobshchestva, Novosibirsk: Nauka, 1996, 396 pp. [*Зеленая книга Сибири: редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества*. — Новосибирск: Наука, 1996. — 396 с.].

Zelenaya kniga Ukrainskoj SSR: redkie, ischezayushchie i tipichnye, nuzhdayushchiesya v okhrane rastitelnyesobshchestva. Ed. Yu.R. Shelyag-Sosonko, Kyiv: Naukova Dumka, 1987, 214 pp. [*Зеленая книга Украинской ССР: редкие, исчезающие и типичные, нуждающиеся в охране растительные сообщества* / Под ред. Ю.Р. Шеляга-Сосонко. — Киев: Наук. думка, 1987. — 214 с.].

Рекомендує до друку Надійшла 30.11.2015 р.
А.В. Єна

Дубина Д.В.¹, Устименко П.М.¹, Попович С.Ю.², Мовчан Я.І.³, Вакаренко Л.П.¹ **«Зелена книга України»: ще раз щодо тлумачення сутності**. — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(2): 107–115.

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

²Національний університет біоресурсів і природокористування України вул. Героїв Оборони, 15, м. Київ, 03041, Україна

³Національний авіаційний університет пр. Космонавта Комарова 1, м. Київ, 03058, Україна

Автори наголошують на тому, що охорона фітоценотичної різноманітності в Україні є невід'ємною частиною концепції збалансованого розвитку, національних програм з біорізноманітності як обов'язкового елементу державної екополітики. Підкреслюється, що одна з основних форм збереження рослинного світу — це

охорона рослинних угруповань. Необхідною умовою для цього є створення Зелених книг. У рамках такого підходу розроблені Зелені книги для багатьох регіонів Східної Європи. В українській правовій базі статус Зеленої книги визначається декількома Законами України. Проте останнім часом у науковій літературі трапляються спроби критики «Зеленої книги України» та заміни синфітосозологічної концепції на оселишну. Автори статті аргументовано вказують на необхідність збереження живої природи в її різноманітних проявах. І наполягають на паралельному використанні для цього всіх інструментів.

Ключові слова: раритетні угруповання, Зелена книга України, критика, біотоп, оселишна концепція

Дубина Д.В.¹, Устименко П.М.¹, Попович С.Ю.², Мовчан Я.І.³, Вакаренко Л.П.¹ **«Зелена книга України»: ще раз относительно толкования сущности**. — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(2): 107–115.

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

²Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины ул. Героев Оборони, 15, г. Киев, 03041, Украина

³Национальный авиационный университет пр. Космонавта Комарова 1, г. Киев, 03058, Украина

Авторы отмечают, что охрана фитоценотического разнообразия в Украине является неотъемлемой частью концепции сбалансированного развития, национальных программ по биоразнообразию как обязательного элемента государственной экополитики. Подчеркивается, что одна из основных форм сохранения растительного мира — охрана растительных сообществ. Необходимым условием организации их охраны является создание Зеленых книг. Отмечается, что в рамках этого подхода разработаны Зеленые книги для многих регионов Восточной Европы. В украинской правовой базе статус Зеленой книги определяется несколькими Законами Украины. Однако в последнее время в научной литературе случаются попытки критики «Зеленой книги Украины» и замены синфітосозологіческой концепции биотопной. Авторы аргументированно доказывают необходимость сохранения живой природы в ее разнообразных проявлениях. И настаивают на параллельном использовании для этого всех инструментов.

Ключевые слова: раритетные сообщества, Зеленая книга Украины, критика, биотоп, биотопная концепция.



doi: 10.15407/ukrbotj73.02.116

Л.П. ЛИСОГОР¹, Н.О. БАГРІКОВА², О.О. КРАСОВА¹

¹Криворізький ботанічний сад НАН України
вул. Маршака, 50, м. Кривий Ріг, 50089, Україна
lisogor.2004@mail.ru

²Нікітський ботанічний сад – Національний науковий центр
м. Ялта, 298648, Крим, Україна
nbagrik@ukr.net, akras.akras@rambler.ru

ПЕРЕЛОГОВІ ЗЕМЛІ ЯК ПЕРСПЕКТИВНІ ВІДНОВЛЮВАЛЬНІ ЕЛЕМЕНТИ ЕКОМЕРЕЖІ ПРАВОБЕРЕЖНОГО СТЕПОВОГО ПРИДНІПРОВ'Я

Lysogor L.P.¹, Bagrikova N.O.², Krasova O.O.¹ **Abandoned lands as perspective recovery elements of econetwork of the Right-Bank Steppe Dnipro area.** Ukr. Bot. J., 2016, 73(2): 116–125.

¹Kryvyi Rih Botanical Garden, NAS Ukraine
50, Marshak Str., Kryvyi Rih, 50089, Ukraine

²Nikita Botanical Gardens – National Scientific Centre
Yalta, 98648, Crimea, Ukraine

Abstract. We propose to solve the problem of expanding the nature reserve areas in the Right-Bank Steppe Dnipro area by including abandoned lands as recovery elements of the ecological network. Within this region, the sites of recovering abandoned lands are characterized by significant cenotic diversity and presence of zoologically valuable species. The recovery of plant cover of abandoned lands occurs rapidly as a result of dispersal of seeds of steppe species from the adjacent protected areas or preserved steppe plots. In some cases, demutation processes can be accelerated by using the method of sowing rare species, melliferous and medicinal plants, as well as the establishment of insemination plots on abandoned lands for better distribution of seeds. The negative factors that affect the development of plant communities of abandoned lands are irregular grazing and burning, resulting in the formation of microcenosis with dominated *Cirsium setosum*, *Onopordum acanthium*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Iva xanthiifolia* and *Artemisia vulgaris*. On the abandoned lands that approach complete process of re-establishment, the following communities of associations are formed: *Stipetum (capillatae) festucosum (valesiacaе)*, *Koelerieta (cristatae) poosum (angustifoliae)*, and *Festucetum (valesiacaе) koeleriosum (cristatae)*.

Key words: abandoned lands, ecological network, monitoring, Right-Bank Steppe Dnipro area

Вступ

Збереження та невиснажливе використання біорізноманітності визнано одним із пріоритетів державної політики України у сфері природокористування і невід'ємною умовою екологічно збалансованого соціально-економічного розвитку (Velychko, Zerkalov, 2001; Stoyko, 2011). Розбудова екомережі нині є найбільш раціональним напрямком реалізації цієї стратегії.

На території Правобережного степового Придніпров'я (ПСП), де розораність земель сягає 72 % (Vasilyuk, 2011), проблема формування екомережі постає надзвичайно гостро. Як зазначають В.В. Манюк і О.В. Василюк (Manyuk, Manyuk, 2010; Vasilyuk, 2011), для того, щоб довести частку

заповідних земель у Дніпропетровській обл. хоча б до 10 % (порівняно з нинішнім 1,1 %), необхідно вилучити з традиційного господарського циклу близько 320 тис. га, тобто вдвідесятеро більше, ніж усі заповідні території, створені в області за весь період розвитку заповідної справи.

Розв'язання цієї проблеми можливе за умов залучення перелогових земель до складу екомережі як відновлювальних елементів. Перелоги мають значний природно-ресурсний потенціал. Щоб його задіяти, необхідне раціональне поводження з такими землями, тобто відновлення їхнього біорізноманіття до показників, які характеризують природні екосистеми.

Отже, на нинішньому етапі формування регіональних екомереж актуальними залишаються розробки теоретичних положень і прикладні до-

слідження, спрямовані на обґрунтування заходів задля забезпечення їхнього ефективного функціонування. Одним із основних напрямків є розробка положень системи моніторингу, яка передбачає комплексні спостереження для оцінки та прогнозування змін, що відбуваються на природоохоронних територіях.

Сьогодні перспективними територіями для відновлення степових екосистем є перелоги, які перебувають на третій стадії відновлення рослинного покриву (Borovik, 2010; Dubyna et al., 2010; Borovik, 2012; Dubyna, Movchan, 2013). Це потенційний резерв, що уможливить у майбутньому збільшення площ ключових і сполучних територій.

Об'єкти та методи досліджень

Правобережне степове Придніпров'я розташоване в двох фізико-географічних підзонах степової зони України – північно- та середньостеповій (Marynych et al., 2003).

За новітнім геоботанічним районуванням (Didukh, Shelyag-Sosonko, 2003) територія ПСП частково охоплює терени трьох геоботанічних округів Чорноморсько-Азовської степової підпровінції Понтичної степової провінції Степової підобласті – Бузько-Дніпровського, Дніпровсько-Азовського та Бузько-Інгульського.

Польові роботи на цій території ми вели напівстаціонарними та маршрутними методами (Yunatov, 1964) упродовж 2004–2015 рр. Виконано понад 360 геоботанічних описів за загальноприйнятими методиками (Aleksandrova, 1964). Назви судинних рослин подано за зведенням С.Л. Мосякіна та М.М. Федорончука (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999).

Перспективні заповідні об'єкти вибирали з урахуванням найбільш уживаних критеріїв розбудови екомережі (Skrypnyk, Smetana, 2011; Dubyna, Movchan, 2013).

Результати досліджень та їх обговорення

На теренах ПСП, за диференціацією екомережі степової зони України (Dubyna, Movchan, 2013), виділено чотири ключові території регіонального рівня: Середньоінгулецьку, Інгулецько-Криворізьку, П'ятихатківську та Базавлуцьку, які поєднуються трьома меридіанними екокоридорами регіонального рівня – Інгулецьким, Лозоватсько-Саксаганським і Кам'янсько-Базавлуцьким. Східна та

південно-східна межі ПСП збігаються з коридором міжнародного рівня – Дніпровським меридіанним (рисунок).

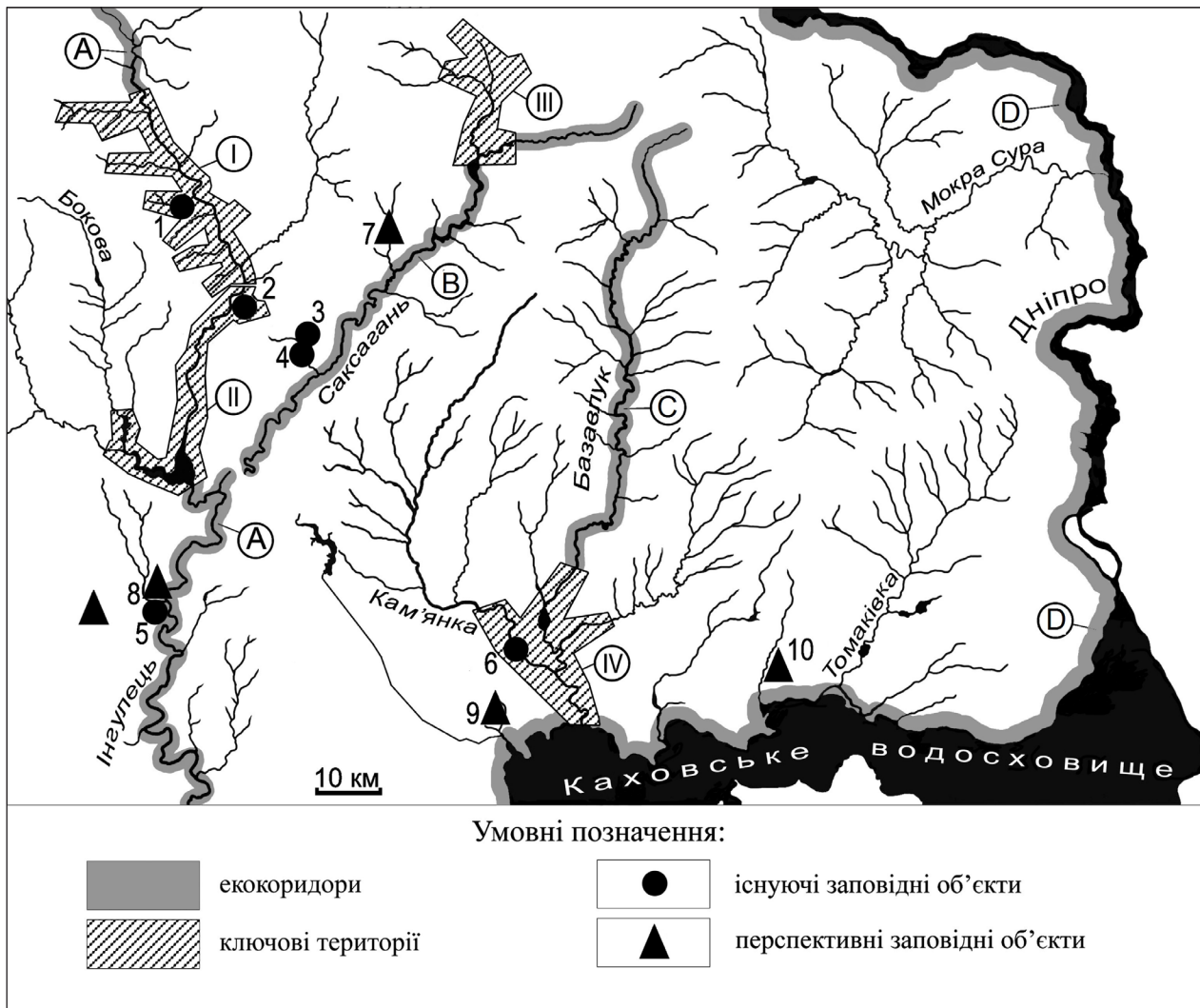
У ландшафтній структурі гідрографічної мережі ПСП перелогові землі мають чітко окреслені позиції: здебільшого вони приурочені до пологих схилів балок і річкових долин крутизною 3–6°. Але нерідко перелоги залягають у межах широких днищ балок і в нижніх частинах схилів їхніх бортів.

Інгулецький меридіанний коридор регіонального рівня розташований у басейні р. Інгулець (права притока Дніпра, завдовжки 549 км) (Dubyna, Movchan, 2013).

На дослідженій площі Інгулецький меридіанний коридор з'єднує Інгулецько-Криворізьку та Середньоінгулецьку ключові території. Балками широтного спрямування екокоридор поєднується з Лозоватсько-Саксаганським, а за рахунок Карачунівського водосховища – з Боковеньківським меридіанним екокоридорами регіонального рівня.

Відновлювальна ділянка «Богданівська» (близько 20 га) міститься в межах заказника «Власівська балка», поблизу с. Богданівка Петрівського р-ну Кіровоградської обл. Разом із заказником входить до Середньоінгулецької ключової території. Тут переважають перелоги третьої відновлювальної стадії, репрезентовані угрупованнями асоціації *Festucetum (valesiacaе) koeleriosum (cristataе)*. На ділянках із візуальним порушенням травостою внаслідок безсистемного випасу формуються угруповання з проективним покриттям 45–60 %, в яких нараховується від 25 до 45 видів. Травостій диференційований на два під'яруси. На загальному тлі травостою вирізняються доволі бідні кострицеві угруповання, в складі яких виявлені види, стійкі до антропогенного впливу: *Artemisia austriaca* Jacq., *Salvia tesquicola* Klokov & Pobed., *Centaurea diffusa* Lam., *Cichorium intybus* L., *Falcaria vulgaris* Bernh., *Berteroa incana* (L.) DC. Зі степових видів широко розповсюджені *Achillea pannonica* Scheele, *Galium octonarium* (Klokov) Soo, *Scabiosa ochroleuca* L. Місцями утворюються невеликі, але достатньо щільні плями *Medicago romanica* Prod., *Lathyrus tuberosus* L., *Potentilla impolita* Wahlenb.

На менш порушених ділянках сформувалися угруповання асоціації *Festucetum (valesiacaе) koeleriosum (cristataе)* з високою ценотичною роллю *Poa angustifolia* L., *Astragalus austriacus* Jacq., *Centaurea adpressa* Ledeb., *Anthemis subtinctoria* Dobrocz., *Teucrium polium* L., *Thymus* × *dimorphus*



Картохема екомережі Правобережного степового Придніпров'я. Екокоридори регіонального рівня: А – Інгулецький меридіанний, В – Лозоватсько-Саксаганський меридіанний, С – Кам'янсько-Базавлуцький меридіанний; D – Дніпровський меридіанний екокоридор міжнародного рівня; ключові території регіонального рівня: I – Середньоінгулецька, II – Інгулецько-Криворізька, III – П'ятихатківська, IV – Базавлуцька; заповідні об'єкти: 1 – заказник «Власівська балка», 2 – заказник «Інгулецький степ», 3 – заказник місцевого значення «Балка Північна Червона», 4 – заказник загальнодержавного значення «Балка Північна Червона», 5 – заказник «Візира», 6 – заказник «Кам'янський прибережно-річковий комплекс»; перспективні заповідні об'єкти: 7 – «Балка Демурина», 8 – «Балка Зелена», 9 – «Балка Широка», 10 – «Балка Пугачова»

Map scheme of econetwork of Right-bank steppe Dnieper region. Conventions. Ecocorridors of regional level: A – Ingulets meridian, B – Lozovatka-Saksagan meridian, C – Kamyanka-Bazavluk meridian; D – Dnieper meridian ecocorridor of international level; key territories of regional level: I – Middle Ingulets territory, II – Ingulets-Kryvyi Rih territory, III – Pyatykhatky territory, IV – Bazavluk territory; existing reserve objects: 1 – protected area «Vlasivs'ka Gully», 2 – protected area «Ingulets steppe», 3 – protected area of local value «Gully Pivnichna Chervona», 4 – protected area of state value «Gully Pivnichna Chervona», 5 – protected area «Vizirka», 6 – protected area «Kamyanka riverside complex»; perspective reserve objects: 7 – «Gully Demuryna», 8 – «Gully Zelena», 9 – «Gully Shyroka», 10 – «Gully Pugachova»

Klokov & Des.-Shost. Травостій диференційований на три під'яруси, проективне покриття – 65 %, зафіксовано від 35 до 60 видів.

Найвищу соцологічну цінність становлять незначні за площею ценоструктури з домінуванням *Astragalus ponticus* Pall. – понтичного степового виду, занесеного до «Червоної книги України» та «Червоної книги Дніпропетровської області» (Chervona knyha Ukrainy ..., 2009; Chervona knyha Dnipropetrovskoi oblasti..., 2010; Lisohor, 2014). Травостій середньовисокий, чітко диференційований на три під'яруси. Перший (60–75 см) під'ярус сформований високостебловим видом-домінантом *Astragalus ponticus* із покриттям 30–45 %. У другому (35–60 см) переважають *Poa angustifolia*, *Achillea millefolium* L., *Consolida regalis* S.F. Gray. До третього під'ярусу (15–35 см) входять види, що мають високий клас постійності та проективне покриття 1–7 %: *Plantago lanceolata* L., *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Festuca valesiaca* Gaudin, *Teucrium polium*, *Xeranthemum annuum* L., *Agrimonia eupatoria* L., *Lotus ucrainicus* Klokov.

Відновлення рослинного покриву на цій ділянці відбувається доволі швидко завдяки занесенню насіння степових видів із прилеглої території заказника. Негативним чинником є безсистемний випас великої рогатої худоби на ділянці, ближчої до села, внаслідок чого формуються мікроценоструктури з домінуванням *Cirsium setosum* (Willd.) Besser, *Onopordum acanthium* L. та *Artemisia vulgaris* L.

Відновлювальна ділянка «Недайводська» (близько 10 га) розташована в правобережній частині заказника «Інгулецький степ», що в Криворізькому р-ні Дніпропетровської обл., на північний захід від с. Недайвода. Входить до складу Інгулецько-Криворізької ключової території. Частину заказника ще в 1996 р. розпаювали під городи, на яких сформувалися ценоструктури з домінуванням *Ambrosia artemisiifolia* L. та *Iva xanthiifolia* Nutt. (стадія польових бур'янів). У першому під'ярусі (70–120 см заввишки) найпоширенішими є види-домінанти *Ambrosia artemisiifolia* та *Iva xanthiifolia*, проективне покриття яких варіює в межах 30–40%. Співдомінантами в таких ценоструктурах виступають *Conyza canadensis* (L.) Cronquist, *Cirsium setosum*, *Sisymbrium officinale* (L.) Scop., *Onopordum acanthium*, *Carduus acanthoides*, *Melilotus albus* Medik., *Picris hieracioides* L. Другий під'ярус заввишки 25–40 см утворюють *Reseda lutea* L., *Setaria viridis* (L.) P. Beauv., *Convolvulus arvensis* L., *Anisantha tectorum* L., *Trifolium*

arvense L. На початку вегетаційного періоду помітну роль у нижньому під'ярусі відіграють *Senecio vernalis* Waldst. & Kit. і *Thlaspi arvense* L. Нерідко виявляють весняні синзії, які виконують функцію тимчасового третього під'ярусу (5–15 см заввишки) з участю *Arenaria uralensis* Pall. ex Spreng. і *Thlaspi perfoliatum* L. Загалом у складі угруповань виявлено 25 видів (Smetana, Krasova, 2008; Smetana et al., 2013).

Прилегла до перелогів рослинність представлена угрупованнями асоціації *Festucetum (valesiaca) caricosum (praecocis)*, яка формується на супісках (Smetana et al., 2013). Проте ближче до села трапляються невеликі за обсягом угруповання формації *Stipeta capillatae*, що є потенційними осередками привнесення діаспор степових видів до серійних перелогових угруповань. Окрім того, на правому березі Інгульця (завширшки 20 м) міститься пам'ятка природи «Козацький степ», де доволі значні площі займають угруповання формації *Stipeta capillatae*, *S. pulcherrimae*. Вони слугують осередками розповсюдження діаспор, що в майбутньому пришвидшить процес демутації перелогів.

Відновлювальна ділянка «Візьрська» (близько 4 га) безпосередньо прилягає до межі техногенного ландшафтного заказника місцевого значення «Візьрка», що являє собою своєрідний комплекс старих відвалів, затоплених кар'єрів і залишків балкових ландшафтів. Знаходиться ділянка поблизу с. Візьрка, підпорядкованого Криворізькій міській раді Дніпропетровської обл. Найбільшу цінність заказника з погляду фітосоцології становлять угруповання видів, які розселилися по відвалах самостійно, без втручання людини, з розташованих поряд степових балок, – *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata*, *Stipa capillata* L. Вони також забезпечують природне відновлення рослинного покриву перелогів, що межують із заказником (Smetana, Krasova, 2008).

На досліджених перелогах, які репрезентують третю стадію демутації, за площею переважають угруповання асоціації *Poetum (angustifoliae) festucosum (valesiacaе)* та *Koelerietum (cristatae) poosum (angustifoliae)*. Відзначається висока мозаїчність перелогу – як наслідок швидкої зміни в часі стадій демутації від польових бур'янів до дернинних злаків, минаючи стадію довгокореневищних злаків. Остання представлена незначними за площею ценозами з домінуванням *Elytrigia repens* (L.) Nevski та *Vicia cracca* L.

Перелого, які ближчі до села, характеризуються флористично найбіднішими угрупованнями асоціації *Poetum (angustifoliae) festucosum (valesiacaе)*, в складі яких сформувалися мікроценоструктури з переважанням *Ambrosia artemisiifolia* та *Conyza canadensis*. Окрім того, тут поодинокі трапляються сіянці деревних видів – *Elaeagnus angustifolia* L., *Juglans regia* L., *Ulmus pumila* L., насіння яких заноситься з лісосмуги, що межує із заказником. Загальне проективне покриття – 70–80 %, загалом виявлено 49 видів. Проективне покриття домінанта *Poa angustifolia* коливається від 35 до 45 %, а співдомінанта *Festuca valesiaca* – від 10 до 15 %. До вказаних ценозів входять синантропні види – *Cirsium setosum*, *Daucus carota* L., *Erigeron podolicus* Besser, *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal, *Reseda lutea*.

Угруповання асоціації *Koeleria (crinatae) poosum (angustifoliae)* відзначаються низьким травостоєм (30–40 см) із проективним покриттям 60–70 %, в якому на частку домінанта *Koeleria cristata* припадає 25–30 %. Постійними видами є *Achillea pannonica*, *Astragalus onobrychis* L., *Festuca valesiaca*, *Galium humifusum* M. Bieb., *Medicago romanica*. У складі угруповань налічується 34 види, серед яких зафіксовані сходи деревних рослин *Ulmus pumila* та *U. minor* Mill. заввишки 20–40 см.

Характеристику рослинності ландшафтного заказника «Візирка» та прилеглих до нього перелогів висвітлено в публікації О.М. Сметани у співавторстві (Smetana, Krasova, 2008). Автори зазначають, що основними домінантами перелогових угруповань є *Ambrosia artemisiifolia*, яка утворювала суцільні монодомінантні високі зарості; подекуди виділялися мікроценози з великою участю *Artemisia absinthium* L., *Cirsium setosum*, *Carduus acanthoides*, *Iva xanthiifolia*.

Дослідження, здійснені нами в 2015 р., показали, що за невеликий проміжок часу відбулися суттєві зміни в складі рослинного покриву перелогів. Це сталося внаслідок занесення насіння степових видів із прилеглих територій, де збереглася зональна рослинність, що й прискорило процес демутації.

Відновлювальна ділянка «Зеленівська» (близько 4 га) знаходиться в правому нижньому відвершку «Балки Зеленої», яка спускається до р. Інгулець, біля смт Зелене Криворізької міської ради Дніпропетровської обл. Сама балка є перспективним об'єктом для заповідання, оскільки на території Криворізького регіону вона найбільша за площею цілісна нерозорана ділянка (Krasova, Kucherevskiy, 2005; Smetana, Krasova, 2012; Smetana et al., 2013). Балка утворює єдиний територіальний комплекс із

техногенним заказником «Візирка». Її рослинний покрив відзначається високою ценотичною та флористичною різноманітністю. До раритетної фракції флори входять 19 видів вищих рослин, занесених до «Червоної книги України»: *Stipa capillata*, *S. lessingiana* Trin. & Rupr., *S. ucrainica* P.A. Smirn., *S. asperella* Klokov & Ossychnjuk, *Caragana scythica* (Kom.) Pojark., *Elytrigia stipifolia* (Czern. ex Nevski) Nevski та ін. (Chervona knyha Ukrainy..., 2009).

На перелогох відновлювальної ділянки «Зеленівська» сформувалися угруповання асоціації *Festucetum (valesiacaе) koeleriosum (crinatae)*. Широко розповсюджені також мікроценози *Poa angustifolia* (Mazur et al., 2012). Флористичне ядро становлять *Teucrium polium*, *Euphorbia seguieriana* Neck., *E. stepposa* Zoz ex Prokh., *Eryngium campestre* L., *Marrubium praecox* Janka, *Artemisia austriaca*, *Medicago romanica*. У складі досліджених фітоценозів налічується 30–45 видів. Травостій середньовисокий, диференційований на три під'яруси з проективним покриттям 65–80 %.

Окрім того, по контуру перелогів, які межують зі степовою рослинністю, формуються угруповання асоціації *Stipetum (capillatae) festucosum (valesiacaе)*. Травостій чітко диференційований на три під'яруси. Перший (45–50 см заввишки, покриття 25–30 %) утворюють *Stipa capillata*, *Salvia nutans* L. та *Verbascum phoeniceum* L. До другого під'ярусу (25–40 см заввишки, покриття 20 %) входять *Festuca valesiaca*, *Salvia tesquicola*, *Falcaria vulgaris*, *Artemisia austriaca* та ін. Третій під'ярус формують види степового різнотрав'я – *Galatella villosa* (L.) Rchb. f., *Galium humifusum*, *Veronica teucrium* L., *Plantago urvillei* Opiz. Загальне проективне покриття травостою – 65–70 %. За флористичним складом переліг відповідає щільнодернинній стадії демутації. Слід зазначити, що на ділянках перелогу, які межують із балкою, сформувалися угруповання, котрі за флористичним складом наближаються до стадії вторинної цілини.

Відновлювальна ділянка «Полтавська» (близько 20 га) міститься в межах «Балки Зеленої». Ця частина балки адміністративно належить до с. Полтавка Новомалинівської сільської ради Широківського р-ну Дніпропетровської обл. Перелогові ділянки тут фрагментовані. Молоді перелогові представлені ценоструктурами з домінуванням *Grindelia squarrosa*. Унаслідок формування зімкнутих агломеративних заростей *G. squarrosa* (із проективним покриттям 75–95 %, заввишки 35–55 см) спостерігається диференціація на два під'яруси, яка добре виявляється в другій половині вегетацій-

ного періоду. Другий під'ярус (заввишки 25–40 см) утворюють *Reseda lutea*, *Setaria viridis*, *Convolvulus arvensis* L., *Anisantha tectorum* L., *Trifolium arvense* L. На початку вегетаційного періоду помітну роль у складі нижнього ярусу відіграють *Senecio vernalis* і *Thlaspi arvense* L. Нерідко формуються весняні синузії, що виконують функцію тимчасового третього під'ярусу (5–15 см заввишки) з участю *Arenaria uralensis* Pall. ex Spreng. і *Thlaspi perfoliatum* L. Досліджений переліг за флористичним складом відповідає першій стадії демутації (польових бур'янів). У регіоні він може слугувати потенційним резерватом для збільшення в майбутньому площі під степовою рослинністю.

Лозоватсько-Саксаганський меридіанний коридор регіонального рівня розташований у басейні р. Саксагань. Степова рослинність тут збереглася на схилах балок і займає невеликі площі. Балками широтного спрямування цей екокоридор поєднується з Інгулецьким меридіанним (Dubyna, Movchan, 2013).

На теренах Лозоватсько-Саксаганського регіонального екокоридору функціонує ландшафтний заказник загальнодержавного значення «Балка Північна Червона» та однойменний заказник місцевого значення, рослинний покрив яких сфокусовує наукові зацікавлення низки дослідників (Kucherevskiy et al., 2001, Krasova, Kucherevskiy, 2005; Kucherevskiy, Shol, 2010).

Відновлювальна ділянка «Весело-Тернівська» (близько 5 га) розміщена на території заказника «Балка Північна Червона» (Тернівський р-н Кривого Рогу). На початку 1990-х років, через скрутне економічне становище, власники прилеглих дачних ділянок частину степової цілини незаконно розорали під городи. Нині порушені локалітети являють собою перелоги з угрупованнями першої відновлювальної стадії, частково – другої та третьої.

Перша стадія демутації представлена ценоструктурами з домінуванням *Artemisia absinthium*, *Carduus acanthoides*. Субдомінантами в цих ценозах виступають *Potentilla impolita*, *Bromus squarrosus* L., *Artemisia austriaca*, *Salvia tesquicola*. Стабільною є участь у складі угруповань таких видів: *Melilotus albus* Medik., *Eryngium campestre* L., *Sisymbrium loeselii* L. і *Xeranthemum annuum*. Найвні поодинокі екземпляри *Verbascum marschallianum* Ivanina & Tzvelev, *Agrimonia eupatoria*, *Salvia aethiops* L., *Phlomis pungens* Willd. У нижній частині пологого схилу, де переліг межує зі степом, трапляються мікроценози з домінуванням *Elytrigia intermedia* (Host)

Neovski та *Agropyron pectinatum* (M. Bieb.) P. Beauv. У складі ценоструктур налічується 36 видів.

На межі з кам'янистими степами та штучними лісовими насадженнями *Quercus robur* L. сформувалися угруповання асоціації *Koelerietta (cristatae) poosum (angustifoliae)*, до якої ввійшли 32 види. Середня висота травостою – до 50 см, загальне проективне покриття – 70 %. У рослинному покриві добре виділяються два під'яруси. Перший із них (заввишки 25–35 см) утворений *Poa angustifolia*, *Bromus squarrosus*, *Phlomis pungens*, *Chondrilla juncea* L., *Potentilla obscura* Willd. та ін. У другому під'ярусі високий клас постійності мають такі види: *Thymus × dimorphus*, *Teucrium polium*, *Plantago urvillei*, *Potentilla incana* P. Gaertn., В. Mey. & Scherb. Поодинокі трапляються *Amorpha fruticosa* L. і *Rosa jundzillii* Besser, заввишки 1–1,5 м.

На формуванні рослинності перелогів суттєво позначаються лісозахисні смуги, які є осередками інсеминації насіння деревних рослин. На перелозі виявлено поодинокі особини *Ulmus minor* Mill. заввишки 1–3 м. Окрім того, на процес демутації перелогів негативно впливає щорічне неконтрольоване випалювання, що спричинює деградацію рослинного покриву.

Відновлювальна ділянка «Демуриńska» (близько 7 га) локалізована в межах «Балки Демурина» біля с. Демурино-Варварівка П'ятихатського р-ну Дніпропетровської обл. Балка вважається соціологічно цінною та перспективною територією щодо заповідання. Тут збереглися в малопорушеному стані комбінації справжніх і кам'янистих степів, розріджених угруповань скель, чагарникових заростей (Krasova et al., 2002).

Ділянка репрезентована перелогами, які за флористичним складом відповідають третій відновлювальній стадії, що представлена угрупованнями асоціації *Festucetum (valesiaca) koeleriosum (cristatae)*. Загальне проективне покриття – 75–85 %, травостій чітко диференційований на три під'яруси. Перший із них (35–65 см заввишки, покриття – 5–15 %) утворений *Astragalus ponticus*, *Verbascum marchallianum*, а також поодинокими особинами *Elytrigia repens*, *Pilosella echioides* (Lumn.) F. Schultz & Sch. Bip. У другому під'ярусі постійними видами є *Xeranthemum annuum*, *Scabiosa ochroleuca*, *Agrimonia eupatoria*, *Salvia nutans*, *Securigera varia* (L.) Lassen, *Vicia cracca*, *Achillea pannonica*. Третій під'ярус доволі щільний, його формують *Arenaria uralensis*, *Teucrium polium*, *T. chamaedrys* L., *Galatella villosa*, *Onobrychis tanaitica* Spreng., *Oxytropis pilosa* (L.) DC., *Medicago lupulina* L., *Astragalus austriacus*, *Herniaria*

besseri Fisch. ex Hornem. Загалом на перелозі виявлено 69 видів.

У 2002 р. О.А. Красова та співавтори (Krasova et al., 2002) зазначали, що на цьому перелозі переважають монодомінантні угруповання формації *Elytrigietea repentis*. Інші види – *Achillea submillefolium*, *Falcaria vulgaris*, *Linaria genistifolia* (L.) Mill., *Cirsium setosum*, *Cichorium intybus*, *Ambrosia artemisiifolia* – трапляються в невеликій кількості.

За 13 років сталися суттєві зміни у флористичному складі угруповань перелозу. Вони свідчать про те, що внаслідок занесення насіння степових видів з прилеглої території, де збереглася природна рослинність, відбулася швидка зміна стадій демутації в напрямку формування зональної рослинності.

Кам'янсько-Базавлуцький меридіанний коридор регіонального рівня розташований на схилі придніпровської частини Українського кристалічного щита, в долинах річок Базавлук, Кам'янка, Солона. Територія екокоридору значно фрагментована через надмірну розораність (Dubyna, Movchan, 2013).

Відновлювальна ділянка «Червонотоківська» (близько 10 га) локалізована в межах ландшафтного заказника загальнодержавного значення «Кам'янський прибережно-річковий комплекс», біля с. Червоний Тік Апостолівського р-ну Дніпропетровської обл. Переліг представлений угрупованнями асоціації *Koelerietum (crinatae) festucosum (valesiacaе)*, подекуди виділяються мікроценози *Agropyron pectinatum* і *Poa angustifolia*. Поодинокі трапляються кущі *Rosa corymbifera* Vorkh. Дуже незначною є ценотична роль пухкодернинних (*Phleum phleoides* (L.) Karst.) і довгокореневищних злаків (*Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Melica transsilvanica* Schur). До постійних видів угруповань належать *Medicago romanica*, *Salvia austriaca* Jacq., *Xeranthemum annuum*, *Galatella villosa*, *Veronica austriaca* L., *Consolida regalis*. Загальне проективне покриття травостою – 75–80 %, тут налічується 78 видів.

Дніпровський меридіанний коридор міжнародного рівня розташований у південно-західній частині Східноєвропейської платформи, в долині р. Дніпро (Dubyna, Movchan, 2013).

У межах дослідженої території природно-заповідних об'єктів немає. На нашу думку, перспективними до заповідання тут є «Балка Широка» та «Балка Пугачова».

«Балка Широка» знаходиться в адміністративних межах селищної ради Червоний Тік Апостолівського р-ну Дніпропетровської обл. Рослин-

ність тут репрезентована справжніми степами, які представлені угрупованнями асоціації *Stipetum (capillatae) koeleriosum (crinatae)*. Субдомінантами й асектаторами є *Adonis vernalis* L., *Teucrium polium*, *Euphorbia seguieriana*, *E. stepposa*, *Salvia nutans* L., *Eryngium campestre*, *Marrubium praecox* Janka, *Artemisia austriaca*, *Medicago romanica*, *Jurinea brachycephala* Klokov.

Петрофітні стеги характеризуються ценозами формацій *Galatellata villosae*, *Bothriochloeta ischaemi*, *Bromopsideta ripariae*, в яких суттєву роль відіграють *Cephalaria uralensis* (Murray) Schrad. ex Roem. & Schult., *Thymus × dimorphus*. Чагарникові стеги сформовані угрупованнями з домінуванням *Chamaecytisus austriacus* (L.) Link, *Ch. ruthenicus* (Fisch. ex Wolf.) Klásková та *Caragana frutex* (L.) S. Koch. Лучні стеги (займають невеликі ділянки в нижніх частинах схилів північної експозиції) на території об'єкта репрезентовані ценозами *Elytrigietea trichophorae*, де постійними компонентами є *Marrubium praecox*, *Euphorbia stepposa*, *Galium ruthenicum* Willd. та *G. octonarium*. Паритетну фракцію флори становлять види, занесені до «Червоної книги України» – *Stipa capillata*, *Adonis vernalis* і «Червоної книги Дніпропетровської області» – *Jurinea brachycephala*, *Thymus × dimorphus*, *Inula oculus-christi* L. (Chervona knyha Ukrainy..., 2009; Chervona knyha Dnipropetrovskoi oblasti..., 2010).

Созологічно цінним об'єктом досліджень є «Балка Пугачова», що в Нікопольському р-ні Дніпропетровської обл. На дослідженій території поширені справжні стеги, репрезентовані угрупованнями асоціацій *Stipetum (capillatae) koeleriosum (crinatae)* та *Koelerietum (crinatae) festucosum (valesiacaе)*. За відсутності випасу спорадично трапляються ценопопуляції *Astragalus ucrainicus* Popov & Klokov, *A. onobrychis* L., *A. ponticus*, *Adonis wolgensis* Steven.

Петрофітно-степова рослинність представлена угрупованнями асоціації *Bothriochloetum (ischaemi) poosum (angustifoliae)*. У складі угруповань остепнених лук (здебільшого угруповань формації *Bromopsideta inermis*) спорадично поширені *Ornithogalum boucheanum* (Kunth) Asch., *O. kochii* Parl., *Phleum phleoides*, *Carex melanostachya* M. Bieb. ex Willd., *C. praecox* Schreb. Трапляються мікроценози з домінуванням *Vinca herbacea* Waldst. & Kit., *Iris pumila* L., *I. halophila* Pall. Чагарникова рослинність репрезентована невеликими ценозами формацій *Pruneta stepposae* та *Roseta corymbiferae*.

В угрупованнях виявлено низку видів, занесених до «Червоної книги України» (*Stipa capillata*,

Astragalus ucrainicus, *A. ponticus*, *Adonis wolgensis*, *Ornithogalum boucheanum*).

Відновлювальна ділянка «Токівська» (близько 15 га) розташована в межах «Балки Широкої», що біля с. Токівське Апостолівського р-ну Дніпропетровської обл. Перелоги репрезентовані угрупованнями, притаманними третій відновлювальній стадії. Доволі різноманітною є рослинність перелогу, де починають формуватися ценоструктури з переважанням видів-степантів, що характеризуються значною щільністю травостою і високим проективним покриттям *Koeleria cristata*, *Centaurea adpressa*, *Stipa capillata*, *Festuca valesiaca*. Незначні за площею ділянки займають фітоструктури, в яких домінантами виступають *Bothriochloa ischaetum*, *Melica transsylvanica*, *Elytrigia trichophora*. Високу константність мають також види різнотрав'я: *Achillea pannonica*, *Artemisia austriaca*, *Medicago romanica*, *Scabiosa ochroleuca* L., *Linum austriacum* L., *Limonium bungei* (Claus) Gamajun. Монодомінантні мікроценози утворюють *Galatella villosa*, *Centaurea orientalis* L., *Linum hirsutum* L. Досліджений переліг відзначається великою мозаїчністю. На формування рослинного покриву перелогів суттєво впливає інсеминація насіння степових видів із території прилеглої балки, що значно пришвидшує процес демуатації.

Відновлювальна ділянка «Придніпровська» (близько 10 га) розташована у «Балці Пугачова». Її досліджена частина належить до Придніпровської селищної ради Нікопольського р-ну Дніпропетровської обл. На перелогах формуються угруповання асоціації *Koelerietum (cristatae) festucosum (valesiacaе)*. Травостій чітко диференційований на два під'яруси, загальне проективне покриття – 65–75%. Помітну роль у складі рослинних угруповань відіграють такі види: *Medicago romanica*, *Galatella villosa*, *Salvia nutans*, *Securigera varia*, *Galium aparine* L., *G. ruthenicum*, *G. octonarium*, *Hypericum perforatum* L., *Artemisia austriaca*, *Anthemis tinctoria* subsp. *subtinctoria*. Подекуди трапляються фітоструктури з домінуванням довгокореневищного злаку *Elytrigia repens*. Окрім того, на перелозі відзначені мікроценози з участю созологічно цінного виду *Astragalus ponticus*.

Висновки

Для Правобережного степового Придніпров'я, особливістю якого є надзвичайно низький показник відношення площ природно-заповідного

фонду до загальної площі регіону, перспективним і нагальним ми вважаємо залучення до складу екомережі перелогових земель як відновлювальних елементів. У майбутньому, через 20–40 років, на перелогах третьої стадії демуатації можливе формування клімаксових угруповань, які за флористичним складом наблизатимуться до зонального типу рослинності. Це можливо за відсутності надмірного антропогенного навантаження та близькості осередків зі збереженою степовою рослинністю.

На дослідженій території заказники місцевого значення «Візирка» та «Балка Північна Червона» нині охороняються, на жаль, тільки на папері. Прилегли перелогові ділянки є потенційними резерватами для збільшення площ під степовою рослинністю за умови впровадження науково обгрунтованих заходів ренатуралізації.

Науковцями Криворізького ботанічного саду НАН України, зокрема А.Ю. Мазур, В.В. Кучеревським, О.А. Красовою, О.М. Сметаною та іншими, здійснені детальні геоботанічні, ґрунтові обстеження, а також інвентаризація ценотичного різноманіття й оцінка чисельності раритетних видів низки перспективних територій («Балка Зелена», «Балка Демурина») в рамках програми формування екологічної мережі Дніпропетровської обл. На основі досліджень науковці обгрунтували підходи щодо введення цих перспективних територій до складу природно-заповідного фонду Дніпропетровщини. Досі доля цих об'єктів не вирішена.

У рослинному покриві восьми відновлювальних перелогових ділянок, які безпосередньо межують із територіями природно-заповідного фонду, виявлені созологічно цінні угруповання з участю *Adonis wolgensis*, *Astragalus ponticus*, *Stipa capillata*, *S. lessingiana*, *Thymus* × *dimorphus*. Перелогові ділянки «Балки Широкої» та «Балки Пугачова», що розглядаються нами як перспективні заповідні об'єкти, характеризуються значним ценотичним різноманіттям і представниками созологічно цінного флорофонду. Вважаємо, що відновлення рослинного покриву перелогів можливе з використанням підсіву рідкісних видів, медоносних і лікарських рослин, а також у разі створення там осередків інсеминації для кращого розповсюдження насіння. Це, в свою чергу, пришвидшить процес формування зональних рослинних угруповань із високою самовідновлювальною здатністю.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

Aleksandrova V.D. Izuchenie smen rastitelnogo pokrova. In: *Polevaya geobotanika*, Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1964, vol. 3, pp. 300–407. [Александрова В.Д.

- Изучение смен растительного покрова // *Полевая геоботаника*. — Т. 3. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964. — С. 300–407].
- Borovik L. Rol zalezhey v sohraneniі raritetnogo fitoraznoobraziya. In: *Collection of scientific papers «Dynamics of biodiversity 2012»*, Luhansk: LNU imeni Tarasa Shevchenka, 2012, pp. 55–58. [Боровик Л. Роль залежей в сохрании раритетного фиторазнообразия // *Збірн. наук. праць «Динаміка біорізноманіття 2012»*. — Луганськ: Вид-во ДЗ «ЛНУ імені Тараса Шевченка», 2012. — С. 55–58].
- Borovik L.P. In: *Materialy mezhdunar. nauch. konf. Teoreticheskie i prakticheskie problemy ispolzovaniya, sohraneniya i vosstanovleniya biologicheskogo raznoobraziya travyanyih ekosistem*, Stavropol: AGRUS, 2010, pp. 61–62. [Боровик Л.П. Результаты эксперимента по восстановлению степных сообществ в Луганском природном заповеднике // *Мат-ли Междунар. науч. конф. «Теоретические и практические проблемы использования, сохранения и восстановления биологического разнообразия травяных экосистем»*. — Ставрополь: АГРУС, 2010. — С. 61–62].
- Chervona knyha Dnipropetrovskoi oblasti (roslynniy svit). Ed. A.P. Travlyueyev, Dnipropetrovsk: VVK Balans-Klub, 2010, 500 pp. [*Червона книга Дніпропетровської області (рослинний світ)* / За ред. А.П. Травлеєва. — Дніпропетровськ: ВВК Баланс-Клуб, 2010. — 500 с.].
- Chervona knyha Ukrainy. Roslynniy svit (Red Data Book of Ukraine. Vegetable Kingdom). Ed. Ya.P. Didukh, Kyiv: Globalkonsalting, 2009, 912 pp. [*Червона книга України. Рослинний світ* / За заг. ред. Я.П. Дідуха. — К.: Глобалконсалтинг, 2009. — 912 с.].
- Didukh Ya.P., Shelyag-Sosonko Yu.R. *Ukr. Bot. J.*, 2003, **60**(1): 6–17. [Дідух Я.П., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Геоботаничне районування України та суміжних територій // *Укр. ботан. журн.* — 2003. — **60**(1). — С. 6–17].
- Dubyna D.V., Ustyimenko P.M., Vakarenko L.P., Boyko P.M., Boyko M.F. *Chornomorski Bot. J.*, 2010, **6**(3): 325–337. [Дубина Д.В., Устименко П.М., Вакаренко Л.П., Бойко П.М., Бойко М.Ф. Регіональна екомережа в контексті охорони та відновлення рослинного покриву степової зони України // *Чорноморськ. бот. журн.* — 2010. — **6**(3). — С. 325–337].
- Dzybov D.S. Reproduktsionnaya fitotsenologiya — alternativa globalnomu opustynivaniyu Zemli. In: *Problemy razvitiya biologii i khimii na Severnom Kavkaze*, Stavropol, 2001, pp. 34–36. [Дзыбов Д.С. Репродукционная фитоценология — альтернатива глобальному опустыниванию Земли // *Проблемы развития биологии и химии на Северном Кавказе*. — Ставрополь, 2001. — С. 34–36].
- Ekomerezha stepovoi zony Ukrainy: pryntsypy stvorenniya, struktura, elementy. Eds D.V. Dubyna, Ya.I. Movchan, Kyiv: LAT&K, 2013, 409 pp. [*Екомережа степової зони України: принципи створення, структура, елементи* / Ред. Д. В. Дубина, Я.І. Мовчан. — К.: LAT&K, 2013. — 409 с.].
- Krasova O.O., Smetana O.M. *Chornomorski Bot. J.*, 2012, **8**(4): 463–474. [Красова О.О., Сметана О.М. Матеріали до оцінки перспективних степових компонентів екомережі Кривбасу («Балка Зелена») // *Чорноморськ. бот. журн.* — **8**(4). — 2012. — С. 463–474].
- Krasova O.O., Kucherevskiy V.V. In: *Materialy II Mizhnar. nauk.-prakt. konf. «Problemy fundamentalnoi i prykladnoi ekolohii, ekolohichnoi heolohii ta ratsionalnoho pryrodokorystuvannya»*, Kyyuyi Rih, 2005, pp. 120–125. [Красова О.О., Кучеревський В.В. Ковилові угруповання причорноморської частини басейну Інгульця та їх фітоіндикаційні характеристики // *Проблеми фундаментальної і прикладної екології, екологічної геології та раціонального природокористування: Мат-ли II Міжнар. наук.-практ. конф.* — Кривий Ріг, 2005. — С. 120–125].
- Krasova O.O., Smetana M.H., Pavlenko A.O. In: *Materialy mizhnarodnoi konferentsii «Problemy ekolohii ta ekolohichnoi osvity»*, Kyyuyi Rih, 2002, pp. 45–48. [Красова О.О., Сметана М.Г., Павленко А.О. Рослинність гранітних відслонень балки Демуриної та її флористичні особливості // *Проблеми екології та екологічної освіти: Мат-ли I Міжнар. наук. конф.* — Кривий Ріг, 2002. — С. 45–48].
- Kucherevskiy V.V., Shol H.N., Krasova O.A. Redkie vidy i rastitelnye soobshchestva vo flore Apostolovskogo heobotanicheskogo rayona Prichernomorskoy stepnoy provintsii. In: *Geoekologicheskie i bioekologicheskie problemy Severnogo Prichernomor'ya*, Tiraspol, 2001, pp. 150–152. [Кучеревський В.В., Шоль Г.Н., Красова О.А. Редкие виды и растительные сообщества во флоре Апостоловского геоботанического района Причерноморской степной провинции // *Геоекологические и биоэкологические проблемы Северного Причерноморья*. — Тирасполь, 2001. — С. 150–152].
- Kucherevskiy V.V., Shol H.N. In: *Materialy mizhnarodnoi konferentsii «Roslynniy svit u Chervoniy knyzi Ukrainy: vprovadzheniya Hlobalnoi stratehii zberezheniya roslin»*, Kyiv: Alterpress, 2010, pp. 122–127. [Кучеревський В.В., Шоль Г.Н. Види Червоної книги України на Правобережному степовому Придніпров'ї та в культурі Криворізького ботанічного саду // *Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин: Мат-ли міжнар. конф. (11–15 жовтня 2010, м. Київ)*. — К.: Альтерпрес, 2010. — С. 122–127].
- Lisohor L.P. In: *Materialy mezhdunar. nauch. konf. «Rastitelnost Vostochnoy Evropy i Severnoy Azii»*, Bryansk, 2014, p. 89. [Лисогор Л.П. Астрагал понтийский (*Astragalus ponticus* Pall.) в сообществах залежей Правобережного степного Придніпров'я // *Растительность Восточной Европы и Северной Азии: Мат-лы междунар. науч. конф. (29 сентября — 3 октября 2014 г., Брянск)*. — Брянск, 2014. — С. 89].
- Mazur A.Yu., Smetana O.M., Krasova O.O., Taran Ya.V. *Ekolohiya i pryrodokorystuvannya*, 2012, **15**: 198–209. [Мазур А.Ю., Сметана О.М., Красова О.О., Таран Я.В. Територіально-структурний аспект моніторингу рослинного покриву елементів екомережі Кривбасу // *Екологія і природокористування*. — Дніпропетровськ. — 2012. — Вип. 15. — С. 198–209].
- Manyuk V.V., Maniuk V.V. *Pryrodno-zapovidnyi fond Dnipropetrovshchyny (stanom na 1 hrudnya 2010 roku): navchalnyi dovidnyk*, Dnipropetrovsk, 2010, 116 pp. [Манюк В.В., Манюк В.В. *Природно-заповідний фонд Дніпропетровщини (станом на 1 грудня 2010 р.)*: навч. довідник. — Дніпропетровськ, 2010. — 116 с.].
- Marynych O.M., Parkhomenko H.O., Petrenko O.M., Shyshchenko P.H. *Ukr. Geograf. J.*, 2003, **1**: 16–21. [Маринич О.М., Пархоменко Г.О., Петренко О.М., Шищенко П.Г. Удосконалена схема фізико-гео-

графічного районування України // *Укр. географ. журн.* — 2003. — 1. — С. 16–21].

- Mosyakin S.L., M.M. Fedoronchuk. *Vascular plants of Ukraine: A nomenclatural checklist*, Kyiv, 1999, 346 pp.
- Скрупник О.О., Smetana S.M. *Ekolohiya i pryrodokorystuvannya*, 2011, 14: 86–101. [Скрипник О.О., Сметана С.М. Ієрархічна система екокоридорів як функціональна основа регіональної екомережі Дніпропетровської області // *Екологія і природокористування*. — Дніпропетровськ. — 2011. — Вип. 14. — С. 86–101].
- Smetana O.M., Dolya O.O., Yaroshchuk Yu.V., Krasova O.O., Rudyuk D.O. *Ukr. Bot. J.*, 2013, 70(4): 457–466. [Сметана О.М., Долина О.О., Ярошук Ю.В., Красова О.О., Рудюк Д.О. Перспективи і проблеми розвитку Інгулецького регіонального екокоридору // *Укр. ботан. журн.* — 2013. — 70(4). — С. 457–466].
- Smetana O.M., Krasova O.O. *Visti Biosferneho zapovidnyka «Askaniya-Nova»*, 2008, 10: 119–126. [Сметана О.М., Красова О.О. Ґрунти схилених екоотопів пониззя Інгульця // *Вісті Біосфер. зап-ка «Асканія-Нова»*. — 2008. — 10. — С. 119–126].
- Stoyko S.M. *Ukr. Bot. J.*, 2011, 68(3): 331–351. [Стойко С.М. Основи фітосозології та її завдання у збереженні фітогенофонду і фітоценофонду // *Укр. ботан. журн.* — 2011. — 68(3). — С. 331–351].
- Vasilyuk A. *Stepnoy byulleten*, 2011, 32: 13–16. [Васильюк А. Первые шаги к созданию «степного кадастра» Украины // *Степной бюллетень*. — 2011. — 32. — С. 13–16].
- Velychko O.M., Zerkalov D.V. *Ekolohichniy monitorynh: navchalnyi posibnyk*, Kyiv: Naukovyi svit, 2001, 205 pp. [Величко О.М., Зеркалов Д.В. *Екологічний моніторинг: навч. посібник*. — К.: Наук. світ, 2001. — 205 с.].
- Yunatov A.A. In: *Polevaya geobotanika*, Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1964, vol. 3, pp. 9–38. [Юнатов А.А. Типы и содержание геоботанических исследований. Выбор пробных площадей и заложение экологических профилей // *Полевая геоботаника*. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964. — Т. 3. — С. 9–38].

Рекомендує до друку
Д.В. Дубина

Надійшла 13.07.2015 р.

Лисогор Л.П.¹, Багрикова Н.О.², Красова О.О.¹
Перелогові землі як перспективні відновлювальні елементи екомережі Правобережного степового Придніпров'я. — *Укр. ботан. журн.* — 2016. — 73 (2): 116–125.

¹Криворізький ботанічний сад НАН України
вул. Маршака, 50, м. Кривий Ріг, 50089, Україна

²Нікітський ботанічний сад — Національний науковий центр
м. Ялта, 98648, Крим, Україна

Запропоновані шляхи розв'язання проблеми розширення площ природно-заповідного фонду Правобережного степового Придніпров'я за рахунок залучення перелогових земель як відновлювальних елементів екомережі. На території регіону виявлені відновлювальні перелогові ділянки, які характеризуються значним ценотичним різноманіттям і наявністю созологічно цінних видів. Відновлення рослинного покриву на перелогах відбува-

ється доволі швидко внаслідок занесення насіння степових видів із прилеглих територій заповідних об'єктів або збережених степових ділянок. У деяких випадках прискорення демутації можливе у разі використання методу підсіву рідкісних видів, медоносних і лікарських рослин, а також створення осередків інсеминації на перелогах для кращого розповсюдження насіння. Негативним чинником, який впливає на розвиток рослинних угруповань перелогів, є безсистемний випас великої рогатої худоби та випал, унаслідок чого формуються мікроценоструктури з домінуванням *Cirsium setosum* (Willd.) Besser, *Onopordum acanthium* L., *Ambrosia artemisiifolia* L., *Iva xanthiifolia* Nutt. та *Artemisia vulgaris* L. На перелогах, які близькі до завершення процесу демутації, формуються угруповання асоціацій *Stipetum (capillatae) festucosum* (valesiacaе), *Koelerietum (crinatae) poosum (angustifoliae)*, *Festucetum (valesiacaе) koeleriosum (crinatae)*, *Poetum (angustifoliae) festucosum (valesiacaе)*.

Ключові слова: перелоги, екологічна мережа, моніторинг, Правобережне степове Придніпров'я.

Лисогор Л.П.¹, Багрикова Н.А.², Красова О.А.¹
Залежные земли как перспективные восстановительные элементы экосети Правобережного степного Приднeпровья. — *Укр. ботан. журн.* — 2016. — 73 (2): 116–125.

¹Криворожский ботанический сад НАН Украины
ул. Маршака, 50, г. Кривой Рог, 50089, Украина

²Никитский ботанический сад — Национальный научный центр
г. Ялта, 98648, Крым, Украина

Предложено решение проблемы расширения площадей природно-заповедного фонда Правобережного степного Приднeпровья за счет привлечения залежных земель как восстановительных элементов экологической сети. Выявленные на территории региона залежные участки характеризуются значительным ценотическим разнообразием и наличием созологически ценных видов. Восстановление растительного покрова на залежах происходит довольно быстро вследствие занесения семян степных видов с прилегающих территорий заповедных объектов или сохранившихся степных участков. В некоторых случаях ускорение процесса демутации возможно при использовании метода подсева редких видов, медоносных и лекарственных растений, а также создании ячеек инсеминации на залежах для лучшего распространения семян. Негативным фактором, который влияет на развитие растительных сообществ залежей, являются бессистемный выпас крупного рогатого скота и выпал, вследствие чего формируются микроценоструктуры с доминированием *Cirsium setosum* (Willd.) Besser, *Onopordum acanthium* L., *Ambrosia artemisiifolia* L., *Iva xanthiifolia* Nutt. и *Artemisia vulgaris* L. На залежах, где близок к завершению процесс демутации, создаются сообщества ассоциаций *Stipetum (capillatae) festucosum (valesiacaе)*, *Koelerietum (crinatae) poosum (angustifoliae)*, *Festucetum (valesiacaе) koeleriosum (crinatae)*, *Poetum (angustifoliae) festucosum (valesiacaе)*.

Ключевые слова: залежи, экологическая сеть, мониторинг, Правобережное степное Приднeпровье.

ВІК І РАДІАЛЬНИЙ ПРИРІСТ СТАРОВІКОВИХ ДЕРЕВ *QUERCUS ROBUR* ПАРКУ «ФЕОФАНІЯ»

Netsvetov M.V., Prokopuk Yu.S. Age and radial growth of age-old trees of *Quercus robur* in Feofania Park. Ukr. Bot. J., 2016, 73(2): 126–133.

Institute for Evolutionary Ecology, National Academy of Sciences of Ukraine
37, Akad. Lebedeva Str., Kyiv, 03143, Ukraine

Abstract. *Quercus robur* is a long-lived oak species which supports high biodiversity in native and urban forests and contributes to environmental and economic benefits in cities. The oldest oak trees play a significant role in forest ecosystems since they provide relationships between a large number of organisms and specific conditions under the canopy. At the same time, the oldest trees are the most vulnerable and thus require special attention, particularly in urban areas where self-sustaining mechanisms in forest ecosystems are restricted. In this work we inspected the largest oaks in Feofania Park, a government designated park in Kiev. We sampled wood cores to determine the age and to obtain the age-to-diameter ratio. Among all sampled cores, the earliest annual ring is 220 years old. We have estimated the ring number of each partial core applying mean ring width pools. The age of studied trees is found to be between 156 and 270 years, while age-to-diameter ratio in the stand is 2.13 years per cm. The chronology statistics indicate that the series crossdating is of satisfactory quality and that master series contains discernible climatic signal. The obtained data also suggests that the largest hollow-stem oaks with no piths at the park are about 300 years old. The local historian and journalist assertion that the oldest among currently existing oaks in Feofania was planted by or at least at the time of Petro Mohyla sounds far-fetched. However, it seems to be plausible that the largest oak trees of the nearest Holosiivskyi Park grow since the first half of the 17th century.

Key words: dendrochronology, urban oak forest, Kyiv urban forest

Вступ

Природний ареал *Quercus robur* L. простягається із заходу на схід – від Британських островів, Португалії та Іспанії до Уралу, з півночі на південь – від Скандинавського півострова до Туреччини. У лісостеповій зоні України ліси з його участю екологічно відповідають природно-кліматичним умовам. Сучасні типи рослинності тут почали формуватися близько 12 тисяч років тому під впливом потепління, відступу льодовика, розселення людини та розвитку її господарської діяльності (Smirnova, Turubanova, 2004).

Тепер діброви рівнинної частини Європи здебільшого похідні, але й вони виконують важливі екологічні та природоохоронні функції. Унаслідок рубок лісів, розорювання й урбанізації лісові екосистеми фрагментуються та входять до складу міст, зазнають інтенсивного рекреаційного навантаження і тому стають менш стійкими. Незалежно від умов зростання найвразливішими є багатовікові дерева. Хоча в старовікових лісах середній вік деревостанів перевищує 300, досягаючи іноді 400–

600 років, відомі також екземпляри *Quercus robur*, яким близько тисячі років (Bengtsson, Hartill, 2013). Здавна в містах Європи найстаріші дерева мають охоронний статус, налагоджено їх постійний моніторинг, а в разі необхідності реалізуються заходи щодо підвищення їхньої життєздатності.

Великі старі дерева виконують низку унікальних функцій (Nowak et al., 2011; Wolchetal, 2014): вони є ядрами консорцій і забезпечують консортів живою та житлом, формують під наметом особливі умови, необхідні для багатьох лісових трав, уможливаючи велике біологічне різноманіття лісових екосистем (Nilsson et al., 2002; Le Roux et al., 2014). Навіть поодинокі старовікові дерева є окрасою міст, а деревостани, до складу яких входять «довгожителі», стають унікальним явищем у містах і потребують охорони. З огляду на історичне минуле вони також мають соціальне та культурне значення. Деякі дерева вважаються меморіальними, адже з ними пов'язані знакові події минувшини чи життя видатних особистостей в історії країни.

У межах сучасного Києва знаходиться один із найстаріших лісових масивів Європи – грабова діброва, що є основою парку-пам'ятки садово-пар-

кового мистецтва загальнодержавного значення «Феофанія» (Lutsyshyn, 2009). Тут на площі 107 га зростає більше 4600 дерев *Quercus robur*, які за діаметром стовбура віднесено до чотирьох вікових категорій: 1) 100–150 років (діаметр 36–60 см), 23,9 % від загальної кількості вікових дерев дуба; 2) 151–200 років (61–90 см) — 35,1 %; 3) 201–300 років (91–100 см) — 40 %; 4) понад 300 років (більше 100 см) — 1,1 %, 47 екземплярів (Matyashuk et al., 2014). Проте визначення віку дерев потребує реконструкції індивідуальної хронології радіального приросту, який є доволі мінливою величиною і залежить від біологічних особливостей виду та зовнішніх чинників. Метою цієї статті є з'ясування віку найбільших за розмірами *Q. robur* у парку «Феофанія».

Об'єкти та методи досліджень

Розташування деревостану та рельєф місцевості

Парк «Феофанія» міститься на півдні правобережної частини м. Києва (50.338644 пн. ш., 30.488654 сх. д.), на одній із ділянок лесового плато Київського підвищеного лісостепу, де він межує з Поліссям. За геоботанічним районуванням територія парку належить до Подільсько-Середньопридніпровської підпровінції. Її рельєф — долинно-балковий, горбистий, розсічений ярами. Найвиразніший елемент рельєфу — Феофанівська балка, що має круті схили, де залягають гірські породи харківської свити, піски полтавської свити, строкаті та бурі глини. Грунти — здебільшого сірі опідзолнені лісові, трапляються дерново-підзолисті та лучно-болотні (Honcharenko et al., 2013). Найвища абсолютна позначка — 189, найнижча — 75 м над р. м. (Radchenko, 2009). За флористичною класифікацією ліси урочища відносять до асоціації *Galeobdoloni luteae-Carpinetum* Shevchuk, Vakalyna et V.Sl. 1996 (Honcharenko et al., 2013).

Відбір деревини

Досліджено 35 візуально непошкоджених дерев ранньої (*Q. robur* f. *praecox* Czern.) і пізньої (*Q. robur* f. *tardiflora* Czern.) форм, що зростають у межах 1–4 кварталів лісового масиву. Вимірювали висоту дерев і діаметр їхнього стовбура на висоті 1,3 м, також фіксували географічні координати, висоту над рівнем моря та експозицію схилу місцезростання.

У зимово-весняний період 2015 р. ми відбирали по два керни з дерева на висоті 1,3 м за допомогою бурава Преслера. Отвори у стовбурах замащували

садовим варом. Після сушіння зразки фіксували на дерев'яній основі, зачищали скальпелем і сканували з використанням планшетного сканера «Epson V33» роздільної здатності 3200 dpi.

Укладання хронологічних рядів

Ширину річних кілець вимірювали за допомогою програми «AxioVision (Carl Zeiss)» з точністю до 0,01 мм. Наявність фальшивих кілець і таких, що випали, встановлювали під мікроскопом МБС-1. Для кожного дерева укладали індивідуальні хронологічні серії радіального приросту шляхом перехресного датування рядів даних із двох радіусів. Серії стандартизували діленням реальних значень приросту на очікувані, розраховані за експоненціальною та квадратичною регресіями. Автокореляції у хронологіях не позбувалися, оскільки для перехресного датування це не є обов'язковою процедурою. З використанням програм «COFESHA (Grissino-Mayer, 2001)» і «R» пакета «dplR» оцінювали якість датування та визначали стандартні дендрохронологічні статистичні параметри (Bann, 2010).

Встановлення віку дерев

Вік дерев із пошкодженою деревиною стовбура розраховували за формулою:

$$A_i = \frac{GR_i - R_i}{k \cdot MRW^*}$$

Де A_i — камбальний вік i -го дерева, GR_i — геометричний радіус, MRW — середня товщина кільця в деревостані за період, що передував першому, найстарішому, вимірюваному кільцю i -го дерева, k — відношення середнього приросту i -го дерева до середнього за всією вибіркою. Також визначали вік дерев, які на ранніх стадіях онтогенезу мали два стовбури, що з часом зрослися, а отже, в них завищена величина діаметра щодо віку. Для цього вимірювали діаметр на висоті вищезнижчої розвилки та коригували діаметр на висоті 1,3 м за рівнянням для вітровальних дерев *Q. robur*: $D_i/D_{1,3} = 1,0593h_i^{-0,08}$, де $D_i/D_{1,3}$ — відношення діаметра стовбура на i -тій висоті h_i .

Використання картографічних матеріалів

Для оцінки розмірів досліджуваних лісів в історичному минулому застосовували електронні копії карт XVI (Ortelius, 1592, ресурс: <http://vkraina.com/>), XVII (Blaeu, 1662, ресурс: <http://vkraina.com/>) і XIX (Voenno-topograficheskaya..., 1855–1877) століть, а

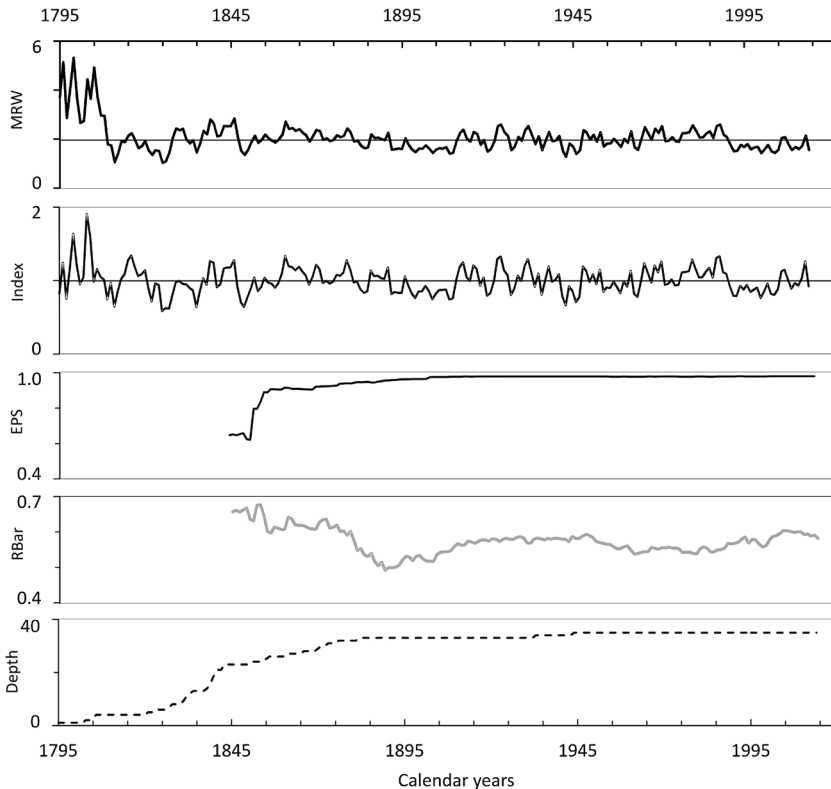


Рис. 1. Узагальнена хронологічна серія *Quercus robur* у парку «Феофанія». Середній річний приріст (MRW), індекс приросту (Index), виражений сигнал популяції (EPS), середня кореляція між серіями (RBar), кількість дерев (Depth)

Fig. 1. A master ring-width chronology of *Quercus robur* in Feofania park, Kyiv from 1795 to 2014. Mean ring width (MRW), indexed master chronology (Index), expressed population signal (EPS), mean inter-series correlation (RBar), and number of the trees with sampled cores (Depth)

також Генеральної та Спеціальної карт 1648 і 1650 років Гійома Левассера де Боплана. Через неточність стародавніх карт їхні растрові зображення трансформували шляхом припасування координат відзначених міст під відомі широківживані координати (WGS84) у програмі «QGIS 2.2.0». Усі виміри також здійснено в цій програмі.

Результати досліджень та їх обговорення

Дендрохронологічна статистика

Із 35 досліджених дерев *Quercus robur* парку «Феофанія» ми відібрали 73 керни, які містили 10194 річні кільця, сформовані впродовж 1795–2014 років. Середньорічний приріст за цей період становив $1,94 \pm 0,848$ мм (MRW на рис. 1), медіана — 1,93 мм, коефіцієнт варіації — 40 %. Розподіл приросту гостровершинний, коефіцієнт ексцесу — 0,4, додатний, тобто середнє значення менше за очікуване, коефіцієнт асиметрії — 1,3. Середньорічний приріст вікових дубів у досліджуваному деревостані загалом збігається з його величинами, характерними для міських насаджень (Koval, 2015).

Якість перехресного датування дендрохронологічних рядів окремих дерев, індивідуальні хронологічні серії та репрезентативність узагальненого

ряду перевірено загальноприйнятими методами (Grissino-Mayer, 2001; Bunn, 2010). Середня кількість датованих річних кілець у зразках, тобто довжина індивідуальних серій у термінології дендрохронології, становила 153 роки. Значення середньої чутливості, або відносної мінливості ширини кільця — 0,209 мм, що свідчить про відповідність умов зростання екологічним потребам *Quercus robur* у місці дослідження. Середня автокореляція першого порядку, яка відображає вплив умов попереднього року на приріст поточного, — 0,667. Цей показник відносно невисокий, але перебуває в межах значень, типових для більшості дубових насаджень. Після стандартизації індивідуальних серій і їхнього узагальнення відношення «сигнал—шум» об'єднаної хронології становило 16,25, що свідчить про наявність у ній кліматичного сигналу, тобто у варіації річного приросту *Quercus robur* у дослідженому деревостані позначається мінливість кліматичних чинників, які синхронізують приріст дерев. Застосування ковзного середнього допомагає з'ясувати зміни репрезентативності вибірки або вираженого популяційного сигналу (EPS на рис. 1), що можна інтерпретувати як міру відповідності узагальненого хронологічного ряду хроно-

логії всієї ценопопуляції, з якої відібрано модельні дерева. Цей показник перевищив загальноприйняте критичне значення 0,85 у 1855 р., тобто від цієї дати отримана вибірка достатньою мірою відображає досліджувану ценопопуляцію *Quercus robur*. Підвищення репрезентативності вибірки у більш ранній період можливе за умови збільшення кількості індивідуальних серій. У середньому за весь розглядуваний період показник EPS сягає 0,942. Крива середньої кореляції між серіями (RBar на рис. 1) відображає коливання синхронізації радіального приросту особин ценопопуляції. Загалом за досліджуваний період кореляція між індивідуальними серіями становила 0,549, що більше від загальноприйнятого мінімального значення 0,4 (Grissino-Mayer, 2001) і тому дає підстави вважати узагальнену серію надійною.

Вік дерев

Керни лише шести дубів містили ядро, що дало можливість точно встановити їхній камбіальний вік — 181–220 років (табл. 1). За діаметром $D_{1,3}$ стовбура в корі досліджені дуби варіюють у межах 57,6–144,2 см. Середня довжина неповних кернів щодо геометричного радіуса становила 78 %, найменша — 48 %. Розрахований вік дерев із неповними кернами — 156–270 років (табл. 1).

Слід зазначити, що похибка встановленого віку здебільшого пов'язана з ексцентричністю серцевини стовбура, а інтервал передбачення в математичній моделі не перевищує кількох років. За співвідношеннями віку й діаметра без кори досліджених дерев встановлено рівняння регресії $A = k \cdot D$ ($R^2 = 0,86$), де A — вік, коефіцієнт k , тобто тангенс кута нахилу прямої, — 2,10 р./см, D — діаметр стовбура без кори на висоті 1,3 м. Інтервал передбачення становив 18 років для $r > 0,95$; 24 роки — для $r > 0,99$; 30 років — для $r > 0,999$ (рис. 2). У розрахунку слід зменшувати вимірний діаметр на подвійне значення товщини кори, яка у вікових дубів зазвичай від 3 до 6 см. Рівняння застосовано до діаметрів дерев із великими за розмірами, але пошкодженими стовбурами. Імовірний вік найстарішого дерева парку «Феофанія» — 300 (282–318) років, діаметр стовбура — 149 см. Відповідно до рівняння 300-річними слід вважати дерева з діаметром близько 140 см, але друге за розмірами дерево у парку має діаметр 137 см, тобто лише наближається до цього віку (табл. 2).

Таблиця 1. Розрахунок камбіального віку дерев *Quercus robur* парку «Феофанія»

Table 1. Calculation of cambial age of *Quercus robur* trees in Feofania park

№ дерева	Діаметр ($D_{1,3}$), см	Кількість кернів, шт.	Кількість кілець	Середній приріст (MRW), мм	Стандартне відхилення	Медіана	Вік, роки
1	98,00	2	133	2,40	0,643	2,40	181
2	112,05	2	172	1,83	0,518	1,77	230
3	144,19	2	174	2,03	0,574	2,00	274
4	121,28	3	154	2,35	0,751	2,21	225
5*	91,35	2	181	1,89	0,595	1,85	202
6	77,99	2	164	1,88	0,472	1,90	175
7	98,36	2	188	2,12	0,656	1,99	203
8	109,82	2	139	2,57	0,800	2,42	197
9	98,68	2	183	1,79	0,608	1,66	216
10	106,00	2	159	2,12	0,853	1,98	208
11	108,86	2	149	2,23	0,614	2,20	206
12*	79,26	2	175	1,77	0,545	1,73	187
13*	70,66	2	188	1,58	0,624	1,42	191
14	84,03	2	175	2,10	0,802	2,20	178
15	98,04	2	172	2,29	0,790	2,18	190
16	106,00	2	175	2,15	0,862	1,96	210
17	95,81	2	142	2,43	0,611	2,43	175
18	96,45	2	71	2,32	0,531	2,33	181
19*	89,13	2	177	1,94	0,999	1,65	195
20	78,62	2	161	1,79	0,888	1,64	179
21	100,90	2	82	2,69	0,626	2,58	187
22*	87,22	2	220	1,58	0,478	1,46	230
23	120,00	2	144	2,29	0,812	2,27	224
24	100,27	2	176	2,02	0,581	1,91	208
25	81,81	2	145	2,31	0,814	2,11	156
26	97,40	2	191	1,91	0,576	1,84	212
27	110,77	2	174	2,19	0,457	2,13	216
28	84,35	2	182	2,07	1,121	1,79	183
29*	77,03	2	183	1,84	0,710	1,82	184
30	86,58	2	212	1,56	0,427	1,45	221
31	80,21	2	210	1,66	0,471	1,46	211
32	57,61	4	209	1,07	0,374	1,01	211
33	103,13	2	176	2,13	0,643	2,02	207
34	85,63	2	194	1,72	0,785	1,52	206
35	66,53	2	184	1,41	0,715	1,26	191
Середнє:				1,94	0,848	1,93	—

Примітка: * — повний керн.

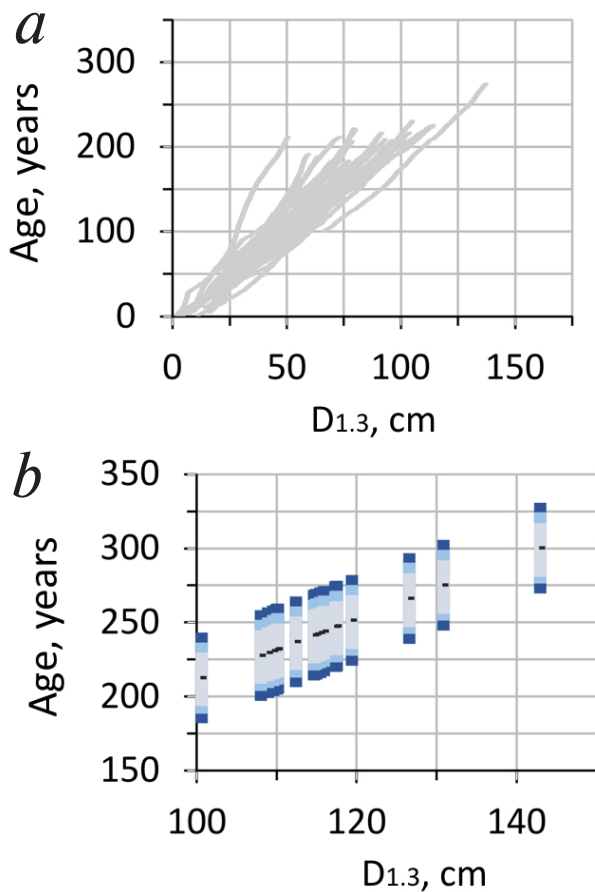


Рис. 2. Співвідношення між віком (age, years) і діаметром ($D_{1,3}$, cm) за даними індивідуальних дендрохронологічних серій 35 дерев *Quercus robur* (a) і за регресією за вимірними діаметрами (b). Пояснення в тексті

Fig. 2. Relationships between age and diameter from individual dendrochronological series of 35 *Quercus robur* trees (a) and from linear regressions forecast (b). Explanations in the text

Картографічні матеріали

Хоча вік окремих дерев «Феофанії» не викликає сумніву, походження й історія парку загалом мають ще багато «білих плям». Використання картографічних матеріалів частково заповнює ці лакуни, оскільки час створення більш-менш детальних мап, де відображено рослинний покрив Київщини, перекривається отриманими дендрохронологічними рядами. Однак картографічні матеріали додають деякі деталі: на військово-топографічній карті (1855–1877) ліс Феофанівського скиту охоплює приблизно таку ж територію, що й нині, та формує єдиний масив, який простягався на північний захід до хутора Монастирського, тобто сучасного мікрорайону Теремки. На півночі він контактував

Таблиця 2. Розрахунок віку дерев *Quercus robur* за діаметром
Table 2. Age estimation of *Quercus robur* trees by diameter

№ дерева	Діаметр ($D_{1,3}$), см	Середній вік, роки	Інтервал передбачення		
			$p > 0,95$	$p > 0,99$	$p > 0,999$
1*	149,0	300	318–282	324–276	330–270
2*	136,9	275	293–257	299–251	305–245
3*	132,6	266	284–248	290–242	296–236
4*	125,4	251	269–233	275–227	281–221
5*	123,5	247	265–229	271–223	277–217
6*	123,3	247	265–229	271–223	277–216
7*	121,9	244	262–226	268–220	274–213
8*	121,4	243	261–225	267–219	273–213
9*	121,0	242	260–224	266–218	272–212
10*	120,6	241	259–223	265–217	271–211
11*	118,4	237	255–219	261–213	267–207
12*	116,2	232	250–214	256–208	262–202
13*	115,5	231	249–213	255–207	261–201
14*	114,9	229	247–211	253–205	259–199
15*	106,6	212	230–194	236–188	242–182
16*	114,0	228	246–210	252–204	258–198
17*	116,0	232	250–214	256–208	262–202
18*	76,0	149	167–131	173–125	179–119
19**	114,0	227	245–209	251–203	257–197
20**	73,9	144	162–126	168–120	174–114
21**	118,4	237	255–219	261–213	267–207
22**	117,8	235	253–217	259–211	265–205
23**	133,1	267	285–249	291–243	297–237
24**	120,8	242	260–224	266–218	272–212
31**	126,6	254	272–236	278–230	284–224
25**	107,3	214	232–196	238–190	244–184
26**	121,0	242	260–224	266–218	272–212
27**	148,3	299	317–281	323–275	329–269
28***	106,0	211	229–193	235–187	241–181
29***	162,0	327	345–309	351–303	357–297
30***	143,9	290	308–272	314–266	320–260
31***	146,1	294	312–276	318–270	324–264
32***	111,5	222	240–204	246–198	252–192
33***	145,8	294	312–276	318–270	324–264
34***	140,4	282	300–264	306–258	312–252
35***	115,4	230	248–212	254–206	260–200
36***	158,8	321	339–303	345–297	351–291

П р и м і т к и: * — вікові дерева *Q. robur*, що зростають у парку «Феофанія»; ** — вікові дерева *Q. robur*, які зростають на території астрономічної обсерваторії НАН України; *** — вікові дерева *Q. robur* Національного природного парку «Голосіївський».

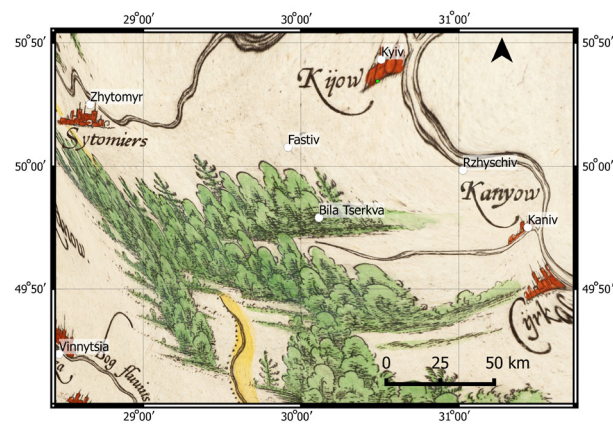
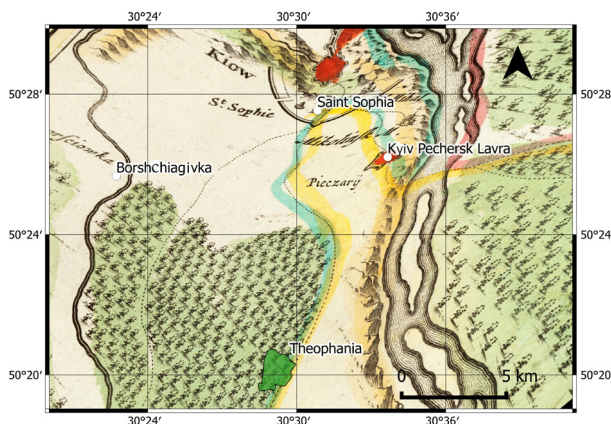


Рис. 3. Відображення лісів південної Київщини на картах XVII (ліворуч) і XVIII (праворуч) століть. Ресурс: <http://vkraina.com/>. Пояснення в тексті

Fig. 3. Forest of the southern Right-Bank part of Kyiv province on historical maps of the 17th century (left) and 18th century (right). Available at: <http://vkraina.com/>. Explanation in the text

із лісом, що оточував Самбург (сучасні Самбурки), Преображенський і Голосіївський скити. Ще й дотепер у цьому лісі зростає чимало дубів, діаметр яких перевищує 1,4 м, найбільші з них сягають у діаметрі ~2 м (Onyshchenko, 2015), тобто вік таких дерев наближається до 450 років. На те, що деревостани Голосієва та Феофанії ще в середині XIX ст. входили до одного лісового масиву, вказує Л. Похилевич: «Феофания в 2-х верстах от Хотова в том самом лесу, что Голосеевская и Китаевская пустыни, служит ныне приютом престарелой братии монастыря и местом погребения умирающих. Прежнее название Лазаревщина» (Pokhilevych, 1864).

Постає й інше запитання: чи були Голосіївський і Феофанівський ліси посаджені Петром Могилою (1596–1647 рр.) або хоча б за його часів, що дискутується в літературі та в інших джерелах (Нодуна, ресурс: [http://ukrainaincognita.com/...](http://ukrainaincognita.com/))? Часткову відповідь на це запитання можна знайти в картографічних матеріалах та історичних документах. Так, посилаючись на карти Гійома Левассера де Боплана (1595(1600)–1685 рр.), можна стверджувати, що ліси, залишками яких нині є найстаріші дерева Голосіївського та Феофанівського парків, існували й до Петра Могили. Період перебування Гійома де Боплана на території сучасної України (ймовірно, від 1630-х — до кінця 1640-х) (Khoroshkevych, 2004) збігається з часом діяльності Петра Могили в Києві та заснування ним Голосіївського скиту (1630-ті роки). Перший, рукописний, варіант карти «Tabula Geographica Ukrainica» Боплан уклав уже в 1639 р. (Vavrychun, 2000), що свідчить про більш давнє існування на правому березі Дніпра, на південь від

Києва, лісів, які охоплювали велику за сучасними мірками, площу (рис. 3).

Після прив'язки зазначених на «Спеціальній карті» міст до сучасних координат межі парків «Феофанія» і «Голосіївський» потрапляють на східний край великого масиву, що простягався від Василькова на півдні до Києва на півночі. В західному напрямку він тягнувся більш як на 100 км. Таким чином, сучасні міські ліси на південному заході Києва є залишками великого природного масиву, що, за приблизним обчисленням зі спеціальної карти Гійома де Боплана, займав площу 5400 км². Про обшири цього лісу йдеться у польських і литовських літописах, на які посилається Л. Похилевич в описі Білогородки за часів польського володарювання: «Польские историки описывают её лежащей среди лесов, простиравшихся от Днепра и реки Припяти, и называют окрестности Белогородки Киевским Полесьем» (Pokhilevych, 1864). Останнє твердження збігається з уявленнями сучасних дослідників (Hensiruk, 2002) про межу Лісостепу та Полісся на Київщині.

На більш ранніх картах (XVI ст.) ліси Київщини теж відзначено, але дуже умовно. Тобто за роки перебування в Києві Петра Могили на території сучасного Голосіївського та Феофанівського парків якщо й висаджували дуби, то в невеликих масштабах і в межах існуючих або на місці колишніх великих природних лісових масивів. Таким чином, хоча особиста причетність Петра Могили до висаджування вікових дубів й інших дерев сумнівна, але найстаріші з них можна вважати «свідками» його діяльності.

Висновки

Дослідження радіального приросту 35 модельних дерев виду *Q. robur* парку «Феофанія» дало змогу визначити їхній точний вік (181–220 років) і розрахувати вік дерев із неповним чи пошкодженим керном (156–274 роки). Середній річний приріст вікового дубового деревостану парку — $1,94 \pm 0,848$ мм/рік за відносної мінливості 0,209 мм ширини кільця. Рівняння регресії за співвідношенням віку та діаметра без кори (2,10 р./см) дало можливість розрахувати вік дубів лісового масиву «Феофанія» із найбільшим діаметром, але з ушкодженням стовбуром. Найстарішим виявилось дерево (300 ± 18 років) з діаметром 149 см, а отже, 300-річними слід вважати дуби, в яких діаметр близько 140 см. Похибка встановленого віку значною мірою пов'язана з ексцентричністю серцевини стовбура. Після опрацювання літературних даних і картографічних матеріалів ми висунули припущення щодо існування у «Феофанії» природної грабової діброви ще в першій половині XVII ст., яка разом із деревостаном Голосіївського лісу та Лисої Гори становила суцільний лісовий масив. Підтвердження цього — розрахований вік дерев виду *Q. robur*, які зростають на території Голосіївського парку та Голосіївської астрономічної обсерваторії і перебувають в одній віковій категорії з феофанівськими дубами. Так, «самбурський дуб» із діаметром на висоті 1,3 м 162 см (периметр — 509 см) має вік 303–351 рік.

Отже, вікові дуби парку «Феофанія», які є живими пам'ятками і «свідками» нашої історії, мають велику естетичну та символічну цінність, виступають унікальним ядром консорції, тому потребують особливої уваги та охорони.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Bengtsson V., Hartill J. *Kvilleken. Assessment and management recommendations*, Göteborg: Pro Natura and Hartill Trädexpert AB, 2013, 25 pp.
- Blaeu J. *Tractus Borysthenis vulgo Dniepr et Niepr Dicti, à Bovzin....*, Amsterdam, 1662: 16.7 x 21.7 inches. / 42.5 x 55.0 cm, available at: http://ukraine.com.ua/maps#1662_4 (accessed 29 June 2015).
- Bunn A.G. Statistical and visual crossdating in R using the dplR library, *Dendrochronologia*, 2010, **28** (4): 251–258.
- EUFORGEN Distribution map of Pedunculate oak (*Quercus robur*), *EUFORGEN 2009*, available at: <http://www.euforgen.org> (accessed 12 June 2015).
- Grissino-Mayer H.D. Evaluating Crossdating Accuracy: a Manual and Tutorial for the Computer Program COFECOA, *Tree-Ring Research*, 2001, **57**(2): 205–221.

- Hensiruk S.A. *Lesa Ukrainy*, Lvov: NTSh, UkrDLTU, 2002, 496 pp. [Генсирук С.А. *Леса України* — 3-е изд. — Львов: НТШ, УкрДЛТУ, 2002. — 496 с.]
- Hodyna O. *Lisovi pustyni Holosiyeva. Svyato-Pokrovskyy Holosiyivskyy monastyr*, available at: <http://ukrainaincognita.com/filaret-amfiteatrov/lisovi-pustyni-golosieva-svyato-pokrovskiy-golosiyivskiy-monastyr>. (accessed 22 June 2015).
- Honcharenko I.V., Ihnatyuk O.A., Shelyah-Sosonko Yu.R. *Ekolohiya ta noosferolohiya (Ecology and Noosferology)*, 2013, **24**(3–4): 51–63. [Гончаренко І.В., Ігнатюк О.А., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Лісова рослинність урочища Феофанія та її антропогенна трансформація // *Екологія та ноосферологія*. — 2013. — Т. 24, № 3–4. — С. 51–63].
- Khoroshkevych A.L. Boplan i eho opisane Ukrainy. In: *Hiyom Levasser de Boplan. Opisanie Ukrainy*, Moscow: Drevlekhranilishche, 2004, pp. 56–105. [Хорошкевич А.Л. Боплан и его описание Украины // *Гийом Левассер де Боплан. Описание Украины* / Пер. с фр. З.П. Борисюк, ред. А.Л. Хорошкевич, Е.Н. Ющенко. — М.: Древлехранилище, 2004. — С. 56–105].
- Koval I.M., Kostyashkin D.S. *Naukovyy visnyk NLTU Ukrayiny*, 2015, **25** (6): 52–58. [Коваль І.М., Костяшкін Д.С. Вплив клімату та рекреації на формування шарів річної деревини ранньої та пізньої форм *Quercus robur* L. у зеленій зоні Харкова // *Наук. вісник НЛТУ України*. — 2015. — **25** (6). — С. 52–58].
- Le Roux D.S., Ikin K., Lindenmayer D.B., Manning A.D., Gibbons P. The Future of Large Old Trees in Urban Landscapes, *PLoS ONE*, 2014. doi: 10.1371/journal.pone.0099403, available at: <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0099403> (accessed 22 July 2015).
- Lutsyshyn O.H. *Zhyva Ukrayina*, 2009, **1–2**: 2–4. [Луцишин О.Г. Перші результати екомоніторингу в лісовому урочищі Феофанія // *Жива Україна*. — 2009. — № 1–2. — С. 2–4].
- Matyashuk R.K., Nebesnyy V.B., Konyakin S.M., Tkachenko I.V., Prokopuk Yu.S. *Naukovi dopovidi NUBiP Ukrainy*, 2014, **6**(48), available at: http://nd.nubip.edu.ua/2014_6/18.pdf (accessed 25 August 2015). [Матяшук Р. К., Небесний В.Б., Конякін С.М., Ткаченко І.В., Прокопук Ю.С. Вікові дуби «Феофанії» — пам'ятки живої природи краю // *Наук. доп. НУБіП України*. — 2014. — **6** (48)].
- Nilsson S.G., Niklasson M., Hedin J., Aronsson G., Gutowski J.M., Linder P., Ljungberg H., Mikusinski G., Ranius T. Densities of large living and dead trees in old-growth temperate and boreal forests, *For. Ecol. Manage*, 2002, **161**(1–3): 189–204.
- Nowak D.J., Hoehn R.E., Crane D.E., Weller L., Davila A. *Assessing urban forest effects and values, Los Angeles' urban forest*, Resour. Bull. NRS-47, Newtown Square, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station, 2011, 30 p.
- Onyshchenko V.A. *Zapovidna sprava v Ukraini*, 2015, **1**(21): 19–24. [Онищенко В.А. Вікові дуби Голосіївського лісу / *Заповідна справа в Україні*. — 2015. — Т. 1. — Вип. 21. — С. 19–24].

Ortelius A. *Poloniae Finitimarumque locorum descriptio Auctore Wenceslao Godreccio Polono*. In homage to the work of Vaclavas Grodeckis, Antwerp, 1580: 20 x 14 inches, available at: <http://vkraina.com/ua/maps#1580> (accessed 30 June 2015).

Pokhilevich L. *Skazhaniya o naseleennykh mestnostyakh Kievskoy hubernii*, Kiev: tipohrafiya Kievo-Pecherskoy Lavry, 1864, 771 pp. [Похилевич Л. *Сказания о населенныхъ мѣстностяхъ Киевской губернии*. — Киев: типография Киево-Печерской Лавры, 1864. — 771 с.].

Radchenko V.H., Bayrak O.M. *Zhyva Ukrayina*, 2009, 1–2: 2–4. [Радченко В.Г., Байрак О.М. Парк-пам'ятка садово-паркового мистецтва «Феофанія»: історія створення, соціально-екологічна роль, шляхи збереження // *Жива Україна*. — 2009. — №1–2. — С. 2–4].

Smirnova O.V., Turubanova S.A. *Izmenenie vidovogo sostava i rasprostraneniye klyuchevykh vidov derevov (edifikatorov) lesnogo poiyasa s kontsa pleystotsena do pozdnego holotsena*. In: *Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v holotsene i sovremennost*, Moscow: Nauka, 2004, book 1, pp. 118–1350. [Смирнова О.В., Турубанова С.А. Изменение видового состава и распространения ключевых видов деревьев (эдификаторов) лесного пояса с конца плейстоцена до позднего голоцена // *Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность*: В 2-х кн. / Отв. ред. О.В. Смирнова. — М.: Наука, 2004. — Кн. 1. — С. 118–1350].

Vavrychyn M. *Kompleks kart Ukrainy* H. Boplane ta yikh zberezheniia v bibliotekakh Yevropy. In: *Kartohrafiya ta istoriya Ukrainy*, Lviv; Kyiv; New York: Vydavnytstvo M.P. Kots, 2000, pp. 19. [Вавричин М. Комплекс карт України Г. Боплана та їх збереження в бібліотеках Європи // *Картографія та історія України*: Зб. наук. праць. — Львів; Київ; Нью-Йорк: Видавництво М.П. Коць, 2000. — С. 19].

Voенно-topohrafycheskaya karta Kievskoy hubernii, St. Petersburg: Voенно-topohrafycheskoe depo. [*Военно-топографическая карта Киевской губернии*. — Санкт-Петербург: Военно-топографическое депо, 1855–1877. — 1 атл. ([25] разв. л., [1] сб. л.): 51 x 65 см].

Wolch J.R., Byrn J., Newell J.P. Urban green space, public health, and environmental justice: The challenge of making cities 'just green enough', *Landscape and Urban Planning*, 2014, 125(May): 234–244.

Рекомендує до друку
Я.П. Дідух

Надійшла 27.08.2015 р.

Нецветов М.В., Прокопук Ю.С. **Вік і радіальний приріст старовікових дерев *Quercus robur* парку «Феофанія»**. — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(2): 126–133.

Інститут еволюційної екології НАН України
вул. Академіка Лебедева, 37, м. Київ, 03143, Україна

Quercus robur L. — вид-едифікатор лісів лісостепової зони, що підтримує біорізноманіття в природних і міських лісах, має екологічне та економічне значення у функціонуванні великих міст. Найстаріші дуби відіграють істот-

ну роль у життєздатності, стійкості лісових екосистем, оскільки вони забезпечують тривалі топичні, трофічні, форичні зв'язки з багатьма організмами й особливі умови під наметом. Навіть із дуплами та частково всохлим гіллям їх розглядають як особливі естетичні об'єкти. Старі дуби також мають наукове значення, їхня деревина містить унікальну інформацію про те, як дерево або ціле насадження росло в минулому, реагувало на мінливі чинники навколишнього середовища. Водночас старі дерева є найвразливішими і потребують охорони, особливо на урбанізованих територіях, де механізми самопідтримки лісових екосистем обмежені. В цій роботі досліджені найбільші дуби парку-пам'ятки садово-паркового мистецтва загальнодержавного значення «Феофанія». За кільцевою хронологією визначено вік і співвідношення віку до діаметра, укладено узагальнену хронологію деревостану. Серед усіх відібраних кернів найбільш ранньому річному шару — 220 років. Визначений за кільцями річного приросту або розрахований вік досліджених дерев варіює у межах 156–270 років. Відношення віку до діаметра в насадженні — 2,10 см за рік. Основні статистичні дані хронології свідчать, що узагальнений хронологічний ряд має задовільну якість і містить сильний кліматичний сигнал. За розрахунком, найстарішим деревам у парку «Феофанія» — 300, а в м. Києві — понад 350–400 років.

Ключові слова: дендрохронологія, дуброва, ліси Києва.

Нецветов М.В., Прокопук Ю.С. **Возраст и радиальный прирост старовозрастных деревьев *Quercus robur* парка «Феофанія»**. — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(2): 126–133.

Інститут еволюційної екології НАН України
ул. Академіка Лебедева, 37, г. Київ, 03143, Україна

Quercus robur L. — долгоживущий крупногабаритный вид, который обеспечивает биоразнообразие в естественных и городских лесах. Вековые дубы играют существенную роль в жизнеспособности леса, поскольку они обеспечивают топические, трофические, форические связи с большим количеством организмов и формируют особые условия под пологом. В работе исследованы керны наиболее крупных дубов парка-памятника садово-паркового искусства общегосударственного значения «Феофанія», расположенного в пределах г. Киева. Среди всех отобранных кернов самому раннему годичному слою — 220 лет, рассчитанный или установленный по датированным кольцам возраст остальных деревьев — 156–270 лет. Отношение возраста к диаметру в насаждении — 2,10 см в год. Возраст наиболее крупных деревьев *Quercus robur* Киева — более 350–400 лет. На основе статистических характеристик обобщенного хронологического ряда сделан вывод о возможности его использования в исследовании климатогенной вариации радиального прироста.

Ключевые слова: дендрохронология, дубрава, леса Києва.



doi: 10.15407/ukrbotj73.02.134

М.М. ФЕДОРОНЧУК, С.Л. МОСЯКІН

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01004, Україна
s_mosyakin@hotmail.com

РІД *MINUARTIA* s.l. (*CARYOPHYLLACEAE*) У ФЛОРИ СХІДНОЇ ЄВРОПИ: ОГЛЯД НОМЕНКЛАТУРНИХ ЗМІН У СВІТЛІ НОВИХ МОЛЕКУЛЯРНО-ФІЛОГЕНЕТИЧНИХ ДАНИХ

Fedoronchuk M.M., Mosyakin S.L. The genus *Minuartia* s. l. (*Caryophyllaceae*) in the flora of Eastern Europe: an overview of nomenclatural changes in the light of new molecular phylogenetic data. Ukr. Bot. J., 2016, 73(2): 134–143.

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

Abstract. The article provides an overview of recent taxonomic and nomenclatural changes affecting the taxa of the genus *Minuartia* L. s. l. (*Caryophyllaceae*) occurring in Eastern Europe, following new molecular phylogenetic data. Identification keys and descriptions are presented for genera *Minuartia* s. str., its segregates *Cherleria* L., *Pseudocherleria* Dillenb. & Kadereit, and *Sabulina* Rchb., and their East European species. For taxa occurring in Ukraine, more detailed synonymy, data on nomenclatural types, distribution and habitats, and, when necessary, nomenclatural and taxonomic notes are given.

Key words: flora, Eastern Europe, Ukraine, nomenclature, *Caryophyllaceae*, *Cherleria*, *Minuartia*, *Pseudocherleria*, *Sabulina*

Вважалося, що рід *Minuartia* L. s. l. (subfam. *Alsinoideae* Fenzl, *Caryophyllaceae* Juss.) у традиційному розумінні нараховує від 130 (Tsvelev, 2004) до 175 (Bittrich, 1993) видів, поширених у помірній і холодній зонах Північної півкулі, частково також у горах субтропіків і тропіків. Найбільша кількість таксонів видового рангу відзначена в Середземномор'ї та суміжних з ним гірських районах, де знаходиться основний центр різноманіття цього родового комплексу. Значна частина видів характерна також для Північної Америки, де вони посідають друге місце серед гвоздикових після видів роду *Silene* L., й на відміну від багатьох інших *Caryophyllaceae*, мають тут природне поширення. Декілька видів зростає в Південній Америці. Більшість видів, які раніше входили до *Minuartia*, є гірськими та високогірними травами, лише незначна їхня частина — рівнинні степові рослини, що зумовлює здебільшого ксероморфний характер їхньої будови.

Рід, який і до молекулярних досліджень вважався досить поліморфним і гетерогенним, нині поділяється на цілу низку підродів і секцій

© М.М. ФЕДОРОНЧУК, С.Л. МОСЯКІН, 2016

(Mattfeld, 1922; McNeill, 1962, 1980; McNeil, Bassett, 1974; Tsvelev, 2002, 2004), що підтвердили молекулярно-філогенетичні дослідження (Nerokroeff, Wagner, 2001a, 2001b). На підставі нових молекулярних даних (Dillenberger, Kadereit, 2014) доведено гетерогенність роду і необхідність його розділення на ряд окремих самостійних монофілетичних груп родового рангу. За результатами цих досліджень автори (Dillenberger, Kadereit, 2014) виокремили зі складу *Minuartia* s. l. низку нових таксонів родового рангу і відновили деякі раніше описані роди, самостійність яких підтверджується не лише молекулярно-філогенетичними, а й морфологічними даними (*Cherleria* L., *Facchinia* Rchb., *Mcneillia* Dillenb. & Kadereit, *Minuartia* L. s. str., *Minuartiella* Dillenb. & Kadereit, *Mononeuria* Rchb., *Pseudocherleria* Dillenb. & Kadereit, *Rhodalsine* J. Gay, *Sabulina* Rchb., *Triplateia* Bartl.). Проте автори не врахували деякі види, які зростають на території Східної Європи, тому нами запропоновані відповідні номенклатурні зміни, зокрема в роді *Sabulina* (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999). За результатами молекулярних досліджень (Dillenberger, Kadereit, 2014) деякі автори також внесли номенклатурні

зміни й уточнення в роді *Eremogone* Fenzl (Rabeler, Wagner, 2015), *Mcneillia* (Bartolucci et al., 2014) і *Sabulina* (Iamonico, 2014). Нижче наводимо ключі для визначення виділених із *Minuartia* s. l. родів і видів флори Східної Європи (роди *Cherleria*, *Minuartia* s. str., *Pseudocherleria*, *Sabulina*), літературну цитацію та основну синоніміку. Для родів вказуємо етимологію їхніх назв, загальну морфологічну характеристику, дані про основне хромосомне число (x). Для видів, поширених на території України, наводяться також номенклатурний тип (за протологом і типовий гербарний зразок, місце його зберігання), місцезростання на території України та загальне поширення, за необхідності – примітки (з даними номенклатурно-таксономічного характеру, природоохоронного статусу тощо).

Ключ для визначення родів, виділених із *Minuartia* s. l.

1. Листки по краях довго-жорсткувато-війчасті; насінини на спинці (по кілю) довготорочкуваті ***Pseudocherleria***.

— Листки по краях голі або волосисті, але без довгих жорстких війок; насінини гладкі, тонкоморщинисті або гострогорбкуваті на спинці 2.

2. Чашолистки тупі, видовжені; насінини без помітних горбочків на периферії ***Cherleria***.

— Чашолистки загострені, від яйцеподібних до лінійно-ланцетних; насінини з горбочкоподібною скульптурою на поверхні 3.

3. Чашолистки при основі твердіють (хрящуваті), з однією або трьома—сімома жилками ***Minuartia***.

— Чашолистки при основі не твердіють (не хрящуваті), з трьома жилками ***Sabulina***.

Cherleria L. 1753, Sp. Pl.: 425; Dillenb. & Kadereit, 2014, Taxon, **63**, 1: 77. — **Черлерія**.

Етимологія: на пошану швейцарського ботаніка Johann Heinrich Cherler'a (1570(?) – 1609 (1610)).

— *Minuartia* sect. *Spectabiles* (Fenzl) Hayek, 1908, Fl. Sterirm. **1**: 274, p. r., excl. ser. *Laricinae* (Mattf.) McNeill, 1962, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. **24**: 140; Цвелев, 2012, Консп. фл. Вост. Європы, **1**: 195. — *Alsine* L. grex *Spectabiles* Fenzl, 1840, in Engl., Gen. Pl.: 965. — *Wierzbickia* Rchb. 1841, Icon. Fl. Germ. **5**: 30.

Багаторічні трав'яні рослини або напівкущики з лежачими та висхідними вегетативними і квітковими пагонами, що утворюють більш-менш густі дернинки. Листки лінійно-шилоподібні, тупо загострені, з однією слабпомітною жилкою, з країв голі або волосисті, але без довгих жорстких війок. Квітки двостатеві, п'ятичленні, майже сидячі, зібрані в густі, 3–9-квіткові пучки. Чашечка при основі не твердіє; чашолистки довгасто-еліптичні, тупі, з трьома жилками. Пелюстки та корбочки рівні з чашечкою або дещо перевищують її. Насінини кулясто-ніркоподібні, майже гладкі. Основне хромосомне число (x) = 13.

Тип: *C. sedoides* L.

Близько 20 видів, поширених в Арктиці, Євразії, в західній частині Північної Америки та в горах Кавказу. У флорі Східної Європи – 3 види, в Україні – 1 маловідомий і ендемічний (Крим) вид – *C. eglandulosa* (Fenzl) Fedoronchuk (= *Minuartia eglandulosa* (Fenzl) Klokov), для якого ми вже раніше запропонували нову номенклатурну комбінацію (Fedoronchuk, 2015). Для двох інших східноєвропейських видів, відомих як *Minuartia arctica* (Steven ex Ser.) Gaebn. та *M. biflora* (L.) Schinz & Thell., відповідні комбінації будуть зроблені пізніше, можливо, іншими дослідниками. У статті (Dillenberger, Kadereit, 2014) вказано, що автори утримуються від публікації низки нових номенклатурних комбінацій у роді *Cherleria*, оскільки його систематику та філогенію досліджує А.Д. Мооге, яка тепер готує ревізію роду. З цієї причини ми не валідизуємо тут нові комбінації в роді *Cherleria* для видів, відомих як *Minuartia arctica* та *M. biflora*, а також як *M. circassica* (Albov) Woronow й *M. laricifolia* (L.) Schintz & Thell. (див. наведену нижче примітку до *Cerleria eglandulosa*).

C. eglandulosa (Fenzl) Fedoronchuk, 2015, Укр. ботан. журн, **72**(6): 549. — **Ч. незалозиста**.

Описано з Гірського Криму (за протологом: «*Tauria*, Obnisky [“Obinsky”]»). — Лектотип: «*Tauria*, Obnisky [“Obinsky”]»). Ex herbario В. Czernjaëvi» (KW) [Клоков, 1974, Новости сист. высш. и низш. раст. 1974: 48].

— *Minuartia eglandulosa* (Fenzl) Klokov, 1974, Новости сист. высш. и низш. раст. 1974: 47; Федорончук, 2002, у Федорончук, Дідух. Екофл. Укр., **3**: 24, 158; Цвелев, 2002, Ботан. журн., **87**, 3: 124; він же, 2004, Фл. Вост. Європы, **11**: 196; він же, 2012, Консп. фл. Вост. Європы, **1**: 223. — *Alsine pinifolia* Fenzl var. *egalndulosa* Fenzl, 1842, in Ledeb., Fl. Ross.,

1: 354. — *Arenaria pinifolia* auct. non M. Bieb.: Steven, 1857, Bull. Soc. Nat. Moscou, **30**, 3: 85. — *Minuartia caucasica* auct. non (Adams ex Rupr.) Mattf., nom. illeg.: Шишк. 1947, в Е.В. Вульф, Фл. Крыма, **2**, 1: 136.

Зростає на скелях, кам'янистих схилах. — Поширення в Україні: Гірський Крим. — Загальне поширення: кримський ендемік.

Примітка. Вид *Minuartia eglandulosa* виділений М.В. Клоковим (1974) на основі різновиду *Alsine pinifolia* Fenzl var. *egalndulosa* Fenzl. Фенцль описав різновид за екземпляром, зібраним Паррейсом (Parreys) з Чатирдагу (Крим). Але після Паррейса ніхто цієї рослини в Криму вже не знаходив. Відсутні подібні екземпляри і в гербарних колекціях. Однак у *KW* в гербарії В.М. Черняєва М.В. Клоковим були виявлені старі екземпляри, які він відніс до згаданого різновиду. М.В. Клоков припускає, що екземпляри, які збереглися в Києві, можливо, є дублетами паррейсових і також походять з Чатирдагу. Він вважає малоімовірним зникнення доволі рідкісного виду з флори Криму, що потребує спеціального пошуку. Від близького кавказького виду *Minuartia circassica* (Albov) Woronow (*M. caucasica* (Adams ex Rupr.) Mattf., nom. illeg.) різниться відсутністю залозистого опушення на всіх частинах рослин, коротшими (в 2–3 рази) листками на неплідних гонах, дрібнішими квітками. Вид габітуально дуже подібний до середземноморського (південь Франції, Північна Італія) *Minuartia laricifolia* (L.) Schintz & Thell., але відрізняється три-, а не одножилковими листками, меншими квітками та коробочками.

Minuartia L. 1753, Sp. Pl.: 89–90; Dillenb. & Kadereit, 2014, Taxon, **63**, 1: 78. — **Мінуарція.**

Етимологія: на пошану Juan Minuart'a (1693–1788), друга К. Ліннея, аптекаря в м. Барселона, згодом – професора Королівського ботанічного саду в Мадриді.

— *Minuartia* sect. *Minuartia*. — *Minuatria* sect. *Plurinerviae* McNeill, 1962, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. **24**, 2: 142; Цвелев, 2004, Фл. Вост. Європы, **11**: 196. — *Chetropis* Raf. 1837, Fl. Tellur. **3**: 80. — *Minuatria* subgen. *Chetropis* (Raf.) Tzvelev, 2002, Ботан. журн. **87**, 3: 126; він же, 2004, Фл. Вост. Європы, **11**: 201. — *Xeralsine* Fourr. 1868, Ann. Soc. Linn. Lyon, N. S., **16**: 347. — *Minuatria* sect. *Minuatria* subsect. *Xeralsine* (Fourr.) McNeill, 1962, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. **24**, 3: 148. — *Minuatria* sect. *Xeralsine* (Fourr.) Tzvelev, 2002, Ботан. журн., **87**, 3: 127; він же, 2004, Фл. Вост. Європы, **11**: 202. — *Minuatria* sect. *Euminuartia* grex *Setaceae* Mattf. [1921, Bot. Jahrb. 57, Beibl. **126**: 30, nom. nud.] 1922, Feddes Repert. Beih. **15**: 54, 91. — *Minuartia* sect. *Euminuartia* (Fenzl) Graebn. ser. *Setaceae* (Mattf.) Schischk. 1936, Фл. СССР, **6**: 492, ut «ser. *Setaceae* Mattf. 1921»; Клоков,

1952, Фл. УРСР, **4**: 476, ut «ser. *Setaceae* Mattf.». — *Minuatria* sect. *Euminuartia* ser. *Leiosperma* Klokov, 1954, Фл. УРСР, **4**: 479, nom. nud. — *Minuatria* ser. *Eusetaceae* Klokov, там же: 480, nom. nud.

Одно-, дво- або багаторічні дерновинні рослини. Листки від лінійних до лінійнощетиноподібних, тверді, з 1–3 жилками, з країв голі або волосисті, але без довгих жорстких війок. Квітки п'ятичленні, майже сидячі або на помітних квітконіжках, зібрані в густі або більш-менш розлогі волотисті суцвіття із дихазій. Чашечка при основі твердіє (хрящувата); чашолистки загострені, з однією або трьома–п'ятьма (сімома) жилками; пелюстки та коробочки більш-менш дорівнюють чашечці, коротші за неї або в 1,5 раза довші, рідше пелюстки відсутні. Насінини з горбочкоподібною скульптурою на периферії. Основне хромосомне число (x) = (13, 14) 15.

Тип: *M. dichotoma* L.

Понад 50 видів, поширених в Європі, Середземномор'ї (включаючи Анатолію), у Північній Африці, південній частині Азії, в горах Кавказу та в північній частині Індії. У флорі Східної Європи — 9 видів: *M. hirsuta* (M. Bieb.) Hand.-Mazz., *M. leiosperma* Klokov, *M. aucta* Klokov, *M. thyraica* (Zapf.) Klokov, *M. krascheninnikovii* Schischk., *M. euxina* Klokov, *M. adenotricha* Schischk., *M. glomerata* (M. Bieb.) Degen, *M. wiesneri* (Stapf) Schischk. В Україні — 8 видів.

Ключ для визначення видів роду *Minuatria* флори України

1. Однорічні, зрідка малорічні, часто дуже розгалужені рослини без вкорочених вегетативних пагонів у пазухах стеблових листків (іноді вони є, але їх небагато), з тонким коренем і прямостоячими стеблами 2.

— Багаторічні рослини, які утворюють рихлі або густі дернини з помітно здерев'янілими при основі стеблами, товстим коренем і вегетативними пагонами в пазухах листків 3.

2. Однорічна рослина з кучеряво опушеним стеблом, без вкорочених вегетативних пагонів у пазухах стеблових листків. Квітки в головкоподібних пучках, оточених дугоподібно зігнутими приквітками; чашолистки 5–7 мм завдовжки, нерівні; пелюстки відсутні 2. *M. wiesneri*.

— Однорічна або малорічна короткозалозисто-опушена рослина, іноді з небагатьма вкороченими вегетативними пагонами в пазухах

стеблових листків. Верхівкові пучки квіток не оточені дугоподібно зігнутими приквітками; чашолистки 4–6 мм завдовжки, більш-менш рівні; квітки з пелюстками, які майже в 1,5 раза коротші від чашечки 1. *M. glomerata*.

3(1). Чашолистки з однією добре помітною жилкою 4.

— Чашолистки з трьома, рідше — п'ятьма (сімома) добре помітними жилками 3. *M. hirsuta*.

4. Стебла знизу доверху опушені короткими простими та залозистими волосками 5.

— Стебла знизу опушені короткими простими волосками, в суцвітті голі або дуже рідко короткоопушені 6.

5. Стебла 10–20 см заввишки, разом із гілками суцвіття опушені дуже короткими сосочкоподібними волосками, іноді з домішкою залозистих волосків; чашолистки опушені лише при основі. Коробочка трохи коротша від чашечки 7. *M. euxina*.

— Стебла 5–10 см заввишки, разом із гілками суцвіття опушені дуже короткими залозистими волосками; чашолистки опушені по всій поверхні (знизу доверху). Коробочка дорівнює чашечці 8. *M. adenotricha*.

6(4). Частина квіток на коротеньких квітконіжках або майже сидячі; чашолистки 2,5–3,5 мм завдовжки 7.

— Усі квітки на помітних квітконіжках; чашолистки 3–5 мм завдовжки 5. *M. aucta*.

7. Насінини вкриті тупими горбочками 4. *M. leiosperma*.

— Насінини вкриті гострими горбочками 6. *M. thyraica*.

1. *M. glomerata* (M. Bieb.) Degen, 1910, Mitt. Nat. Ver. Steiermark, **46**: 319; Шишк. 1936, Фл. СССР, **6**: 492; він же, 1947, в Е.В. Вульф, Флора Крима, **2**, 1: 134; Клоков, 1952, Фл. УРСР, **4**: 476; Halliday, 1993, Fl. Europ., ed. **2**, **1**: 155; Федорончук, 2002, у Федорончук, Дідух. Екофл. Укр., **3**: 24, 140; Цвелев, 2002, Ботан. журн., **87**, 3: 127; він же, 2004, Фл. Вост. Європы, **11**: 202; він же, 2012, Консп. фл. Вост. Європы, **1**: 227. — **М. скупчена**.

Описано з Криму (за протологом: «Habitat in Tauriae saxosis calcareis»). — Лектотип: «Tschaturdag» (*LE*) [Цвелев, 2004, Фл. Вост. Європы, **11**: 202].

— *Arenaria glomerata* M. Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. **1**: 350.

Зростає на кам'янистих, нерідко вапнякових схилах. — Поширення в Україні: південна частина Лісостепу та в Степу, а також в Криму. — Загальне поширення: Середня Європа (південна частина), Балкани, Причорномор'я, Крим, Кавказ (Західне Закавказзя).

2. *M. wiesneri* (Stapf) Schischk. 1936, Фл. СССР, **6**: 490; Шишк. 1947, в Е.В. Вульф, Флора Крима, **2**, 1: 134; Федорончук, 2002, у Федорончук, Дідух. Екофл. Укр., **3**: 24, 138; Цвелев, 2002, Ботан. журн., **87**, 3: 128; він же, 2004, Фл. Вост. Європы, **11**: 203; він же, 2012, Консп. фл. Вост. Європы, **1**: 227. — **М. Візнера**.

Описано з Ірану (за протологом: «Gilan, Rudbar»). Тип невідомий.

— *Alsine wiesneri* Stapf, 1886, Denkschr. K. K. Akad. Wien: 20. — *Minuartia montana* subsp. *wiesneri* (Stapf) McNeill, 1962, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. **24**, 3: 359; Halliday, 1993, Fl. Europ., ed. **2**, **1**: 155. — *M. montana* auct. non L.: Зиман, 1987, Опред. высш. раст. Укр.: 70.

На кам'янистих схилах. — Поширення в Україні: Гірський Крим. — Загальне поширення: Балкани (Болгарія), Крим, Кавказ, Мала Азія, Іран.

3. *M. hirsuta* (M. Bieb.) Hand.-Mazz. 1909, Ann. K.K. Hoffm. Wien, **23**: 152, ex parte; Шишк. 1936, Фл. СССР, **6**: 496, табл. 27, рис. 6; він же, 1947, в Е.В. Вульф, Флора Крима, **2**, 1: 136; Halliday, 1993, Fl. Europ., ed. **2**, **1**: 156; Федорончук, 2002, у Федорончук, Дідух. Екофл. Укр., **3**: 24, 150; Цвелев, 2002, Ботан. журн., **87**, 3: 124; він же, 2004, Фл. Вост. Європы, **11**: 197; він же, 2012, Консп. фл. Вост. Європы, **1**: 223. — **М. шорстковолосиста**.

Описано з Криму (за протологом: «Habitat in Tauriae montibus altis. In summo monte Tschaturdag»). — Лектотип: «Ex summo Tauriae monte Tschaturdag» (*LE*) [Федорончук, Мосякін, hic designatus].

— *Arenaria hirsuta* M. Bieb. 1808, Fl. Taur. — Cauc. **1**: 349.

На кам'янистих схилах у високогір'ї. — Поширення в Україні: Гірський Крим (яйла). — Загальне поширення: кримський ендемік.

4. *M. leiosperma* Клоков, 1947, Ботан. журн. АН УРСР, **4**, 1–2: 69; Клоков, 1952, Фл. УРСР, **4**: 477; Федорончук, 2002, у Федорончук, Дідух. Екофл. Укр., **3**: 24, 142. — **М. гладконасінна**.

Описано з Приазов'я. — Голотип: «Мелітопільщина, р. Молочна, Терпещь-Богданівка, 11.VIII.1925. М. Клоков» (KW).

— *M. setacea* auct. fl. ucr. non (Thull.) Hayek.: Шишк. 1936, Фл. СССР, 6: 492; Halliday, 1993, Fl. Europ., ed. 2, 1: 155; Цвелев, 2002, Ботан. журн., 87, 3: 127; він же, 2004, Фл. Вост. Європы, 11: 201; він же, 2012, Консп. фл. Вост. Європы, 1: 226.

На кам'янистих відслоненнях і пісках. — Поширення в Україні: майже по всій території, окрім західних і південно-східних районів і Криму. — Загальне поширення: Верхнє і Середнє Придніпров'я, Причорномор'я, Нижньо-Донський і Волго-Донський флористичні райони, ендемік.

Примітка. М.М. Цвельов (2004) вважає *M. leiosperma* (разом із нижченаведеним *M. aucta* Клоков) синонімом *M. setacea* (Thull.) Hayek., від якого він насправді відрізняється тупими, малопомітними на поверхні насінини горбочками.

5. *M. aucta* Клоков, 1947, Ботан. журн. АН УРСР, 4, 1–2: 70; Клоков, 1952, Фл. УРСР, 4: 479; Федорончук, 2002, у Федорончук, Дідух. Екофл. Укр., 3: 24, 144. — **М. побільшена.**

Описано з Кременецьких гір. — Голотип: «Дівоча гора і ліс біля м. Кременця Тернопільської обл., 13.IX.1940. Ф. Гринь» (KW).

— *M. setacea* auct. fl. ucr. non (Thull.) Hayek.: Шишк. 1936, Фл. СССР, 6: 492; Halliday, 1993, Fl. Europ., ed. 2, 1: 155; Цвелев, 2002, Ботан. журн., 87, 3: 127; він же, 2004, Фл. Вост. Європы, 11: 201; він же, 2012, Консп. фл. Вост. Європы, 1: 226.

На вапнякових скелях. — Поширення в Україні: Північне Поділля. — Загальне поширення: подільський ендемік.

6. *M. thyraica* (Zapał.) Клоков, 1947, Ботан. журн. АН УРСР, 4, 1–2: 68; Клоков, 1952, Фл. УРСР, 4: 479; Федорончук, 2002, у Федорончук, Дідух. Екофл. Укр., 3: 24, 145; Цвелев, 2002, Ботан. журн., 87, 3: 127; він же, 2004, Фл. Вост. Європы, 11: 201; він же, 2012, Консп. фл. Вост. Європы, 1: 227. — **М. дністровська.**

Описано з Придністров'я. — Голотип: «Podolia, distr. Uschyzia, Bokota rupestres calcareis ad Thyram 8.III.1927. G. Kleorow» (KW).

— *M. setacea* auct. fl. ucr. non (Thull.) Hayek.: Шишк. 1936, Фл. СССР, 6: 492; Halliday, 1993, Fl. Europ., ed. 2, 1: 155. — *M. setacea* var. *thyraica* Zapał. 1911, Consp. Fl. Galic. Crit. 3: 24.

На вапнякових і степових схилах. — Поширення в Україні: Поділля (Придністров'я). — Загальне поширення: південно-подільський ендемік.

7. *M. euxina* Клоков, 1974, Новости сист. высш. и низш. раст. 1974: 44, рис. 12; Федорончук, 2002, у Федорончук, Дідух. Екофл. Укр., 3: 24, 146; Цвелев, 2002, Ботан. журн., 87, 3: 127; він же, 2004, Фл. Вост. Європы, 11: 202; він же, 2012, Консп. фл. Вост. Європы, 1: 227. — **М. чорноморська.**

Описано з Гірського Криму (за протологом: «Юго-восточный Крым, возле Планерского (Коктебель), горы Карадага (ближайшие), на каменистых склонах, 17.VI.1967, М. Клоков»). — Голотип: «Крым, окрестности Планерского, Карадаг, каменистые склоны, 17.VI.1967, М. Клоков» (KW).

— *M. setacea* auct. fl. ucr. non (Thull.) Hayek.: Шишк. 1936, Фл. СССР, 6: 492.

На кам'янистих схилах. — Поширення в Україні: Крим. — Загальне поширення: кримський ендемік.

Примітка. Від близьких попередніх видів різняться коротковолосистими квітконіжками, що нагадують такі у *M. leiosperma* Клоков f. *puberula* (Клеоров) Клоков (= *M. setacea* (Thuill.) Hayek var. *puberula* (Клеоров) Tzvelev), яка зрідка поширена на континентальній частині України. Проте від наведеної форми (f. *puberula*) *M. euxina* різниться дещо довшими чашолистками та більшими насінинами, покритими гострими горбочками (як у *M. thyraica*). Всі вищеназвані види утворюють щільну групу близьких вікарних географічних рас спорідненості *M. setacea*, з яких найпоширенішою на території України є *M. leiosperma*.

8. *M. adenotricha* Schischk. [1936, Фл. СССР, 6: 495, descg. ross.] 1937, Тр. Ботан. ин-та АН СССР, сер. 1, 3: 169; Шишк. 1936, Фл. СССР, 6: 495, табл. 27, рис. 5; він же, 1947, в Е.В. Вульф, Флора Крыма, 2, 1: 136; Chater a. Halliday, 1993, Fl. Europ., ed. 2, 1: 156; Федорончук, 2002, у Федорончук, Дідух. Екофл. Укр., 3: 24, 148; Цвелев, 2002, Ботан. журн., 87, 3: 127; він же, 2004, Фл. Вост. Європы, 11: 202; він же, 2012, Консп. фл. Вост. Європы, 1: 227. — **М. залозистоволосиста.**

Описано з Гірського Криму. — Голотип: «Tauria. Чатыр-Дар 8.VIII.1856» (LE).

— *Alsine setacea* (Thull.) Fenzl var. *pubescens* Fenzl, 1842, in Ledeb., Fl. Ross. 1: 136.

На скелях. — Поширення в Україні: Гірський Крим. — Загальне поширення: кримський ендемік.

Примітка. Від близьких видів з *M. setacea* aggr. різняться короткозалозисто-опушеними гілками суцвіття і квітконіжками.

Pseudocherleria Dillenb. & Kadereit, 2014, Taxon, 63, 1: 79. — Псевдочерлерія.

Етимологія: від назви роду *Cherleria* (див. вище).

— *Minuartia* sect. *Spectabiles* grex *Laricinae* Mattf. 1921, Bot. Jarb. 57, Beibl. 126: 33; id. 1922, Feddes Repert. Beih. 15: 182. — *Minuartia* ser. *Laricinae* (Mattf.) McNeill, 1962, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 24: 140. — *Minuartia* subgen. *Charadzia* Tzvelev, 2004, Фл. Вост. Європы, 11: 195.

Багаторічні густодернинні трави або напівкущики, опушені довгими, загостреними, багатоклітинними волосками. Листки плоскі, м'ясисті, ланцетні або лінійно-ланцетні, з однією або п'ятьма більш-менш помітними жилками, по краях із довгими і твердуватими війками. Квітки п'ятичленні, поодинокі або в 1–5-квітковому стиснутому напівзонтику на верхівках гілок. Чашечка при основі не твердіє; чашолистки лінійні, тупі, з трьома жилками. Пелюстки та коробочки рівні з чашечкою або майже вдвічі довші за неї. Насінини дископодібні, на спинці (по кілю) довготорочкуваті. Основне хромосомне число (x) = 11, 12, 21, 23.

Типус: *P. laricina* (L.) Dillenb. & Kadereit (= *Minuartia laricina* (L.) Mattf.).

Близько 12 видів, поширених у Північній Америці, Арктичній Азії (до Японії), в горах Кавказу і прилеглих регіонів. У флорі Східної Європи — 1 вид: *P. macrocarpa* (Pursh) Dillenb. & Kadereit (= *Minuartia macrocarpa* (Pursh) Ostenf.); в Україні відсутній.

Sabulina Rchb. 1832, Fl. Germ. Excurs.: 785; Dillenb. & Kadereit, 2014, Taxon, 63, 1: 85. — Сабулїна.

Етимологія: від латинського «sabulosum» — піщаний (що зростає на піску).

— *Minuartia* sect. *Sabulina* (Rchb.) Graebn. 1919, in Asch. u. Graebn., Syn. Mitteleur. Fl. 5, 1: 700. — *Minuartia* subgen. *Sabulina* (Rchb.) Tzvelev, 2004, Фл. Вост. Європы, 11: 199. — *Alsine* grex *Tryphane* Fenzl, 1840, in Engl., Gen. Pl.: 965, s. str. — *Tryphane* (Fenzl) Rchb. 1840, Deutsche Bot. Herbarienbuch (Nomend.): 205, p. p. — *Minuartia* sect. *Tryphane* (Fenzl) Hayek, 1908, Fl. Steirm. 1: 271; Цвелев, 2004, Фл. Вост. Європы, 11: 197. — *Minuartia* subgen. *Tryphane* (Fenzl) Tzvelev, 2004, Фл. Вост. Європы, 11: 199, p. p. — *Alsine* grex *Acutiflorae* Fenzl, 1840, in Engl., Gen. Pl.: 965. — *Minuartia* sect. *Acutiflorae* (Fenzl) Hayek, 1908, Fl. Steirm. 1: 274; Цвелев, 2004, Фл. Вост. Європы, 11: 196. — *Alsine* grex *Alsinanthe* Fenzl, 1840, in Engl., Gen. Pl.: 965. — *Alsine* sect. *Alsinanthe* (Fenzl) Fenzl, 1842, in Ledeb., Fl. Ross. 1: 356. — *Minuartia* sect.

Alsinanthe (Fenzl) Graebn. 1919, in Asch. u. Graebn., Syn. Mitteleur. Fl. 5, 1: 771; Цвелев, 2004, Фл. Вост. Європы, 11: 199.

Здебільшого дуже розгалужені однорічники з тонким коренем, рідше — густодернинні багаторічники. Листки від лінійних до лінійно-щетиноподібних, по краях голі або опушені, але без жорстких війок, з однією—трьома жилками. Квітки п'ятичленні, зазвичай численні, в рідких суцвіттях. Чашечка при основі не твердіє; чашолистки лінійні, загострені, з трьома жилками. Пелюстки та коробочки однакової довжини з чашечкою, коротші або майже в 1,5–2 рази довші від неї. Насінини з горбочкоподібною скульптурою на поверхні. Основне хромосомне число (x) = 13, 23.

Тип: *S. tenuifolia* (L.) Hiern. (= *S. hybrida* (Vill.) Fourr.; = *Minuartia hybrida* (Vill.) Schischk.).

Найчисельніший рід, виділений із *Minuartia* s. l., який охоплює близько 70 видів, поширених у Північній півкулі: гори Середземноморського регіону, Альпи, Південна та Центральна Європа, Мала Азія (Анатолія), Кавказ, Південно-Західна Азія, Центральна Азія, Північна Америка, Південна Америка (Чилі, Аргентина — 2 види). У флорі Східної Європи 13 видів: *S. helmii* (Fisch. ex Ser.) Dillenb. & Kadereit (= *Minuartia helmii* (Fisch. ex Ser.) Schischk.), *S. taurica* (Steven) Dillenb. & Kadereit (= *M. taurica* (Steven) Graebn.), *S. verna* (L.) Rchb. (= *M. verna* (L.) Hiern.), *S. oxypetala* (Wol.) Mosyakin & Fedoronchuk (= *M. oxypetala* (Wol.) Kulcz.), *S. uralensis* (Clerc) Dillenb. & Kadereit (= *M. uralensis* (Clerc) Tzvelev), *S. rubella* (Wahlenb.) Dillenb. & Kadereit (= *M. rubella* (Wahlenb.) Hiern.), *S. orthotrichoides* (Schischk.) Mosyakin & Fedoronchuk (= *M. orthotrichoides* Schischk.), *S. stricta* (Sw.) Rchb. (= *M. stricta* (Sw.) Hiern.), *S. bilykiana* (Klokov) Dillenb. & Kadereit (= *M. bilykiana* Klokov), *S. hypanica* (Klokov) Mosyakin & Fedoronchuk (= *M. hypanica* Klokov), *S. viscosa* (Schred.) Rchb. (= *M. viscosa* (Schred.) Schinz & Thell.), *S. pseudohybrida* (Klokov) Mosyakin & Fedoronchuk (= *M. pseudohybrida* Klokov), *S. regeliana* (Trautv.) Dillenb. & Kadereit (= *M. regeliana* (Trautv.) Mattf.). У флорі України — 7 видів.

Ключ для визначення видів роду *Sabulina* флори України

1. Однорічні, рідко — малорічні, часто дуже розгалужені рослини без вкорочених вегетативних пагонів у пазухах стеблових

листіків (іноді вони є, але небагато), з тонким коренем і прямостоячими стеблами 2.

– Багаторічні рослини, які утворюють рихлі або густі дернини з помітно здерев'янілими при основі стеблами, товстим коренем і вегетативними пагонами в пазухах листків 5.

2. Гілочки суцвіття та квітконіжки голі, рідше – з небагатьма залозистими волосками; пелюстки майже вдвічі коротші від чашечки 7. *S. pseudohybrida*.

– Гілочки суцвіття та квітконіжки залозисто-волосисті; пелюстки лише трохи коротші від чашечки, рівні їй або довші від неї 3.

3. Пелюстки дещо довші від чашечки або дорівнюють їй; коробочки трохи довші від чашечки 4. *S. bilykiana*.

– Пелюстки коротші від чашечки; коробочки дорівнюють чашечці або дещо коротші від неї ... 4.

4. Чашолистки 2,5–3,0 мм завдовжки; пелюстки в 1,5 раза коротші від чашечки. Насінини 0,35–0,4 мм у діаметрі 6. *S. viscosa*.

– Чашолистки (2,8) 3–4 мм завдовжки; пелюстки не більше як на 1/4 коротші від чашечки. Насінини 0,4–0,6 мм у діаметрі 5. *S. hypanica*.

5(1). Пелюстки вдвічі довші від чашечки; чашолистки 4,5–5,0 мм завдовжки, без перетинчастих країв. Коробочка трохи коротша від чашечки 1. *S. taurica*.

– Пелюстки майже дорівнюють чашечці; чашолистки 3–4 (5) мм завдовжки, з широко-перетинчастими краями. Коробочка дорівнює або трохи довші від чашечки 6.

6. Листки голі. Пелюстки тупі, трохи довші від чашечки. Насінини по периферії вкриті тупуватими горбочками 2. *S. verna*.

– Листки по краях залозистоопушені. Пелюстки гострі, трохи коротші від чашечки. Насінини по периферії вкриті гоструватими горбочками 3. *S. oxypetala*.

1. *S. taurica* (Steven) Dillenb. & Kadereit, 2014, Taxon, **63**, 1: 88. – **С. таврійська (с. кримська)**.

Описано з Криму (за протологом: «In summo vertice montium Tauriae meridionalis supra Karadagh»). Тип невідомий.

– *Minuartia taurica* (Steven) Graebn. 1918, in Asch. u. Graebn., Syn. Mitteleurop. Fl. **5**, 1: 758; Шишк. 1936, Фл. СССР, **6**: 503, cum auct. comb. Asch. &

Graebn.; він же, 1947, в Е.В. Вульф, Флора Крима, **2**, 1: 136; Halliday, 1993, Fl. Europ., ed. 2, **1**: 158; Федорончук, 2002, у Федорончук, Дідух. Екофл. Укр., **3**: 24, 152; Цвелев, 2002, Ботан. журн., **87**, 3: 124; він же, 2004, Фл. Вост. Європы, **11**: 196; він же, 2012, Консп. фл. Вост. Європы, **1**: 223. – *Alsine taurica* Steven, 1856, Bull. Soc. Nat. Mosc. **29**, 1: 319.

На скелях і кам'янистих схилах у високогір'ї. – Поширення в Україні: Гірський Крим (яйла). – Загальне поширення: кримський ендемік.

Примітка. Вид занесений до Червоного списку МСОП (за назвою *Minuartia taurica* (Steven) Graebn.).

2. *S. verna* (L.) Rchb. 1832, Fl. Germ. Excurs. **2**: 788; Dillenb., Kadereit, 2014, Taxon, **63**, 1: 88. – **С. весняна**.

Описано з Європи (за протологом: «Habitat in alpibus Europae australioris»). – Лектотип: «Schmidel s.n., Herb. Linn. no. 585.30 (LINN)» [Halliday, 1964, Feddes Repert. **69**: 12].

– *Minuartia verna* (L.) Hiern., 1899, Journ. Bot. (London), **37**: 320; Шишк. 1936, Фл. СССР, **6**: 505, р. max. p.; Holliday, 1993, Fl. Europ. ed. 2, **1**: 158; Цвелев, 2002, Ботан. журн., **87**, 3: 124; він же, 2004, Фл. Вост. Європы, **11**: 197; він же, 2012, Консп. фл. Вост. Європы, **1**: 223. – *Arenaria verna* L. 1767, Mant. Pl. **1**: 72. – *Alsine verna* (L.) Wahlenb. 1812, Fl. Lapp.: 129. – *Minuartia gerardii* (Willd.) Hayek, 1908, Fl. Steierm. **1**: 272. – *Arenaria gerardii* Willd., 1799, Sp. Pl. **2**: 729. – *Minuartia verna* subsp. *gerardii* (Willd.) Graebn. in Asch. et Graebn., 1918, Syn. Mitteleur. Fl. **5** (1): 747. – *M. zarecznyi* (Zapał.) Klokov, 1950, Визн. росл. УРСР: 632; Клоков, 1952, Фл. УРСР, **4**: 480; Федорончук, 2002, у Федорончук, Дідух. Екофл. Укр., **3**: 24, 156; Цвелев, 2002, Ботан. журн., **87**, 3: 125; він же, 2004, Фл. Вост. Європы, **11**: 197; він же, 2012, Консп. фл. Вост. Європы, **1**: 224. – *Alsine zarecznyi* Zapał. 1910, Bull. Inst. Acad. Sci. Cracovie, Cl. Sci. Math., Ser. B, Sci. Nat.: 168; id. 1911, Consp. Fl. Galic. Crit. **3**: 25. – *Minuartia pauciflora* (Kit. ex Kanitz) Dvořáková, 2003, Preslia, Praha, **75**: 350. – *Arenaria pauciflora* Kit. ex Kanitz, 1863, Linnaea, **32**: 510.

На вапнякових скелях. – Поширення в Україні: Карпати. – Загальне поширення: Татри та Східні Карпати (ендемік).

Примітка. Вид занесений до «Червоної книги України» (2009) (за назвою *Minuartia pauciflora* (Kit. ex Kanitz) Dvořáková).

3. *S. oxypetala* (Woł.) Mosyakin & Fedoronchuk, 2015, Phytotaxa, **231**(1): 96.

Описано зі Східних Карпат: Чивчинських гір (за протологом: «In fissuris rupium calcareum ad pedem montis Czuczyn, 1580 m s. m.»). Автентичні зразки у KRAM, лектотип поки що не обраний. — **С. гостропелюсткава.**

— *Minuartia oxypetala* (Woł.) Kulcz. 1921, Fl. Polska, 2: 231; Клоков, 1952, Фл. УРСР, **4**: 482; Федорончук, 2002, у Федорончук, Дідух. Екофл. Укр., **3**: 24, 154; Цвелев, 2002, Ботан. журн., **87**, 3: 125; він же, 2004, Фл. Вост. Європы, **11**: 198; він же, 2012, Консп. фл. Вост. Європы, **1**: 224. — *Alsine oxypetala* Woł. 1888, Spraw. Kom. Fiz. Akad. Umiej. **22**, 2: 214. — *Minuartia verna* (L.) Hiern. subsp. *oxypetala* (Woł.) Halliday, 1964, Feddes Repert. **69**: 13; id. 1993, Fl. Europ., ed. 2, 1: 158. — *M. zarezchnyi* auct. non (Zapał.) Klokov: Чопик, 1976, Високогірна фл. Укр. Карп.: 39, р. р. — *Sabulina verna* subsp. *oxypetala* (Woł.) Dillenb. & Kadereit, 2014, Taxon, **63**, 1: 88.

На вапнякових скелях у високогір'ї. — Поширення в Україні: Карпати (Чивчинські та Гринявські гори: Фатуга Банулуї, Гнетеса; дуже рідко). — Загальне поширення: ендемік Східних Карпат.

Примітка. Вид занесений до «Червоної книги України» (2009).

4. *S. bilykiana* (Klokov) Dillenb. & Kadereit, 2014, Taxon, **63**, 1: 85. — **С. Білика.**

Описано з півдня України (Одеська обл.) [за протологом: «RSS Укр., ditio Izmailiensis, distr. Novo-Ivanovsk., prope pag. Ojzechovka, 22.VI.1941. Legit G. Bilyk»]. — Голотип: «Схил з мергелистим ґрунтом, с. Пандакля, або Фундуклі Ново-Іванівського р-ну Ізмаїльської обл. 22.VI.1941. Г. Білик» (KW).

— *Minuartia bilykiana* Klokov, 1952, Фл. УРСР, **4**: 654, 470, рис. 83; Halliday, 1993, Fl. Europ., ed. 2, **1**: 154; Федорончук, 2002, у Федорончук, Дідух. Екофл. Укр., **3**: 23, 130; Цвелев, 2002, Ботан. журн., **87**, **3**: 126; він же, 2004, Фл. Вост. Європы, **11**: 199; він же, 2012, Консп. фл. Вост. Європы, **1**: 225. — *M. hybrida* auct. non (Vill.) Schischk. 1936, Фл. СССР, **6**: 488.

На степових схилах з мергелястим ґрунтом. — Поширення в Україні: південна частина Правобережного Лісостепу, рідко. — Загальне поширення: ендемік Причорномор'я.

Примітка. У протолозі в цитуванні типу написано: «с. Ореховка» (як новіша назва села Пантакля).

Вид близький до болгарського *Sabulina velenovskyi* (Rohlena) Dillenb. & Kadereit (= *Minuartia velenovskyi* (Rohlena) Hayek), але відрізняється морфометричними параметрами квітки, плода та насінини, а також екологією рослин. Вид занесений до списку МСОП та Європейського Червоного списку (за назвою *Minuartia bilykiana* Klokov).

5. *S. hypanica* (Klokov) Mosyakin & Fedoronchuk, 2015, Phytotaxa, **231**(1): 96. — **С. бузька.**

Описано з півдня України (околиці м. Одеси). — Голотип: «In lapidosis prope Odessam. Majo, leg. Lang et Szovitz (Herb. ruth. Cent. 1, N 14)» (LE; ізотип — KW).

— *Minuartia hypanica* Klokov, 1947, Ботан. журн. АН УРСР, **4**, 1–2: 66; Клоков, 1952, Фл. УРСР, **4**: 470, рис. 84; Федорончук, 2002, у Федорончук, Дідух. Екофл. Укр., **3**: 23, 134; Цвелев, 2002, Ботан. журн., **87**, 3: 126; він же, 2004, Фл. Вост. Європы, **11**: 199; він же, 2012, Консп. фл. Вост. Європы, **1**: 225. — *M. hybrida* auct. non (Vill.) Schischk. 1936, Фл. СССР, **6**: 488; Halliday, 1993, Fl. Europ., ed. 2, **1**: 154, р. р. — ? *M. birjuczensis* Klokov, 1947, Ботан. журн. АН УРСР, **4**, 1–2: 67; Клоков, 1952, Фл. УРСР, **4**: 473; Цвелев, 2002, Ботан. журн., **87**, 3: 126; він же, 2004, Фл. Вост. Європы, **11**: 200.

На вапнякових і лесових схилах. — Поширення в Україні: південь степової зони та в Криму. — Загальне поширення: причорноморсько-кримський ендемік.

Примітка. Від близького західноєвропейського *S. tenuifolia* (L.) Rchb. (= *Minuartia tenuifolia* (L.) Hiern.; = *M. hybrida* (Vill.) Schischk.) різняться дещо дрібнішими квітками та коротшими від чашечки коробочками.

Синонімом *S. hypanica* є, імовірно, *S. birjuczensis* (Klokov) Mosyakin & Fedoronchuk, 2015, Phytotaxa, **231**(1): 95 (= *Minuartia birjuczensis* Klokov, 1947, Ботан. журн. АН УРСР, **4**, 1–2: 67; Клоков, 1952, Фл. УРСР, **4**: 473; Цвелев, 2002, Ботан. журн., **87**, 3: 126; він же, 2004, Фл. Вост. Європы, **11**: 200). Описаний з півострова Бірючий в Азовському морі (за протологом: «RSS Укр., insula maeotica Birjuczij, V.1936. Leg. T. Cziza»), гербарні матеріали якого, зокрема й типові, в колекціях *SIU*, *KW* і *LE* відсутні (імовірно, втрачені). За першоописом рослини *S. birjuczensis* різняться від таких *S. hypanica* лише звивисто-зігнутими стеблами та малопомітними горбочками на поверхні насінини, тоді як у *S. hypanica* горбочки гоструваті (остання ознака добре проявляється лише у стиглих насінин).

6. *S. viscosa* (Schreb.) Rchb. 1832, Fl. Germ. Excurs.: 786. — **С. клейка.**

Описано з Німеччини (Саксонія, околиці Лейпцига) [за протологом: «in colle ad templum S. Theclae, primo vere»]. Тип невідомий.

— *Minuartia viscosa* (Schreb.) Schinz & Thell. 1907, Bull. Herb. Boiss. ser. 2, 7: 404; Шишк. 1936, Фл. СССР, 6: 487; Клоков, 1952, Фл. УРСР, 4: 473; Halliday, 1993, Fl. Europ., ed. 2, 1: 154, p. r.; Федорончук, 2002, у Федорончук, Дідух. Екофл. Укр., 3: 24, 136; Цвелев, 2002, Ботан. журн., 87, 3: 126; він же, 2004, Фл. Вост. Європы, 11: 200; він же, 2012, Консп. фл. Вост. Європы, 1: 226. — *Alsine viscosa* Schreb. 1771, Spicil. Fl. Lips.: 30. — *Minuartia piskunovii* Клоков, 1952, Фл. УРСР, 4: 655, 474, рис. 85.

На піщаних берегах річок і схилах борових терас. — Поширення в Україні: в басейнах Дніпра та Сіверського Дінця, а також у Криму (Тарханкут, околиці Бахчисарая, Феодосія), зрідка. — Загальне поширення: Середня Європа.

Примітка. Синонімом *S. viscosa* є *Minuartia piskunovii* Клоков, що описана з Лівобережного Лісостепу [лектотип: «Харьковская обл., Купянский р-н, окр. ст. Заосколье, сухие пески (дюны), 1.VI.1915. Собр. М. Клоков» (KW)], рослини якої, за автором виду, різняться від попереднього виду більш розлогим суцвіттям, коротшими від міжвузлів нижніми стебловими листками та слабпомітними на поверхні насінини тупими горбочками. Перегляд гербарного матеріалу, у т. ч. типових зразків, показав, що всі ці ознаки не є діагностичними, оскільки нерідко в рослин із західноєвропейських популяцій, зокрема з Моравії та Західних Родоп (Болгарія), є розлоге суцвіття, стебло розгалужується майже від основи, а поверхня насінин покрита слабпомітними горбочками. *Sabulina viscosa* з усіх інших видів спорідненості західноєвропейського виду *S. tenuifolia* (L.) Rchb. (= *Minuartia hybrida* (Vill.) Schischk.) є більш північним (західноєвропейсько-понтичним) вікаріантом цього комплексу видів.

7. *S. pseudohybrida* (Klokov) Mosyakin & Fedoronchuk, 2015, Phytotaxa, 231(1): 96.— С. несправжньогоїбридна.

Описано з Криму (за протологом: «Крым, Южный берег, западная часть, возле г. Фороса, на каменистых склонах, 24.IV.1963, М. Клоков»). — Голотип та ізотип: «Tauria meridionale occidentalis, prore opp. Foros. In decliviis lapidosis 24.IV.1963. Leg. М. Клоков» (KW).

— *Minuartia pseudohybrida* Клоков, 1974, Новости сист. высш. и низш. раст. 1974: 40; Федорончук, 2002, у Федорончук, Дідух. Екофл. Укр., 3: 23, 132; Цвелев, 2002, Ботан. журн., 87, 3: 126; він же, 2004, Фл. Вост. Європы, 11: 200; він же, 2012, Консп. фл. Вост. Європы, 1: 226.

На кам'янистих схилах. — Поширення в Україні: Південний берег Криму (ПБК, від Фороса до

Ялти). — Загальне поширення: Балкани (півд.), Туреччина, Крим.

Примітка. Від близького західноєвропейського *Sabulina tenuifolia* (L.) Rchb. (= *Minuartia tenuifolia* (L.) Hiern.; = *M. hybrida* (Vill.) Schischk.) різниться відсутністю на стеблі та листках рослин залозистого опушення, вужчими чашолистками, коротшими пелюстками (майже вдвічі коротшими від чашечки), пурпуровими пиляками, нерідко коротшою від чашечки коробочкою та дрібнішими насінинами. Вид дуже близький до попереднього *S. viscosa*.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Bartolucci F., Conti F., Iamónico D., Del Guacchio E. A new combination in *Mcneillia* (Caryophyllaceae) for the Italian flora, *Phytotaxa*, 2014, 170(2): 139–140. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.170.2.8>
- Bittrich V. *Caryophyllaceae*. In: *The families and genera of vascular plants*. Eds Kubitzki K., Rohrer J., Bittrich V., Berlin: Springer, 1993, vol. 2, pp. 206–236.
- Dillenberger M.S., Kadereit J.W. Maximum polyphyly: Multiple origins and delimitation with plesiomorphic characters require a new circumscription of *Minuartia* (Caryophyllaceae), *Taxon*, 2014, 63(1): 64–88.
- Fedoronchuk M.M. *Ukr. Bot. J.*, 2015, 72(6): 542–554 [Федорончук М.М. Система родини *Caryophyllaceae* флори України. 1. Підродини: *Polycarpoideae*, *Paronychioideae*, *Alsinoideae* // *Укр. ботан. журн.* — 2015. — 72(5). — С. 542–554].
- Iamónico D. *Arenaria tenuifolia* versus *Arenaria hybrida* (Caryophyllaceae): nomenclatural study and taxonomic implications, *Phytotaxa*, 2014, 173(3): 235–240. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.173.3.6>
- Mattfeld J. Geographisch-genetische Untersuchungen über die Gattung *Minuartia* (L.) Hiern., *Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih.*, 1922, 15: 1–228.
- McNeill J. Taxonomic studies in the *Alsinoideae*: I. Generic and infra-generic groups, *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh*, 1962, 24(2): 79–155.
- McNeill J. The delimitation of *Arenaria* (Caryophyllaceae) and related genera in North America, with 11 new combinations in *Minuartia*, *Rhodora*, 1980, 82 (831): 495–502.
- McNeill J., Bassett I.J. Pollen morphology and the infrageneric classification of *Minuartia* (Caryophyllaceae), *Canad. J. Bot.*, 1974, 52(6): 1225–1231.
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*, Kiev, 1999, xxiii + 345 pp. <http://dx.doi.org/10.13140/2.1.2985.0409>
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. New combinations for East European species of *Sabulina* (Caryophyllaceae), *Phytotaxa*, 2015, 231(1): 95–98. [doi.org/10.11646/phytotaxa.231.1.10](http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.231.1.10)
- Nepokroeff M., Wagner W.L., Weller S.G., Soltis P.S., Zimmer E.A., Sakai A.K., Soltis D.E. Diversification in the endemic Hawaiian subfam. *Alsinoideae*

(*Caryophyllaceae*): evidence from nrDNA ITS, ETS sequences and morphology, *Botany*, 2001, Abstracts, 2001a: 129–130.

Nepokroeff M., Wagner W.L., Zimmer E.A., Weller S.G., Sakai A.K., Rabeler R.K. Origin of the subfam. *Alsinoideae* and preliminary relationships in *Caryophyllaceae* inferred from matK and trnL C-F sequence data, *Botany*, 2001, Abstracts, 2001b: 130.

Rabeler R.K., Wagner W.L. *Eremogone* (*Caryophyllaceae*): new combinations for Old World species, *PhytoKeys*, 2015, **50**: 35–42. doi:10.3897/phytokeys.50.4736

Tsvelev (Tzvelev) N.N. *Bot. J.*, 2002, **87**(3): 120–130. [Щвелев Н.Н. О некоторых родах семейства *Caryophyllaceae* в Восточной Европе // *Ботан. журн.* — 2002. — **87**(3). — С. 120–130].

Tsvelev (Tzvelev) N.N. *Minuartia* L. — In: *Flora Vostochnoi Evropy (Flora Europae Orientalis)*, Moscow; St. Petersburg: Oficina Editoria KMK, 2004, vol. 11, pp. 191–203. [Щвелев Н.Н. Род Минуарция — *Minuartia* L. // *Флора Восточной Европы*. — М.; СПб: Тов-во научн. изданий КМК. — Т. 11. — С. 191–203].

Рекомендує до друку
Д.В. Дубина

Надійшла 17.09.2015 р.

Федорончук М.М., Мосякін С.Л. Рід *Minuartia* s. l. (*Caryophyllaceae*) у флорі Східної Європи: огляд номенклатурних змін у світлі нових молекулярно-філогенетичних даних. — *Укр. ботан. журн.* — 2016. — **73**(2): 134–143.

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

Подано огляд недавніх номенклатурних змін у роді *Minuartia* L. s. l. (*Caryophyllaceae*) флори Східної Європи у зв'язку з новими молекулярно-філогенетичними даними. Наведено ключі для визначення родів і видів флори Східної Європи, виділених з *Minuartia* s. l. (*Cherleria* L., *Minuartia* s. str., *Pseudocherleria* Dillenb. & Kadereit, *Sabulina* Rchb.), та їх загальна характеристика. Для видів, поширених на території України, вказуються також детальніша синоніміка, номенклатурний тип, місцезростання та за необхідності — номенклатурно-таксономічні примітки.

Ключові слова: флора, Східна Європа, Україна, номенклатурні зміни, *Caryophyllaceae*, *Cherleria*, *Minuartia*, *Pseudocherleria*, *Sabulina*.

Федорончук Н.М., Мосякін С.Л. Род *Minuartia* s. l. (*Caryophyllaceae*) во флоре Восточной Европы: обзор номенклатурных изменений в свете новых молекулярно-филогенетических данных. — *Укр. ботан. журн.* — 2016. — **73**(2): 134–143

Інститут ботаники имени Н.Г. Холодного НАН
Украины
ул. Терещенковская, 2, г. Киев, 01004, Украина

Приведен обзор новых номенклатурных изменений в роде *Minuartia* L. s. l. (*Caryophyllaceae*) флоры Восточной Европы в связи с новыми молекулярно-филогенетическими данными. Приведены ключи для определения родов и видов флоры Восточной Европы, выделенных из *Minuartia* s. l. (*Cherleria* L., *Minuartia* s. str., *Pseudocherleria* Dillenb. & Kadereit, *Sabulina* Rchb.), и их общая характеристика. Для видов, произрастающих на территории Украины, указаны также более детальная синонимика, номенклатурный тип, место произрастания и при необходимости — номенклатурно-таксономические примечания.

Ключевые слова: флора, Восточная Европа, Украина, номенклатура, *Caryophyllaceae*, *Cherleria*, *Minuartia*, *Pseudocherleria*, *Sabulina*.

Г.Н. ШОЛЬ

Криворізький ботанічний сад НАН України
вул. Маршака, 50, м. Кривий Ріг, 50089, Україна
shol.uf@mail.ru

АНАЛІЗ АБОРИГЕННОЇ ТА АДВЕНТИВНОЇ ФРАКЦІЙ УРБАНОФЛОРИ КРИВОГО РОГУ

Shol G.N. **The analysis of the native and alien fractions of the Kryvyi Rih urban flora.** Ukr. Bot. J., 2016, 73(2): 144–152.
Kryvyi Rih Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine
50, Marshak Str., Kryvyi Rih, 50089, Ukraine

Abstract. Results of the research of two fractions of the Kryvyi Rih urban flora, native and alien, are given. The data of structural and comparative analyses demonstrate that determining for urban flora formation is the native fraction maintaining original and zoning characteristics. Under influence of the alien fraction, representatives of synanthropic flora take leading positions on the family level in taxonomic spectrum, namely those of *Brassicaceae* and *Chenopodiaceae* families. At the same time, there is a decline of the role of typical for regional flora families – *Caryophyllaceae*, *Lamiaceae*, and *Scrophulariaceae* s. l. In addition, the alien fraction introduces to the city flora the instability element caused by a large number of therophytes. Besides, under its influence the tendencies of mesophytization and unification of the urban flora are revealed.

Key words: urban flora, Kryvyi Rih, native fraction, alien fraction, structural and comparative analyses

Вступ

Активне вивчення флори міст в Україні розпочалося у 1980-х рр. (Burda, Gumech, 1988; Burda, 1991). Початок детального дослідження урбанofлори Кривого Рогу також припадає на цей період, проте більше уваги приділялося флористичному складу останців природної рослинності в заповідних урочищах, виявленню нових оселищ рідкісних і зникаючих видів рослин, дослідженню їхніх еколого-біологічних особливостей і популяційної структури, а також добору асортименту видів рослин для рекультивативної порушених гірничодобувними підприємствами земель (Kucherevskiy, 1986, 1992, 1994; Kucherevskiy et al., 1989, etc.).

Всебічне дослідження флори міста, зокрема адвентивного елемента, почалося від 1998 р., коли було завершено перший етап інвентаризації урбанofлори та зібрано оригінальний гербарний матеріал. Результатом цих напрацювань став уперше складений нами анований список урбанofлори Кривого Рогу (Kucherevskiy, Shol, 2003). У подальшому він був уточнений і суттєво доповнений (Kucherevskiy, Shol, 2009), а також розпочато вивчення окремих фракцій флори міста (Shol, 2004, 2007, 2012, 2014).

Слід підкреслити, що Кривий Ріг належить до найбільших індустріальних міст України. За флористичним районуванням (Zaverukha, 1985) він розташований на межі двох флористичних областей: Європейської та Паннонсько-Причорноморсько-Прикаспійської. За геоботанічним райо-

нуванням (Необотаничне районування..., 1977) північна та середня частини Кривого Рогу належать до різнотравно-типчакково-ковилової підзони степової зони, а південна — до типчакково-ковилової підзони. Територіально місто розташоване в південно-західній частині Дніпропетровської області.

Кривий Ріг відрізняється від більшості міст України специфікою забудови: він простягається смугою уздовж покладів залізної руди з півночі на південь більш як на 120 км і водночас вузький у широтному напрямку — до 20 км, має поліцентричну структуру. Площа міста становить 430 км², з яких лише 19 % займає житлова забудова. Населення (станом на січень 2015 р.), за даними Криворізької міської ради, — 650,5 тис. осіб (у 1996 р. — понад 780, у 2001 р. — 712,5 тис. осіб), частка міського населення сягає 99,5 %, сільського — всього 0,5 %.

Головною містотвірною галуззю є чорна металургія: в Криворізькому басейні сконцентровано вісім із одинадцяти підприємств-гігантів України з видобутку та переробки залізорудної сировини. Вони разом з іншими супутніми та допоміжними великими й малими підприємствами, із гірничими земельними відводами, з промисловими пустощами тощо охоплюють близько 330 км² (Dovid kompleksnoi otsinky..., 2000). Така надзвичайно висока концентрація виробництва на доволі обмеженій території та велика чисельність населення зумовлюють значний антропогенний тиск на довкілля, а отже, і на рослинний покрив. Унаслідок цього на порушених землях відбувається не лише трансформація місцевої флори, а й формування відмінної від природної неофлори (Burda, 1991;

Glukhov et al., 2008). І хоча урбанофлора є одним із типів антропогенно трансформованих флор, вона, в свою чергу, також має комплексний характер. Тому залежно від ступеня антропогенно зумовлених змін екосистем на території міста виділено такі типи трансформованих флор: 1) флори напівприродних екосистем (відповідають збідненим флорам слабопорушених напівприродних екоотопів; такі рослини беруть участь у формуванні семи екоценофітонів); 2) флори агроекосистем (відповідають флорам, які сформувалися на антропогенно змінених природних ландшафтах — агроландшафтах, де переважають землі сільсько- та лісогосподарського користування зі вкрапленнями сільських поселень тощо, тут виділено два екоценофітони — агрокультурний і лісокультурний); 3) флори техногенних екосистем (формується на техногенно порушених землях (техногенний екоценофітон), не мають чіткої екологічної приуроченості, але за характером їхнього господарського освоєння, ґрунтовірними породами тощо об'єднані у певні екофітони) (Kucherevskiy, Shol, 2009). Унаслідок специфіки забудови міста всі його елементи тісно переплетені між собою та поєднані густою мережею шляхів сполучення.

Загальновідомо, що до складу спонтанної флори будь-якого регіону, зокрема урбанофлори, завжди входять аборигенні й адвентивні (іншорайонні, чужинні) за походженням елементи, від співвідношення яких залежить ступінь її самобутності. Аналіз структури цих елементів уможливує з'ясування як сучасного стану урбанофлори загалом, так і тенденцій її подальшого розвитку. Метою роботи було вивчення ролі аборигенної й адвентивної фракцій у формуванні урбанофлори Кривого Рогу. Це дасть змогу прогнозувати зміни її складу та структури, появу та поведінку нових адвентивних та роль аборигенних видів, зокрема рідкісних і зникаючих, у відновленні природної рослинності на порушених землях.

Об'єкти та методика дослідження

Обстеження флори міста проводили з використанням загальноприйнятих флористичних методів досліджень — детально-маршрутних і напівстаціонарних. Враховано території всіх населених пунктів, які підпорядковані Криворізькій міській раді, і всі типи екоотопів: від слабопорушених залишків степових ділянок (напівприродні екоотопи) до цілковито трансформованих антропогенних екоотопів, у яких змінені, а часом і знищені не лише біотич-

ні, а й абіотичні та біокосні компоненти (Burda, Ihnatiuk, 2011).

До урбанофлори Кривого Рогу входять усі види рослин, які спонтанно оселилися в адміністративних межах міста та його зеленій зоні (Burda, 1991). До останньої відносять й території дачних ділянок, що, внаслідок поліцентричної структури Кривого Рогу, тісно переплетені з іншими містотвірними елементами. В цьому випадку різні види рослин беруть участь у формуванні селітебно-сеgetально-го екофітону (разом із присадибними ділянками сільського типу) (Kucherevskiy, Shol, 2009).

Під адвентивними ми розуміємо види, що проникли за межі свого первинного ареалу або природним шляхом, або випадково занесені людиною чи транспортом, або ті, що з'явилися у результаті інтродукції (Richardson et al., 2000). Іншорайонні види, які культивуються в місті, але не збільшують своєї чисельності без допомоги людини й не виходять за межі територій вирощування (культивована фракція, культивний елемент), до переліку не зараховували.

Список складено за номенклатурним зведенням С.Л. Мосякіна та М.М. Федорончука (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999) на підставі власних гербарних зборів (1994–2014), гербарію Криворізького ботанічного саду НАН України (*KRW*) і літературних джерел. Тлумачення обсягів родин наведено за системою А.Л. Тахтаджяна (Takhtadzian, 1987). Ми, як і інші автори (Mosyakin, 2013), вважаємо за доцільне розглядати родини *Scrophulariaceae* Juss. (одна з провідних в урбанофлорі міста) і *Plantaginaceae* Juss. у традиційному обсязі. Це саме стосується й родин *Amaranthaceae* Juss., *Chenopodiaceae* Vent. і деяких інших. Таке розуміння обсягів родин і родів необхідне для порівняння наших результатів з даними вивчення інших урбанофлор.

У дослідженні флори міста загалом і її фракцій використано систематичний підхід і методи структурно-порівняльного аналізу (Tolmachev, 1974; Sheliag-Sosonko, Didukh, 1987).

Результати досліджень та їх обговорення

Спонтанна флора Кривого Рогу загалом налічує 1072 види, з них 324, які належать до 218 родів і 69 родин, є адвентивними, а 748, що представляють 329 родів і 89 родин, — аборигенними. Отже, аборигенна фракція за кількістю видів перевищує адвентивну в 2,3 рази. Проте за чисельністю особин у популяціях, за займаною площею в деяких екоотопах вона поступається останній. За приклад

Таблиця 1. Спектр провідних родин урбанofлори Кривого Рогу
Table 1. Spectrum of leading families of the urban flora of Kryvyi Rih

Родини	Урбанofлора загалом			Аборигенна фракція			Адвентивна фракція		
	ранг	абс.	%	ранг	абс.	%	ранг	абс.	%
<i>Asteraceae</i>	1	153	14,3	1	102	13,6	1	51	15,7
<i>Poaceae</i>	2	95	8,7	2	64	8,6	3	31	9,6
<i>Fabaceae</i>	3	66	6,2	3	49	6,6	4	17	5,2
<i>Brassicaceae</i>	4	64	6,0	8	25	3,3	2	39	12,0
<i>Rosaceae</i>	5	57	5,3	5	45	6,0	5–6	12	3,7
<i>Lamiaceae</i>	6–7	52	4,9	6	44	5,9	9–10	8	2,5
<i>Caryophyllaceae</i>	6–7	52	4,9	4	47	6,3	14–17	5	1,5
<i>Scrophulariaceae</i>	8	37	3,5	7	34	4,5	–	3	0,9
<i>Apiaceae</i>	9	33	3,1	9	24	3,2	8	9	2,8
<i>Chenopodiaceae</i>	10	25	2,3	15	13	1,7	5–6	9	3,7
<i>Boraginaceae</i>	11–12	24	2,2	13	16	2,1	9–10	8	2,5
<i>Ranunculaceae</i>	11–12	24	2,2	10–11	19	2,5	14–17	5	1,5
<i>Polygonaceae</i>	13	23	2,1	12	18	2,4	14–17	5	1,5
<i>Cyperaceae</i>	14	19	1,8	10–11	19	2,5	–	–	–
<i>Rubiaceae</i>	15	15	1,4	14	14	1,9	–	1	0,3
<i>Salicaceae</i>	16	13	1,2	17–18	9	1,2	18–20	4	1,2
<i>Euphorbiaceae</i>	17–18	12	1,1	–	7	0,9	14–17	5	1,5
<i>Liliaceae</i>	17–18	12	1,1	16	11	1,5	–	1	0,3
<i>Solanaceae</i>	19–20	11	1,0	–	1	0,1	7	10	3,1
<i>Malvaceae</i>	21	9	0,8	–	3	0,4	12–13	6	1,9
<i>Amaranthaceae</i>	–	7	0,7	–	–	–	11	7	2,2
<i>Cucurbitaceae</i>	–	6	0,6	–	–	–	12–13	6	1,9
Разом у 3-х перших родин	–	314	29,3	–	215	28,7	–	121	37,3
Разом у 10-ти перших родин	–	634	59,1	–	447	59,8	–	197	60,8
Разом у всіх родин	–	1072	100,0	–	748	100,0	–	324	100,0

П р и м і т к а: абс. — тут і надалі абсолютна чисельність видів; % — відносна чисельність.

може слугувати масове поширення на оброблюваних полях, уздовж доріг, на промислових майданчиках і пустищах, на рудеральних місцях *Ambrosia artemisiifolia* L., *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal (особливо за останні роки), *Centaurea diffusa* Lam., *Phalacrolooma annuum* (L.) Dumort., *Ph. septentrionale* (Fernald & Wiegand) Tzvelev, *Atriplex tataria* L., у санітарно-захисних і паркових насадженнях — *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch. та низки інших видів, які домінують у рослинному покриві.

Аналіз і порівняння таксономічної структури обох фракцій урбанofлори виявили істотну різницю між ними. Так, якщо в аборигенній складовій найбільшими родинами є *Asteraceae* Bercht. & J. Presl., *Poaceae* Barnhart і *Fabaceae* Lindl., то в адвентивній на друге місце (з 8-го — в аборигенній) піднімається *Brassicaceae* Burnett., витісняючи нижче *Poaceae*. Таке положення перших трьох провідних родин характерне й для адвентивної фракції урбанofлори України (Проторова, 1991). Також в адвентивній фракції до десятки провідних входять *Chenopodiaceae* (5–6-е місце) і *Solanaceae* Juss. (7-е),

до п'ятнадцятки — *Amaranthaceae*, *Malvaceae* Juss., *Cucurbitaceae* Juss. тощо. Навпаки, родини, що домінують в аборигенній флорі (*Caryophyllaceae* Juss., *Lamiaceae* Lindl., *Scrophulariaceae* s. l.), переміщуються вниз по спектру, навіть за межі п'ятнадцятки. Це позначається і на розташуванні провідних родин урбанofлори Кривого Рогу загалом (табл. 1), яке відрізняється від спектра регіональної флори (Kucherevskiy, 2004).

У родовому спектрі також спостерігаються суттєві відмінності. Зокрема, в аборигенній фракції найбагатшими на види є типові середземноморські роди: *Veronica* L. — 16 видів, *Astragalus* L. — 12, *Trifolium* L. — 11, *Allium* L. — 10, *Centaurea* L. — 8, а також злаки — *Poa* L. — 8 видів і *Stipa* L. — 7. Із типових бореальних родів слід назвати *Carex* L. (12), *Potentilla* L. (13), *Rumex* L. (7 видів). В адвентивній фракції до провідних належать: *Amaranthus* L. — 7 видів, *Atriplex* L., *Sisymbrium* L., *Euphorbia* L. — по 5, *Lepidium* L., *Xanthium* L. — по 4, зі злаків — *Bromus* L. — 4, *Setaria* P. Beauv. — 3 види та ін., більшість родів представлені одним видом.

Отже, у формуванні урбанofлори Кривого Рогу важливу роль відіграють як південний давньосередземноморський, так і північний бореальний центри, що відповідає географічному положенню досліджуваної флори. Під впливом адвентивної фракції спостерігаємо зміщення таксономічного спектра та появу серед провідних нових, не властивих аборигенній фракції, родин і родів, які містять лише іншорайонні види.

Про вплив адвентивної складової на розвиток урбанofлори загалом свідчать і зміни в біоморфічному спектрі (табл. 2). Так, у спектрі основних біоморф і тривалості життєвого циклу в аборигенній фракції частка деревних рослин становить 8,2 %, а в адвентивній — 17,6 %. Це наслідок широкого використання іншорайонних деревних видів рослин на присадибних, дачних ділянках і в зелених насадженнях, які за відсутності належного догляду поширюються за межі їхнього культивування. Проте найсуттєвіші відмінності спостерігаються у співвідношенні трав'яних полікарпиків і монокарпиків. Зокрема, якщо в аборигенному елементі урбанofлори перші переважають (понад 62 %), то в адвентивній складовій, навпаки, їх лише близько 21 %. Натомість тут 60,5 % монокарпиків, у тому числі понад 50 % однорічників, що вносить елемент нестабільності у формування флори міста загалом і зближує її із синантропними флорами (Protoporova, 1991; Glukhov et al., 2008).

За характером вегетації панівною в обох фракціях урбанofлори є група літньозелених видів рослин, що зумовлено бореальними рисами клімату. Проте в аборигенній фракції цей показник трохи більше 55 %, а в адвентивній — понад 75 %; натомість для першої фракції характерна більша кількість літньо-зимовозелених видів (34,5 %) проти 12,3 % — у другій. В адвентивній фракції у відсотковому відношенні більше ефемерів (понад 10 %).

За типом наземних пагонів з-поміж аборигенних видів домінують безрозеткові та напіврозеткові (відповідно 49,3 і 43,6 %). Серед іншорайонних видів кількість безрозеткових рослин збільшується до 64,5 % за рахунок зменшення як напіврозеткових, так і розеткових видів; останніх заледве 0,9 %.

За типом кореневої системи в обох фракціях переважають стрижнекореневі види, другою є група мичкокореневих видів. Але якщо в аборигенному елементі їхня кількість відповідно 47,7 % і 39,4 %, то в адвентивному — частка перших зростає майже до 69 %, а других — зменшується вдвічі. Таке чіт-

Таблиця 2. Біоморфічний спектр урбанofлори Кривого Рогу
Table 2. Biomorphological spectrum of urban flora of Kryvyi Rih

Життєві форми	Урбанofлора загалом		Аборигенна фракція		Адвентивна фракція	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Основна біоморфа, тривалість життєвого циклу						
Деревні рослини	118	11,01	61	8,16	57	17,59
дерева	55	5,13	17	2,28	38	11,73
кущі	60	5,60	41	5,48	19	5,86
кущики	3	0,28	3	0,40	—	—
Напівдеревні рослини	35	3,27	32	4,28	3	0,93
напівкущі	2	0,19	2	0,27	—	—
напівкущики	33	3,08	30	4,01	3	0,93
Трав'яні полікарпіки	534	49,81	466	62,30	68	20,99
Трав'яні монокарпіки	385	35,91	189	25,26	196	60,49
однорічники	271	25,28	107	14,30	164	50,62
малорічники	114	10,63	82	10,96	32	9,88
Рослини за структурою підземних пагонів						
каудексові	165	15,39	148	19,79	17	5,25
каудексово-кореневищні	14	1,31	12	1,60	2	0,62
каудексово-кореневопаросткові	62	5,78	48	6,42	14	4,32
конодіальні	112	10,45	81	10,83	31	9,57
короткокореневищні	157	14,65	141	18,85	16	4,94
довгокореневищні	131	12,22	113	15,12	18	5,55
цибулинні	30	2,80	28	3,74	2	0,62
бульбоцибулинні	1	0,09	1	0,13	—	—
бульбокореневищні	7	0,65	4	0,53	3	0,92
підземностолонні	11	1,03	9	1,20	2	0,62
без спеціалізованих підземних пагонів	382	35,63	163	21,79	219	67,59

ко виражене переважання стрижнекореневих безрозеткових літньозелених видів і збільшена частка ефемерів, які характерні для адвентивної фракції, позначаються на біоморфічному спектрі урбанofлори загалом і надають їй синантропних рис.

За структурою підземних пагонів (табл. 2) біоморфічний спектр урбанofлори Кривого Рогу загалом також істотно відрізняється від регіональної флори (Kucherevskiy, 2004), де домінують каудексові, коротко- та довгокореневищні види. Так, в урбанofлорі переважають види без спеціалізованих підземних пагонів — 35,6 %, що характерно і для сусідніх урбанofлор степової зони (Moysiienko, 1999; Melnyk, 2001; Arkushyna, Popova, 2010). Група рослин із каудексовими утвореннями посідає друге місце. Подібний розподіл видів властивий синантропним флорам (Protoporova, 1991). Такі зміни відбулися під впливом адвентивної фракції, в якій

види без спеціалізованих підземних утворень становлять дві третини, а частка каудексових зменшується до 10 %, коротко- та довгокореневищних видів — до 5 %. В аборигенній же фракції, як і в регіональній флорі загалом, найбільше каудексових видів, а видів без спеціалізованих утворень — понад 21 %.

Отже, для урбанofлори Кривого Рогу характерне домінування трав'яних полікарпиків, літньо- та літньо-зимовозелених, безрозеткових, стрижне- та мичкокореневищних видів, а також переважання каудексових і кореневищних видів, що підтверджує зональні риси флори міста. Результатом урбанізації й адвентизації флори є значне збільшення частки трав'яних монокарпиків і деревних рослин, видів зі стрижневим типом кореневої системи та без спеціалізованих підземних пагонів.

Суттєві відмінності між фракціями спостерігаємо і в екологічному спектрі. Так, за відношенням до середовища існування 88 % видів аборигенної фракції належать до аерогеотопних, невелику частку становлять аерогідрогеотопні (9,2 %), решта груп представлені мало. В адвентивній фракції

Таблиця 3. Екологічний спектр урбанofлори Кривого Рогу

Table 3. Ecological spectrum of the urban flora of Kryvyi Rih

Екологічна група	Урбанofлора загалом		Аборигенна фракція		Адвентивна фракція	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%
За відношенням до водного режиму						
еуксерофіти	126	11,80	121	16,18	5	1,54
мезоксерофіти	270	25,20	202	27,01	68	20,99
ксеромезофіти	313	29,20	142	18,98	171	52,77
еумезофіти	182	17,10	110	14,71	72	22,22
гігромезофіти	34	3,20	32	4,28	2	0,62
мезогідрофіти	48	4,50	46	6,15	2	0,62
гідрофіти	52	4,90	50	6,68	2	0,62
гідрогідрофіти	26	2,40	26	3,47	—	—
гідрофіти	21	2,00	19	2,54	2	0,62
За кліматоморфою						
фанерофіти	109	10,10	52	6,95	57	17,59
хамефіти	49	4,60	43	5,75	6	1,85
гемікриптофіти	489	45,60	410	54,81	79	24,38
геофіти	100	9,30	84	11,23	16	4,94
гідрофіти	56	5,20	53	7,09	3	0,93
терофіти	269	25,10	106	14,17	163	50,31
За широтою екологічної амплітуди						
стенотопи	203	18,90	164	21,93	39	12,04
гемістенотопи	340	31,70	253	33,82	87	26,85
геміевритопи	333	31,10	206	27,54	127	39,20
евритопи	196	18,30	125	16,71	71	21,91

кількість аерогеотопних сягає 98,5 %, що накладає відбиток і на урбанofлору загалом.

Залежно від потреб рослин у зволоженні види урбанofлори Кривого Рогу поділяються на дев'ять груп (табл. 3), серед яких переважають ксеромезофіти (що не характерно для степової зони з аридними умовами) та мезоксерофіти (відповідно 29,2 і 25,2 %).

Щодо фракційного розподілу, то в аборигенній фракції вологолюбні види становлять 56,8 %, а посухостійкі — 43,2 %. В адвентивній — найбільше видів вологих місцезростань (77,5 %), серед них ксеромезофіти та мезофіти становлять відповідно 52,8 і 22,2 %, що значно вище, ніж в аборигенній фракції та урбанofлорі загалом. Це свідчить на користь твердження, що в містах степової зони спостерігається мезофітизація флори (Melnyk, 2001; Arkushyna, Porova, 2010; Glukhov et al., 2008). Цей процес, імовірно, є наслідком свідомого завезення людиною для культивування видів рослин із гумідних територій і їхнього спонтанного поширення на антропогенно порушених землях і в зелених насадженнях різного типу (Shol, 2014). Зазначимо, що кількість вологолюбних видів збільшується за рахунок саме цих двох названих груп. Інші групи вологолюбних видів (гідрофіти, мезогідрофіти, гідрофіти тощо) в аборигенній фракції представлені 173-ма видами (23,1 %), а в адвентивній — лише 8 (2,5 %). Тобто у флору міста проникають переважно середньовимогливі до умов зволоження види.

За відношенням до кліматичних особливостей регіону у флорі Кривого Рогу домінують гемікриптофіти — 45,6 %, чверть усіх видів становлять терофіти — 25,1 %, більший, порівняно з регіональною флорою (Kucherevskiy, 2004), відсоток фанерофітів (10,2 %). Більша частка терофітів свідчить насамперед про значний антропогенний вплив на досліджувану територію, що екстремально змінює різні параметри середовища, сприяючи синантропізації та адвентизації флори, адже серед іншорайонних видів, які поширюються в місті, відсоток терофітів сягає 50,3 %, тоді як в аборигенній фракції їх лише 14,2 % (табл. 3).

За адаптацією рослин до світлового режиму у флорі Кривого Рогу домінують геліофіти (62,7 %) та велика частка факультативних світлолюбних рослин (31,5 %). Такі показники є відображенням умов місцезростання видів у місті та синантропізації флори (Glukhov et al., 2008), адже більшість

порушених територій — це відкриті простори, де поширюються насамперед світлолюбні види. На користь цього свідчить фракційний аналіз: серед видів адвентивної фракції геліофіти становлять понад 72 %, на противагу аборигенній фракції, де частка світлолюбних рослин менше 58,6 %.

Відображенням підвищених температурних показників у місті, порівняно з навколишніми територіями, і, відповідно, кращих умов для заселення теплолюбних видів є більший відсоток мегатермофітів (49 %) в адвентивній фракції, на противагу аборигенній, де вони становлять 30 %, а домінують мезотермофіти (70 %).

Щодо розподілу видів стосовно родючості ґрунтів, то в обох фракціях, як і в урбанофлорі Кривого Рогу загалом, переважають мезотрофи (близько 55 %). Перерозподіл спостерігаємо між групами оліготрофи—мегатрофи. В аборигенній фракції представників першої групи вдвічі більше, ніж другої (30,2 % проти 14,3 %), а в адвентивній, навпаки (15,7 % проти 28,1 %), тобто зростає кількість видів, що потребують родючих ґрунтів. Це пояснюється широким використанням таких іншорайонних видів у дачних, присадибних господарствах і в озелененні міста. Поряд з цим усе-таки залишається значним відсоток видів, маловимогливих до родючості ґрунтів, які можуть оселятися на бідних техногенних субстратах.

За широтою екологічної амплітуди (табл. 3) в аборигенній фракції найбільше гемістенотопних видів (39,8 %) і висока частка стенотопних (21,9 %), а в адвентивній, навпаки, домінують види з широкою екологічною пластичністю: геміевритопні й евритопні (відповідно 39,2 і 21,9 %). Такі види можуть займати різні екотопи, тому поступово витісняють з рослинного покриву місцеві види, що призводить до стирання самотутніх рис флори Кривого Рогу та її уніфікації.

Отже, аналіз урбанофлори досліджуваного міста підтверджує зміщення її екологічного спектра в бік синантропних флор: зміцнюється роль іншорайонних видів із широкою екологічною амплітудою, світло- і теплолюбних аерогеотопних видів рослин. Спостерігаються тенденції до мезофітизації урбанофлори Кривого Рогу, підвищення ролі терофітів і фанерофітів порівняно зі спектрами регіональної флори. Такі тенденції, з одного боку, є наслідком розширення площ порушених земель у місті, де створюються відповідні умови для заселення ад-

вентивних видів, а з другого — свідомого завезення людиною господарсько цінних видів рослин із гумідних територій для культивування і спонтанного розповсюдження їх на порушених землях.

Оскільки антропогенні й техногенні екотопи в місті займають величезні площі, а природні збереглися лише на незначних ділянках, для відтворення на порушених землях природного рослинного покриву та поліпшення оптимізаційної та компенсаторної функцій флори особливу увагу слід приділяти вивченню і збереженню представників аборигенного елементу урбанофлори, передусім рідкісних і зникаючих видів. У Кривому Розі зареєстровано 135 видів, які ввійшли до охоронного списку Дніпропетровської обл. (Chervona knyha Dnipropetrovskoi..., 2010), що становить 31,3 % від загальної їхньої кількості. Серед них 32 види, занесені до «Червоної книги України» (Chervona knyha Ukrainy..., 2009). Найвразливішими в місті є види з папоротеподібних та однодольних, що підтверджує їхній високий відсоток серед рідкісних і зникаючих рослин. На жаль, у Кривому Розі території природно-заповідного фонду, які мали би забезпечувати надійну охорону таких видів, мізерні за площею і зазнають постійного антропогенного тиску. Крім того, низка видів росте поза мережею природно-заповідних територій (Shol, 2004). Тому потрібно використовувати й інші додаткові методи та засоби збереження рідкісних і зникаючих видів, зокрема культивування їх у ботанічних садах, широке використання в озелененні міста та в рекультивациі порушених земель (Shol, 2004; Mazur et al., 2015).

Висновки

Таким чином, у результаті структурно-порівняльного аналізу аборигенної та адвентивної фракцій урбанофлори Кривого Рогу з'ясовано, що визначальною є аборигенна, завдяки якій флора міста зберігає зональні риси та самотутність і відповідає географічному розташуванню та історичному розвитку досліджуваної території.

Для відтворення на порушених землях природного рослинного покриву та поліпшення оптимізаційної і компенсаторної функцій урбанофлори особливу увагу слід звертати на збереження аборигенних рідкісних і зникаючих видів.

Під впливом адвентивної фракції в таксономічному спектрі урбанофлори Кривого Рогу спостерігаються суттєві зміни, характерні для синан-

тропної флори; переміщення на провідні позиції родин *Brassicaceae* та *Chenopodiaceae* і зниження ролі *Caryophyllaceae*, *Lamiaceae*, *Scrophulariaceae* s. l. тощо. Крім того, з'являються нові родини та роди, не властиві степовій регіональній флорі.

Біоморфічний аналіз свідчить, що завдяки аборигенній фракції для урбанofлори загалом характерне домінування трав'яних полікарпиків, літньо- та літньо-зимовозелених, безрозеткових, стрижне- і мичкокоренових видів, а також переважання каудексових і кореневищних видів, що є проявом зональності. Навпаки, до їхнього послаблення призводять суттєве збільшення частки трав'яних монокарпиків і деревних рослин, видів зі стрижневим типом кореневої системи та без спеціалізованих підземних пагонів, що є результатом процесу адвентизації флори.

Екологічний аналіз підтверджує послаблення зональних рис флори Кривого Рогу під впливом адвентивної фракції. Це проявляється в зменшенні кількості власне ксерофітів, збільшенні ксеромезофітів і мезофітів, незважаючи на загалом ксерофітні умови довкілля регіону, в зміцненні ролі аерогеотопних видів рослин із широкою екологічною пластичністю, підвищенні значення фанерофітів, особливо терофітів, що в цілому дестабілізує флору міста.

Такі тенденції формування урбанofлори Кривого Рогу зберігатимуться і в подальшому, адже кількість антропогенно і техногенно змінених екоотопів продовжує зростати, що створює умови для заселення адвентивних видів. Останні, завдяки своїм біологічним властивостям, пристосовуючись до місцевих умов, не тільки займають панівне становище на порушених землях, а й активно проникають у напівприродні ценози, часом докорінно змінюючи їх. Тому дослідження урбанofлори загалом і її адвентивної фракції зокрема залишатиметься актуальним і надалі.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Arkushyna H.F., Popova O.M. *Konspekt flory sudynnykh roslyn m. Kirovohrada*, Kirovohrad: Polimed-Servis, 2010, 232 pp. [Аркушина Г.Ф., Попова О.М. *Конспект флори судинних рослин м. Кіровограда*. — Кіровоград: Полімед-Сервіс, 2010. — 232 с.]
- Bahriy I.D., Bilous A.M., Vilkul Yu.H., Hozhyk P.F., Hryshchenko S.H., Paliy V.M., Kovalenko I.A., Kuzmenko O.B., Mayakov Y.D., Antonov O.M., Mamyshev I.Ye., Kosaretskyi V.V. *Dosvid kompleksnoi otsinky ta kartohrafuvannia faktoriv tekhnogennoho vplyvu na pryrodne seredovyshche mist Kryvoho Rohu ta Dniprodzerzhynska*. Ed. V.M. Paliy, Kyiv: Feniks, 2000, 110 pp. [Багрий І.Д., Білоус А.М., Вілкул Ю.Г., Гожик П.Ф., Грищенко С.Г., Палій В.М., Коваленко І.А., Кузьменко О.Б., Маяков Й.Д., Антонов О.М., Мамишев І.Є., Косарецький В.В. *Досвід комплексної оцінки та картографування факторів техногенного впливу на природне середовище міст Кривого Рогу та Дніпродзержинська* // Відп. ред. В.М. Палій. — К.: Фенікс, 2000. — 110 с.]
- Burda R.I. *Antropogennaya transformatsiya flory*, Kyiv: Naukova Dumka, 1991, 168 pp. [Бурда Р.И. *Антропогенная трансформация флоры*. — Киев: Наук. думка, 1991. — 168 с.]
- Burda R.I., Gumech V.S. *Introdukciya i akklimat.*, 1988, **10**: 9–14. [Бурда Р.И., Гумеч В.С. Антропогенная трансформация урбанofлоры г. Жданова за последнее столетие // *Интродукция и акклимат.* — 1988. — Вып. 10. — С. 9–14].
- Burda R.I., Ihnatiuk O.A. *Metodyka doslidzhennia adaptivnoi stratehii chuzhoridnykh vydiv roslyn v urbanizovanomu seredovyshchi*, Kyiv: ZAT Vipol, 2011, 112 pp. [Бурда Р.И., Игнатюк О.А. *Методика дослідження адаптивної стратегії чужорідних видів рослин в урбанізованому середовищі*. — К.: ЗАТ «Віпол», 2011. — 112 с.]
- Chervona knyha Dnipropetrovskoi oblasti. *Roslynni svit*. Ed. A.P. Travliciev, Dnipropetrovsk: VKK Balans-Klub, 2010, 500 pp. [Червона книга Дніпропетровської області (рослинний світ) / За ред. А.П. Травлеєва. — Дніпропетровськ: ВКК «Баланс-Клуб», 2010. — 500 с.]
- Chervona knyha Ukrainy. *Roslynni svit (Red Data Book of Ukraine. Vegetable Kingdom)*. Ed. Ya.P. Diduch, Kyiv: Globalkonsaltyng, 2009, 912 pp. [Червона книга України. Рослинний світ / Ред. Я.П. Дідух. — К.: Глобалконсалтинг, 2009. — 912 с.]
- Neobotanichne raionuvannia Ukrainiskoi RSR, Kyiv: Naukova Dumka, 1977, 303 pp. [Геоботанічне районування Української РСР. — К.: Наук. думка, 1977. — 303 с.]
- Glukhov O.Z., Prokhorova S.I., Kharkhota N.I. *Indykatsiino-diahnostychna rol synantropykh roslyn v tekhnohennomu seredovyshchi*, Donetsk: Veber, 2008, 232 pp. [Глухов О.З., Прохорова С.І., Хархота Г.І. *Індикаційно-діагностична роль синантропних рослин в техногенному середовищі*. — Донецьк: «Вебер» (Донецька філія), 2008. — 232 с.]
- Kucherevskiy V.V. *Ukr. Bot. J.*, 1986, **43**(6): 72–73. [Кучеревський В.В. Еколого-біологічні особливості *Cymbocasma borystenica* (Pall. ex Schlecht.) Klok. et Zoz на Дніпропетровщині // *Укр. ботан. журн.* — 1986. — **43**(6). — С. 72–73].
- Kucherevskiy V.V. *Ukr. Bot. J.*, 1992, **49**(4): 25–28. [Кучеревський В.В. Ботанічний нарис заказника «Балка Північна Червона» // *Укр. ботан. журн.* — 1992. — **49**(4). — С. 25–28].
- Kucherevskiy V.V. *Ukr. Bot. J.*, 1994, **51**(1–2): 197–201. [Кучеревський В.В. Раритетні види ур-

- банофлори м. Кривий Ріг // *Укр. ботан. журн.* — 1994. — 51(1–2). — С. 197–201].
- Kucherevskiy V.V. *Konspekt flory Pravoberezhnoho stepovoho Prydniprovia*, Dnipropetrovsk: Prospekt, 2004, 292 pp. [Кучеревський В.В. *Конспект флори Правобережного степового Придніпров'я*. — Дніпропетровськ: Проспект, 2004. — 292 с.].
- Kucherevskii V.V., Mazur A.E., Dotcenko A.N. *Gornyi zhurn.*, 1989, 7: 56–57. [Кучеревський В.В., Мазур А.Е., Доценко А.Н. Опыт биологического закрепления пылящих поверхностей действующих хвостохранилищ ГОКов Кривбасса // *Горный журнал*. — 1989. — № 7. — С. 56–57].
- Kucherevskiy V.V., Shol H.N. *Anotovanyi spysok urbanoflory Kryvoho Rohu*, Кгуууі Rih: Vyd-vo I.V.I., 2003, 52 pp. [Кучеревський В.В., Шоль Г.Н. *Анотований список урбанофлори Кривого Рогу*. — Кривий Ріг: Вид-во «І.В.І.», 2003. — 52 с.].
- Kucherevskiy V.V., Shol H.N. *Anotovanyi spysok urbanoflory Kryvoho Rohu*, Кгуууі Rih: Vydavnychyi dim, 2009, 71 pp. [Кучеревський В.В., Шоль Г.Н. *Анотований список урбанофлори Кривого Рогу*. — Кривий Ріг: Видавничий дім, 2009. — 71 с.].
- Mazur A.Iu., Kucherevskiy V.V., Shol H.N., Baranets M.O., Sirenko T.V., Krasnoshtan O.V. *Science and Innovation*, 2015, 11(4): 41–52. doi: 10.15407/scin11/04/041 [Мазур А.Ю., Кучеревський В.В., Шоль Г.Н., Баранець М.О., Сіренко Т.В., Красноштан О.В. Біотехнологія рекультивациі залізородних відвалів шляхом створення стійких трав'янистих рослинних угруповань // *Наука та інновації*. — 2015. — 11(4). — С. 41–52].
- Melnyk R.P. *Urbanoflora Mykolaieva*: Cand. Sci. Diss. Abstract, Yalta, 2001, 19 pp. [Мельник Р.П. *Урбанофлора Миколаєва*: автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.05 «Ботаніка». — Ялта, 2001. — 19 с.].
- Moysiyenko I.I. *Urbanoflora Khersona*: Cand. Sci. Diss. Abstract, Yalta, 1999, 19 pp. [Мойсієнко І.І. *Урбанофлора Херсона*: автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.05 «Ботаніка». — Ялта, 1999. — 19 с.].
- Mosyakin S.L. *Ukr. Bot. J.*, 2013, 70(3): 289–307. doi: 10.15407/ukrbotj70.03.289. [Мосякін С.Л. Родини і порядки квіткових рослин флори України: прагматична класифікація та положення у філогенетичній системі // *Укр. ботан. журн.* — 2013. — 70(3). — С. 289–307].
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*, Kyiv, 1999, xxiv + 346 pp.
- Protopopova V.V. *Sinantropnaia flora Ukrainy i puti ee razvitiia*, Kyiv: Naukova Dumka, 1991, 204 pp. [Протопопова В.В. *Синантропная флора Украины и пути ее развития*. — Киев: Наук. думка, 1991. — 204 с.].
- Richardson D.M., Rušek P., Rejmanek M., Barbour M.G., Panetta F.D., West C.J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions, *Diversity and Distributions*, 2000, 6: 93–107.
- Sheliag-Sosonko Yu.R., Didukh Ya.P. In: *Teoreticheskie i metodicheskie problemy sravnitelnoi floristiki: materialy II rabocheho soveshchaniya po sravnitelnoi floristike*, Leningrad: Nauka, 1987, pp. 30–36. [Шеляг-Сосонко Ю.Р., Дидух Я.П. Системный подход к изучению флоры // *Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики: мат-лы II рабочего совещ. по сравнительной флористике (Неринга, 1983)*. — Л.: Наука, 1987. — С. 30–36].
- Shol H.N. *Visn. Lviv. un-tu. Ser. Biol.*, 2004, 36: 63–69. [Шоль Г.Н. Флора Кривого Рогу: сучасний стан та созологічні аспекти // *Вісн. Львів. ун-ту. Сер. Біол.* — 2004. — Вип. 36. — С. 63–69].
- Shol H.N. *Nauk. zapysky Ternopilskoho nats. pedahoh. un-tu im. V. Hnatiuka. Ser. Biol.*, 2007, 3(33): 142–144. [Шоль Г.Н. Аналіз флори кам'янистих відслонень у межах міста Кривий Ріг // *Наук. записки Тернопільського нац. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. Біол.* — 2007. — 3(33). — С. 142–144].
- Shol G.N. In: *Problemy izucheniiia adventivnoi i sinantropnoi flori Rossii i stran blizhnego zarubezhia: materialy IV mezhdunar. nauch. konf.*, Moscow; Izhevsk: In-t kompiuternykh issledovaniia, 2012, pp. 236–239. [Шоль Г.Н. Анализ адвентивной фракции урбанофлоры Кривого Рога (Украина) // *Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: мат-лы IV междунар. науч. конф.* / Под ред. О.Г. Барановой и А.Н. Пузырева (г. Ижевск, 4–7 декабря 2012 г.). — М.; Ижевск: Ин-т компьютерных исследований, 2012. — С. 236–239].
- Shol H.N. In: *Aktualni problemy ozelenennia naselenykh mistis: osvita, nauka, vyrobnytstvo, mystetstvo formuvannia landshaftu: materialy II mizhnarod. nauk.-prakt. konf.*, Bila Tserkva, 2014, pp. 112–116. [Шоль Г.Н. Характеристика адвентивної фракції спонтанного елементу флори зелених насаджень міста Кривий Ріг // *Актуальні проблеми озеленення населених місць: освіта, наука, виробництво, мистецтво формування ландшафту: мат-ли II міжнар. наук.-практ. конф.* (м. Біла Церква, 4–6 червня 2014 р.). — Біла Церква, 2014. — С. 112–116].
- Takhtadzhian A.L. *Sistema magnoliofitov*, Leningrad: Nauka, 1987, 439 pp. [Тахтаджян А.Л. *Система магнолиофитов*. — Л.: Наука, 1987. — 439 с.].
- Tolmachev A.I. *Vvedenie v geografiu rastenii*, Leningrad: Izd-vo Leningrad. un-ta, 1974, 244 pp. [Толмачев А.И. *Введение в географию растений*. — Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1974. — 244 с.].
- Zaverukha B.V. Sosudystye rastenyia. In: *Priroda Ukrainy SSR. Rastitelnyi mir*, Kyiv: Naukova Dumka, 1985, pp. 20–46. [Заверуха Б.В. Сосудистые растения // *Природа Украинской ССР. Растительный мир*. — Киев: Наук. думка, 1985. — С. 20–46].

Рекомендує до друку
Р.І. Бурда

Надійшла 14.09.2015 р.

Шоль Г.Н. Аналіз аборигенної та адвентивної фракцій урбанofлори Кривого Рогу. — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(2): 144—152.

Криворізький ботанічний сад НАН України
вул. Маршака, 50, м. Кривий Ріг, 50089, Україна

Наведені результати досліджень урбанofлори Кривого Рогу, зокрема двох її фракцій — аборигенної й адвентивної. Дані структурно-порівняльного аналізу свідчать, що визначальною для формування урбанofлори є аборигенна фракція, завдяки якій флора міста зберігає зональні риси та самобутність. Під впливом адвентивної фракції в таксономічному спектрі спостерігається переміщення на провідні позиції родин, характерних для синантропної флори, — *Brassicaceae* та *Chenopodiaceae*, і зниження ролі типових для регіональної флори родин *Caryophyllaceae*, *Lamiaceae*, *Scrophulariaceae* s. l. Адвентивна фракція також вносить у флору міста елемент нестабільності, зумовлений наявністю великої кількості терофітів, окрім того, в урбанofлорі під її впливом проявляються тенденції мезофітизації й уніфікації.

Ключові слова: урбанofлора, Кривий Ріг, аборигенна фракція, адвентивна фракція, структурно-порівняльний аналіз.

Шоль Г.Н. Анализ аборигенной и адвентивной фракций урбанofлоры Кривого Рога. — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(2): 144—152.

Криворожский ботанический сад НАН Украины
ул. Маршака, 50, г. Кривой Рог, 50089, Украина

Приведены результаты исследований урбанofлоры Кривого Рога, в которой выделены две фракции: аборигенная и адвентивная. Данные структурно-сравнительного анализа свидетельствуют, что определяющей для формирования урбанofлоры является аборигенная, благодаря которой флора города сохраняет зональные черты и самобытность. Под влиянием адвентивной фракции в таксономическом спектре наблюдается перемещение на ведущие позиции семейств, характерных для синантропной флоры, — *Brassicaceae* и *Chenopodiaceae*, и снижение роли типичных для региональной флоры семейств *Caryophyllaceae*, *Lamiaceae*, *Scrophulariaceae* s. l. Адвентивная фракция также привносит во флору города элемент нестабильности, обусловленный высокой численностью терофитов, кроме того, в урбанofлоре под ее влиянием проявляются тенденции мезофитизации и унификации.

Ключевые слова: урбанofлора, Кривой Рог, аборигенная фракция, адвентивная фракция, структурно-сравнительный анализ.

НОВІ ВИДАННЯ

Устименко П.М., Дубина Д.В., Фельбаба-Клушина Л.М. Рослинність верхів'я долини Тиси (Закарпатська область). Сучасний стан, фітоценорізноманітність, антропогенна трансформація, охорона / Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України, Ужгородський національний університет. — Ужгород: ТОВ «Іва», 2015. — 128 с.

У монографії узагальнено результати багаторічних досліджень рослинності долини верхів'я р.Тиси. Оцінено стан екосистем долини Тиси за показниками рослинного світу. Встановлено, що значні структурно-функціональні зміни охопили рослинний покрив не лише густонаселених районів, а й тих, природне середовище яких донедавна вважалося малопорушеним антропогенною діяльністю. Виявлено інтенсифікацію природокористування в місцях традиційної господарської діяльності і розширення зони експлуатації, включаючи ті природні комплекси, які виконують важливі захисні, регуляційні чи охоронні функції. Встановлено фітоценофонд основних типів рослинності: лісової — 77 асоціацій, чагарникової — 2, лучної — 69, болотної — 52, водної — 64 і визначено його раритетну компоненту.

Проаналізовано вплив провідних антропогенних факторів на екосистеми регіону, які спричинюють трансформацію рослинного покриву долини Тиси. Це рубки лісу, випасання й осушення земель. Таким чином, виявлено глибоку синантропізацію рослинного покриву регіону, запропоновано шляхи його збереження та відновлення.

Для широкого кола фахівців у галузі охорони довкілля, екології, фітоценології, органів місцевого самоврядування та виконавчої влади, працівників і студентів вищих навчальних закладів, членів неурядових екологічних організацій, викладачів.

О.О. КУЧЕР

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01004, Україна
kucher.oksana29@gmail.com

СИСТЕМАТИЧНА СТРУКТУРА АДВЕНТИВНОЇ ФРАКЦІЇ ФЛОРИ СТАРОБІЛЬСЬКОГО ЗЛАКОВО-ЛУЧНОГО СТЕПУ

Kucher O.O. **Systematic structure of the alien fraction of the flora of Starobilsk Grass-Meadow Steppe.** Ukr. Bot. J., 2016, 73(2): 153–157.

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

Abstract. The systematic structure of alien fraction of the flora of Starobilsk Grass-Meadow Steppe (Ukraine), which includes 377 species from 237 genera and 61 families, was analyzed. We observed a higher family rank for the *Chenopodiaceae* and lower ones for the families *Fabaceae* (5) and *Rosaceae* (11), comparatively with the natural flora; the floral proportion is 1 : 3.9 : 6.2; while generic coefficient is rather low, 1: 1.59. A strictly identified spectrum of leading families was not found, a leading genus is *Amaranthus*. Comparison with other studied similar alien fractions of the floras in various parts of Ukraine demonstrated some resemblance to the alien fraction of the flora of Romny-Poltava geobotanical district.

Key words: alien fraction, systematic structure, floral proportions, grass-meadow steppe, Ukraine

Вступ

Південний схід України – один із найбільш антропогенно трансформованих регіонів, що є наслідком інтенсивного розвитку промисловості, сільського господарства, транспортної мережі, великої щільності населення. Усі ці фактори спричиняють антропогенну трансформацію рослинного покриву та високий рівень його синантропізації. Адвентивна фракція флори Старобільського злаково-лучного степу формувалася від часу виникнення тут перших поселень (II ст. н.е.). Невпинний процес синантропізації флори зумовлює збіднення її природного видового складу (Protodorova, 1973; Burda, 1991; Protodorova, 1991). Разом з тим місцева флора збагачується чужорідними видами (Ostapko et al., 2009). Процес адвентизації флори значно поживався з кінця XX ст. У 1985 р. на південному сході України було зафіксовано 101 адвентивний вид (Kondratjuk E.N. et al., 1985), а на початок XXI ст. чисельність видів цієї фракції вже зросла вчетверо (Ostapko et al., 2009). Відповідні зміни відбулися і на території Старобільського злаково-лучного степу.

Мета нашого дослідження – виявити особливості сучасної систематичної структури адвентивної фракції флори Старобільського злаково-лучного степу.

Об'єкти та методи досліджень

Об'єктом вивчення є адвентивна фракція флори зазначеного регіону. Його територію окреслено відповідно до районування, запропонованого В.П. Гелютою (Heluta, 1989). Межі району на півдні проходять по лівому берегу р. Сіверський Донець, на заході – лівим берегом р. Оскол, на півночі та сході – умовно вздовж кордонів України з РФ. Геоботанічні райони чітко окреслені, репрезентативні, мають відносно невеликі площі, що дає змогу детальніше порівняти їх з іншими подібними суміжними територіями.

За геоботанічним районуванням, запропонованим Я.П. Дідухом і Ю.Р. Шелягом-Сосонком, район досліджень належить до Сіверсько-донецького округу різнотравно-злакових степів, байрачних дубових лісів і рослинності крейдяних відслонень (томілярів), Середньодонської степової підпровінції, Понтично-степової провінції, Європейської степової області (Diduh, Sheljag-Sosonko, 2003). За фізико-географічним районуванням України територія належить до Старобільської схилово-височинної області, північностепової підзони, степової зони, Східно-європейської рівнини (Marynych et al., 2003).

Дослідження проводилися впродовж 2009–2015 рр. маршрутним методом. У роботі використано власні польові матеріали та гербарні колекції Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (КИ), Донецького ботанічного саду НАН України (DNZ), Луганського національного

університету імені Тараса Шевченка. Систематичну структуру проаналізовано відповідно до підвидів, запропонованих О.І. Толмачовим (Tolmachev, 1974).

Результати досліджень та їх обговорення

Спеціального аналізу систематичної структури адвентивної фракції флори дослідженого регіону не проводилося. Літературні відомості обмежуються загальним аналізом структури флори південного сходу України (Burda, 1991) та флори окремих його територій уздовж залізниць регіону (Tokhtar, 1993), зокрема Луганської обл. (Drel, 1999).

За нашими даними, отриманими на основі аналізу гербарних колекцій, власних матеріалів і літературних джерел, адвентивна фракція флори Старобільського злаково-лучного степу представлена 377 видами судинних рослин, які належать до 237 родів і 61 родини. Систематична структура подана за сучасною номенклатурою, а порівняння здійснене за номенклатурою, наведеною в праці С.Л. Мосякіна та М.М. Федорончука (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999)*.

Показники видового різноманіття адвентивної фракції флори дещо нижчі за відповідні в інших флорах, що межують із досліджуваним регіоном, зокрема, на південному сході України це 431 вид (Ostapko et al., 2009), у Воронежській обл. Російської Федерації – 453 (Grigorevskaja et al., 2004), проте вищий за такий показник у Роменсько-Полтавському геоботанічному окрузі (334) (Dvirna, 2013) та у флорі Правобережного степового Придніпров'я (317) (Kucherevskij, 2004).

Поряд із видовим багатством флори важливим показником є флористичні пропорції, які для адвентивної фракції флори Старобільського злаково-лучного степу, за нашими даними, такі: 1 : 3,9 : 6,2. Загалом подібні пропорції спостерігаються і щодо адвентивних фракцій флор степових і лісостепових регіонів (Drel, 1999; Kucherevskij, 2004; Ostapko et al., 2010; Dvirna, 2013).

Для флори досліджуваної території родовий коефіцієнт становить 1 : 1,59. Такий низький показник характерний для адвентивних фракцій флор різних регіонів України (Protopopova, 1991;

Kucherevskij, 2004; Ostapko et al., 2010; Zav'yalova, 2010; Dvirna, 2013), що пояснюється великим відсотком родів (70,9 %), які представлені одним видом. До їхнього складу входить 44,5 % усіх видів. По два види містять 34 роди (14,3 % від їх загальної кількості), вони охоплюють 18,3 % усіх видів. Загалом роди, що представлені одним-двома видами, об'єднують 62,6 % усіх видів цієї фракції флори регіону, що загалом характерно для адвентивних фракцій флор.

Співвідношення одно- та дводольних рослин в адвентивній фракції флори досліджуваного регіону становить 1 : 7.

Поряд із флористичним багатством важливим якісним показником є систематична структура флори. Чисельність видів, що входять до провідних 10–15-ти родин, дає чітке уявлення про структуру флори досліджуваної території. Ці дані характеризують також деякі регіональні закономірності.

У спектрі провідних родин фракції флори Старобільського злаково-лучного степу перші місця посідають родини *Asteraceae* Bercht. & J. Presl, *Brassicaceae* Burnett. та *Poaceae* Barnh.; отже, першу трійку утворюють ті самі родини, що й в адвентивній фракції флори України (табл. 1) (Protopopova, 1991). До них належить 136 видів (36 %). Види цих родин широко розповсюджені по всій земній кулі. Домінування родин *Asteraceae* та *Poaceae* характерне для Бореальної зони та Голарктики загалом (Tolmachev, 1986). Підвищене положення *Brassicaceae* типове для флор Давнього Середземномор'я, види якого часто пов'язані з посушливими регіонами Середземноморської та Ірано-Туранської областей (Protopopova, 1973). Четвертий ранг посідає родина *Chenopodiaceae* Vent., що характерно для адвентивних фракцій флор (Protopopova, 1991; Ostapko et al., 2009; Zav'yalova, 2010; Dvirna, 2013). Родина *Fabaceae* Lindl., яка є типовим представником Середземноморської флори (Protopopova, 1973; Protopopova, 1991) і займає четвертий ранг спектра в загальній флорі регіону, в спектрі адвентивної фракції флори досліджуваної території посідає п'ятий ранг. Це пояснюється тим, що більшість видів вказаної родини в регіоні є компонентами аборигенної флори, а адвентивні види поширені здебільшого на розораних землях, територіях промислових підприємств і пов'язані зі шляхами сполучення та населеними пунктами. Зауважимо, що в сусідній із регіоном досліджень Воронежській обл. Росії (Grigorevskaja et al., 2004) четвертий ранг у родини

* Враховуючи суттєві номенклатурні зміни (APG 3), наш список таксонів некоректно порівнювати зі списками інших територій, де ці зміни не враховані. Тому щоб виявити подібність видового складу зазначених фракцій флор, подаємо список за «Checklist ... » (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999).

Rosaceae Adans., яка в нашому спектрі посідає лише 11 ранг. Значна кількість видів родів *Crataegus* L. і *Rosa* L., які є природними для досліджуваного регіону, у Воронежській обл. вважаються адвентивними, як, наприклад, *Crataegus sanguinea* Pall. Наступні позиції займають середземноморські родини *Apiaceae* Lindl. і *Lamiaceae* Lindl., що загалом характерно для флори степової зони України (Kucherevskij, 2004; Ostapko et al., 2010). Близькі за кількістю видів родини *Solanaceae* Juss. і *Amaranthaceae* Juss., частка яких становить 6,7 % від загальної чисельності видів. Родини *Boraginaceae* Juss., *Rosaceae* Adans. містять по 9 видів і посідають останні місця у спектрі провідних родин. Решта 50 родин об'єднує 120 видів – це 31,8 % від загальної чисельності видів адвентивної фракції флори регіону, більшість з яких представлена небагатьма або навіть одним видом (25 родин, 40,9 %).

Високе родове розмаїття (237) адвентивної фракції флори досліджуваного регіону свідчить про давнє господарське освоєння цієї території. Чітко виявленого спектра провідних родів тут не спостерігається. Так, уже з другого рангу (*Chenopodium* L., *Xanthium* L. – по 7; *Sisymbrium* L. і *Lepidium* L. – по 6 видів) кожен позицію займають два–три роди (табл. 2). Спектр провідних родів представлений 8 рангами (3,4 % від загальної чисельності родів), до яких входять 52 види (13,8 %). Наступні 11 родів (92 %) налічують по чотири, решта – від одного до трьох видів

До складу роду *Amaranthus* L. входять широко розповсюджені адвентивні види американського походження. Види роду *Chenopodium*, характерні для напівпустельних і пустельних регіонів, у досліджуваній флорі поширені здебільшого по узбіччях доріг, поблизу жител, на піщаних ділянках тощо, де для них формуються сприятливі умови. Роди *Lepidium*, *Sisymbrium*, *Vicia* L. і *Malva* L. репрезентують середземноморську флору, а види роду *Atriplex* L. здебільшого властиві для Давньосередземноморської області.

Представники роду *Xanthium* розповсюджені в регіоні по заплавах річок і рудеральних місцях, родів *Lepidium*, *Sisymbrium*, *Malva* та *Atriplex* – переважно на рудеральних екоотопах і вздовж шляхів сполучення. Види роду *Sisymbrium* (здебільшого середземноморського походження) приурочені до антропогенних ділянок, *Vicia* (в основному археофіти) трапляється як у рудеральних, так і напівприродних місцезростаннях. Відсоток родів, що містять по одному виду, доволі високий (167,

Таблиця 1. Спектр провідних родин адвентивної фракції флори Старобільського злаково-лучного степу

Table 1. The range of the leading families of the alien faction of the flora of Starobilsk Grass-Meadow Steppe

Ранг	Родина	Чисельність видів (% від загальної чисельності)
1	<i>Asteraceae</i>	50 (13,3)
2	<i>Brassicaceae</i>	48 (12,7)
3	<i>Poaceae</i>	38 (10,0)
4	<i>Chenopodiaceae</i>	29 (7,7)
5	<i>Fabaceae</i>	20 (5,3)
6–7	<i>Lamiaceae</i>	15 (4,0)
6–7	<i>Apiaceae</i>	15 (4,0)
8	<i>Solanaceae</i>	13 (3,4)
9	<i>Amaranthaceae</i>	11 (2,9)
10–11	<i>Boraginaceae</i>	9 (2,4)
10–11	<i>Rosaceae</i>	9 (2,4)
Всього		257 (68,1)

Таблиця 2. Спектр провідних родів адвентивної фракції флори Старобільського злаково-лучного степу

Table 2. The range of the leading genera of the alien faction of the flora of Starobilsk Grass-Meadow Steppe

Ранг	Рід	Чисельність видів (% від загальної чисельності)
1	<i>Amaranthus</i>	11 (2,9)
2–3	<i>Chenopodium</i>	7 (1,9)
2–3	<i>Xanthium</i>	7 (1,9)
4–5	<i>Sisymbrium</i>	6 (1,6)
4–5	<i>Lepidium</i>	6 (1,6)
6–7–8	<i>Vicia</i>	5 (1,3)
6–7–8	<i>Malva</i>	5 (1,3)
6–7–8	<i>Atriplex</i>	5 (1,3)
Всього		52 (13,8)

70,7 %). Це загалом характерна риса адвентивної фракції флори.

Результати аналізу спектра провідних родів адвентивної фракції флори Старобільського злаково-лучного степу показують, що вона серед інших досліджених на 75 % подібна до такої Роменсько-Полтавського геоботанічного округу. В адвентивній фракції флори Воронежської обл. РФ, з якою межує досліджуваний регіон, відзначено високий відсоток ергазіофітофітів, які відсутні в Старобільському злаково-лучному степу, через що суттєво змінюється спектр провідних родів.

Отже, на систематичну структуру адвентивної фракції флори досліджуваного регіону, крім кліматичних факторів, впливають зв'язки з осередками занесення видів адвентивних рослин, а також господарська діяльність людей.

Висновки

У результаті вивчення систематичної структури адвентивної фракції флори Старобільського злаково-лучного степу встановлено її видовий склад, виявлено високе родове (237) та видове (377) різноманіття, а за спектром провідних родин – риси, подібні до середземноморської флори.

Авторка висловлює вдячність канд. біол. наук, с.н.с. М.В. ШEVERІ та д-ру біол. наук, проф. В.В. ПРОТОПОПОВІЙ (Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України) за цінні поради у процесі підготовки статті до друку.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Burda R.I. *Antropogennaja transformacija flory*, Kyiv: Naukova Dumka, 1991, 168 pp. [Бурда Р.И. *Антропогенная трансформация флоры*. – Киев: Наук. думка, 1991. – 168 с.].
- Heluta V.P. *Flora gribov Ukrainy. Muchnistye griby*, Kyiv: Naukova Dumka, 1989, 255 pp. [Гелюта В.П. *Флора грибов Украины. Мучнистые грибы*. – Киев: Наук. думка, 1989. – 255 с.].
- Grigorevskaja A.Ja., Starodubceva E.A., Hlyzova N.Ju., Agafonov V.A. *Adventivnaja flora Voronezhskoj oblasti: istoricheskij, biogeograficheskij, jekologicheskij aspektu*, Voronezh: Izd-vo Voronezh. gos. un-ta, 2004, 320 pp. [Григорьевская А.Я., Старобудцева Е.А., Хлызова Н.Ю., Агафонов В.А. *Адвентивная флора Воронежской области: исторический, биогеографический, экологический аспекты*. – Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2004. – 203 с.].
- Dvirna T.S. *Ukr. Bot. J.*, 2013, **70**(6): 737–740. [Двірна Т.С. Систематична структура адвентивної фракції флори Роменсько-Полтавського геоботанічного округу // *Укр. ботан. журн.* – 2013. – **70**(6). – С. 737–740].
- Diduh Ya.P., Sheljag-Sosonko Yu.R. *Ukr. Bot. J.*, 2003, **60**(1): 6–17. [Дідух Я.П., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Геоботанічне районування України та суміжних територій // *Укр. ботан. журн.* – 2003. – **60**(1). – С. 6–17].
- Drel V.F. *Adventivna flora zaliznic Luganskoi oblasti*: Cand. Sci. Diss. Abstract, Kyiv, 1999, 20 pp. [Дрель В.Ф. *Адвентивна флора залізниць Луганської області*: автореф. дис.... канд. біол. наук: спец. 03.00.05 «Ботаніка». – К., 1999. – 20 с.].
- Zavyalova L.V. *Ukr. Bot. J.*, 2010, **67**(1): 71–78. [Зав'ялова Л.В. Систематична структура урбанofлори Чернігова // *Укр. ботан. журн.* – 2010. – **67**(1). – С. 71–78].
- Kondratjuk E.N., Burda R.I., Ostapko V.M. *Konspekt flory jugo-vostoka Ukrainy*, Kyiv: Naukova Dumka, 1985, 271 pp. [Кондратюк Е.Н., Бурда Р.И., Остапко В.М. *Конспект флоры юго-востока Украины*. – Киев: Наук. думка, 1985. – 271 с.].
- Konoplja O.M. *Flora Luhanskoi oblasti*, Luhansk: Alma-mater, 2002, 163 pp. [Конопля О.М. *Флора Луганської області*. – Луганськ: Альма-матер, 2002. – 163 с.].
- Kucher O.O. *Industrial botany (Promyshlennaya Botanika)*, 2011, **11**: 141–146. [Кучер О.О. До історії дослідження адвентивних рослин Старобільського степу на Південному Сході України // *Промышленная ботаника*. – 2011. – Вып. 11. – С. 141–146].
- Kucherevskij V.V. *Konspekt flory Pravoberezhnogo stepovogo Prydniprovyja*, Dnipropetrovsk: Prospekt, 2004, 292 pp. [Кучеревський В.В. *Конспект флоры Правобережного степового Придніпров'я*. – Дніпропетровськ: Проспект, 2004. – 292 с.].
- Marunych O.M., Parhomenko G.O., Petrenko O.M., Shyshhenko P.G. *Ukr. geogr. J.*, 2003, **1**: 16–21. [Маринич О.М., Пархоменко Г.О., Петренко О.М., Шищенко П.Г. Удосконалена схема фізико-географічного районування України // *Укр. геогр. журн.* – 2003. – **1**. – С. 16–21].
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*, Kiev, 1999, xxiii + 345 pp. <http://dx.doi.org/10.13140/2.1.2985.0409>
- Ostapko V.M., Boiko G.V., Mulyenkova O.G. *Industrial botany (Promyshlennaya Botanika)*, 2009, **9**: 61–66. [Остапко В.М., Бойко А.В., Муленкова О.Г. Адвентивная фракция флоры юго-востока Украины // *Промышленная ботаника*. – 2009. – Вып. 9. – С. 61–66].
- Ostapko V.M., Boiko G.V., Mosyakin S.L. *Vascular Plants of the Southeast of Ukraine*, Donetsk: Noulig, 2010, 247 pp. [Остапко В.М., Бойко А.В., Мосякин С.Л. *Сосудистые растения юго-востока Украины*. – Донецк: Изд-во Ноулидж, 2010. – 247 с.].
- Protoporova V.V. *Adventivni roslyny lisostepu i stepu Ukrainy*. Kyiv: Naukova Dumka, 1973, 192 pp. [Протопопова В.В. *Адвентивні рослини лісостепу і Степу України*. – К.: Наук. думка, 1973. – 192 с.].
- Protoporova V.V. *Sinantropnaja flora Ukrainy i puti ee razvitija*, Kyiv: Naukova Dumka, 1991, 204 pp. [Протопопова В.В. *Синантропная флора Украины и пути её развития*. – Киев: Наук. думка, 1991. – 204 с.].
- Protoporova V.V., Mosjakin S.L., Shevera M.V. *Plant invasions in Ukraine as a threat to biodiversity: the present situation and tasks for the future*, Kyiv: M.G. Kholodny Institute of Botany NAS of Ukraine, 2002, 32 pp. [Протопопова В.В., Мосякин С.Л., Шевера М.В. *Фітоінвазії в Україні як загроза біорізноманіттю: сучасний стан і завдання на майбутнє*. – К.: Ін-тут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, 2002. – 28 с.].
- Tolmachev A.I. *Vvedenie v geografiyu rastenij*, Leningrad: Izd-vo Leninhr. un-ta, 1974, 244 pp. [Толмачёв А.И. *Введение в географию растений*. – Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1974. – 244 с.].
- Tolmachev A.I. *Metody sravnitel'noj floristiki i problemy florigeneza*, Novosibirsk: Nauka, 1986, 196 pp. [Толмачёв А.И. *Методы сравнительной флористики и проблемы флоригенеза*. – Новосибирск: Наука, 1986. – 196 с.].
- Tokhtar V.K. *Flora zheleznyh doroh yugo-vostoka Ukrainy*: Cand. Sci. Diss. Abstract, Kyiv, 1993, 18 pp. [Тохтатар В.К. *Флора железных дорог юго-востока Украины*: автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.05 «Ботаника». – Киев, 1993. – 18 с.].

Рекомендує до друку
Р.І.Бурда

Надійшла 29.12.2014 р.

Кучер О.О. Систематична структура адвентивної фракції флори Старобільського злаково-лучного степу. — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(2): 153—157.

Институт ботаники імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01004, Україна

Узагальнено результати аналізу систематичної структури адвентивної фракції флори Старобільського злаково-лучного степу, яка охоплює 377 видів із 237 родів і 61 родини. Спостерігаються підвищені ранги родини *Chenopodiaceae* та нижчі — в родин *Fabaceae* (5) і *Rosaceae* (11) порівняно з природною флорою; флористична пропорція становить 1 : 3,9 : 6,2. Родовий коефіцієнт низький — 1 : 1,59. Чіткого спектра провідних родів не виявлено, провідним є *Amaranthus*. Порівняння з аналогічними даними інших регіонів України показало подібність досліджуваної флори Старобільського злаково-лучного степу до адвентивної фракції флори Роменсько-Полтавського геоботанічного округу.

Ключові слова: систематична структура, адвентивна фракція, флористичні пропорції, степ, Україна

Кучер О.А. Систематическая структура адвентивной фракции флоры Старобельской злаково-луговой степи. — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(2): 153—157.

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

Представлены результаты анализа систематической структуры адвентивной фракции флоры Старобельской злаково-луговой степи, которая включает 377 вида из 237 родов и 61 семейства. Наблюдается повышение рангов семейства *Chenopodiaceae* и более низкие ранги — семейств *Fabaceae* (5) и *Rosaceae* (11), флористическая пропорция составляет 1 : 3,9 : 6,2. Сравнение с аналогичными данными других регионов Украины показало схожесть исследованной флоры Старобельской злаково-луговой степи с адвентивной фракцией флоры Роменско-Полтавского геоботанического округа.

Ключевые слова: адвентивная фракция, систематическая структура, флористическая пропорция, степ, Украина



doi: 10.15407/ukrbotj73.02.158

В.Л. ШЕВЧИК, О.В. НІКІТЧУК, Т.В. ШЕВЧИК, В.А. СОЛОМАХА

Навчально-науковий центр «Інститут біології» Київського національного університету імені Тараса Шевченка
вул. Володимирська, 64, м. Київ, 03680, Україна

shewol@ukr.net

oxananikitchuk@ukr.net

tarshev@ukr.net

v.sol@ukr.net

НОВЕ МІСЦЕЗНАХОДЖЕННЯ *CRATAEGUS UCRAINICA* (ROSACEAE) В ДЕЛЬТІ р. РОСЬ

Shevchyk V.L., Nikitchuk O.V., Shevchyk T.V., Solomakha V.A. A new record of *Crataegus ucrainica* (Rosaceae) in the Ros river estuary. Ukr. Bot. J., 2016, 73(2): 158–162.

Educational and Scientific Centre «Institute of Biology», Taras Shevchenko National University of Kyiv
64, Volodymyrska Str., Kyiv, 03680, Ukraine

Abstract. Based on the results of field research, a new locality of *Crataegus ucrainica* A. Pojark. in the center of this species range, in the Middle Dnipro area, is reported. Cenotic and ecological features of a new habitat of this species at the confluence of the Dnipro and the Ros rivers near Kaniv town (Cherkasy Region) are presented. The studied locality of *Crataegus ucrainica* has confirmed significant ecological uniqueness and specificity of this species. Therefore, a comparative morphological analysis of existing herbarium collection for reliable identification of the species and further study of its geographic, ecological and coenotic features are needed. Protection measures for the new localities of this rare species included in the IUCN Red List of Threatened Species are urgently needed.

Key words: *Crataegus ucrainica*, rare species, protection, Middle Dnipro area

Вступ

Для збереження раритетної компоненти фіторізноманіття України необхідною умовою є інформація про особливості поширення та екологію місцезростань рідкісних видів. До цікавих у цьому аспекті можна віднести також *Crataegus ucrainica* A. Pojark. Обмеженість ареалу та рідкість і розпорошеність локальних популяцій визначають і стимулюють інтерес до вивчення цього виду. Значна частина повідомлень про його зростання на території України та в суміжних місцевостях (Bortnyak et al., 1990; Bortnyak et al., 1991 a, b; Ferents, Khomyn, 2008; Arkushyna, Hulay, 2010) може стосуватися інших, схожих за морфологією таксонів, оскільки гербарні зразки з указаних територій не ідентифікувалися фахівцями-глодознавцями. Тому важливим є виявлення нових популяцій цього виду, що можуть слугувати джерелом інформації про нього, стати об'єктом вивчення його екології, особливостей фенології та біології відновлення в умовах різних біотопів і конкретних місцезростань.

© В.Л. ШЕВЧИК, О.В. НІКІТЧУК, Т.В. ШЕВЧИК,
В.А. СОЛОМАХА, 2016

Один із авторів цієї статті (В.А. Соломаха) влітку 1975 р. в урочищі «Стінка» на околицях с. Підставки Золотоніського р-ну Черкаської обл. зафіксував зростання *Crataegus ucrainica*. Це урочище зі схилом східної експозиції прилягає до сільського кладовища. Між урочищем і кладовищем пролягає яр, який раніше сягав заплави р. Супій, повністю меліорованої у зв'язку з торфорозробками. Можливо, раніше ложе яру використовувалося як дорога. В нижній його частині з боку урочища зростало одинокі дерево *C. ucrainica* заввишки близько 4 м із діаметром стовбура 15 см. Його вік сягав 60 років. На жаль, під час облаштування недалеко від цього місця, козацької криниці, дерево знищили. Пошуки *C. ucrainica* на інших ділянках біля с. Підставки тоді були марними. Це дерево в 1984 р. також зафіксував В.М. Любченко, що підтверджено його гербарними зразками, які зберігаються в гербаріях *КШ* і кафедри ботаніки ННЦ «Інститут біології» Київського національного університету імені Тараса Шевченка.

Пошуки виду в 2013 р. в урочищі «Стінка» не дали результатів.

Наведені вказівки про зростання *C. ucrainica* на о. Шелестів (Канівський природний заповідник) (Bortnyak et al., 1990; Bortnyak et al., 1991a, b) та в його околицях не підтверджені відповідним гербарним матеріалом. Посилання цих авторів, очевидно, стосується іншого таксона, можливо, гібридного походження, з комплексом проміжних ознак (1–2 стовпчики та 1–2 кісточки, часткове опушення листків), який ми зафіксували в кількох локалітетах у гирлі Росі, на прибережних схилових ділянках заплави Супою та Сули з лівобережної частини Середнього Придніпров'я.

Об'єкти та методи досліджень

У дельті р. Рось, поблизу території Канівського природного заповідника, нами виявлена доволі велика популяція *C. ucrainica*. Ділянка, де розрізнено зростають особини *C. ucrainica*, має площу близько 2 га. Для її вивчення застосовані загальноприйняті польові та камеральні методи.

Проведені повні геоботанічні описи. Площа ділянок описів становила 1–2 ари. Назви видів наведені за зведенням С.Л. Мосякіна та М.М. Федорончука (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999). Віковий стан знайдених особин *C. ucrainica* оцінювали, керуючись методичними підходами, запропонованими в літературі (Smyrnova et al., 1990).

Гербарні зразки *C. ucrainica* із виявлених місцезнаходжень передані до Гербарію Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (КВ), Гербарію Київського національного університету імені Тараса Шевченка (КВУ) та до фондів Канівського природного заповідника.

Результати досліджень та їх обговорення

Рід *Crataegus* L. налічує від 250–300 (Phipps, James, 1990) до 1500 (Tsvelev, 2001) видів і є одним із найскладніших у таксономічному аспекті в родині *Rosaceae* Juss. Його представники поширені переважно в помірних районах Північної півкулі — на рівнинах і по долинах річок, а також у гірських регіонах, де зростають у чагарникових заростях, рідше — в лісах і на степових схилах. Для флори України наводиться 28 видів *Crataegus* (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999).

Здатність видів роду до активної внутрішньосекційної та міжсекційної інтрогресивної гібридації, наявність поліплоїдії та апоміксису (Tsvelev,

2001; Mezhenka, Mezhenkyu, 2013) визначають високе різноманіття морфологічних типів особин, що ускладнює ідентифікацію видів.

Серед дикорослих видів роду *Crataegus* на територіях Середнього Придніпров'я повсюдно й часто трапляються особини з однією кісточкою у довгастому плоді та відсутністю будь-якого опушення на листках, пагонах поточного року приросту, квітконіжках і плодах. Такі рослини діагностуються за визначником (Myakushko, 1987) як *Crataegus pseudokyrstostyla* Klokov. М.М. Цвельов (Tsvelev, 2001) ідентифікує цей матеріал як *C. rhipidophylla* Gand., вказуючи на значну складність історії вивчення виду та заплутаність його номенклатури.

Під час маршрутних флористичних обстежень берегів Дніпра, поблизу с. Пекарі Канівського р-ну Черкаської обл., ми знайшли 19 особин глоду. Виявлені особини мають різний віковий стан (від іматурів до старих генеративних дерев). Усі вони за морфологічними ознаками досить добре відрізняються від *C. rhipidophylla*. Зокрема, більшими за розмірами, бочкоподібними, дещо опушеними плодами. Крім того, їм властиве характерне опушення черешків, квітконіжок, листової пластинки, осей суцвіття та пагонів приросту поточного року. За наявності одного, рідше — двох стилодіїв усі плоди мають по дві кісточки.

Загалом за більшістю ознак такий морфотип діагностується як *Crataegus ucrainica* Pojark. (Klokov, 1954). У системі роду він належить до типової секції *Crataegus (Oxyacanthae* Loud.) ряду *Ambigua* Pojark., який об'єднує дев'ять видів. К. Кристенсен (Christensen, 1992) синонімізує *C. ucrainica* разом з кількома спорідненими із ним кримськими видами (*C. eriantha* Pojark., *C. stankovii* Kossyach, *C. taurica* Pojark.) із *C. meyeri* Pojark., вказуючи на можливо давнє гібридогенне походження останнього.

Знахідка виявлена в межах дельти Росі, за 5–25 м від русла Дніпра, в районі новозбудованого вертолітного аеродрому. Між цим об'єктом і руслом Дніпра в масиві вербово-тополевого лісу спонтанного походження є проточна долина завдовжки близько 700 м, яка заливається водою під час сильних дощів, масового танення снігу та повені.

Усі виявлені особини цього морфотипу зростали на однотипній за характером походження ділянці. Це — крайова зона алювіально-делювіальних наносів лівобережної частини дельти р. Рось, що омивається руслом Дніпра й розміщена дуже близько до його корінного правого берега. Ймо-

вірно, цю частину цієї ділянки узбережжя формує більш раннє за часом утворення, розмите річковими водами тіло зсувної тераси. Це припущення підтверджується наявністю шару темно-сірих водотривких глин, що відслонюються у смугі пляжу русла Дніпра (ймовірно, темно-сірі глини верхньої товщі байоського ярусу юрської системи (Paliyenko et al., 1971), якими підстеляються алювіальні піщані відклади з типовими формами мікрорельєфу, характерними для прируслової частини заплави. Всі особини виявлені в межах ділянки, поверхня якої зазнала значних техногенних трансформацій рельєфу (будівництво дорожньої дамби та комплексу споруд полів фільтрації стічних вод Канівського комунгоспу).

У ценотичному аспекті популяція приурочена до лісів і рідколісь (загальна зімкнутість деревно-чагарникового ярусу – від 0,1 до 0,7) класу *Salicetea purpurea* Moog 1958 (порядок *Salicetalia purpureae* Moog 1958, союз *Salicion albae* Th. Müller et Gors 1958). У деревному ярусі з високою постійністю (IV–V) зростають види, які є характерними та діагностичними для цього класу рослинності, – *Populus nigra* L. (10–20 % проективного покриття) і *Crataegus pseudokyrtostylis* (2–20 %). У зв'язку з високою антропотрансформованістю ділянки та постійним впливом рекреаційного фактора серед дерев трапляється значна кількість представників синантропної дендрофлори. Суттєву фітоценотичну роль відіграють *Acer negundo* L. (постійність II: проективне покриття 1 %), *Robinia pseudoacacia* L. (II: 10 %), *Amorpha fruticosa* L. (II: 2 %), *Malus sylvestris* L. (I: 10 %), *Armeniaca vulgaris* Lam. (I: 3 %), *Pyrus communis* L. (I: +), *Morus nigra* L. (I: 5 %), *Ligustrum vulgare* L. (I: +), *Lonicera tatarica* L. (I: +), *Elaeagnus angustifolia* L. (I: +).

Серед аборигенних видів також зрідка й поодинокі трапляються *Populus alba* L., *Quercus robur* L., *Rosa canina* L., *Viburnum opulus* L., *Rhamnus cathartica* L. У ярусі трав високу постійність (III–V) мають характерні види цього ж класу рослинності, зокрема *Aristolochia clematitis* L., *Rubus caesius* L., *Polygonum dumetorum* L., *Elytrigia repens* L., *Asclepias syriaca* L., *Carex hirta* L., *Carex praecox* Schreb., *Asparagus officinalis* L., *Glechoma hederacea* L., *Torilis japonica* Houtt., *Equisetum pratense* Ehrh. Зрідка трапляються *Euphorbia virgata* Waldst. & Kit., *Galium boreale* L., *Bromus inermis* Leyss., *Humulus lupulus* L., *Hypericum perforatum* L., *Artemisia campestris* L., *Lysimachia nummularia* L., *Agrostis alba* L., *Genista tinctoria* L.,

Chelidonium majus L., *Cucubalus baccifer* L., *Achillea submillefolium* Klokov & Krytzka, *Linaria vulgaris* Mill., *Berteroa incana* (L.) DC., *Festuca rupicola* L., *Origanum vulgare* L., *Eryngium planum* L., *Scutellaria galericulata* L., *Verbascum lychnitis* L., *Galium verum* L., *Tanacetum vulgare* L., *Rumex thyrsoiflorus* Fingerh., *Convolvulus arvensis* L., *Securigera varia* (L.) Lassen, *Echinops sphaerocephalum* L., *Phalacrocoma annuum* (L.) Dumort., *Phleum pratense* L., *Chondrilla juncea* L., *Veronica longifolia* L., *Galeopsis bifida* Boenn., *Poa nemoralis* L., *Calamagrostis epigeios* L. Слід зазначити, що високу постійність мають види трав, які є індикаторами умов різкозмінного режиму вологозабезпечення і повсюдно зростають у Середньому Придніпров'ї на ділянках середнього рівня заплави Дніпра.

На час обстеження (22–25.07.2015) усі дерева *C. ucrainica* генеративного віку мали добре сформовані, але ще зелені плоди. У частини особин догенеративного віку зафіксовані всохлі центральні пагони та активне галуження бокових. Уважне обстеження всієї площі, на якій знайдені рослини цього виду, та прилеглих ділянок засвідчило повну відсутність проростків і ювенільних особин. Імовірно, початкові етапи онтогенезу у виявлених особин відбувалися за умов більш ранніх стадій сукцесії, які наразі тут відсутні через зміни, що сталися в рослинному покриві. Прикметно, що особини наймолодших вікових станів локалізуються в найбільш розріджених деревостанах, а також на полянах й узліссях, що свідчить про їхню геліофільну природу. На цьому тлі особини *C. pseudokyrtostylis* різного віку, включаючи ювенільні, траплялися повсюдно у трав'яному ярусі. Очевидно, що виявлена нами ценопопуляція *C. ucrainica* перебуває у зрілому стані, де через сформованість деревно-чагарникового та трав'яного ярусів відновний процес у багатьох деревних видів заблокований. У зв'язку з цим знайдений нами локалітет *C. ucrainica* в гирлі р. Рось також потребує реалізації певного комплексу заходів для його охорони.

Висновки

Отже, досліджене нами місцезнаходження *Crataegus ucrainica* в гирлі р. Рось (Середнє Придніпров'я) характеризується значною екологічною своєрідністю і специфікою цієї локальної популяції виду. Це спричинює необхідність додаткових обстежень території регіону для виявлення його нових локальних популяцій і їх дослідження з ме-

тою здійснення порівняльного біотопічного аналізу й уточнення поширення, екологічних і ценотичних особливостей даного *C. ucrainica*.

Попереднє обстеження, проведене у 2013–2015 рр. на гирлових ділянках приток, які впадають у Дніпро, і їхніх долинах, на правобережжі Лісостепу, дає підстави стверджувати відсутність інших місцезнаходжень *C. ucrainica* на цій території. Віднайдені схожі рослини глоду з 1–2 кісточками й подібною морфологією потребують додаткового дослідження, як і гербарні зразки з Рівненської та Житомирської областей.

В обсязі видів флори України в межах секції *Crataegus* (*Oxycanthae* Loud.) ряду *Ambigua* Rojark. потрібно також провести, крім морфологічного та різнопланового ареалогічного аналізів, дослідження пилку й каріології цих таксонів. Очевидною є доцільність використання насінневого матеріалу для вирощування сіянців *ex situ* та закладання пробних ділянок, на яких висаджуватимуть отримані саджанці у відповідних для наступних етапів онтогенезу біотопах. У ході таких експериментів суттєвим буде різнопланове дослідження морфологічних особливостей особин різних вікових стадій *C. ucrainica* порівняно з *C. pseudokyrstostyla*.

З метою охорони цього рідкісного виду, занесеного до Міжнародного Червоного списку, необхідне зменшення рекреаційного навантаження на ділянку прибережної смуги, де зростають особини *C. ucrainica*.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Arkushyna H.F., Hulay O.V. *Naukovyy visnyk NLTU Ukrayiny*, 2010, 20(14): 39–42. [Аркушина Г.Ф., Гулай О.В. Особливості дендрофлори Кіровограда та її значення в оптимізації міського середовища // *Наук. вісн. НЛТУ України*. — 2010. — Вип. 20(14). — С. 39–42].
- Bortnyak M.M., Lyubchenko V.M., Voytyuk Yu.O. *Ukr. Bot. J.*, 1990, 47(4): 70–73. [Бортняк М.М., Любченко В.М., Войтюк Ю.О. Рідкісні види флори Середнього Придніпров'я у флорі Михайлівського соснового лісу на Черкащині // *Укр. ботан. журн.* — 1990. — 47(4). — С. 70–73].
- Bortnyak M.M., Lyubchenko V.M., Voytyuk Yu.O., Holyachenko T.V. *Visnyk Kyiv. un-tu: khim.-biol. nauky ta nauky pro zemlyu*, 1991a, 1: 44–50. [Бортняк М.М., Любченко В.М., Войтюк Ю.О., Голяченко Т.В. Флора Михайлівського соснового лісу на Черкащині // *Вісн. Київ. ун-ту: хім.-біол. науки та науки про землю*. — 1991a. — Вип. 1. — С. 44–50].
- Bortnyak M.M., Lyubchenko V.M., Voytyuk Yu.O., Holyachenko T.V. *Visnyk Kyiv. un-tu: khim.-biol. nauky ta nauky pro zemlyu*. 1991b, 2: 42–46. [Бортняк М.М., Любченко В.М., Войтюк Ю.О., Голяченко Т.В. Аналіз флори Михайлівського лісу // *Вісн. Київ. ун-ту: хім.-біол. науки та науки про землю*. — 1991b. — Вип. 2. — С. 42–46].
- Christensen K.I. Revision of *Crataegus* sect. *Crataegus* and nothosect. *Crataeguineae* (*Rosaceae*—*Maloideae*) in the Old World, System. Bot. Monographs, Am. Soc. Plant Taxonomists, 1992, 35: 1–199.
- Ferents N.M., Khomyn I.H. *Zapovidna sprava v Ukraini*, 2008, 14(1): 28–31. [Ференц Н.М., Хомин І.Г. Рідкісні види судинних рослин проєктованого біосферного резервату «Розточчя» // *Заповідна справа в Україні*. — 2008. — 14(1). — С. 28–31].
- Klokov M.V., *Crataegus*. In: *Flora URSS (Flora RSS Ucr.)*, Kyiv: AN URSS, 1954, vol. 6, pp. 49–79. [Клоков М.В., *Crataegus* L. // *Флора УРСР*. — К.: Вид-во АН УРСР, 1954. — Т. 6. — С. 49–79].
- Mezhens'ka L.O., Mezhens'kyu V.M. *Rid Glid (Crataegus L.) v Ukrayini: introduktsiya, selektsiya, ekolo-ho-biologichni osoblyvosti*, Kyiv: TsP Komprynt, 2013, 234 pp. [Меженська Л.О., Меженський В.М. *Рід Глід (Crataegus L.) в Україні: інтродукція, селекція, еколого-біологічні особливості*. — К.: ЦП «Компринт», 2013. — 234 с.].
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. *Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist*, Kiev, 1999, xxiii + 345 pp. <http://dx.doi.org/10.13140/2.1.2985.0409>
- Myakushko T.J. *Crataegus*. In: *Opredeylitel vysshikh rastenyi Ukrainy*, Kyiv: Naukova Dumka, 1987, pp. 160–162. [М'якушко Т.Я. *Crataegus* // *Определитель высших растений Украины*. — Киев: Наук. думка, 1987. — С. 160–162].
- Paliyenko E.T., Moroz S.A., Kudelya Yu.A. *Relyef ta heolohichna budova Kanivskoho Prydniprova*, Kyiv: Vyd-vo Kyiv. un-tu, 1971, 95 pp. [Палієнко Е.Т., Мороз С.А., Куделя Ю.А. *Рельєф та геологічна будова Канівського Придніпров'я*. — К.: Вид-во Київ. ун-ту. — 1971. — 95 с.].
- Phipps I., James B. *A checklist of the subfamily Maloideae (Rosaceae)*, Eds J.B. Phipps, K.R. Robertson, P.G. Smith, J.R. Rohrer, 1990, vol. 68, issue 10, pp. 2209–2269.
- Pojarcova A.I. *Crataegus*. In: *Flora SSSR (Flora URSS)*, Leningrad: AN SSSR, 1939, vol. 9, pp. 416–468. [Пояркова А.И. *Crataegus* L. // *Флора СССР*. — Л.: Изд-во АН СССР, 1939. — Т. 9. — С. 416–468].
- Smirnova O.V., Chystiakova A.A., Popadiuk R.V., Evstyhneev O.Y., Korotkov V.N., Mytrofanova M.V., Ponomarenko E.V. *Populiatsyonnaia orhanyzatsiya rastytelnogo pokrova lesnykh terytoriy*, Pushchino, 1990, 91 pp. [Смирнова О.В., Чистякова А.А., Попадюк Р.В., Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Митрофанова М.В., Пономаренко Е.В. *Популяционная организация растительного покрова лесных территорий*. — Пушкино, 1990. — 91 с.].
- Solomakha V.A. *Syntaksonomiya roslynnosti Ukrainy. Tretie nablyzhennia*, Kyiv: Phytosociocentre, 2008, 296 pp. [Соломаха В.А. *Синтаксономія рослинності України. Третє наближення*. — К.: Фітосоціоцентр, 2008. — 296 с.].

Tsvelev N.N., *Crataegus*. In: *Flora Vostochnoy Evropy (Flora Europae Orientalis)*, St. Petersburg: Myr y sem'ya, yzd-vo SPKhFA, 2001, vol 10, pp. 557–586. [Цвелев Н.Н., *Crataegus* L. // *Флора Восточной Европы*. — СПб.: Мир и семья, изд-во СПХФА, 2001. — Т. 10. — С. 557–586].

Рекомендує до друку
М.М. Федорончук

Надійшла 12.10.2015 р.

Шевчик В.Л., Нікітчук О.В., Шевчик Т.В.,
Соломаха В.А. **Нове місцезнаходження *Crataegus ucrainica* (*Rosaceae*) в дельті р. Рось.** — Укр. ботан. журн. — 2015. — 73(1): 158–162.

Навчально-науковий центр «Інститут біології»
Київського національного університету імені Тараса
Шевченка
вул. Володимирська, 64, м. Київ, 03680, Україна

Наведено інформацію про місцезнаходження *Crataegus ucrainica* A. Rojark., виявлене в центральній частині його ареалу в Середньому Придніпров'ї. Відображено еколого-ценотичні особливості зростання виду в місці впадіння р. Рось у Дніпро поблизу м. Канева (Черкаська обл.). Досліджений локалітет *C. ucrainica* підтвердив екологічну своєрідність і специфіку цього виду, що свідчить про необхідність здійснення порівняльного морфологічного аналізу наявних гербарних зборів із метою достовірної ідентифікації виду та виявлення його географічних, екологічних і ценотичних особливостей.

Підкреслюється нагальна потреба охорони нових локалітетів цього рідкісного виду, занесеного до Міжнародного Червоного списку.

Ключові слова: *Crataegus ucrainica*, рідкісний вид, охорона, Середнє Придніпров'я.

Шевчик В.Л., Нікітчук О.В., Шевчик Т.В.,
Соломаха В.А. **Новое местонахождение *Crataegus ucrainica* (*Rosaceae*) в дельте р. Рось.** — Укр. ботан. журн. — 2015. — 73(1): 158–162.

Учебно-научный центр «Институт биологии» Киевского
национального университета имени Тараса Шевченко
ул. Владимирская, 64, г. Киев, 03680, Украина

Приведена інформація про новом местонахождении *Crataegus ucrainica* A. Rojark в центральній частині його ареала в Середньому Придніпров'ї. Отображені еколого-ценотическі особливості нового локалітета виду в місці впадіння річки Рось в Дніпр поблизу Канева (Черкасска обл.). Исследования подтвердили значительное экологическое своеобразие и специфику этого вида, что свидетельствует о необходимости проведения сравнительного морфологического анализа имеющихся гербарных сборов с целью их достоверной идентификации и уточнения географических, экологических и ценотических особенностей вида.

Подчеркивается необходимость охраны новых локалитетов *C. ucrainica*, включенного в Международный Красный список.

Ключевые слова: *Crataegus ucrainica*, редкий вид, охрана, Среднее Приднепровье.

НОВІ ВИДАННЯ

Якубенко Б.Є., Попович С.Ю., Григорюк І.П., Устименко П.М. **Геоботаніка: тлумачний словник: Навч. посібник. 3-тє видання** / Національний університет біоресурсів та природокористування, Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України. — К.: Фітосоціоцентр, 2015. — 421 с.

У посібнику з позицій системного підходу викладено основні та споріднені геоботанічні терміни й поняття, для деяких з них наведено детальне тлумачення, математичний апарат, зміст підкріплено ілюстраціями.

Для науковців, викладачів, аспірантів і студентів класичних природничих та аграрних вищих навчальних закладів, усіх, хто цікавиться проблемами геоботаніки.



doi: 10.15407/ukrbotj73.02.163

Г.М. ПАЛАМАР-МОРДВИНЦЕВА, П.М. ЦАРЕНКО

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

ХАРОФІТНІ ВОДОРОСТІ: ПИТАННЯ ЕВОЛЮЦІЇ ТА ФІЛОГЕНІЇ

Palamar-Mordvintseva G.M., Tsarenko P.M. **Charophytic algae: issues of evolution and phylogeny.** Ukr. Bot. J., 2016, 73(2): 163–177.

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

Abstract. Results of various approaches to study of phylogeny of charophytes and their probable phylogenetic affinity with some taxonomic groups of vascular plants are analyzed. The data on phylogenetic reconstruction of this group and some peculiarities of its phylogenesis and evolution are based on the results of molecular biological studies. The issues of forming multicellularity and gravitropism of charophytic algae as well as the significance of these processes for the origin of land plants are discussed. It is demonstrated the differences in perceptions regarding phylogenetic relationships of different representatives of *Charophyta* on molecular-genetic data with classical morphological and cytological characteristics as well as the ambiguity in dealing with issues on relationships within this group of plants. Information of modern ideas on the importance and *Charophyta* place in establishing the kingdom of plants and their ancestral forms and relationships with other taxa are summarized. Results of paleontological research of charophytes are discussed and history of taxonomic groups of *Charales* is analyzed.

Key words: charophytic algae, streptophytic line of evolution, phylogenesis, gravitropism, multicellularity, paleontological research

Вступ

Харофітні водорості — чисельна (за сучасних уявлень), доволі давня монофілетична група фрагмопластної, стрептофітової лінії еволюції рослин (*Chloroplastida*), що відмежувалася від хлорофітної лінії ще понад 450 млн років. Вона близькопоріднена з вищими рослинами й об'єднує нині одно- та багатоклітинні, моноцитні та ценоцитні організми з різною морфологічною структурою талому. Ці організми характеризуються наявністю багатьох морфолого-цитологічних ознак, однотипних з іншими представниками *Streptophyta*, що зростають у водному, аерофітному середовищі і в ґрунті. Класичні уявлення про безпосередні родинні зв'язки харальних водоростей (*Charales*) із вищими споровими рослинами (гетероморфна зміна поколінь, гетеротрихальна будова зі здатністю формувати паренхіматозні диски, оогонії з трихогіною, архегоніюподібна будова оогоніїв із заплідненими яйцеклітинами) чи розгляд цієї групи як прямих предків судинних рослин не під-

твердилися за результатами молекулярно-біологічних досліджень. Разом з тим немає єдиної думки щодо конкретної таксономічної сестринської групи, яка філогенетично пов'язана з іншими рослинами. Зокрема, якщо ймовірним анцестральним представником *Chloroplastida* за хлоропластними генами вважали зелену джугутикову водорість *Mesostigma viride* Lauterborn (Bhattacharia et al., 1998; Lemieux et al., 2000; Lemieux, Otis et al., 2007; Rodriguez-Ezpeleta et al., 2007), а кладу з *M. viride* та *Chlorokybus atmophyticus* Geitler як сестринську до всіх стрептофітів (Lemieux et al., 2007), то філогенетичну лінію ембріофітів виводять тепер від різних таксономічних груп харофітів — *Zygnematales/Zygnematophyceae* (Turmel et al., 2006; Wodniok et al., 2011; Timme et al., 2012; Zong et al., 2013; Ruhfel et al., 2014), *Coleochaetales* (Turmel, Gagnon et al., 2009; Turmel, Otis et al., 2009) або *Coleochaetales + Zygnematales* (Finet et al., 2012; Laurin-Lemay et al., 2012; Zong et al., 2015).

Метою цієї роботи є узагальнення відомостей та аналіз результатів сучасних досліджень у напрямку філогенетичних реконструкцій харофітних зелених водоростей, а також висвітлення значущості нових

філогенетичних гіпотез про деякі ключові аспекти еволюції рослин. Особливо це стосується здобутків молекулярно-біологічних досліджень, розкриття особливостей життєвих циклів, виникнення багатоклітинності та гравітропізму, а також досягнень молекулярної фізіології та пізнання еволюції геному. Ці завдання пов'язані з підготовкою флори харофітних водоростей України й аналізом різних аспектів, що стосуються цієї групи рослин. Місце та значення харофітних водоростей у системі органічного світу обговорено нами в попередній статті (Palamar-Mordvintseva, Tsarenko, 2009), а питання еволюції та філогенетичних зв'язків частково висвітлені в іншій публікації (Palamar-Mordvintseva, Tsarenko, Barinova, 2015).

Філогенез харофітних водоростей. З'ясування філогенетичних зв'язків організмів було визнано головною метою біології після оприлюднення теорії Ч. Дарвіна про їхню еволюцію (Darwin, 1859). Поява наземних рослин (ембріофітів) стала одним із найвеличніших явищ в історії живого, зумовленим незворотним еволюційним процесом становлення життя на Землі. Розробка кладистичних принципів (Henning, 1966) і наукові здобутки 1960–1970-х років (Pickett-Heaps, 1967, 1975; Pickett-Heaps, Marchant, 1972; Marchant, Pickett-Heaps, 1973), що окреслили чіткі концептуальні рамки для розкриття співвідношень між організмами, а також формальне виокремлення харофітних водоростей у сучасному широкому розумінні обсягу групи та її діагностичних ознак, які базуються на особливостях клітинного поділу й ультраструктурі джгутикового апарату (Mattox, Stewart, 1984), внесли суттєвий вклад у сучасну систематику, обґрунтувавши чітку філогенетичну основу для різних груп водоростей. Розвиток філогенетичних досліджень став імпульсом для вивчення історичних механізмів і самих процесів еволюційних подій за допомогою формулювання гіпотез еволюційних моделей великих клад організмів.

Хоча ранні морфологічні кладистичні дослідження були вагомим внеском у систематику, хибна інтерпретація особливостей гомоплазії та їхня недооцінка призвели до формулювання деяких некоректних гіпотез. Однак спростуванню цих тверджень сприяло поглиблене вивчення складу РНК і ДНК та застосування автоматизованої методики його опрацювання. Це дало змогу системніше використовувати структурні особливості гена, однієї чи кількох клітинних субодиниць або групи орга-

нізмів. У результаті отримано докази до конкретних філогенетичних схем (Delsuc et al., 2003; Qiu, 2008; Becker, Marin, 2009; Gontcharov, 2009; Finet et al., 2010; Zong et al., 2013, 2015). Окрім того, використання високорозвиненої методики секвенування, збільшення кількості досліджених таксонів сприяли кращому розумінню й оцінці значущості філогенетичних досліджень (Brinkmann, Phillipe, 2008). Послідовники традиційної морфолого-цитологічної систематики залучають усю сукупність результатів новітніх філогенетичних досліджень для пізнання еволюційних процесів.

За сучасними даними, «зелені рослини» — *Chloroplastida* (Levis, McCourt, 2004; Qiu, 2008; Becker, Marin, 2009; Gontcharov, 2009; Finet et al., 2010; Adl et al., 2012; Leliaert et al., 2012) об'єднують усі «зелені» водорості (представників «зеленої» філи еволюції) разом із наземними рослинами (ембріофітами). Вони є монофілетичною групою організмів із анцестральними зеленими джгутиконосцями (АЗД) в основі та із надзвичайним розмаїттям їхньої морфології, будови клітин, життєвого циклу, репродукції та біохімії (рис. 1).

«Зелені рослини» рано розділилися на дві еволюційні філи (лінії): 1) зелені водорості (*Chlorophyta*) і 2) стрептофіти (*Streptophyta*): харофітні водорості (*Charophyta*) та ембріофіти (*Embryophyta*). Цей поділ відбувся близько 725–1200 млн років тому (Hedges et al., 2004; Yoon et al., 2004; Zimmer et al., 2007). Порівняно з хлорофітною лінією еволюції, яка охоплює більшість видів традиційного відділу *Chlorophyta* (сотні родів і понад 10000 видів), у стрептофітній лінії відносно мало зелених харофітних водоростей (близько 65 родів і декілька тисяч видів), котрі разом із майже півмільйона видів наземних рослин (ембріофітів) формують групу *Streptophyta* (sensu Bremer et al., 1987), або *Charophyta* (sensu Levis et McCourt, 2004).

Заселення наземних місцезростань нащадками харофітних водоростей відбулося близько 450–470 млн років тому і стало надзвичайною подією в еволюції життя на Землі (Graham, 1993; Kenrick, Crane, 1997; Bateman et al., 1998).

Усередині харофітних зелених водоростей виділяють 6 виразних морфологічних груп (рис. 1): 1) флагелятна (*Mesostigmatophyceae*), 2) сарциноїдна чи пакетоподібна (плеврококоїдна) (*Chlorokybophyceae*), з елементами галуження (*Interfilum* Chodat, зрідка *Klebsormidium* P.C. Silva, Mattox & Blackwell), 3) нитчаста (нероз-

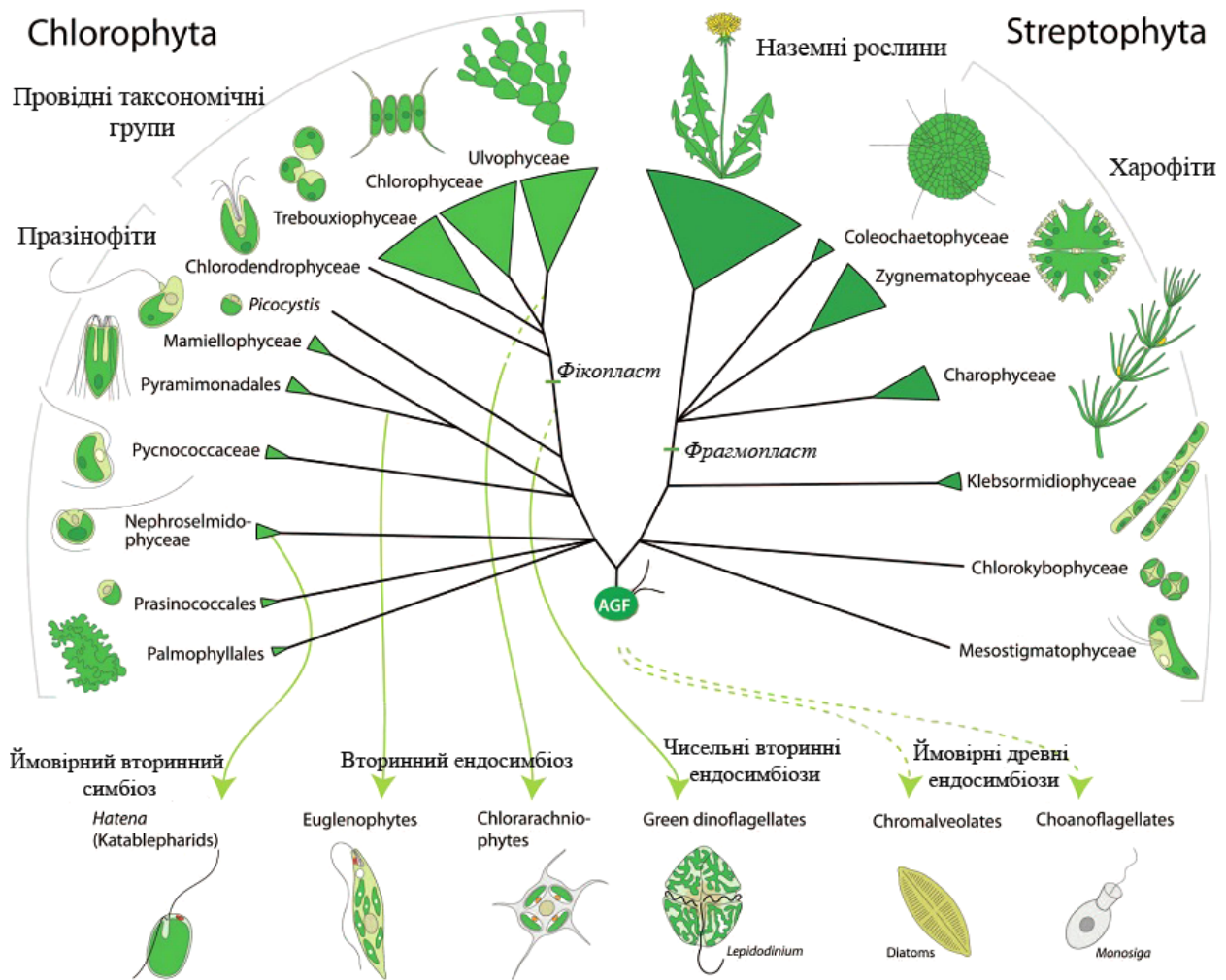


Рис. 1. Дерево філогенетичних зв'язків таксономічних груп водоростей зеленої лінії: еволюція (верхня частина рисунка) та поширення її генів серед інших еукаріотів (за Leliaert et al., 2012)

Fig. 1. The tree of phylogenetic relationships among taxonomic groups of algae on the green line of evolution (top of the figure) and its spread among other eukaryotic genes (after Leliaert et al., 2012)

галужена) (*Klebsormidiophyceae*), 4) кон'югатна (*Zygnematoophyceae* — статева репродукція у вигляді кон'югації, загальна відсутність рухливих клітин) і дві, морфологічно складніші групи, — 5) *Coleochaetophyceae* і 6) *Charophyceae*. Вони характеризуються багатоклітинністю (з плазмодесмами) або паренхімоподібною тканиною талому, інколи розгалуженими гілками, апікальним ростом та оогамною статевою репродукцією. З'ясовано, що *Mesostigma viride* формує одну кладу з *Chlorokybus atrophyticus*, утворюючи ранню дивергентну лінію харофітних водоростей (Lemieux et al., 2007; Rodrigues-Espeleto et al., 2007; Qiu, 2008; Becker,

Marin, 2009). Однак досі залишається актуальним питання щодо групи водоростей, яка є сестринською до ембріофітів.

У багатьох ілюстрованих побудовах еволюції харофітних водоростей і наземних рослин часто харальні (*Charales*) водорості виступають як їхня сестринська група (Qiu, 2008; Becker, Marin, 2009). Раніше, через своєрідний і порівняно складний талом й особливості репродуктивних органів, харальні розглядали як потенційну групу водоростей, щільно пов'язану з наземними рослинами (Boldt, Wynne, 1985). Ця гіпотеза була підтримана певними ультраструктурними (McCourt et al., 1996) і мо-

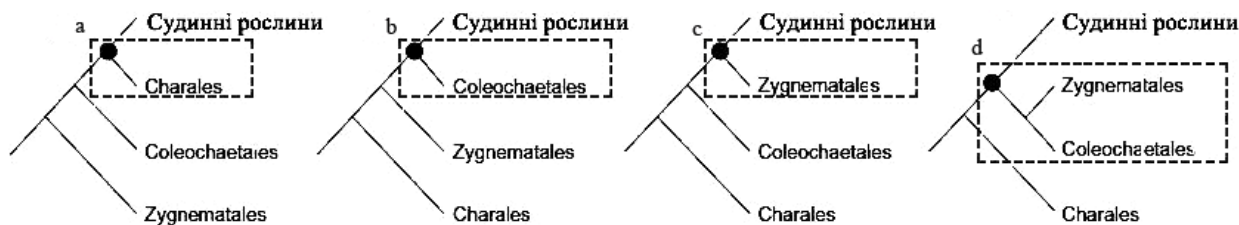


Рис. 2. Схематичне відображення поглядів на філогенетичну спорідненість окремих таксономічних груп харофітів із судинними рослинами за результатами морфологічних (а) і молекулярно-генетичних (b–d) досліджень (за Zong et al., 2015)

Fig. 2. Schematic reflection of views on phylogenetic relations of certain taxonomic groups of charophytes with vascular plants according to the results of morphological (a) and molecular (b–d) studies (after Zong et al., 2015)

лекулярно-філогенетичними даними (Karol et al., 2001; McCourt et al., 2004). Філогенетичне дерево стрептофітів, побудоване на основі сумісних аналізів чотирьох генів від трьох геномів (ядерного — 18S рДНК, хлоропластного — *atpB* і *rbcL*, а також мітохондріального — *NADS*), виразно показало, що харальні є сестринською групою наземних рослин, а їхнє співвідношення мало високу бутстреп-підтримку. Близький зв'язок харальних із наземними рослинами добре збігався з традиційною гіпотезою про напрямок еволюції морфологічних, ультраструктурних і біохімічних ознак у водоростей, які призвели до виходу рослин на сушу й успішно її заселили (McCourt et al., 2004).

Однак у сучасному філогенетичному аналізі *Coleochaetales* і *Zygnematales* також характеризуються як філогенетично споріднені групи з наземними рослинами (рис. 2).

Ультраструктурні дослідження виявили у *Zygnematales* поділ клітин за типом фрагмопласта, що зблизило їх із харальними (*Charales*) та колеохетальними (*Coleochaetales*) водоростями, а також з наземними рослинами (Mattox, Stewart, 1974; Pickett-Heaps, 1975). Подальші біохімічні та молекулярні дослідження встановили, що *Zygnematophyceae* є однією з просунутих груп харофітних водоростей, хоча жодна з отриманих топологій не мала високої або належної статистичної підтримки. Проте філогенетичні аналізи нуклеотидних послідовностей ядерного рибосомного 18S рДНК і хлоропластного *rbcL* генів поставили під сумнів сестринство харальних і наземних рослин (Turmel et al., 2002). Аналізи 76 хлоропластних генів несподівано показали, що кон'югати (*Zygnematophyceae*) є сестринською групою наземних рослин (Gontcharov, 2008, 2009). Розміщення на філогенетичному де-

реві *Zygnematophyceae* переконливо підтвержене високими значеннями бутстрепа, порядком розташування генів у хлоропластному геномі, його генним та інтронним складом і синапоморфними інделами в кодуючих ділянках (Turmel et al., 2005, 2007; Adam et al., 2007). На думку деяких дослідників (Gontcharov, 2008, 2009), такий результат практично неможливо пояснити з позицій традиційних поглядів на хід еволюції у стрептофітів. Представники родів *Coleochaete* Gréb. і *Chara* L. мають складнішу, ніж у кон'югатів, структуру талому, механізм поділу клітин та інші фенотипічні ознаки, спільні з наземними рослинами (McCourt et al., 2004).

Питання щодо походження та ранніх родинних відносин наземних рослин намагалися також вирішити за принципом мультигенного філогенетичного аналізу з використанням великого набору окремих генів і морфологічних ознак, які підтверджують деталізовані філогенетичні зв'язки серед рослин (Finet et al., 2010). Було відібрано збільшене число доступних спеціальних секвентів (ESTs) і зразки різних генів від значної кількості таксонів (77 ядерних генів від 77 різних таксонів), а також нові транскриповані дані піросеквентів у п'яти підібраних видів харофітних водоростей, що виявляють найбільшу спорідненість із наземними рослинами. Філогенетичний аналіз цих мультигенних даних засвідчив *Coleochaetales* як близького родича наземних рослин (бутстреп-підтримка = 91). Автори вперше використали сайт(«site»)-гетерогенну модель еволюції (CAT), яка показала найкращі результати (96,39). Філогенетична гілка *Coleochaete*, як сестринська група наземних рослин, виявилася надзвичайно стійкою в цих аналізах, а зазначений рід — надійним модельним і таксономічним об'єктом. Автори підкреслюють,

що види роду *Coleochaete* мають багато спільних морфологічних ознак із наземними рослинами, зокрема комплексну тривимірну організацію тіла та паренхімоподібну тканину тощо. Ультраструктурні дослідження показали, що цитокінез клітин у представників цього роду відбувається за типом фрагмопласта, який дуже подібний до аналогічного в наземних рослин, а ультраструктура клітинних волосків у видів роду схожа з такою у ризоїдів печіночників. Їх розглядають як гомологічні структури (Graham et al., 2012). Окрім того, клітини *Coleochaete* містять пероксисоми ензимного складу, властивого наземним рослинам, які відсутні в інших водоростей, а в клітинні оболонки входять речовини, подібні до лігніну, що за хімічною структурою наближаються до таких у мохів і печіночників (Graham et al., 2012). Сестринське місце колеохет щодо судинних рослин, можливо, ґрунтується і на результатах палеонтологічних досліджень. Наприклад, порівняльні аналізи сучасних колеохет із викопними представниками роду *Parka* Fleming з пізнього силуру — раннього девону на основі двох структур генеративних органів й екології підтвердили, що вони можуть бути родоначальною групою *Charophyta* (Niclas, 1979). Інтрони мітохондріальних генів *nad5*, виявлені в *Coleochaete orbicularis* E.G. Pringsh., *Sphagnum* L. і *Marchantia* L., не знайдені в інших харофітів і в деяких ембріофітів; це, можливо, їхня вторинна втрата протягом еволюції. Два порядки (*Mesostigmatales* і *Chlorokybales*), за оцінками цих авторів (Graham et al., 2012), не утворюють верхівкову кладу в більшості аналізів, на противагу філогенетичним схемам, заснованим на хлоропластному геномі. Автори цієї роботи вважають, що місце *Mesostigmatales* як термінальної групи до інших харофітів підтримується наявністю в них вегетативної рухливої стадії, але в майбутніх аналізах необхідно з'ясувати позицію цих двох груп. Порівняльні результати дослідження демонструють *Mesostigmatales*, *Chlorokybales* і *Klebsormidiales* як ранні дивергентні харофітні лінії. У них виявлена конгруентність з ядерною локалізацією гена *tufA* у пізньодивергентних харофітних ліній і наземних рослин. Несподіваним у цих дослідженнях виявилось групування представників *Zygnematales* з *Chaetosphaeridium*, які були формально зближені з *Coleochaetales*.

Нещодавно група дослідників намагалася з'ясувати величину потенційного ефекту «залучення довгих гілок» («long-branch attraction») для побу-

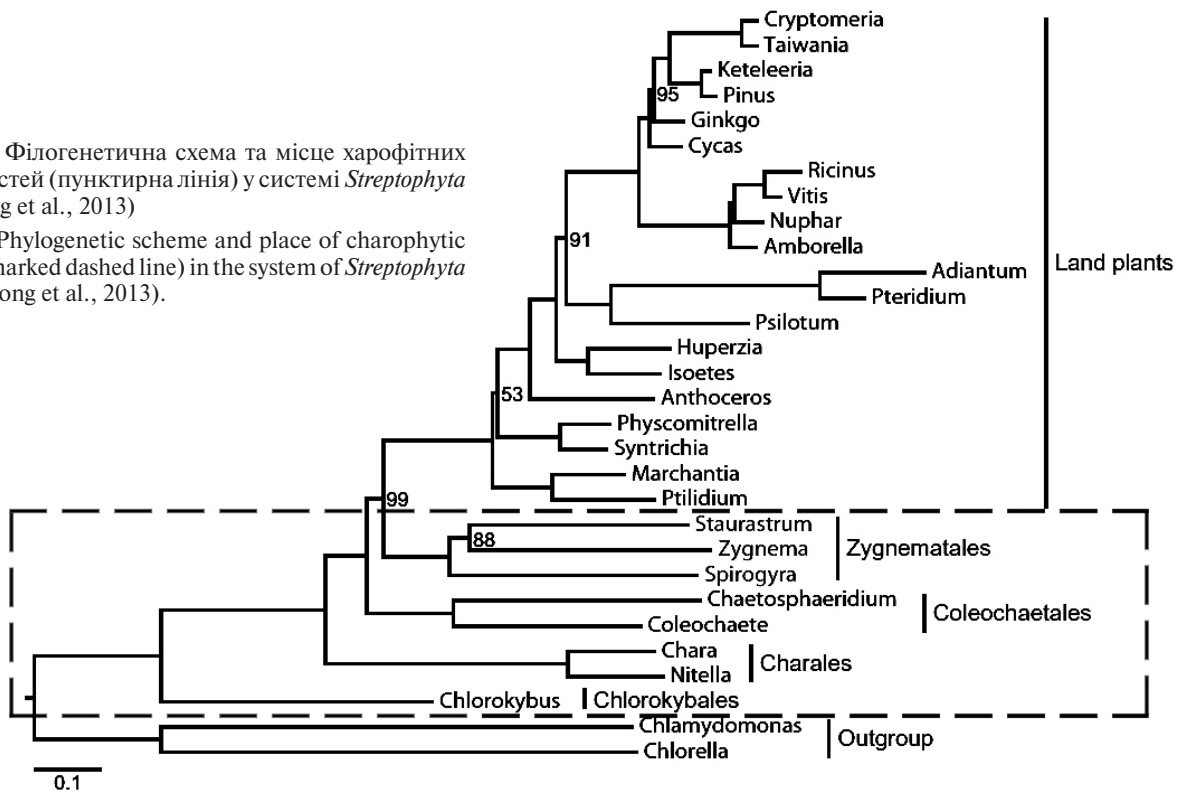
дови філогенетичних реконструкцій. З цією метою здійснено аналіз даних хлоропластного генома, включаючи три нові хлоропластні гени харофітних водоростей — *Coleochaete orbicularis* E.G. Pringsh., *Nitella hookeri* A. Braun, *Spirogyra communis* (Hassall) Kütz. При цьому застосовано часово-позиційну («site- and time-») гетерогенну модель спорідненості порядків у стрептофітів і наземних рослин. Проведений аналіз підтвердив гіпотезу, засновану на даних ядерних секвентів, про *Zygnematales* або ж кладу *Coleochaetales* плюс *Zygnematales* як близькоспоріднені кледи (рис. 2) з наземними рослинами (Zong et al., 2013, 2015).

Результати аналізу хлоропластних генів засвідчують статистичну підтримку кледи *Zygnematales* (на основі порядку розміщення генів у хлоропластному геномі, його генного й інтронного складу і синапоморфних інделів (вставок і делецій) у кодуючих ділянках), або кледи *Zygnematales* і *Coleochaetales* як сестринської групи ембріофітів (Turmel et al., 2005, 2007; Adam et al., 2007; Rodrigues-Espeleta et al., 2007; Gontcharov, 2009; Zong et al., 2015). Подальші дослідження за більшої вибірки таксонів і генів (Becker and Marin, 2009) показали *Charales* як сестринську групу наземних рослин, підкреслили прогресивну еволюцію клітинного ускладнення у харофітних водоростей (наявність фрагмопластів, плазмодесм, шестиразовий синтез клітин, структура флагелятних клітин, оогамія, статева репродукція із зиготним мейозом) і фізіологічну специфіку. Водночас нинішні дослідження пластидних генів засвідчують (Ruhfel et al., 2014), що *Zygnematomphyceae* є сестринською кладою до кледи судинних рослин: *Coleochaetophyceae* — до *Zygnematomphyceae* + *Embryophyta*, *Charophyceae* — до *Coleochaetophyceae* + (*Zygnematomphyceae* + *Embryophyta*), а кледи *Mesostigmatophyceae* + *Chlorokybophyceae* — до всіх інших *Streptophyta* (за бутстреп-підтримкою близько 86 %). Аналогічні результати щодо визначення групової та родової спорідненості у системі стрептофітових рослин отримані також за гетерогенною моделлю іншими дослідниками (Zong et al., 2013) (рис. 3).

Ці результати ще раз підкреслюють розбіжність в уявленнях про філогенетичну спорідненість різних представників *Streptophyta* за даними молекулярно-генетичних досліджень з класичними морфолого-цитологічними ознаками та неоднозначність у вирішенні питання родинних зв'язків у цій групі рослин, що спонукає до аналізу інших додаткових генів.

Рис. 3. Філогенетична схема та місце харофітних водоростей (пунктирна лінія) у системі *Streptophyta* (за Zong et al., 2013)

Fig. 3. Phylogenetic scheme and place of charophytic algae (marked dashed line) in the system of *Streptophyta* (after Zong et al., 2013).



Наведені приклади філогенетичних досліджень родинних зв'язків харофітних водоростей із наземними рослинами засвідчують, що питання про конкретного представника сестринської групи наземних рослин ще остаточно не вирішене, але, ймовірно, проявиться у подальших філогенетичних напрацюваннях.

Еволюція. Еволюційні розробки кінця ХХ ст., що ґрунтувалися на морфологічних ознаках рослин, дали можливість сформулювати чіткі філогенетичні уявлення про основні лінії фотосинтетичних еукаріот (Mishler, Churchil, 1984, 1985; Bremer, 1985; Graham et al., 1991; Kenrick, Crane, 1997). Морфологічні кладистичні дослідження значно доповнили традиційну таксономію, посилили й уточнили критерії для ідентифікації ознак гомології, чітко окресливши певні монофілетичні групи, однак нерідко надавали хибні тлумачення деяких ознак та сумнівні оцінки значення гомоплазії в еволюції рослин (Qui, 2008). На противагу цьому молекулярно-філогенетичні дослідження, що базувалися на структурних змінах геномів, сприяли поглибленню знань і коректності аналізу й інтерпретації одержаних результатів (Qiu et al., 1999, 2000

a,b, 2007, 2008; Bowe et al., 2000; Chaw et al., 2000; Graham, Olmstead, 2000; Karol et al., 2001; Hilu et al., 2003; Kelch et al., 2004). Ці молекулярні дослідження уможливили корегування чи уточнення спірних висновків кладистичних досліджень за результатами морфологічних і молекулярних даних і сприяли підвищенню рівня наших знань про еволюцію та співвідношення між організмами.

Особливості життєвих циклів. Тип і характер життєвого циклу організму розглядають як провідну ознаку його ідентифікації та формування уявлення про його еволюцію. Зміни в життєвих циклах у різних ліній стрептофітових організмів трактують як один з найцікавіших і найважливіших аспектів еволюції рослин. Філогенетичний аналіз рецентних харофітних водоростей і специфіка життєвих циклів у їхніх викопних представників ілюструють тенденцію до експансії генерації диплоїдних спорофітів (Manhart, Palmer, 1990; Melconian et al., 1995; Chapman et al., 1998; Karol et al., 2001; Lemieux et al., 2007; Turmel et al., 2007; Qui, 2008).

Сучасні водорості демонструють велике розмаїття циклів розвитку в різних таксономічних групах. Пізнання еволюції цих циклів у водоростей є

основою для роз'яснення шляхів виникнення їх у наземних рослин. Детальний огляд еволюції цього процесу в різних груп водоростей показав, що від його особливостей у конкретних представників залежить їхня будова, характер розвитку організму, а також аргументація філогенетичних зв'язків (Petrov, 1986). Особливу увагу автор зосередив на характеристиці роду харофітних («зелених») водоростей — *Coleochaete* — із гаплоїдними клітинами талому та диплоїдною зиготою (Hopkins, McBride, 1976), представникам якого притаманний найбільш просунутий цикл розвитку серед зелених водоростей, а специфіка формування зиготи та клітин, що її покривають, за морфологією, локалізацією і часом розвитку надто нагадують плацентні передавальні клітини насінних рослин (Graham, Wilcox, 1983).

Наявність філогенетичного зв'язку між харофітними водоростями та ранніми наземними рослинами, що підтверджена морфологічними та молекулярними даними, сприяла аргументації двох значних подій в історії життя рослин: вихід рослин на сушу і перехід від вегетативного гаплоїда із зиготним мейозом, властивого харофітним водоростям, до диплоїдного спорофіта — як домінуючої генерації в життєвому циклі наземних рослин.

Харофітні водорості зазвичай відносять до вегетативних гаплоїдів із мейозом у зиготах. Проте доказів на захист цієї інтерпретації обмаль, незважаючи на її широку підтримку в наукових працях. Загальні знання іноді стають колективною дезінформацією, коли нечисленні докази слабо підтверджені та базуються на передбачуваних дво-значних припущеннях. Вони перетворюються на «загальноприйнятую» легенду, що характерно для деяких цитологічних спостережень (Farley, 1982). Загальноприйнята легенда правильна, коли це стосується хромосомної редукції в зиготах, але висновки про те, що вегетативні клітини у водоростей є завжди гаплоїдами, ґрунтуються на припущеннях, спростованих у низці праць, які не збігаються з прийнятими оцінками життєвого циклу в харофітів (Haig, 2010).

Про життєві цикли більшості представників харофітних водоростей маємо обмаль відомостей (Haig, 2010). Наприклад, статева репродукція ще не описана в таких важливих таксонів, як *Mesostigma viride* і *Chlorokybus atmophyticus*, а сингамія, відзначена у *Chaetosphaeridium* Klebahn (Tompson, 1969), не супроводжувалась інформацією про кількість

хромосом на різних фазах життєвого циклу цих водоростей. Недавно D. Haig (2010) зробив детальний огляд праць про життєві цикли у багатьох водоростей, зосередившись, зокрема, на харофітних із «незагальноприйнятим» способом життєвого циклу в описаній термінології для наземних рослин. Автор висловив думку, що кожний життєвий цикл у водоростей відбувається по-різному — через підвищену чутливість до можливих змін навколишнього середовища. Він провів молекулярно-філогенетичні дослідження низки харофітних водоростей і показав різні варіанти перебігу в них процесів життєвого циклу, які не збігаються із загальноприйнятою думкою (там само). Ці приклади засвідчують, що процеси життєвих циклів харофітних водоростей потребують подальших доскональних досліджень, особливо з урахуванням поширеного явища цитологічного поліморфізму у багатьох харофітних водоростей, наприклад, у десмідіальних (Palamar-Mordvintseva, 1980, 1982).

За результатами молекулярно-філогенетичних досліджень минулого десятиліття показано, що ембріофіти виникли від харофітних водоростей (Karol et al., 2001; Qiu et al., 2007; Qiu, 2008; Becker, Marin, 2009). При цьому харальні водорості (*Charales*) характеризуються циклом розвитку з вегетативними гаплоїдними клітинами і з диплоїдними зиготами. Саме такий цикл розвитку найбільше підтримують дослідники у водоростевому предка ембріофітів і розглядають одним із критеріїв обґрунтування теорії походження спорофітів (Qiu, 2008; Haig, 2008, 2010; Becker, Marin, 2009). Однак філогенетичні аналізи щодо *Charales* або *Coleochaetales* і *Zygnematales*, які також показують себе як сестринські групи наземних рослин, залежно від кількості і якості досліджених генів і зразків таксонів, не здобули міцної статистичної підтримки.

Багатоклітинність. Однією з важливих подій в еволюції харофітних водоростей був перехід організмів від одно- до багатоклітинного стану існування, який відбувся раніше, ніж рослини вийшли на сушу. Сучасна філогенія передбачає, що цей процес започаткував спільний предок для всіх стрептофітів. Цим предком, можливо, були водорості з сарциноїдною організацією клітин, як, наприклад, *Chlorokybus atmophyticus*, клітини якого поєднані між собою в пакетоподібні утворення та формують відповідний стан багатоклітинності (Qiu, 2008; Becker, Marin, 2009).

Формування та вдосконалення багатоклітинності залежало від двох основних процесів, що відбувалися на клітинному рівні: поєднання клітин і клітинний обмін інформацією (Alberts et al., 1989). Нині проблематично з'ясувати реальний шлях процесу поєднання клітин у найбільш ранніх харофітів, але доступні відомості щодо окремих фізіолого-біохімічних особливостей. Зокрема, наявна інформація стосовно плазмодесмово-цитоплазматичного мосту, який поєднує клітини і дає їм змогу обмінюватися гормонами, РНК, карбогідратами, протеїнами й іншими компонентами (Lucas, Lee, 2004). Еволюція цього способу комунікації між клітинами в ранніх харофітів, безперечно, сприяла успішному утворенню великих комплексів багатоклітинних організмів. Серед усіх сучасних харофітів *Mesostigma viride* є, можливо, одним із анcestorів одноклітинних рослин. Разом з тим *Chlorokybus atmophyticus*, як сарциноїд, представляє примітивний тип багатоклітинності в харофітів. Сучасні дослідження філогенії харофітів і наземних рослин передбачають, що плазмодесми виникли в спільного предка для *Coleochaetales*, *Charales* і наземних рослин (Qiu, 2008).

Не менш важливою, а скоріш визначальною для еволюції багатоклітинності в харофітів й утворення тривимірного тіла рослин загалом, був фрагмопласт. Він є особливим формуванням («клітинною платівкою») у вигляді пухирців і мікротрубочок, утворених у процесі цитокінезу (Pickett-Heaps, 1975). Цей процес розмежування клітин властивий *Zygnematales*, *Coleochaetales*, *Charales* і наземним рослинам (Marchant, Pickett-Heaps, 1973). Передбачається, що виникненню фрагмопласта сприяло формування в організмів дво- або тривимірної сукупності клітин під час їхнього поділу, з подальшою еволюцією складного рослинного талому (Hageman, 1999; Pickett-Heaps et al., 1999).

Розвиток і становлення цих структур, очевидно, були незалежними та мали провідне значення в процесі формування багатоклітинності в харофітів. Ідентифікація кодуючих генів різних компонентів обох структур суттєво поглибила розуміння того, як крок за кроком багатоклітинність сприяла переходу фотосинтетичних евкаріот від водних до наземних місцезростань. Нагромадження знань про біологію клітин за останні роки ХХ ст. і перші роки ХХІ ст. заклало фундамент для розуміння процесів переходу від одноклітинного до багатоклітинного стану організмів (Phickett-Heaps et al., 1999; Lucas,

Lee, 2004; Qiu, 2008). Слід підкреслити, що перехід від одно- до багатоклітинності фактично відбувався двічі протягом періоду еволюції стрептофітів: уперше — на гаметофітному рівні організмів під час раннього розвитку харофітів, а вдруге — на спорофітному рівні, впродовж еволюції наземних рослин (Qiu, 2008). З часом життєвий цикл із диплоїдним спорофітом став домінуючим у житті наземних рослин (McManus, Qiu, 2008), а виникнення лігніну сприяло формуванню багатоклітинного тіла рослин.

Гравітропізм, як процес реакції організму на гравітацію, відіграв визначальну роль у становленні й еволюції тіла рослини з вертикальною віссю стебла, з фотосинтетичними органами (листочками) у повітряному середовищі і з абсорбційними органами прикріплення (корені або ризоїди). Це відбувалося тоді, коли харофіти перейшли від вільноплаваючих планктонних форм (наприклад, *Mesostigma viride* або представники *Zygnematales*) до акватичних, ризофітних харальних водоростей та інших наземних *Streptophyta* (Raven, Edward, 2001). Пояснення походження й розвитку гравітропізму у стрептофітів дає змогу зрозуміти його роль загалом в еволюції життя на планеті (Qiu, 2008). Доречно зазначити, що одне з центральних питань у галузі фізіології гравітропізму (геотропізму) розв'язав видатний український учений академік М.Г. Холодний (Kholodny, 1906(1910), 1928, 1939). Він розробив гормональну теорію гео- та фототропізму. Вона полягала в тому, що зовнішні чинники навколишнього середовища (освітлення, сила тяжіння) зумовлюють у тканинах рослини фізіологічну поляризацію під впливом певних гормонів, зокрема гормону росту ауксину, який відіграє важливу роль у створенні позитивного та негативного гравітропізму. До теорії геотропізму М.Г. Холодного приєднався голландський учений Ф. Вент, який підкріпив її широкими експериментальними доказами, особливо щодо фототропізму. Тому у фітофізіології ця теорія відома як «теорія Холодного—Вента» і тепер є загальноприйнятою для гравітропізму.

Філогенія харофітних водоростей і наземних рослин у сучасних реконструкціях (Qiu, 2008) показує, що гравітропізм у стрептофітів розвивався від одного спільного предка для *Charales* і наземних рослин, оскільки обидві ці групи є ризофітами (Raven, Edwards, 2001), а інші *Charophyta* — вільноплаваючі, планктонні організми, або епіфіти у водних чи наземних місцезростаннях (Van den Hoek et

al., 1995). У деяких ранніх філогенетичних дослідженнях харофітних водоростей, із використанням даних ядерного гена, який кодує 18S rРНК, показано, що *Characeae* є першою дивергентною лінією серед харофітів (Kranz et al., 1995; Friedl, 1997). Такий сценарій не був єдино визнаним, оскільки ризофіти виявлені також серед *Chlorophyta* (Raven, Edwards, 2001), і гравітропізм, очевидно, не раз розвивався в усіх евкаріотів. Однак міцна статистична підтримка в двох мультигенних дослідженнях сприяла посиленню позиції *Characeae* як сестринської групи наземних рослин (Karol et al., 2001; Qiu et al., 2007). Ці гіпотези свідчать, що гравітропізм розвивався, ймовірно, тільки від одного із представників стрептофітних водоростей. Це підтверджує позицію харальних як сестринської групи наземних рослин (Qiu, 2008; Becker, Marin, 2009; Haig, 2010). Гравітропізм у харальних детально вивчений на клітинному рівні (Braun, Limbach, 2006). У результаті в цій системі виявлені подібні прояви гравітації та поляризації клітинного росту. Актотіазин зіграв ключову роль у сприйнятті гравітації в першій координаційній позиції статолітів, які мали вигляд наповнених кристаликами пухирців. Зі зміною орієнтації клітин щодо гравітації в напрямку осадження статолітів на специфічне місце плазмалеми відбувається контакт із межею мембрани внаслідок гравісенсорного молекулярного виклику (Qui, 2008). За результатами деяких досліджень з'ясовано роль ауксину в регуляції ризоїдного росту та відзначені прояви гравітропізму у виді роду *Chara* (Klambt et al., 1992; Cooke et al., 2002).

Детальне вивчення генетики та біології гравітропізму клітин представників *Characeae* і *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Galweiler et al., 1998; Friml et al., 2002; Raponov et al., 2005; Palme et al., 2006) сприяло широкомасштабним дослідженням еволюції цього феномену. Було визначено родину генів (PIN), які кодують транспорт протеїнів. Показано, що гравітацію стимулює ген PIN3, виявлено механізм спрямування потоку ауксину в триасиметричний ріст (Friml et al., 2002; Palme et al., 2006). Встановлено, що п'ять генів (PIN1, 2, 3, 4 та 7) контролюють розподіл ауксину для регуляції поділу клітин й експансію в первинне коріння, а також здійснено специфічну ідентифікацію клітин меристеми коріння (Blilou et al., 2005). Ці дослідження підтвердили класичний погляд (Kholodny, 1928) на значення ауксину в регуляції гравітропічного росту (Boonsirichai et al., 2002), а також з'ясували

генетичний механізм реакції клітин на гравітацію. Нині підтримується гіпотеза, що гравітропізм у *Characeae* і всіх наземних рослин контролюється тими самими генетичними механізмами. Загальна послідовність еволюції метаболізму ауксину і наявність його у харальних та інших рослин також свідчать на користь цієї гіпотези, а однотипні морфологічні органи (ризоїди або коріння) підтверджують позитивний гравітропізм (Cooke et al., 2002; Qiu, 2008). Саме явище гравітропізму, яке виникло у водоростей до того, коли вони вийшли на суходіл, допомогло їм розвиватись і пристосовуватися до складнощів наземного існування (висихання, недостатнє живлення тощо). Ортотропний ріст таломів *Chara cf. globulares* J.L. Thuller у повітряному середовищі за умов ґрунтової культури є, певною мірою, підтвердженням напрямку еволюції харофітних водоростей і їхніх зв'язків із наземними рослинами (Kostikov, Tischenko, 2008).

Палеонтологічні дослідження

Вивчення сучасних харальних водоростей пов'язано з пізнанням їхньої еволюції в геологічному минулому. Харальні водорості — це стародавня група рослин, яка пододала особливий самостійний шлях еволюційного розвитку, про що свідчать їхні викопні рештки.

Перші поодинокі залишки викопних харальних у вигляді гірогонітів відомі ще з силурійських відкладів палеозойської ери, а добре збережені залишки і у великій кількості існували вже в девоні. Вивчення викопних харальних особливо активізувалось у другій половині ХХ ст. Завдяки знахідкам гірогонітів вдалося простежити складну історію еволюції цих рослин. Відокремившись від інших груп зелених водоростей у перші періоди палеозойської ери (близько 725–1200 млн років тому), харальні водорості пройшли складний шлях еволюції у різноманітних умовах довколишнього середовища та збереглися дотепер (Maslov, 1963; Saydakovskiy, Shaykin, 1976; Shaykin, 1987; Yoon et al., 2004; Zimmer et al., 2007). Їх знаходили в геологічних шарах палеозойської ери, від верхнього силуру палеозою до антропогена, протягом приблизно 420–450 млн років. Їхній розвиток характеризувався етапами активного розквіту (девонський, ранньотріасовий, пізньоюрський, крейдяний та еоценовий періоди) і спокійнішою подальшою еволюцією (Kiansen-Romashkina, 1981).

Найстародавніші представники харофітів — порядки *Sycidiales* і *Trochiliscales* із верхнього силуру (420 млн років) — уже мали доволі складний жіночий орган розмноження, що свідчить про більш ранній, поки що невідомий для науки етап еволюції харофітів. У девонському періоді спостерігається значне таксономічне різноманіття харофітів високого рангу: сім родин за невеликої кількості родів. На зміну вказаним вище порядкам прийшли харофіти з лівозакрученими партекальцинами, а саме *Charales*. Їхній розвиток характеризувався прогресивним зменшенням кількості партекальцин з 8–13 у девонських зохар до шести — у кам'яновугільних палеохар і стабілізацією до п'яти — в усіх чотирьох мезо-кайнозойських родин. Мезозойський етап ознаменувався розвитком родини *Porocharaceae*, який започаткував у юрському періоді нові філогенетичні лінії. У мезокайнозойських відкладах, що утворилися протягом 230 млн років, виявлено чотири родини харальних і понад 90 родів. У зародженій ще в палеозої родині *Porocharaceae*, на початку мезозойської ери, за сприятливих умов континентальних водойм виникло близько дев'яти родів. У післятріасовий час темп розвитку цієї родини знизився, але з'явилися нові філогенетичні лінії, які дали початок родинам *Clavatoraceae*, *Raskyellaceae* і *Characeae*. Перша з них, що виникла в пізньоюрський період, у ранній крейдяній епосі була представлена 15 родами, з яких сім проіснували 5–7, а інші — 20–30 млн років. Родина *Characeae* порівняно повільно еволюціонувала в юрському періоді: два роди з'явилися на його початку (180 млн років тому), а два — наприкінці. У пізній крейді відбувся бурхливий розвиток цієї родини — відзначено появу 20 нових родів, що, очевидно, було пов'язано зі сприятливими палеогеографічними умовами тих часів. Види родини харових замінили в екогрупуваннях зникаючих представників попередніх двох родин. Вони вимерли в еоцені, проіснувавши 220 і 100 млн років відповідно. Родина харових посіла домінуюче місце серед харофітів, але темпи її розвитку почали поступово знижуватися, вимирання родів переважало над появою нових. Наприкінці неогену родовий склад родини харових різко скоротився та наблизився до сучасного. Чотири стародавніх роди збереглися до нашого часу з близьким продовженням існування: *Lamprothamnium* J. Groves — 80, *Nitellopsis* Hu — 65, *Chara* — 55 і *Lychnothamnus* (Ruprecht) A. Braun — 25 млн років. Найдавніші

знахідки харових водоростей в Україні належать до Лудловського і Пржидовського ярусів верхнього силуру Волино-Поділля (Saidakovsky, Shaikin, 1976). Ця територія України, а також Дніпровсько-Донецька западина та Донецький басейн найповніше вивчені щодо викопних харальних у другій половині ХХ ст. не тільки в Україні, а й в усій Європі (Ishchenko, Saidakovsky, 1975; Ishchenko, Ishchenko, 1982; Saidakovsky, 1993; та ін.).

Максимальний розвиток і розмаїття харальних відзначено в девонському періоді. Наприкінці палеозою цілковито вимерли представники двох порядків харофітів, а подальша еволюція в мезозої та кайнозої характеризувалася здебільшого розвитком видів родини *Characeae*. Найінтенсивніше родоутворення харальних і їхній розквіт припадали на пізньоюрський і крейдяний періоди. Домінуючий розвиток родини *Characeae* відзначено на межі мезозою і кайнозою (Saidakovsky, Shaikin, 1976).

Після відокремлення від стародавніх морських хлорофітів (*Chlorophyta*) харофітні водорості завоювали прісноводні місцезростання в усьому світі і були єдиними евкаріотами прісних вод протягом прекембрію. Вони співіснували зі своїми ембріофітними нащадками, можливо, раніше, ніж з'явилися перші водні ембріофіти (Martin-Closas, 2003), а також з морськими хлорофітними «сестринськими групами». Вимирання *Charales* з оогоніями, із закрученими проти годинникової стрілки клітинами, сталося в пермсько-тріасовий період. 65 мільйонів років тому, коли настав кінець мезозойських динозаврів, вимерла родина харальних *Clavatoraceae*, вимирали і зменшилися обсяги вцілілих харальних (Martin-Closas, 2003; 2008) і, очевидно, припинили своє існування багато стародавніх харофітних водоростей, мікроскопічних залишків яких не знайдено у викопних рештках. Однак відомі характерні комплекси харальних водоростей пліоценових, нерозділених пліоцен-антропогенових, а також ранньо-, середньо- і пізньоплейстоценових відкладів Східної Європи та Сибіру. Серед них виявлені сучасні види харальних: *Chara canescens* Desv., *Ch. centraria* A. Braun, *Ch. fragilis* Desv., *Ch. vulgaris* L., *Lychnothamnus barbatus* Meyen, *Nitella flexilis* L., *Nitellopsis obtusa* Desv. (Krasavina, 1971; Saidakovsky, 1993). Загалом, за результатами вивчення викопних матеріалів із різних країн світу описано три порядки, 12 родин, понад 115 родів і близько 600 видів викопних харальних водо-

ростей (Saidakovsky, 1993). Однак сучасні харальні представлені 1 порядком, 1 (3) родинами, 6 родами і 300 (440) видами. Отже, за результатами палеонтологічних досліджень можна стверджувати, що сучасні харальні водорості є залишками колишньої розмаїтої і квітучої групи рослин.

Висновки

Харофітні водорості та наземні рослини становлять одну (стрептофітову) філу еволюції еваріотів та охоплюють розмаїття від одноклітинних водоростей до високорозвинених ангіоспермів. Класичні морфолого-таксономічні уявлення про безпосередні родинні зв'язки харальних водоростей (*Charales*) із вищими споровими рослинами чи трактування цієї групи як прямих предків «вищих рослин» не підтвердилися молекулярно-біологічними дослідженнями, результати яких не узгоджуються з традиційними морфолого-цитологічними. Поки що не вироблено єдиної думки щодо конкретної сестринської групи харофітів, яка філогенетично пов'язана з іншими рослинами. Окрім традиційної лінії *Charales* — наземні рослини, достатньо аргументованими (на молекулярно-генетичному рівні) є сестринські філогенетичні лінії від різних таксономічних груп харофітів — *Zygnematales/Zygnematophyceae*, *Coleochaetales* або *Coleochaetales* + *Zygnematales*. Взаємодія фахівців у вивченні механізмів еволюційних процесів величезного різноманіття організмів загалом і *Streptophyta* зокрема, із залученням додаткової сукупності генів і сучасних підходів до їхнього аналізу, є одним із головних завдань для поглибленого розуміння функціонування й еволюції життя на Землі, пізнання процесів адаптації організмів до навколишнього середовища та з'ясування родинних зв'язків між ними.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Adam Z., Turmel M., Lemieux C., Sankoff D. Common intervals and symmetric difference in a model-free phylogenomics, with an application to streptophyte evolution, *J. Comput. Biol.*, 2007, **14**: 436–445.
- Adl S.M., Simpson A.G., Lane C.E., Lukeš J., Bass D., Bowser S.S., Brown M.W., Burki F., Dunthorn M., Hampl V., Heiss A., Hoppenrath M., Lara E., Le Gall L., Lynn D.H., McManus H., Mitchell E.A., Mozley-Stanridge S.E., Parfrey L.W., Pawlowski J., Rueckert S., Shadwick L., Schoch C.L., Smirnov A., Spiegel F.W. The revised classification of eukaryotes, *J. Eukaryot. Microbiol.*, 2012, **59**(5): 429–493.
- Alberts B., Braiy D., Levis J., Raff M., Roberts K., Walter P. *Molecular biology of the cell*, New York: Garland Publishing, 1989, 1218 pp.
- Bateman R.M., Grane P.R., DiMichele W.A., Kenrick P.R., Rowe N.P. Early evolution of land plants: phylogeny, physiology and ecology of the primary land radiation, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1998, **29**: 263–292.
- Becker B., Marin B. Streptophyte algae and the origin of embriophytes, *Ann. Bot.*, 2009, **103**: 999–1004.
- Bhattacharya D., Medlin L. Algal phylogeny and the origin of land plants, *Plant Physiol.*, 1998, **116**: 9–15.
- Bhattacharya D., Surek B., Rüsing M., Damberger S., Melkonian M. Group 1 introns are inherited through common ancestry in the nuclear-encoded rRNA of *Zygnematales* (Chlorophyta), *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1994, **91**(21): 9916–9920.
- Blilou I., Xu J., Wildwater M., Willemsen V., Paponov I., Friml J., Heidstra R., Aida M., Palme K., Scheres B. The PIN auxin efflux facilitator network controls growth and patterning in *Arabidopsis* roots, *Nature*, 2005, **433**: 39–44.
- Bold H.C., Wynne M.J. *Introduction to the algae*, New Jersey: Prentice-Hall, 1985, 720 pp.
- Boonsirichai K., Guan C., Chen R., Masson P. Root gravitropism: an experimental tool to investigate basic cellular and molecular processes underlying mechanosensing and signal transmission in plants, *Annu. Rev. Plant. Biol.*, 2002, **53**: 421–447.
- Bowe L.M., Coat G., de Pamphilis C.W. Phylogeny of seed plants based on all three genomic compartments: Extant gymnosperms are monophyletic and *Gnetales* closest relatives are conifers, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 2000, **97**: 4092–4097.
- Braun M., Limbach C. Rhizoids and protonemata of characean algae model cells for research on polarized growth and plant gravity sensing, *Protoplasma*, 2006, **229**: 133–142.
- Bremer K. Summary of green plant phylogeny and classification, *Cladistics*, 1985, **1**: 369–385.
- Bremer, K.C., Humphries I., Mishler B.D., Churchill S.P. On cladistic relationship in green plants, *Taxon*, 1987, **36**: 339–349.
- Brinkmann H., Philippe H. Animal phylogeny and large-scale sequencing progress and pitfalls, *J. Systematics and Evolution*, 2008, **46**: 274–286.
- Chapman R.L., Buchheim M.A., Delwiche C.F., Friedl T., Huss V.A., Karol K.G., Lewis L.A., Manhart J., McCourt R.M., Olsen J.L., Waters, D.A. Molecular systematic of the green algae. In: *The molecular systematics of plants. 2. DNA Sequencing*. Eds Soltis D.E., Soltis P.S., Doyle J.J., Massachusetts: Kluwer Acad. Publ., 1998, pp. 508–540.
- Chaw S.M., Parkinson C.L., Cheng Y.C., Vincent T.M., Palmer J.D. Seed plant phylogeny inferred from all three plant genomes: Monophyly of extant gymnosperms and origin of *Gnetales* from conifers, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 2000, **97**: 4086–4091.
- Coocke T.J., Poli D., Sztein A.E., Cohen J.D. Evolutionary patterns in auxin action, *Plant Mol. Biol.*, 2002, **49**: 319–338.
- Darwin C. *On the origin of species by means of natural selection*, London: Murray, 1859, 556 pp.

- Delsuc F., Brinkmann H., Philippe H. Phylogenomics and the reconstruction of the tree of life, *Nature Reviews Genetics*, 2005, **6**: 361–375.
- Delwiche C.F., Graham L.E., Thomson N. Lignin-like compounds and sporopollenin in *Coleochaete*, an algal model for land plant ancestry, *Science*, 1989, **245**: 399–401.
- Farley L. *Gametes and spores. Ideas about Sexual Reproduction 1750–1914*, Baltimore, Maryland: Johns Hopkins Univer. Press, 1982, 299 pp.
- Finet C., Timme R.E., Delwiche C.F., Marliétaz F. Multi-gene phylogeny of the green lineage reveals the origin and diversification of land plants, *Current Biology*, 2010, **20**: 2217–2222.
- Finet C., Timme R.E., Delwiche C.F., Marliétaz F. Multi-gene phylogeny of the green lineage reveals the origin and diversification of land plants, *Current Biology*, 2012, **22**: 1456–1457.
- Friedl T. The evolution of the green algae, *Plant Systemat. Evol. (Suppl.)*, 1997, **87**: 87–101.
- Friml J., Wisniewska J., Benkova E., Mendgen K., Palme K. Lateral relocation of auxin efflux PIN3 mediates tropism in *Arabidopsis*, *Nature*, 2002, **415**: 803–809.
- Galweiler L., Guan C., Müller A., Wisman E., Mendgen K., Yephremov A., Palme K. Regulation of polar auxin transport by AtPIN1 in *Arabidopsis* vascular tissue, *Science*, 1998, **282**: 2226–2230.
- Gontcharov A.A. Phylogeny and classification of *Zygnematophyceae* (*Streptophyta*): current state of affairs, *Fottea*, 2008, **8**: 87–104.
- Gontcharov A.A. *Bot. J.*, 2009, **94**(10): 1417–1438. [Гончаров А.А. Проблемы систематики конъюгат (*Zygnematophyceae*, *Streptophyta*) с точки зрения молекулярно-филогенетических данных // *Ботан. журн.* — 2009. — **94**(10). — С. 1417–1438].
- Graham L.E. *Origin of land plants*, New York: John Wiley & Sons, 1993, 700 pp.
- Graham L.E., Delwiche C.F., Mishler B.D. Phylogenetic connection between the «green algae» and the «bryophytes», *Advances in Bryology*, 1991, **4**: 213–294.
- Graham S.W., Olmstead R.G. Utility of 17 chloroplast genes for interring the phylogeny of the basal angiosperms, *Am. J. Bot.*, 2000, **87**: 1712–1730.
- Graham L.E., Wilcox L.W. The occurrence and phylogenetic significance of putative placement transfer cells in the green alga *Coleochaete*, *Am. J. Bot.*, 1983, **70**: 113–120.
- Graham L.E., Arancibia-Avila P., Taylor W.A., Strother P.K., Cook M.A. Aeroterrestrial *Coleochaete* (*Streptophyta*, *Coleochaetales*) models early plant adaptation to land, *Am. J. Bot.*, 2012, **99**(1): 130–144.
- Grosberg R.K., Strathmann R.R. The evolution of multicellularity: A minor major transition?, *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 2007, **38**: 621–654.
- Hageman W. Towards an organismic concept of land plants: The marginal biosphere and the development of the vegetation body of selected frondose gametophytes of liverworts and ferns, *Plant. Syst. Evol.*, 1999, **216**: 81–302.
- Haig D. What do we know about *Charophyte* (*Streptophyta*) life cycles?, *J. Phycol.*, 2010, **46**: 860–867.
- Hedges S.B., Blai J.E., Venturi M.L., Shoe J.L. A molecular timescale of eucariote evolution and the rise of complex multicellular life, *BMC, Evol. Biol.*, 2004, **4**, 2 pp.
- Hennig W. *Phylogenetic systematic*, Urbana: Univer. linios Press, 1966, 263 pp.
- Hilu K.W., Borsch T., Müller K., Soltis P.S., Savolainen V., Chase M.W., Powell M.P., Alice L.A., Evans R., Sauquet H., Neuhuis C., Slotta T.A.B., Rohwer R.G., Campbell C.S., Chatrou L.W. Angiosperm phylogeny based on *matK* sequence information, *Am. J. Bot.*, 2003, **90**: 1758–1776.
- Hopkins A.W., McBride G.E. The life history of *Coleochaete scutata* (*Chlorophyceae*) studied by a feulgen microspectrophotometric analysis of the DNA cycle, *J. Phycol.*, 1976, **12**: 29–35.
- Ishchenko T.A., Ishchenko A.A. Novaya nakhodka kharofitov v verkhnem silure Podolii. In: *Sistematika i evolyutsiya drevnikh rasteniy Ukrainy*, Kyiv: Naukova Dumka, 1982, pp. 21–32. [Ищенко Т.А., Ищенко А.А. Новая находка харофитов в верхнем силуре Подолии // *Систематика и эволюция древних растений Украины*. — Киев: Наук. думка, 1982. — С. 21–32].
- Ishchenko T.A., Saidakovskiy L.Ya. *Dokl. AN SSSR*, 1975, **220**(1): 209–211. [Ищенко Т.А., Сайдаковский Л.Я. Находка харофитов в силуре Подолии // *Докл. АН СССР*. — 1975. — **220**(1). — С. 209–211].
- Ju Ch., van de Poel B., Cooper E.D., Thierer J.H., Gibbons T.R., Delwiche C.F., Chang C. Conservation of ethylene as a plant hormone over 450 million years of evolution, *Nature Plants*, 2015, **1**: 1–7. doi: 10.1038/nplants.2014.4.
- Karol K.G., McCourt R.M., Cimino M.T., Delwiche C.F. The closest living relatives of land plants, *Science*, 2001, **294**: 2351–2353.
- Kelch D.G., Driskell A., Mishler B.D. Inferring phylogeny using genomic characters: a case study using land plant plastomes. In: *Molecular systematic of bryophytes*. Eds B. Goffinet, V. Hollowell, R. Magil, St. Louis: Missouri Bot. Garden Press, 2004, pp. 3–11.
- Kenrick P., Crane P.R. The origin and early diversification of land plants, *Nature*, 1997, **389**: 33–39.
- Kholodny N.G. *Zapiski Kiev. ob-va estestvoispyt.*, 1906 (1910), **20**(4): 105 R.147. [Холодный Н.Г. К вопросу о распределении в корне геотропической чувствительности // *Записки Киев. об-ва естествоиспыт.* — 1906 (1910). — **20**(4). — С. 105 R.147].
- Kholodny N.G. *J. Russ. Bot. ob-va*, 1928, **13**(1–2): 191 R.206. [Холодный Н.Г. Новые данные к обоснованию гормональной теории тропизмов // *Журн. Русск. Ботан. об-ва*. — 1928. — **13**(1–2). — С. 191 R.206].
- Kholodny N.G. *Fitohormony. Ocherki po fiziologii hormonalnikh yavleniy v rastitelnom orhanizme*, Kiev: Izd. AN USSR, 1939, 235 pp. [Холодный Н.Г. *Фитогормоны. Очерки по физиологии гормональных явлений в растительном организме*. — Киев: Изд. АН УССР, 1939. — 235 с.].
- Klambt D., Knauth B., Dittman I. Auxin dependent growth of rhizoid of *Chara globularis*, *Phis. Plant.*, **85**: 537–540.
- Kostikov I.Yu., Tishchenko O.V. *Algologia*, 2008, **18**(4): 357–365. [Костиков И.Ю., Тищенко О.В. Ортоотропный рост талломов *Chara cf. globularis* Thuill. (*Chlorophyceae*) в

- воздушной среде в условиях почвенной культуры // *Альгология*. — 2008. — **18**(4). — С. 357–365].
- Kranz H.D., Miks D., Siedler M.-L., Capesius S., Sensen C.W., Huss V. The origin of land plants: phylogenetic relationships among charophytes, bryophytes and vascular plants inferred from complete small-subunit ribosomal RNA gene sequences, *J. Mol. Evol.*, 1995, **41**: 74–84.
- Krasavina, L.K. *Bot. J.*, 1971, **56**(1): 106–117. [Красавина Л.К. Сравнительное изучение современных и ископаемых харофитов: плодоношение *Nitellopsis obtuse* и гиригониты видов *Tectochara* // *Бот. журн.* — 1971. — **56**(1). — С. 106–117].
- Kyansen-Romashkina N.P. In: *Vsesoyuz. paleoal. soveshch. (Kiev, 17–19 noyab., 1981): tez. dokl.*, Kyiv: Naukova Dumka, 1981, pp. 99–100. [Кянсен-Ромашкина Н.П. Палеоэкологические особенности меловых и палеогеновых харофитов. *Всесоюз. палеоалг. совещ. (Киев, 17–19 нояб. 1981 г.)*. Тез. докл. — Киев: Наук. думка, 1981. — С. 99–100].
- Laurin-Lemay S., Brinkmann H., Philippe H. Origin of land plants revisited in the light of sequence contamination and missing data, *Current Biology*, 2012, **22**(15): R593–R594. doi.org/10.1016/j.cub.2012.07.021
- Leliaert F., Smith D.R., Moreau H., Herron M.D., Verbruggen H., Delwiche Ch.F., De Clerck O. Phylogeny and molecular evolution of the green algae, *Critical Rev. in Pl. Sci.*, 2012, **31**: 1–46. doi: 10.1080/07352689.2011.615705
- Lemieux C., Otis C., Turmel M. Ancestral chloroplast genome in *Mesostigma viride* reveals an early branch of green plant evolution, *Nature*, 2000, **403**: 649–652.
- Lemieux C., Otis C., Turmel M. A clade uniting the green algae *Mesostigma viride* and *Chlorokybus atmophyticus* represent the deepest branch of the Streptophyta in chloroplast genome-based phylogenies, *BMC Biology*, 2007, **5**, 2 pp.
- Levis L.A., McCourt R.M. Green algae and the origin of land plants, *Am. J. Bot.*, 2004, **91**: 1535–1556.
- Lucas W.L., Lee J.Y. Plasmodesmata as a supracellular control network in plants, *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2004, **5**: 712–726.
- Manhart J.R., Palmer J.D. The gain of two chloroplast tRNA introns marks the green algae ancestors of land plants, *Nature*, 1990, **345**: 268–270.
- Marchant H.J., Pickett-Heaps J.D. Mitosis and cytokinesis on *Coleochaete scutata*, *J. Phycol.*, 1973, **9**: 461–471.
- Martin-Closas C., Wang Q. Historical biogeography of the lineage *Atopochara trivolvii* Peck 1941 (Cretaceous Charophyta), *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2008, **260**: 435–451.
- Martin-Closas C. The fossil record and evolution of freshwater plants: A review, *Geologica Acta*, 2003, **1**(4): 315–338.
- Maslov V.P. *Vvedenie k izucheniyu vykopnykh kharovykh vodorosley*, Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1963, 104 pp. [Маслов В.П. *Введение к изучению выкопных харовых водорослей*. — М.: Изд-во АН ССР, 1963. — 104 с.].
- Maslov V.P. Nekotorye kайнозойские kharofity yuha SSSR i metodika ikh izucheniya. In: *Iskopaemye kharofity SSSR* [sb. statey]. Eds V.P. Maslov, V.A. Vakhromeev, Moscow: Nauka, 1966, pp. 10–92. [Маслов В.П. Некоторые кайнозойские харофиты юга СССР и методика их изучения / В.П. Маслов, В.А. Вахромеев (отв. ред.) *Ископаемые харофиты СССР* [сб. статей]. АН СССР, Геол. ин-т. — М.: Наука, 1966. — С. 10–92].
- Mattox K.R., Stewart K.D. Classification of gree algae: a concept based on comparative cytology. In: *Systematics of the green algae*, London; Orlando: Acad. Press, 1984, pp. 29–72.
- McCourt R.M., Karol K.G., Guerlysquine M., Feist M. Phylogeny of extant genera in the family Characeae (division Charophyta) based on *rbcL* sequence and morphology, *Am. J. Bot.*, 1996, **83**: 125–131.
- McCourt R.M., Delwiche C.F., Karol K.G.. Charophyte algae and land plant origins, *Trends Ecol. Evol.*, 2004, **19**(12): 661–666.
- McManus H.A., Qiu Y-L. Life cycles in major lineages of photosynthetic eukaryotes, with a special reference to the origin of land plants, *Fieldiana Botany*, 2008, **47**: 17–33.
- Melkonian M., Marin B., Surek B. Phylogeny and evolution of the algae. In: *Biodiversity and evolution*. Eds Arai R., Kato M., Doi Y., Tokyo: National Science Museum Foundation, 1995, pp. 153–176.
- Mishler B.D., Churchill S.P. Transition to land flora: phylogenetic relationships of the green algae and bryophytes, *Cladistics*, 1985, **1**: 305–328.
- Niklas K.J. The evolution of plant body plans — a biomechanical perspective, *Ann. Bot.*, 2000, **85**: 411–438.
- Palamar-Mordvintseva G.M. *Ukr. Bot. J.*, 1980, **37**(1): 36–43. [Паламар-Мордвинцева Г.М. Цитологічний поліморфізм і систематика десмідієвих водоростей (*Desmidiales*) // *Укр. ботан. журн.* — 1980. — **37**(1). — С. 36–43].
- Palamar-Mordvintseva G.M. *Desmidievy vodorosli Ukrainскоy SSR*. Ed. M.M. Hollerbakh, Kiev: Naukova Dumka, 1982, 238 pp. [Паламар-Мордвинцева Г.М. *Десмидієві водорослі Української ССР* / Отв. ред. М.М. Голлербах. — Киев: Наук. думка, 1982. — 238 с.].
- Palamar-Mordvintseva H.M., Tsarenko P.M. *Algologia*, 2009, **19**(2): 117–134. [Паламар-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. Место и значение *Charales* в системе органического мира // *Альгология*. — 2009. — **19**(2). — С. 117–134].
- Palamar-Mordvintseva H.M., Tsarenko P.M., Barinova S. Phylogenesis, Origin and kinship of the Charophytic Algae, *Bot. Pacifica*, 2015, **4**(2): 59–70.
- Palme K., Dovzhenko A., Ditengou F.A. Auxin transport and gravitational research: perspective, *Protoplasma*, 2006, **229**: 175–181.
- Paponov I.A., Teale W.D., Trebar M., Bilou I., Palme K. The PIN auxin efflux facilitators: evolutionary and functional perspective, *Trends in Plant Science*, 2005, **10**: 170–177.
- Petrov Yu.E. *Evolutsiya tsiklov razvitiya u vodorosley*, Leninhrad: Nauka, 1986, 60 p. [Петров Ю.Е. *Эволюция циклов развития у водорослей*. — Л.: Наука, 1986. — 60 с.].

- Pickett-Heaps J.D. Ultrastructura and differentiation in *Chara* sp. II. Mitosis, *Austr. J. Biol. Sci.*, 1967, **20**: 883–894.
- Pickett-Heaps J.D. *Green algae. Structure, reproduction and evolution in selected genera*, Sunderland, Massachusetts, Stanford: Sinauer Assoc., 1975, 606 pp.
- Pickett-Heaps J.D., Gunning B.E.S., Brown R.C., Lemmon B.E., Cleary A.L. The cytoplasm concept in dividing plant cells: Cytoplasmic domains and the evolution of spatially organized cell division, *Am. J. Bot.*, 1999, **86**: 153–172.
- Pickett-Heaps J.D., Marchant H.J. The phylogeny of the green algae a new proposal, *Cytobios*, 1972, **6**: 255–264.
- Qiu Y-L. Phylogeny and evolution of charophytic algae and land plants, *J. Syst. Evol.*, 2008, **46**(3): 287–306. doi: 10.1093/molbev/msl200.
- Qiu Y-L., Cho Y.R., Cox J.C., Palmer J.D. The gain of three mitochondrial introns identifies liverwort as the earliest land plants, *Nature*, 1998, **394**: 671–674.
- Qiu Y-L., Lee J., Bernasconi-Quadroni F., Soltis D.E., Soltis P.S., Zanis M., Zimmer E.A., Chen Z., Savolainen V., Chase M.W. Phylogeny of basal angiosperms: Analyses of five genes from three genomes, *Inetr. J. Pl. Sc.*, 2000, **161**: 3–27.
- Qiu Y-L., Li L.B., Wang B., Chen Z.D., Dombrowska O., Lee J., Kent L., Li R.Q., Jobson R.W., Hendry T.A., Taylor D.W., Testa C.M., Ambros M. A nonflowering land plant phylogeny inferred from nucleotide sequences of seven chloroplast, mitochondrial, and nuclear genes, *Inter. J. Pl. Sci.*, 2007, **168**: 691–708. doi: 10.1086/513474
- Raven J.A., Edwards D. Roots: evolutionary origins and biogeochemical significance, *J. Esp. Bot.*, 2001, **52**: 381–401.
- Rodriguez-Ezpeleta N., Phillippe H., Brinkmann H., Becker B., Melconian M. Phylogenetic analyses of nuclear, mitochondrial and plastid multigene data sets support the placement of *Mesostigma* in the Streptophyta, *Mol. Biol. Evol.*, 2007, **24**: 723–731. doi: 10.1093/molbev/msl200
- Ruhfel B.R., Gitzendanner M.A., Soltis P.S., Soltis D.E., Burleigh G. From algae to angiosperms—inferring the phylogeny of green plants (Viridiplantae) from 360 plastid genomes, *BMC Environment. Biol.*, 2014, **14**: 23 pp. doi:10.1186/1471-2148-14-23
- Saidakovsky L.Ya. *Algologia*, 1993, **3**(2): 76–82. [Сайдаковский Л.Я. Пермские и триасовые *Charophyta* Земного шара // *Альгология*. — 1993. — **3**(2). — С. 76–82].
- Saidakovsky L.Ya., Shaykin I.M. Stratigraficheskoe znachenie kharofitov Ukrainy. In: *Tektonika i stratigrafiya. Vyp. 2*, Kyiv: Naukova Dumka, 1976, pp. 74–86. [Сайдаковский Л.Я., Шайкин И.М. Стратиграфическое значение харофитов Украины // *Тектоника и стратиграфия. Вып. 2*. — Киев: Наук. думка, 1976. — С. 74–86].
- Shaykin I.M. *Ukr. Bot. J.*, 1988, **45**(6): 79–84. [Шайкин И.М. Еволюція харових водоростей в фанерозої // *Укр. ботан. журн.* — 1988. — **45**(6). — С. 79–84].
- Taylor E.L., Taylor N.T., Krings M. *Paleobotany: The Biology and Evolution of Fossil Plants*. 2 ed., London; New York: Elsevier, 2009, 1252 pp.
- Timme, R.E., Bachvaroff, T.R., Delwiche, Ch.F. Broad phylogenomic sampling and the sister lineage of land plants, *PLoS ONE*, 2012, **7**(1): e29696(1–7). doi: 10.1371/journal.pone.0029696
- Tompson R.H. Sexual reproduction in *Chaetosphaeridium globosum* (Nordst.) Klebahn (*Chlorophyceae*) and description of a new species to science, *J. Phycol.*, 1969, **5**: 285–290.
- Turmel M., Gagnon M.C., O'Kelly C.J., Otis C., Lemieux C. The chloroplast genomes of the green algae *Pyramimonas*, *Monomastix*, and *Pycnococcus* shed new light on the evolutionary history of prasinophytes and the origin of the secondary chloroplasts of euglenids, *Mol. Biol. Evol.*, 2009, **26**: 631–648. doi: 10.1093/molbev/msn285.
- Turmel M., Otis C., Lemieux C. The chloroplast genomes of the green algae *Pedinomonas minor*, *Parachlorella kessleri*, and *Oocystis solitaria* reveal a shared ancestry between the *Pedinomonadales* and *Chlorellales*, *Mol. Biol. Evol.*, 2009, **26**: 2317–2331.
- Turmel M., Ehara M., Otis C., Lemieux C. Phylogenetic relationships among streptophytes as inferred from chloroplast small and large subunits rRNA gene sequences, *J. Phycol.*, 2002, **38**: 364–375.
- Turmel M., Otis C., Lemieux C. The complete chloroplast DNA sequence of the charophycean green algae *Staurastrum* and *Zygnema* reveal that the chloroplast genome underwent extensive changes during the evolution of the *Zygnematales*, *BMC Biology*, 2005, **3**: 22(1–13).
- Turmel M., Pombert J.F., Charlebois P., Otis C., Lemieux C. The green algal ancestry of land plants as revealed by the chloroplast genome, *Inter. J. Pl. Sci.*, 2007, **168**: 679–689.
- Van den Hoek C., Mann D.G., Jahns H.M. *Algae: an introduction to phycology*, Cambridge: Cambridge Univer. Press, 1995, 700 pp.
- Wodniok S., Brinkmann H., Glöckner G., Heidel A.J., Philippe H., Melconian M., Becker B. Origin of land plants: Do conjugating green algae hold the key?, *BMC Evol. Biol.*, 2011, **11**: 104 pp. doi: 10.1186/1471-2148-11-104.
- Yoon H.S., Hacket J.D., Ciniglia C., Pinto G., Bhattacharya D. A molecular timeline for the origin of photosynthetic eucaryotes, *Mol. Biol. Evol.*, 2004, **21**: 809–818. doi: 10.1093/molbev/msh075
- Zhong B., Sun L., Penny D. The origin of land plants: a phylogenomic perspective, *Evolutionary bioinformatics*, 2015, **11**: 137–141. doi: 10.4137/EBO.S29089
- Zhong B., Xi Zh., Goremykin V.V., Fong R., Mclenachan P.A., Novis Ph.M., Davis Ch.C., Penny D. Streptophyte algae and the origin of land plants revisited using heterogeneous models with three new algal chloroplast genomes, *Mol. Biol. Evol.*, 2013, **31**(1): 177–183. doi: 10.1093/molbev/mst200
- Zimmer A., Lang D., Richardt S., Franck W., Reski R., Rensing S.A. Dating the early evolution of plants: detection and molecular clock analyses of orthologs, *Mol. Genetics and Genomics*, 2007, **278**: 393–402. doi: 10.1007/s00438-007-0257-6

Рекомендує до друку
С.Я. Кондратюк

Надійшла 16.09.2015 р.

Паламар-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. **Харофітні водорості: питання еволюції та філогенії.** — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(2): 163—177.

Институт ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01004, Україна

Проаналізовані результати різних підходів щодо вивчення філогенії харофітів і ймовірної філогенетичної спорідненості окремих їхніх таксономічних груп із судинними рослинами. Наведено дані філогенетичних реконструкцій цієї групи водоростей і деяких аспектів їхнього філогенезу й еволюції за результатами молекулярно-біологічного вивчення. Обговорено питання формування багатоклітинності та гравітропізму в харальних водоростей і значення цих процесів для формування рослин суходолу. Продемонстрована розбіжність в уявленнях щодо філогенетичної спорідненості різних представників *Charophyta* за молекулярно-генетичними даними з класичними морфолого-цитологічними ознаками та неоднозначності у вирішенні питання родинних зв'язків серед цієї групи рослин. Викладено сучасні уявлення щодо ролі та місця харофітів у становленні царства рослин і їхніх анцестральних форм та родинних зв'язків з іншими таксонами. Обговорено результати палеонтологічних досліджень харофітів і проаналізовано історію формування таксономічних груп харальних водоростей.

Ключові слова: харофіти, стрептофітові водорості, еволюція, філогенія, гравітропізм, багатоклітинність, палеонтологічні дослідження.

Паламарь-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. **Харофитные водоросли: вопросы эволюции и филогении.** — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(2): 163—177.

Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины
ул. Терешенковская 2, г. Киев, 01004, Украина

Проанализированы результаты разных подходов к изучению филогении харофитов и вероятного филогенетического родства некоторых их таксономических групп с сосудистыми растениями. Представлены данные филогенетических реконструкций этой группы водорослей, а также некоторые аспекты их филогенеза и эволюции по результатам молекулярно-биологических исследований. Обсуждены вопросы формирования многоклеточности и гравитропизма у харальных водоростей, а также значение этих процессов для формирования наземных растений. Продемонстрировано расхождение в представлениях о филогенетическом родстве разных представителей *Charophyta* по молекулярно-генетическим данным с классическими морфолого-цитологическими признаками и неоднозначность в решении вопросов родственных связей в этой группе растений. Обобщены современные представления относительно роли и места харофитов в развитии царства растений, их анцестральных форм и родственных связей с другими таксонами. Обсуждены результаты палеонтологических исследований харофитов и проанализирована история формирования таксономических групп харальных водорослей.

Ключевые слова: харофиты, стрептофитовая линия эволюции, филогения, гравитропизм, многоклеточность, палеонтологические исследования.

D.V. LEONTYEV

Kharkiv State Zooveterinary Academy
1, Akademichna Str., Kharkiv, 62134, Ukraine
protista@mail.ru

THE EVOLUTION OF SPOROPHORE IN *RETICULARIACEAE* (*MYXOMYCETES*)

Leontyev D.V. **The evolution of sporophore in *Reticulariaceae* (*Myxomycetes*)**. Ukr. Bot. J., 2016, 73(2): 178–184.

Kharkiv State Zooveterinary Academy
1, Akademichna Str., Kharkiv, 62134, Ukraine
protista@mail.ru

Abstract. Recent molecular studies have clarified the phylogenetic relations within the family *Reticulariaceae* (*Myxomycetes*, *Myxogastrea*), allowing to reconstruct the ways of the morphological evolution within the family. We conclude, that the general tendency of the sporophore evolution in *Reticulariaceae* was the transformation of the stalked forms to the sessile ones, followed by the development of the metamerical sporophores, called pseudoaethalia and aethalia, from the separate sporocarps. The common ancestor of the family was similar to *Alwisia lloydiae* having stalked sporocarps and tubular capillitium. At least four evolutionary lineages originated from this ancestor: 1) *Alwisia* → *Tubifera*, 2) *Alwisia* → *Rigidotubula* (and probably *Siphoptychium*), 3) *Alwisia* → (*Lycogala*) → *Thecotubifera*, 4) *Alwisia* → *Lycogala* → *Reticularia*. In each of these branches, the processes like a loss of stalks, transition from spherical to elongated sporothecae, transformation of solitary sporocarps to grouped ones, a loss of capillitium and formation of pseudocapillitium, have occurred independently. Therefore, the type of the fruiting body, and presence of capillitium or pseudocapillitium, cannot be considered as sufficient criteria for separating myxomycete genera.

Key words: 18S rDNA, aethalium, capillitium, convergence, parallelism, phylogeny, pseudoaethalium, pseudocapillitium, spore ornamentation, sporocarp, sporotheca.

Myxogastrea, or *Myxomycetes*, are the group of ameboid eukaryotes, able to produce macroscopic fruiting bodies of complicate structure. Within the group, five orders and about twelve families are traditionally recognized, among which the family *Reticulariaceae* is characterized by the absence of true capillitium and pseudoaethaliate or aethaliate structure of the fruiting bodies (Nannenga-Bremekamp, 1991; Neubert et al., 1993; Lado, Pando, 1997; Ing, 1999; Poulain et al., 2011).

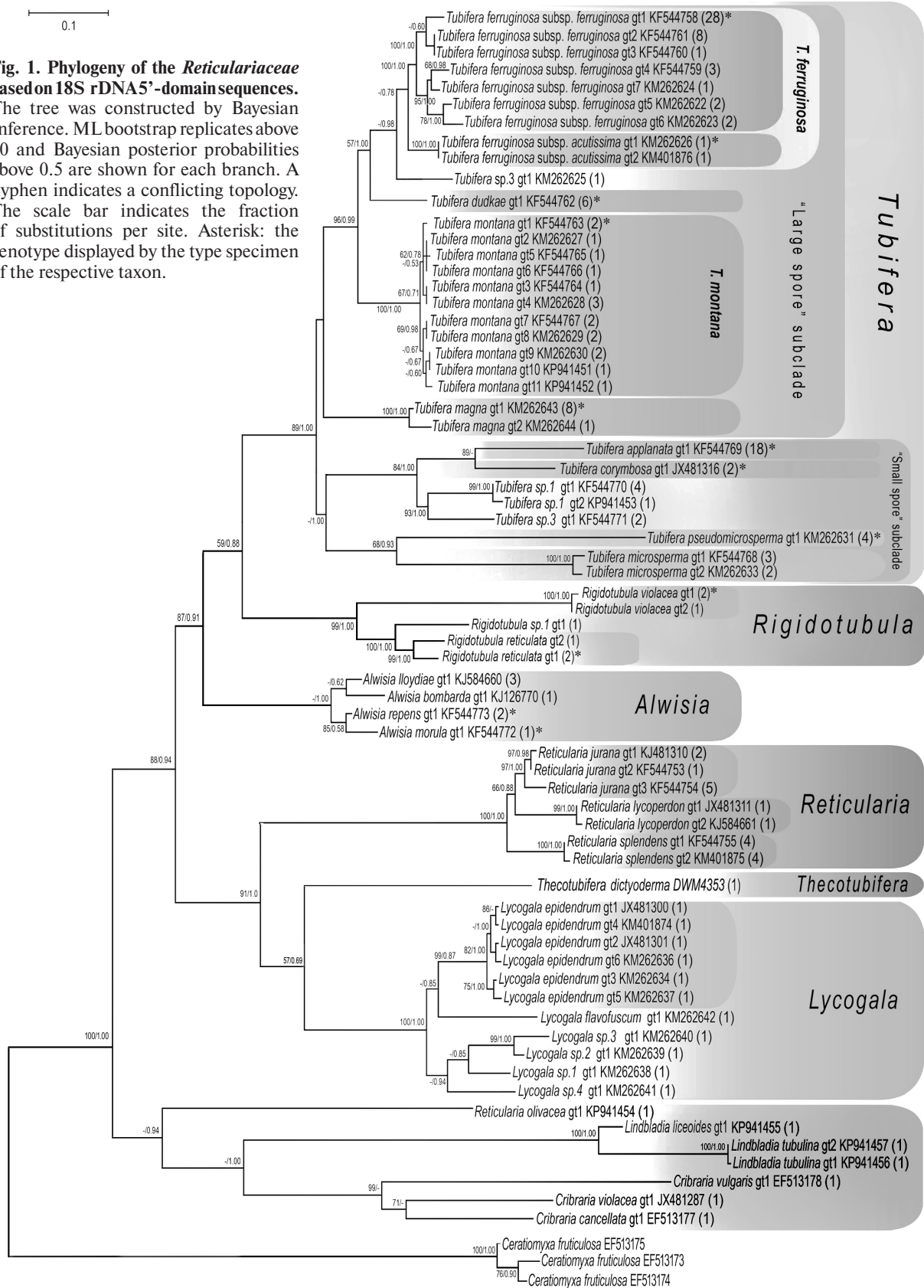
The traditional understanding of the taxonomical structure and discriminative features of *Reticulariaceae* was reconsidered in our recent study, based on the 18S rDNA phylogeny (Leontyev et al., 2014a; 2014b; 2015). The family, with a few exceptions, appeared to be a monophyletic taxon, subdivided to at least six clusters, which corresponds to the genera *Alwisia* Berk. & Broome, *Lycogala* Adans., *Reticularia* Bull., *Tubifera* G.F. Gmel., *Rigidotubula* ad int. and *Thecotubifera* ad int., among which *Alwisia* was re-erected (Leontyev et al., 2014a; 2014b), and two last names are to be published as new to science. One more genus, the recently re-erected *Siphoptychium* Rostaf., was united with *Reticulariaceae* based on morphological data (Leontyev, 2015).

The genera *Reticularia* and *Tubifera*, species *Alwisia bombardata* Berk. & Broome, *Lycogala*
© D.V. LEONTYEV, 2016

epidendrum (L.) Fr., *Tubifera ferruginosa* (Batsch) J.F. Gmel., and *T. dictyoderma* Nann.-Bremek. & Loer. in their traditional understanding appeared to be polyphyletic. A revision of these taxa, based on morphological and molecular data, allowed to describe 9 new species: *Alwisia lloydiae* Leontyev, S.L. Stephenson et Schnittler, *A. morula* G. Moreno, Leontyev, D.W. Mitch., S.L. Stephenson, C. Rojas & Schnittler, *A. repens* Leontyev, Schnittler, G. Moreno, S.L. Stephenson, D.W. Mitchell & C. Rojas, *Tubifera applanata* Leontyev & Fefelov, *T. corymbosa* Leontyev, Schnittler, S.L. Stephenson & L.M. Walker, *T. dudkae* (Leontyev & G. Moreno) Leontyev, Moreno & Schnittler, *T. magna* Leontyev, Schnittler, S.L. Stephenson & T. Kryvomaz, *T. montana* Leontyev, Schnittler & S.L. Stephenson, *T. pseudomicrosperma* Leontyev, Schnittler & S.L. Stephenson, and two subspecies: *T. ferruginosa* subsp. *ferruginosa* Leontyev, Schnittler & S.L. Stephenson and *T. ferruginosa* subsp. *acutissima* Leontyev, Schnittler & S.L. Stephenson (Leontyev et al., 2014a; 2014b; 2015). Two more species (*Rigidotubula reticulata* ad int., *R. violacea* ad int.) and one new combination (*Thecotubifera dictyoderma* ad int., comb. nov. pro *Tubifera dictyoderma* Nann.-Bremek. & Loer.) are prepared for the publication.

The species of *Reticularia* which have warty spores with olive, golden-yellow or brown pigmentation

Fig. 1. Phylogeny of the *Reticulariaceae* based on 18S rDNA 5'-domain sequences. The tree was constructed by Bayesian Inference. ML bootstrap replicates above 50 and Bayesian posterior probabilities above 0.5 are shown for each branch. A hyphen indicates a conflicting topology. The scale bar indicates the fraction of substitutions per site. Asterisk: the genotype displayed by the type specimen of the respective taxon.



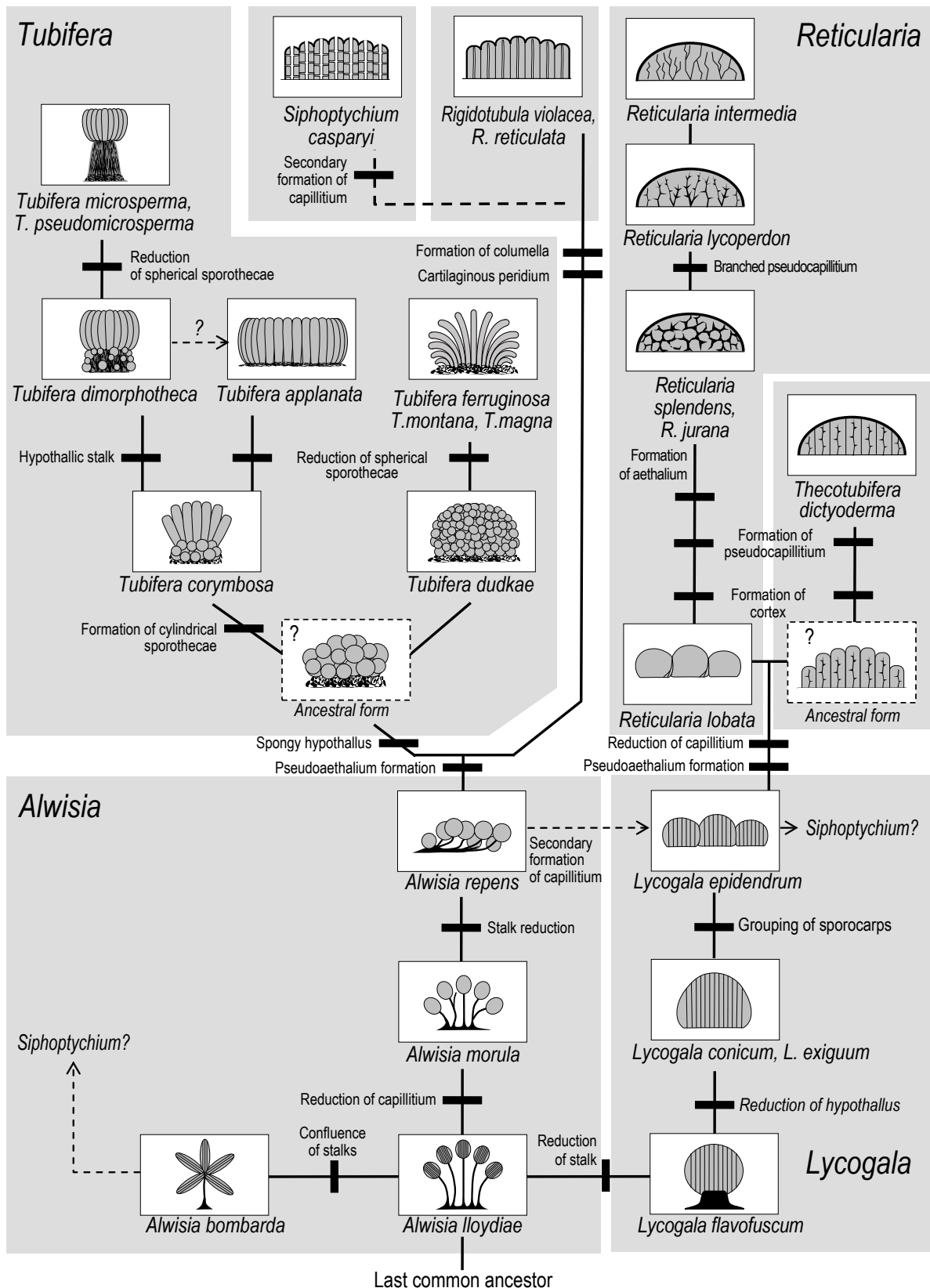


Fig. 2. Evolution of the sporophore in Reticulariaceae. The genealogy of taxa corresponds to the current understanding of the phylogeny of the group (see Fig. 1). Bars indicate the most important evolutionary changes. Dotted arrows show the alternative evolutionary scenarios. Gray filling unites the members of the same genus.

(*R. liceoides*, *R. olivacea*, *R. aurea*, *R. rubiginosa*, *R. simulans*) on the basis of obtained data were excluded from the family *Reticulariaceae*. The first two species were removed to *Cribrariaceae*, with the simultaneous re-erection of the genus *Licaethalium* Rostaf. (Leontyev et al., 2015).

The current understanding of the phylogeny of *Reticulariaceae*, based on these data, is shown in Fig. 1.

The results obtained have allowed to look at the morphological diversity of *Reticulariaceae* from a new point. In contrast to the traditional understanding, the family appeared to include species with stalked and sessile sporocarps (*Alwisia lloydiae*, *A. repens*, *A. morula*), pseudoaethalia with the entire cortex (*Thecotubifera dictyoderma*) and pseudoaethalia, composed of spherical sporothecae (*Tubifera dudkae*). The true capillitium was found to be rather common structure within the family, being developed in *Alwisia*, *Lycogala* and *Siphoptychium*, while the threads, described in sporocarps of *Tubifera* (Nannenga-Bremekamp, 1991; Neubert et al., 1993), appeared to be fungal hyphae, feeding with the spores, but not a capillitium (Leontyev et al., 2015).

New knowledge about the phylogeny of the group, together with a deeper understanding of its morphological variability, gives us a chance to understand how the structure of these organisms was changed in the process of evolution. In a response to this possibility, we composed a concept which describes regularities of the evolutionary changes of the sporophore structure in *Reticulariaceae* (Fig. 2).

According to the 18S rDNA phylogeny (Fig. 1), the basis of the evolutionary tree of the *Reticulariaceae* is formed by the genus *Alwisia*. This correlates with its morphological features, among which the type of sporophore is of greatest importance. It is proven that the primary type of myxomycetes sporophore is the stalked sporocarp: such fructifications are typical for all sister groups of myxomycetes (*Dictyodtelia*, *Ceratiomyxales*, *Protostelia* s. l.), and also for the *Echinosteliales*, the order which is believed to be closest to the last common ancestor of myxomycetes (Fiore-Donno et al., 2005; 2008; 2012). Within *Lucisporidia* (the bright-spored myxomycetes), the basal position is occupied by the *Cribrariaceae*, most of which also have stalked sporocarps. Finally, this is the only type of the fruiting body known in all the orders of *Myxogastrea*. Therefore, the presence of this structure makes *Alwisia* the best candidate for the role of the last common ancestor of *Reticulariaceae*.

The next plesiomorphic character of *Alwisia* is the presence of a well-developed capillitium, resembling that of another bright-spored myxomycetes, *Dianemataceae* and *Trichiaaceae*. This similarity supports a hypothesis that the presence of capillitium is the basal characteristic for the *Reticulariaceae* and for the *Lucisporidia* in general.

Among species of *Alwisia*, two are characterized by well developed, free stalks, and another two (*A. bombardata*, *A. lloydiae*) – by the presence of capillitium (*A. morula*, *A. lloydiae*). There is only one known species, which unites both plesiomorphies lost by most of *Reticulariaceae*, the *A. lloydiae*, which we consider as the closest to the last common ancestor of the family. It is noteworthy that this species occurs in the Australian continent and in Tasmania, the well known refuges of a relict biota.

From the basal form, related with *A. lloydiae*, at least three evolutionary lineages have originated. First of them is represented by the vector *A. lloydiae* → *A. morula* → *A. repens*, in which the sporothecae lose the capillitium (*A. morula*) and their stalks become procumbent (*A. repens*). We suppose that this lineage has continued in the genera *Tubifera*, *Rigidotubula*, and probably *Siphoptychium*. Simultaneously to the loss of capillitium and stalks, the spore dissemination type changed from the active way, with the help of capillitium, to the passive one, using rain drops and/or insects.

Another vector is formed by species which did not lose the capillitium but grouped their sporothecae in a common confluent stalk (*A. bombardata*). Sporothecae became thinner, as it happens in all *Reticulariaceae* with tightly grouped sporothecae (see below).

Finally, the third lineage joins *Alwisia* with the phylogenetic cluster, which unites *Lycogala*, *Thecotubifera* and *Reticularia*. The consequence of branching of this contemporary genera from *Alwisia*-like ancestor is not yet clear; however, taking into account the attribution of sporophores of *Lycogala* to the free sporocarps (Leontyev et al., 2014c), this genus appears to be the most «archaic» representative of the group. This is noteworthy that among *Lycogala*, *Thecotubifera* and *Reticularia*, the only first genus has the tubular capillitium, close in its morphology, ultrastructure and ontogenesis to that of *Alwisia*.

The lineage which binds *A. lloydiae* with the genus *Tubifera*, is divided to two subclades that we call «small-spored» and «large-spored» (Leontyev et al., 2015). First of them includes the species of *Tubifera* with the

spores less than 6.5 μm diam., mostly annulate and non-iridescent peridium, flattened apices of sporothecae and a dull pigmentation of the young sporophores. Another subclade consists of the species with the spores larger than 6.5 μm , mostly iridescent peridium, covered with wavy folds, the convex apices of sporothecae and bright pigmentation of immature sporophores. These two subclades within *Tubifera* must have a common ancestor. It probably had spherical sporothecae, found in its evolutionary predecessor, *A. repens*. However, in contrast with the last one, common ancestor of *Tubifera* should have a spongy hypothallus, which is absent in all *Alwisia*, but well developed in both subclades of *Tubifera*. The structure, which meets these requirements, occurs in *T. dudkae* which belongs to the «large-spored» clade.

All other species of the «large-spored» clade (*T. ferruginosa*, *T. magna*, *T. montana*) have cylindrical sporothecae, the presence of which seems to be the usual result of the accretion of sporothecae in *Reticulariaceae*.

Independently, the transformation of spherical sporothecae to cylindrical ones took place in the «small-spored» clade. However, in this case we know contemporary species which retained both types of sporothecae: *T. corymbosa*, in which all cylindrical and spherical sporothecae are seated on spongy hypothallus, and *T. dimorphotheca*, in which spherical sporothecae are situated on the lateral surface of the hypothallic stalk, while cylindrical ones occupy its top. The reduction of spherical sporothecae in *T. dimorphotheca* could produce the forms similar to *T. microsperma* and *T. pseudomicrosperma*.

The formation of the hypothallic stalk, characteristic to *T. dimorphotheca* and *T. microsperma*, correlates with the decreasing of the size of pseudoaethalium. This suggests that the recovery of the stalks, completely lost in the previous stages of *Tubifera* evolution, was caused by the partial return to the strategy of the stalked sporocarp, because the distribution using the rain drops and insects is effective only in large fruiting bodies (Schnittler, 2002).

The point of divergence, which led to the formation of *T. applanata* within the «small-spored» clade, remains unclear. This species is the only member of the subcluster, which have large, sessile pseudoaethalia with closely accreted prismatic sporothecae. Its origin from an ancestor, common with *T. corymbosa*, looks the most «parsimonious» scenario: it needs only the loss of spherical sporothecae, while any other hypotheses claim for the reduction of hypothallic stalk. Molecular data support the origination of *T. applanata* and *T. corymbosa* from the common ancestor.

Sporophores of the genera *Rigidotubula* and *Siphoptychium* represent a further development of tubiferoid pseudoaethalia with prismatic sporothecae, which have got the cartilaginous peridium and columella. With the appearance of these structures, the *Rigidotubula* can be easily derived from *T. applanata*. However, the molecular data do not support this simple scenario and show that *Rigidotubula* has branched from the trunk of *Tubifera* even before the last one was subdivided on «small-» and «large-spored» clades, and therefore, before *Tubifera* formed pseudoaethalia with cylindrical sporothecae. It means that *Rigidotubula* should have gone all the way from the heap of spherical sporothecae to the pseudoaethalium, composed of prismatic ones, independently from *Tubifera*. This is a prominent example of parallel evolution.

The absence of molecular data about the phylogenetic relations of the genus *Siphoptychium* does not allow to determine its position in our evolutionary scheme. However, the complex of morphological features, like a prismatic sporothecae, cartilaginous peridium and well developed columella, puts this genus close to *Rigidotubula*. On the other hand, it should be noted that the most important feature of *Siphoptychium* is the branching of columella and the presence of the perforations at the places where columella merges the peridium. Both of these features bring *Siphoptychium* close to *Alwisia* (the last one does not have columella, but its capillitial threads have a similar structure and ornamentation with the branches of columella in *Siphoptychium*). Therefore, *Siphoptychium* may represent a separate lineage of pseudoaethaliate forms that comes directly from *Alwisia*-like ancestor.

The *Lycogala* inherited from *Alwisia* its tubular capillitium, but not the stalk. Its sessile sporocarps are the most probable predecessors of the aethalia known in *Reticularia*. The stage, intermediate between grouped sporocarps and aethalium, is known within this lineage only in *Thecotubifera*, where the fruiting body consists of prismatic sporothecae which form together an entire, indivisible cortex. This allows to imagine a simple evolutionary scenario, such as: *Lycogala* (sessile sporocarps) \rightarrow *Thecotubifera* (pseudoaethalia) \rightarrow *Reticularia* (aethalia). However, at least one reason does not allow to support this hypothesis. Peculiarities of the spores in *Th. dictyoderma*, such as very large meshes with high borders, separate this species from all another *Reticulariaceae*, while in *Reticularia* the spore ornamentation is typical for the family (small meshes with relatively low borders). It is unlikely that the ancestors of

Reticularia once lost a typical ornamentation, and then developed it again. Moreover, the species of *Reticularia* with well-developed pseudocapillitium (*R. splendens*, *R. jurana*) show the remnants of confluence of spherical, bag-shaped or vermicular sporothecae, but not straight and prismatic ones, like those in *Thecotubifera*. Thus, much preferable is the scenario of independent origin of *Reticularia* and *Thecotubifera* from a common ancestor, that had a rudimentary pseudoaethalia (such a form is yet unknown) or sporocarps (*Lycogala*). A link between *Lycogala* and *Reticularia* can represent *R. lobata*, since the latter, according to our assumption, has not aethalia, but spherical sporocarps, that form the primitive pseudoaethalia. This corresponds to the characters of pseudoaethaliate ancestor of aethaliate *Reticularia*, because, as noted above, it probably did not have cylindrical sporothecae. The structure of sporophores in *R. lobata* is very close to *L. epidendrum* and differs from the latter only by lack of tubular capillitium, the loss of which took place here independently from the vector *Alwisia* → *Tubifera*.

The abovementioned discussion allows to make several conclusions:

1. The general tendency of the morphological evolution in *Reticulariaceae* is the transformation of the stalked forms to the sessile ones, followed by the formation of pseudoaethalia and aethalia. Simultaneously, the spore dissemination type was changed from the active way with the help of capillitium to the passive one, through rain and insects.

2. The common ancestor of the family had stalked sporocarps with well-developed tubular capillitium and was similar in structure to *Alwisia lloydiae*. This ancestral form produced at least four evolutionary lineages: 1) *Alwisia* → *Tubifera*, 2) *Alwisia* → *Rigidotubula* (and *Siphoptychium*, if it does not form a separate branch), 3) *Alwisia* → (*Lycogala*) → *Thecotubifera*, 4) *Alwisia* → *Lycogala* → *Reticularia lobata* → aethalial species of *Reticularia*.

3. The evolution of the fruiting bodies in *Reticulariaceae* is characterized by the parallelism. Processes like a loss of stalks, transition from spherical to elongated sporothecae, transformation of sporocarps to pseudoaethalia and aethalia, loss of capillitium and formation of pseudocapillitium have occurred repeatedly. Therefore, the morphological similarity of the fruiting bodies does not necessarily indicate the affinity of species. A type of the fruiting body cannot be considered as a sufficient criterion for the separation of the genera in myxomycetes.

REFERENCES

- Fiore-Donno A.M., Berney C., Pawlowski J., Baldauf S.L. Higher-order phylogeny of plasmodial slime molds (Myxogastria) based on Elongation Factor 1-A and Small Subunit rRNA gene sequences, *J. Eukaryot. Microbiol.*, 2005, **52**: 1–10.
- Fiore-Donno A.M., Meyer M., Baldauf S.L., Pawlowski J. Evolution of dark-spored Myxomycetes (slime-molds): molecules versus morphology, *Mol. Phylogenet. Evol.*, 2008, **46**: 878–889.
- Fiore-Donno A.M., Kamono A., Meyer M., Schnittler M., Fukui M., Cavalier-Smith T. 18S rDNA phylogeny of *Lamproderma* and allied genera (Stemonitales, Myxomycetes, Amoebozoa), *PLoS One*, 2012, **7**(4): e35359.
- Ing B. *The Myxomycetes of Britain and Ireland. An identification Handbook*, Slough: The Richmond Publishing Co. Ltd., 1999, 374 pp.
- Lado C., Pando F. *Myxomycetes. In: Flora Mycologica Iberica*, Madrid: Real Jardín Botánico, J. Cramer, 1997, vol. 1, 324 pp.
- Leontyev D., Schnittler M., Moreno Horcajada G., Stephenson S., Mitchell D.W., Rojas C. The genus *Alwisia* (Myxomycetes) revalidated, with two species new to science, *Mycologia*, 2014a, **106**(5): 936–948.
- Leontyev D.V., Schnittler M., Stephenson S.L. A new species of *Alwisia* (Myxomycetes) from new South Wales and Tasmania, *Mycologia*, 2014b, **106**(6): 1212–1219.
- Leontyev D.V., Schnittler M., Stephenson S.L. Pseudocapillitium or true capillitium? A study of capillitial structures in *Alwisia bombardata* (Myxomycetes), *Nova Hegwigia*, 2014c, **99**(3–4): 441–451.
- Leontyev D., Schnittler M., Stephenson S.L. A critical revision of the *Tubifera ferruginosa* complex, *Mycologia*, 2015, **107**(5): 959–985.
- Leontyev D.V. *Ukr. Bot. J.*, 2015, **72**(2): 147–155. doi.org/10.15407/ukrbotj72.02.147 [Леонтьев Д.В. Перспективи створення філогенетичної системи міксоміцетів (Myxogastrea) // *Укр. ботан. журн.* – 2015. – **72**(2). – С.147–155].
- Nannenga-Bremekamp N.E. *A Guide to Temperate Myxomycota*, Bristol: Biopress Ltd., 1991, 410 pp.
- Neubert H., Nowotny W., Baumann K. *Die Myxomyceten Deutschlands und des angrenzenden Alpenraumes unter besonderer Berücksichtigung Österreichs*, Gomaringen: Karlheinz Baumann Verlag., 1993, vol. 1, 340 S.
- Poulain M., Meyer M., Bozonnet J. *Les Myxomycètes*, Dauphiné-Savoie: Fédération mycologique et botanique, 2011, vol. 1, 568 pp.
- Schnittler M. The evolution of the myxomycete fructification – an independent approach of life to achieve macroscopic organisms? In: *Abstracts of the Fourth International Congress of the Systematics and Ecology of Myxomycetes*, Brussels: Universa, 2002, p. 82.

Recommended by
V.P. Hayova

Submitted 05.10.2015

Леонтьєв Д.В. Еволюція спорофора у *Reticulariaceae* (*Muxomycetes*). — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(2): 178—184. Харківська державна зооветеринарна академія, кафедра біотехнології вул. Академічна, 1, Мала Данилівка, Харків, 62341, Україна

Молекулярно-генетичні дослідження прояснили філогенетичні відносини між таксонами родини *Reticulariaceae* (*Muxomycetes*, *Muxogastrea*), надали змогу реконструювати шляхи морфологічної еволюції цього таксона. Згідно з одержаними даними загальною тенденцією еволюції спорофорів у *Reticulariaceae* є трансформація стебельчастих форм у сидячі, яка супроводжувалася формуванням з вільних спорокарпів метамерних плодкових тіл — псевдоеталіїв та еталіїв. Спільний предок родини був подібний до сучасної *Alwisia lloydiae* і мав стебельчасті спорокарпи та трубчастий капіліцій. Від цього предка започатковані принаймні чотири філогенетичні лінії: *Alwisia* → *Tubifera*; *Alwisia* → *Rigidotubula* (та, ймовірно, *Siphoptychium*); *Alwisia* → (*Lycogala*) → *Thecotubifera*; *Alwisia* → *Lycogala* → *Reticularia*. У кожній із цих ліній незалежно відбувалися такі еволюційні процеси, як втрата ніжок, перехід від сферичних до циліндричних споротек і від одиночних до згрупованих спорокарпів, втрата капіліцію та формування псевдокапіліцію. Зважаючи на це, тип плодового тіла та наявність капіліцію або псевдокапіліцію не можуть розглядатися як вирішальні критерії для розмежування родів міксоміцетів.

Ключові слова: 18S рДНК, еталії, капіліцій, паралелізм, філогенія, псевдоеталії, псевдокапіліцій, орнаментация спор, спорокарп, споротека.

Леонтьев Д.В. Эволюция спорофора у *Reticulariaceae* (*Muxomycetes*). — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(2): 178—184. Харьковская государственная зооветеринарная академия, кафедра биотехнологии ул. Академическая, 1, Малая Даниловка, Харьков, 62341, Украина

Молекулярно-генетические исследования прояснили филогенетические взаимоотношения между таксонами семейства *Reticulariaceae* (*Muxomycetes*, *Muxogastrea*), дав возможность реконструировать пути морфологической эволюции этого таксона. Согласно полученным данным, общей тенденцией в эволюции спорофора *Reticulariaceae* является трансформация стебельчатых форм в сидячие, сопровождавшаяся формированием из свободных спорокарпов метамерных плодовых тел — псевдоэталиев и эталиев. Общий предок семейства был близок к современной *Alwisia lloydiae*; он имел стебельчатые спорокарпы и трубчатый капиллиций. От этого предка берут начало, по крайней мере, четыре филогенетические линии: *Alwisia* → *Tubifera*; *Alwisia* → *Rigidotubula* (и, вероятно, *Siphoptychium*); *Alwisia* → (*Lycogala*) → *Thecotubifera*; *Alwisia* → *Lycogala* → *Reticularia*. В каждой из этих линий независимо происходили такие эволюционные процессы, как потеря ножек, переход от сферических споротек к цилиндрическим и от одиночных спорокарпов к сгруппированным, потеря капиллиция и формирование псевдокапиллиция. В связи с этим тип плодового тела, а также наличие капиллиция и псевдокапиллиция не могут рассматриваться в качестве решающих критериев для разграничения родов миксомицетов.

Ключевые слова: 18S рДНК, эталий, капиллиций, параллелизм, филогения, псевдоэталий, псевдокапиллиций, орнаментация спор, спорокарп, споротека.

НОВІ ВИДАННЯ

Savchenko K.G., Wasser S.P., Heluta V.P., Nevo E. *Smut fungi of Israel (Biodiversity of Cyanoprocaryotes, Algae and Fungi of Israel)* / Institute of Evolution and Faculty of Natural Sciences, University of Haifa, Israel. — Koeltz Scientific Books, 2015. — 160 p.

The book covers smut fungi (*Ustilaginomycetes* p.p., *Exobasidiomycetes* p.p., and *Microbotryales*) of Israel. A total of 73 species in 15 genera are described. Three genera (*Macalpinomyces*, *Melanustilospora* and *Schizonella*) are new records for Israel. The book is divided into two main parts: General Part providing data regarding environmental conditions of Israel, morphology of smut fungi, materials and methods, historical studies, as well as the analysis of species composition of smut fungi in Israel; Special Part (taxonomic part) providing information regarding detailed macro- and micromorphological descriptions, distribution in Israel, general distribution, and notes.

Видання охоплює сажкові гриби (*Ustilaginomycetes* p.p., *Exobasidiomycetes* p.p. і *Microbotryales*) Ізраїлю. Описано 73 види з 15 родів, три роди (*Macalpinomyces*, *Melanustilospora* і *Schizonella*) є новими для Ізраїлю. Книга складається з двох основних частин. Загальна містить відомості про стан навколишнього середовища країни, морфологію сажкових грибів, аналіз їх видового складу в Ізраїлі, матеріали та методи, історію досліджень цих грибів. У спеціальній (таксономічній) частині монографії наводиться детальна інформація про макро- та мікроморфологію видів сажкових грибів, їхнє поширення в Ізраїлі та світі, подано також примітки.



doi: 10.15407/ukrbotj73.02.185

Г.В. ШЕВЧЕНКО, Є.Л. КОРДІУМ

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01004, Україна
galina-shevchenko@ya.ru

ОРГАНІЗАЦІЯ МІКРОФІЛАМЕНТІВ ЦИТОСКЕЛЕТА В КОРЕНЯХ ПОВІТРЯНО-ВОДНИХ РОСЛИН *SIUM LATIFOLIUM* (APIACEAE) ТА *ALISMA PLANTAGO-AQUATICA* (ALISMATACEAE) У ПРОЦЕСІ ФОРМУВАННЯ АЕРЕНХІМИ

Shevchenko G.V., Kordyum E.L. **Organization of microfilaments in roots of water-terrestrial *Sium latifolium* (Apiaceae) and *Alisma plantago-aquatica* (Alismataceae) plants in the process of aerenchyma formation.** Ukr. Bot. J., 2016, 73(2): 185—193.

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

Abstract. The data on actin microfilament organization in roots of water-terrestrial plants *Sium latifolium* L. and *Alisma plantago-aquatica* L. are presented in the article. The main attention is paid to cells surrounding aerenchyma cavities in meristem and elongation zone of the roots. Some of these cells undergo degradation in the special way distinct from the same process in other plant species. Peculiarities of aerenchyma formation in roots of water-terrestrial *S. latifolium* and *A. plantago-aquatica* are noted. Regulation of actin microfilament activity is discussed as well as their involvement in the processes of growth and aerenchyma formation.

Key words: cytoskeleton, actin microfilaments, water-terrestrial plants, aerenchyma

Вступ

Один із компонентів цитоскелета рослин — актинові мікрофіламенти (АФ) — є динамічною структурою, задіяною в клітинному поділі, рості та міжклітинній комунікації. Мікрофіламенти беруть участь у різноманітних сигнальних реакціях клітини в процесі сприйняття та реагування на зовнішні стимули. Їхні швидкі перебудови призводять до зміни клітинного метаболізму та розвитку адаптивних реакцій. Окрім того, АФ — основна складова механізму клітинного транспорту (тік цитоплазми), руху органел, таких як апарат Гольджі (Hawes, Satiat-Jeunemaitre, 2001), мітохондрії (Van Gestel et al., 2001) і пероксисоми (Jedd, Chua, 2002). Відомо, що АФ формують мережу екзоцитозних треків та опосередковують доправлення везикул Гольджі до цитоплазматичної мембрани. У такий спосіб вони забезпечують збільшення її поверхні в процесі росту клітини. Із везикулами

на цитоплазматичну мембрану потрапляють компоненти, необхідні для побудови клітинної стінки, та продукти секреції клітини. Тому зміни в організації АФ під впливом зовнішніх стимулів позначаються на ростових параметрах клітин. Незважаючи на численні дослідження функціонування АФ у клітинах рослин, досі чітко не визначені механізми їхньої регуляції, зокрема, у формуванні аеренхіми (АР) кореня, сукупності порожнин, якими з мінімальною перешкодою відбувається обмін киснем й етиленом між надводними та зануреними у воду частинами рослин. АР утворюється в коренях повітряно-водних рослин унаслідок координованих процесів, які спричинюють загибель певних клітин і, відповідно, зміну в розташуванні клітинних рядів. Ці процеси контролюються сигнальними шляхами з участю цитоскелета й активних форм кисню (АФК). Слід підкреслити, що вивчення дії водного оточення на рослини останнім часом набуло особливого значення, оскільки затоплення (як і посуха)

© Г.В. ШЕВЧЕНКО, Є.Л. КОРДІУМ, 2016

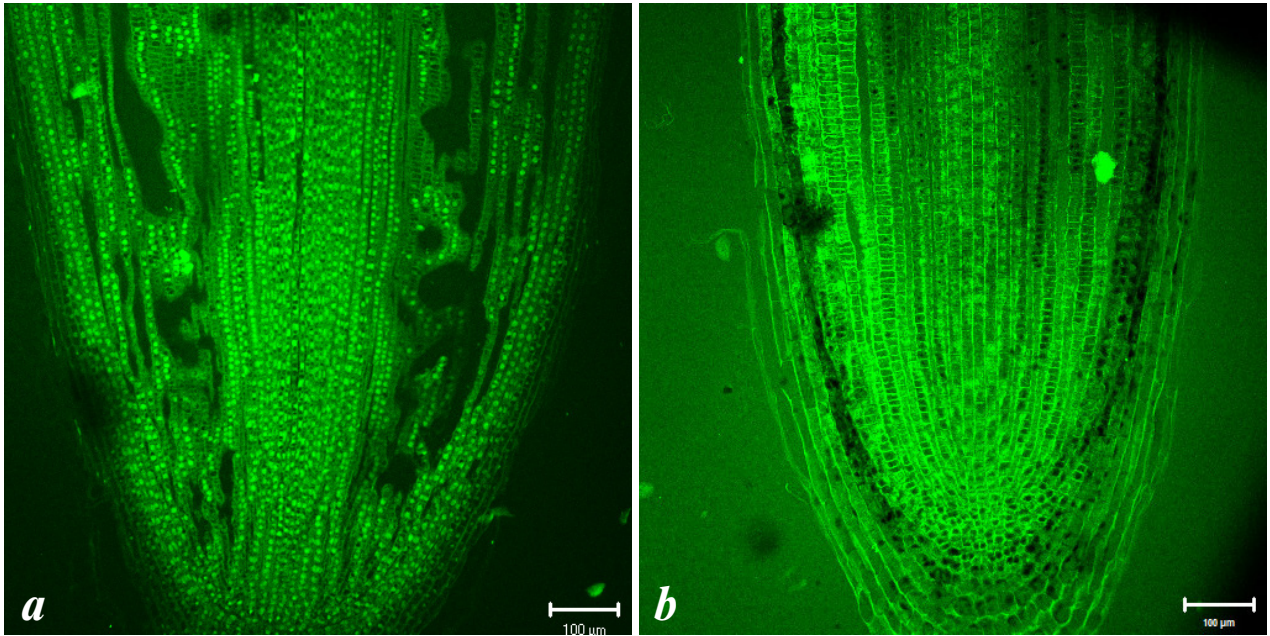


Рис. 1. Апекси коренів повітряно-водних рослин *Sium latifolium* (a) та *Alisma plantago-aquatica* (b). Масштаб: 100 μm
 Fig. 1. Root apices of water-terrestrial plants of *Sium latifolium* (a) and *Alisma plantago-aquatica* (b). Bars: 100 μm

є абіотичним стресом, що впливає на врожайність багатьох видів культур в усьому світі.

У зв'язку з цим ми досліджували організацію АФ у клітинах апексів коренів повітряно-водних рослин *Sium latifolium* L. та *Alisma plantago-aquatica* L., зокрема в меристемі, зоні розтягу та зоні видовження. Для визначення регуляції активності АФ (Muhlenbock et al., 2007) вимірювали концентрацію ТБК-активних продуктів у клітинах, що є маркером реактивності форм кисню. Обговорюється участь актинових мікрофіламентів та АФК у формуванні конститутивної аеренхіми *S. latifolium* та *A. plantago-aquatica*. Дослідження цих процесів є певним внеском у визначення механізмів регуляції цитоскелета та росту клітин коренів за умов зміни чинників навколишнього природного середовища.

Об'єкти та матеріали досліджень

Вивчали апекси коренів повітряно-водних форм *S. latifolium* та *A. plantago-aquatica*, які збирали у природних умовах зростання в районі смт Великої Багачки Полтавської обл. Для анатомічних досліджень і виявлення АФ корені завдовжки 1 см промивали у фосфатному буфері (рН 6,9), фіксували 1 год у 3,7 % формальдегіду та занурювали в спироторозчинний віск за стандартною цитологічною методикою (Baluška, Hasenstein, 1997). Поздовжні

зрізи коренів завтовшки 10 μm отримували на мікротомі. Зрізи розмішували на предметному склі та проводили по низхідних концентраціях спиртів (97, 70 і 50 %). Мікрофіламенти виявляли за допомогою барвника phalloidin-FITC (Sigma Co.) (6,6 μM). Ядра фарбували DAPI (4,6-діамідино-2-фенілліндол дигідрохлорид) (5 μM) упродовж 5 хв.

Пофарбовані зрізи монтували в середовище із суміші гліцерину (80 %) і фосфатного буфера (20 %). Спостереження проводили на конфокальному лазерному сканувальному мікроскопі LSM 5 PASCAL (Carl Zeiss, Germany), обладнаному стандартними фільтрами (BP 450-490, LP 520).

Реактивність форм кисню визначали за кількістю продуктів розпаду жирних кислот мембран. Для цього виявляли адукти тіобарбітурової кислоти (ТБК), кількість яких виражали в концентрації малонового діальдегіду, адже відомо, що ТБК зв'язується із киснем продуктів розпаду жирних кислот (альдегідних/кетонних груп). Підвищення рівня продуктів, які зв'язуються з ТБК (ТБК-активних продуктів), означає активацію процесів пероксидації ліпідів мембран. За методикою Дріндса та Матова (Dhindsa, Matowe, 1981) розтерті корені (завдовжки 1–2 см) гомогенізували в 5 мл 0,1%-ї трихлороцтової кислоти і в 1 мл 0,5%-ї тіобарбітурової кислоти. Суміш інкубували на водня-

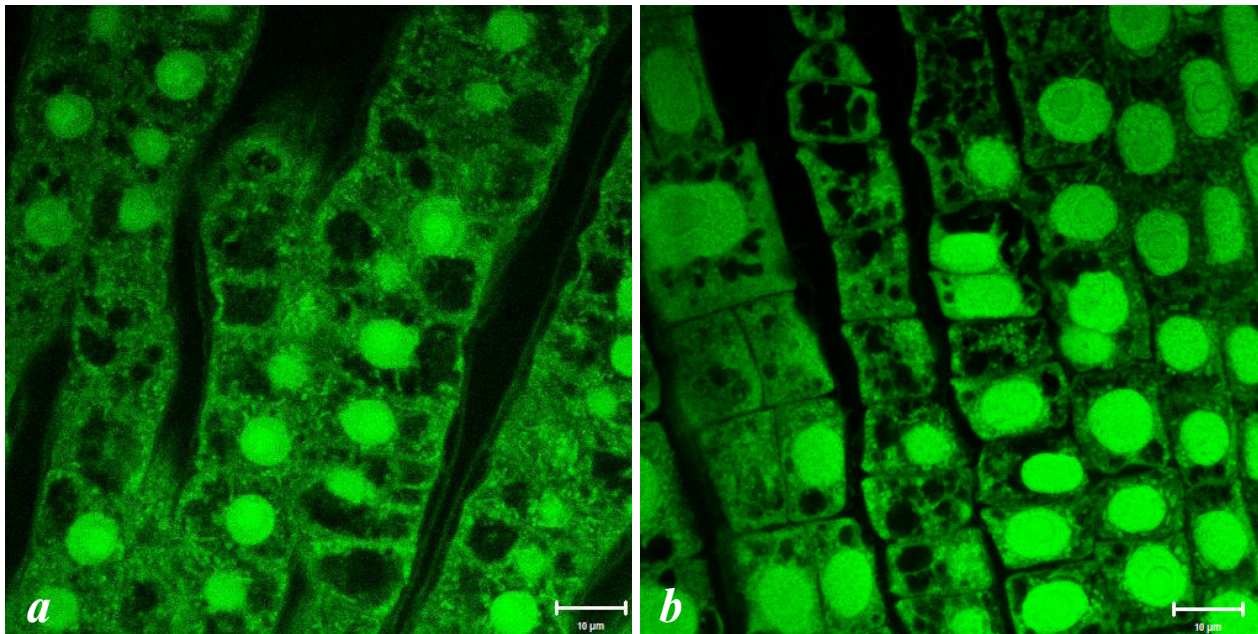


Рис. 2. Клітинні ряди, які оточують аеренхімні порожнини в меристемі коренів повітряно-водних рослин *Sium latifolium* (a) та *Alisma plantago-aquatica* (b); забарвлення актину фаллоїдином. Масштаб: 10 μm

Fig. 2. Aerenchyma cavities in root meristem of water-terrestrial plants of *Sium latifolium* (a) and *Alisma plantago-aquatica* (b); actin staining by phalloidin-FITC. Bars: 10 μm

ній бані 45 хв із подальшим охолодженням. Вміст пробірок ретельно перемішували та центрифугували 20 хв за 4000 g. Оптичну щільність розчинів вимірювали на спектрофотометрі SPEC 2000. Верхню фазу фотометрували за 535–570 нм. Концентрації ТБК-активних продуктів визначали з коефіцієнтом екстинкції $1,56 \times 10^5 \text{ cm}^{-1} \text{ M}^{-1}$.

Результати досліджень та їх обговорення

Туні аеренхіми у S. latifolium і A. plantago-aquatica.

В обох видів повітряно-водних рослин аеренхіма (система внутрішньокоренових порожнин) починає утворюватися на рівні ранньої меристеми розходженням клітинних рядів у зовнішніх шарах кори, причому в *S. latifolium* цей процес запускається вже на рівні ініціаліїв периферії (первинної кори) (рис.1).

Формування АР у меристематичних тканинах визначали в *Nelumbo lutea* Willd., представників роду *Rumex*, родин *Pontederiaceae* (*Eichhornia* Kunth, *Pontederia* L.), *Onagraceae* (Jackson, Colmer, 2005; Seago et al., 2005).

У *S. latifolium* АР складається з розгалуженої мережі порожнин різного розміру, вона по-різному

виражена в різних коренів (рис. 1, a). Із просуванням у проксимальному напрямку від апекса кореня аеренхімні порожнини збільшуються в розмірах, тому найбільші з них спостерігали в зоні видовження кореня. У *A. plantago-aquatica* вся АР утворена розходженням клітинних рядів, тому вона представлена вузькими щілинами між сусідніми клітинними рядами (рис. 1, b). У *S. latifolium* розходження клітинних рядів характерне лише для кори в зоні ранньої меристеми. Таке формування порожнин АР, а саме в результаті реорганізації клітинної стінки та специфічного процесу відокремлення рядів зрілих клітин (Muhlenbock et al., 2007), відносять до так званого схизогенного типу. Схизогенна АР властива представникам *Brassicaceae* (*Brassicales*) і *Typhaceae* (*Poales*) (Jackson, Colmer, 2005; Seago et al., 2005).

Детальні дослідження середніх шарів кори *S. latifolium* виявили на рівні проксимальної меристеми порушення цілісності рядів, прилеглих до порожнин АР (рис. 2, a).

Часто внаслідок цього руйнується частина ряду, тому на поперечних зрізах АР кореня складається з неупорядкованих порожнин і має «розірваний»

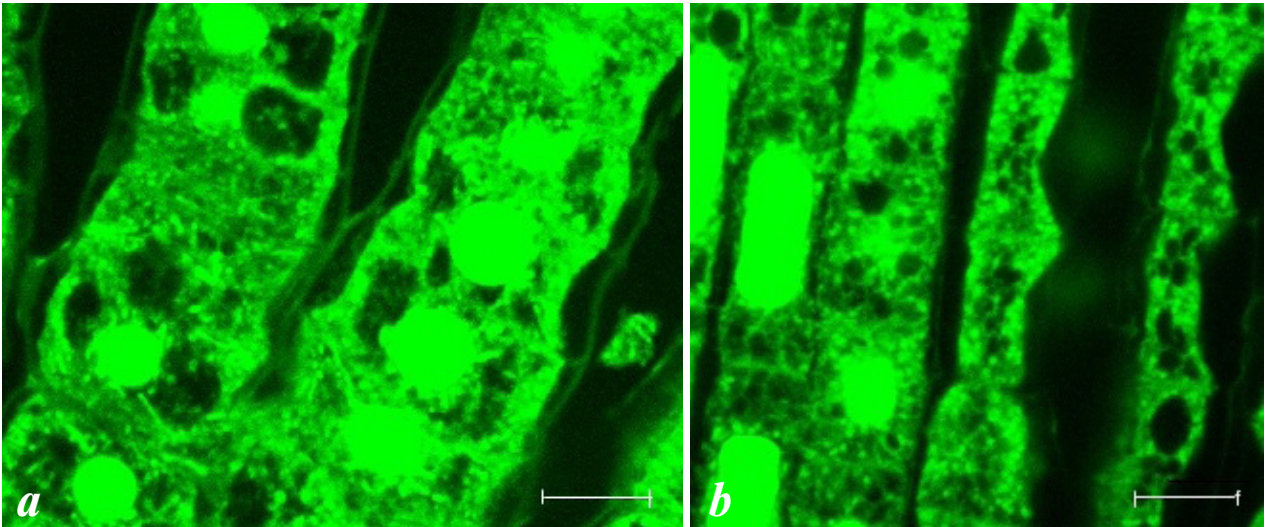


Рис. 3. Організація актинових мікрофіламентів у клітинах меристеми повітряно-водних рослин *Sium latifolium* (a) та *Alisma plantago-aquatica* (b). Масштаб: 10 μ m

Fig. 3. Microfilament organization in root meristem of water-terrestrial plants of *Sium latifolium* (a) and *Alisma plantago-aquatica* (b). Bars: 10 μ m

вигляд (рисунки 1, a, 2, a). Усе це призводить до формування специфічних розлогих порожнин. Також виявлено деградацію окремих клітин у цій зоні (рис. 2, a). Такі клітини характеризуються зміненою морфологією, яку важко класифікувати, та меншими розмірами, ніж клітини неушкоджених рядів кореня. Деградуючі клітини зазвичай відокремлені від інших клітин ряду. В них відсутні вакуолі та ядра, а інші органели наявні в меншій кількості (неопубліковані дані). Клітинна стінка розшарована, місцями втрачає цілісність (рис. 2, a).

У меристемі коренів *A. plantago-aquatica* спостерігали лише розходження клітинних рядів, яке має помірний характер, тому АР виду виражена менш чітко, ніж у *S. latifolium* (рис. 1, b). У коренях *A. plantago-aquatica* не зафіксовано клітин, які зазнають руйнування. На рівні пізньої меристеми/зони розтягу порожнини також збільшуються за розмірами, проте великі внутрішньокореневі простори, подібні до таких у *S. latifolium*, не утворюються (рисунки 1, b, 2, b).

Деградація клітин у процесі формування АР є специфічною для *S. latifolium* і свідчить про її лізигенний тип. Лізигенна аеренхіма характерна для видів родів *Phragmites* Adans, *Glyceria* R. Br., представників родин *Cyperaceae*, *Hydrocharitaceae*, *Araceae*. Вважають, що аеренхіма лізигенного типу — це результат програмованої загибелі й аутолізу клітин (Jackson, Colmer, 2005), часто у від-

повідь на нестачу кисню або поживних елементів, таких як N, P і S (Bouranis et al., 2006). Отже, за морфологією тканин коренів аеренхіми *S. latifolium* з великою імовірністю можна віднести до схизогенно-лізигенного типу. Змішаний тип аеренхіми притаманний представникам родин *Fabaceae* (*Neptunia* Lour.), *Nymphaeaceae*.

На наш погляд, наявність аеренхіми змішаного типу передбачає більшу пластичність рослини у пристосуванні до навколишніх умов, тоді як формування аеренхіми схизогенного типу можна віднести до стабільних ознак. Два типи аеренхіми доповнюють один одного для забезпечення сталого газообміну в тканинах рослин зі зміною умов водного оточення. Вірогідно, що формування одного типу аеренхіми є генетично детермінованим процесом, а двох — ознакою, набутою в процесі онтогенезу.

Організація мікрофіламентів у ростових зонах. АФ у клітинах кори коренів *S. latifolium* і *A. plantago-aquatica* на рівні меристеми має типову для всіх еукаріот будову — він утворює щільно переплетену мережу. Угруповання з актину оточують ядро, органели й ендомембрани. У вигляді окремих пучків різної щільності мікрофіламенти відходять від ділянки ядра до периферії клітини (рис. 3).

Завдяки такій організації АФ виконують провідну функцію щодо забезпечення певної позиції органел і створення треків для внутрішньоклітин-

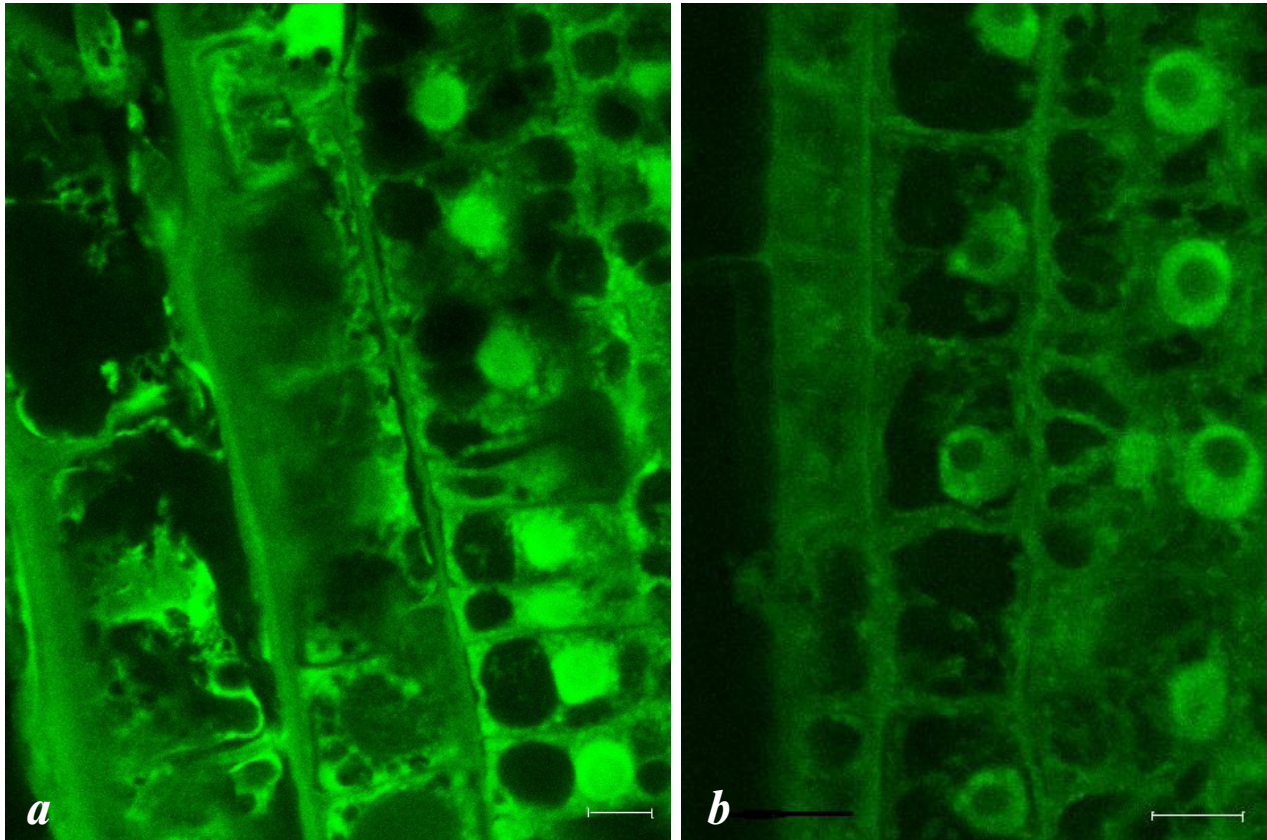


Рис. 4. Кортикальні мікрофіламенти в клітинах дистальної зони розтягу коренів *Sium latifolium* (a) та *Alisma plantago-aquatica* (b). Масштаб: 10 μm

Fig. 4. Cortical microfilaments in the cells of root distal elongation zone of water-terrestrial plants of *Sium latifolium* (a) and *Alisma plantago-aquatica* (b). Bars: 10 μm

ного транспорту та доправлення везикул на цитоплазматичну мембрану в процесі клітинного росту (Baluška et al., 1997a; Collings et al., 2001). Вважають, що основа екзоцитозної мережі сформована товстими пучками мікрофіламентів, які поступово переходять у тонкі та закінчуються дифузним актином (Ketelaar, Emons, 2001). У спеціальних примембранних комплексах АФ асоціюються з різними білками, які можуть залучатися до передачі сигналів (Gilroy, Trewavas, 2001). Відомо, що філаментний актин (F-актин) регулює розтяг мембрани шляхом переходу від екзо- до ендоцитозу (Ayscough et al., 2000; Lancetti et al., 2004). Саме він стабілізує секреторні компартменти в процесі вбудовування везикул у цитоплазматичну мембрану та забезпечення компенсаторного ендоцитозу (Ayscough et al., 2000; Lancetti et al., 2004). Пошуки у базі даних (NCBI, www.ncbi.nlm.nih.gov) показали, що рослини містять білки, задіяні в регулюванні процесів ендо/екзоцитозу. Так, родина білків WAVE регулює ак-

тивність комплексу Arp2/3 і зв'язує полімеризацію актину з процесами ендоцитозу (Suetsugu et al., 2003). Окрім того, в рослин виявлено білок Eho70 (At5g03540), який безпосередньо приєднується до комплексу Arp2/3 і сприяє накопиченню везикул у примембранному просторі та їхньому злиттю з мембраною під час екзоцитозу (Basu, Chang, 2007).

Ми не виявили істотної різниці в організації та щільності АФ між клітинами периферійних шарів кореня *S. latifolium* і *A. plantago-aquatica*. Не спостерігали також відмінностей і в просторовому розташуванні АФ між клітинами зовнішніх і внутрішніх шарів кори обох рослин. Однак існують повідомлення, що в зовнішніх клітинних шарах коренів кукурудзи філаментного актину більше (Baluška et al., 1997b).

Багато деталей формування АР ще лишаються невизначеними, проте вже досліджені окремі ланки цього процесу. Так, відомо, що первинними ета-

Концентрація продуктів, які реагують із тіобарбітуровою кислотою (ТБК-активних продуктів) у коренях *Sium latifolium* та *Alisma plantago-aquatica*
Concentration of thiobarbituric acid adducts in *Sium latifolium* and *Alisma plantago-aquatica* roots

Вид (форма)	Концентрація ТБК-активних продуктів, μM
<i>A. plantago-aquatica</i> (повітряно-водні)	$0,0032 \pm 0,0027$
<i>S. latifolium</i> (повітряно-водні)	$0,0023 \pm 0,0011$
<i>S. latifolium</i> (наземні)	$0,0487 \pm 0,0019$

пами утворення схизогенної АР є порушення міжклітинних зв'язків, і це призводить до розходження клітинних рядів. Розходження рядів є результатом потрапляння на цитоплазматичну мембрану по треках з АФ літичних ферментів, а саме — пектиназ, целюлаз і геміцелюлаз, які спричинюють руйнування фібрил полісахаридів клітинної стінки (Vogagen et al., 2003). Порушення будови клітинних стінок послаблює міжклітинні зв'язки, сприяє розходженню клітинних рядів і формуванню внутрішньокоренових порожнин. Усе це також позначається на втраті клітинами правильної форми, оскільки вони перестають входити до архітектоніки тканин кореня.

У деградуючих клітинах коренів *S. latifolium* актинові мікрофіламенти мають невпорядкований вигляд, щільні угруповання зруйнованих АФ часто знаходять біля клітинної стінки (рис. 2, а). В *A. plantago-aquatica* мікрофіламенти клітин рядів, які розходяться, не зазнають руйнування і загалом зберігають сітчасту структуру та цілісність (рис. 2, б).

Відмінною рисою клітин дистальної зони розтягу кореня як *S. latifolium*, так і *A. plantago-aquatica* є наявність кортикальних мікрофіламентів у клітинах кори й епідермісу (рис. 4).

Слід зазначити, що в наземної форми *S. latifolium* кортикальні АФ виражені чітко, а в повітряно-водної — слабше. Повідомлялося про таку саму мережу кортикальних АФ у меристематичних клітинах кореня пшениці (McCurdy et al., 1988) та цибулі (Liu, Palevitz, 1992). У *S. latifolium* кортикальні АФ відзначали тільки в епідермальних тканинах кореня, проте в кукурудзи їх виявляли і в глибинних шарах (Blancaflor, Hasenstein, 1997; Blancaflor, 2002). Вважається, що під час росту клітини кортикальні АФ взаємодіють із субкортикальними пучками АФ і можуть долучатися до формування біомеханічної

чутливості в процесі росту (Blancaflor, 2002). Припускають також, що кортикальні АФ можуть замінювати інший елемент цитоскелета — кортикальні мікротрубочки в разі руйнування останніх. І таким чином робити свій внесок у стабільність росту забезпеченням, як і мікротрубочки, провідних шляхів для целюлозно-синтетазних комплексів і підтримання належного синтезу клітинної стінки (Baskin et al., 1994; Collings, Allen, 2000; Shevchenko, 2009).

Окрім того, мережа кортикальних АФ зазнає змін у разі водного дефіциту (Baluška et al., 2001). У *S. latifolium* кортикальні АФ чітко означені в наземної форми, а в повітряно-водної — слабше, у зв'язку з чим ми припускаємо, що вони меншою мірою залучені до ростових процесів в умовах зволоження. Цілком вірогідно, що водне оточення та забезпеченість киснем впливають на організацію кортикальних АФ, але деталі їхньої перебудови за таких умов виявити важко. Для вивчення цього процесу необхідні інші підходи.

Клітини проксимальної зони розтягу кореня в обох типів рослин більш вакуолізовані, в них відзначаються як окремі АФ, так і їхні пучки різної щільності. У зоні видовження кореня АФ знаходять лише в тій частині клітини, яка позбавлена вакуолей; там вони доволі щільні, і тому окремі АФ важко розрізнити.

Визначення реактивності форм кисню. Виміри ТБК-активних продуктів, які є маркером реактивності кисню, виявили дещо вищу їхню концентрацію у *A. plantago-aquatica* порівняно зі *S. latifolium* (таблиця). У наземної форми *S. latifolium* уміст ТБК був на порядок вищим, ніж у повітряно-водних форм *S. latifolium* та *A. plantago-aquatica*.

Аналогічну відмінність щодо концентрації ТБК-продуктів відзначали також у коренів наземних і повітряно-водних рослин *A. plantago-aquatica* (Kordyum et al., 2003). Як відомо, збільшення кількості вторинних окиснених продуктів — це результат перекисного окиснення ліпідів мембран. Акумуляція активних форм кисню (АФК), які спричинюють це окиснення, є критичним для розвитку тканин, особливо для ділянки АР, оскільки АФК виступають вторинним посередником у каскадах сигнальних реакцій за різноманітних процесів, зокрема і клітинної загибелі (Foyer, Noctor, 2005). Оскільки формування лізигенної АР

супроводжується деструкцією клітин, очікуваним має бути підвищення концентрації продуктів окиснення саме у повітряно-водних рослин *S. latifolium*. Так, відомо, що вміст АФК зростає під час індукції утворення аеренхіми в аеренхімних секторах кореня *Zea mays* L. порівняно з базальним неаеренхімним сектором (Vouganis et al., 2006). Проте ми не виявили збільшення кількості продуктів окиснення у повітряно-водного *S. latifolium*, що, звісно, не виключає незначного коливання рівня АФК, оскільки відбувається програмована загибель лише небагатьох клітин. Навпаки, виміри зафіксували на кілька порядків вищу концентрацію ТБК-продуктів у наземного *S. latifolium*. Це свідчить про те, що підвищений уміст АФК не є критичним фактором для формування конститутивної АР у повітряно-водних рослин.

Дослідження останніх років доводять, що мікрофіламенти також є частиною механізму, який сприяє перетворенню сигналів зовнішнього середовища у програмовану загибель клітин (Leadsham et al., 2010). Вважається, що динамічний стан АФ є індикатором «здорової клітини», тоді як зниження динаміки актину засвідчує початок процесів деградації. Для цього передбачають існування механізму, чутливого до ступеня пошкодження АФ. Відомо також, що інші компоненти цього сигнального шляху, зокрема АФК, здатні впливати на стан мікрофіламентів і регулювати їхню динаміку. А саме підвищена концентрація АФК руйнує АФ (Liu et al., 2012) і навпаки, низька — посилює динаміку АФ у клітинах тварин, дріжджів і рослин (Kim et al., 2003; Morlay et al., 2003; Leadsham et al., 2010; Wilkins et al., 2011). Припускають, що АФК можуть посилювати актин-стабілізуювальну активність білка гелозоліну шляхом формування дисульфідних зв'язків між амінокислотами. Це призводить до звільнення «загостреного» кінця мікрофіламенту і посилення його полімеризації (Moldovan et al., 2006).

Хоча ми не відзначали наявних перебудов мережі АФ у клітинах різних зон і шарів коренів *S. latifolium*, це не виключає зміни її динаміки у процесі формування АР за низької концентрації АФК (порівняно з наземними рослинами). Так, саме низький уміст АФК може сприяти утворенню щільної мережі АФ і посиленню процесів екзоцитозу, що, в свою чергу, спричинює розпорощен-

ня клітинної стінки, руйнування міжклітинних зв'язків, розходження клітинних рядів й утворення порожнин АР.

Меншу динамічність АФ наземних рослин *S. latifolium* та *A. plantago-aquatica* можна пояснити тим, що в умовах суходолу аеренхіма не формується і АФ беруть участь лише в ростових процесах клітин кореня.

Висновки

Таким чином, наші дослідження показують, що мікрофіламенти мають типову будову в клітинах різних зон кори кореня *S. latifolium* і *A. plantago-aquatica*. У зруйнованих клітинах коренів *S. latifolium*, які облямовують порожнини АР, сітчаста структура мікрофіламентів також зруйнована. У повітряно-водних *S. latifolium* АФ характеризуються більшою, ніж наземні рослини, динамічністю, що опосередковано вказує на посилення процесів екзоцитозу, необхідних для формування лізигенної АР. Динаміка мікрофіламентів є однією із складових утворення аеренхіми, однак до цього процесу залучено багато інших сигнальних компонентів.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Ayscough K.R. Endocytosis and the development of cell polarity in yeast require a dynamic F-actin cytoskeleton, *Curr. Biol.*, 2000, **10**(24): 1587–1590.
- Baluška F., Hasenstein K. Root cytoskeleton: its role in perception of and response to gravity, *Planta*, 1997, **203**: 69–78.
- Baluška F., Kreibbaum A., Vitha S., Parker J., Barlow P., Sievers A. Central root cap cells are depleted of endoplasmic microtubules and actin microfilament bundles: implication for their role as gravity-sensing statocytes, *Protoplasma*, 1997a, **196**: 212–223.
- Baluška F., Vitha S., Barlow P.W., Volkmann D. Rearrangements of F-actin arrays in growing cells of intact maize root apex tissues: a major developmental switch occurs in the postmitotic transition region, *Eur. J. Cell Biol.*, 1997b, **72**: 113–121.
- Baluška F., Volkmann D., Barlow P. A polarity crossroads in the transition growth zone of maize root apices: cytoskeletal and developmental implications, *J. Plant Growth Regul.*, 2001, **20**: 170–181.
- Baskin T., Wilson J., Cork A., Williamson R. Morphology and microtubule organization in *Arabidopsis* roots exposed to oryzalin or taxol, *Plant Cell Physiol.*, 1994, **35**: 935–942.

- Basu R., Chang F. Characterization of dip1p reveals a switch in Arp2/3-dependent actin assembly for fission yeast endocytosis, *Curr Biol.*, 2011, **21**(11): 905–916.
- Blancaflor E.B. The cytoskeleton and gravitropism in higher plants, *J. Plant Growth Regul.*, 2002, **21**: 120–136.
- Blancaflor E., Hasenstein K. Organisation of the actin cytoskeleton in vertical and graviresponding primary roots of maize, *Plant Physiol.*, 1997, **113**: 1447–1455.
- Bouranis D.L., Chorianopoulou S.N., Kollias Ch., Maniou P., Protonotariou V.E., Siyiannis V.F., Hawkesford M.J. Dynamics of aerenchyma distribution in the cortex of sulfate-deprived adventitious roots of maize, *Ann. Bot.*, 2006, **97**: 695–704.
- Collings D., Allen N. Cortical actin interacts with the plasma membrane and microtubules. In: *Actin: a dynamic framework for multiple plant cell functions*. Eds C. Staiger, F. Balushka, D. Volkmann, P. Barlow, Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2000, pp. 145–164.
- Collings D., Zsuppan G., Alien N., Blancaflor E. Demonstration of prominent actin filaments in the root columella, *Planta*, 2001, **212**: 392–403.
- Dhindsa R.S., Matowe W. Drought tolerance in two mosses: correlated with enzymatic defense against lipid peroxidation, *J. Exp. Bot.*, 1981, **32**: 79–91.
- Foyer C.H., Noctor G. Redox sensing and signalling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria, *Physiol. Plant.*, 2003, **119**: 335–364.
- Gilroy S., Trewavas A.J. Signal processing and transduction in plant cells: The end of the beginning?, *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.*, 2001, **2**: 307–314.
- Hawes C.R., Satiat-Jeunemaitre B. Trekking along the cytoskeleton, *Plant Physiol.*, 2001, **125**: 119–122.
- Jackson M.B., Colmer T.D. Response and adaptation by plants to stress, *Ann. Bot.*, 2005, **96**: 501–505.
- Jedd G., Chua N.H. Visualization of peroxisomes in living plant cells reveals acto-myosin-dependent cytoplasmic streaming and peroxisome budding, *Plant Cell Physiol.*, 2002, **43**(4): 384–392.
- Ketelaar T., Emons A.M.C. The cytoskeleton in plant cell growth: lessons from root hairs, *New Phytol.*, 2001, **152**: 409–418.
- Kim S., Hwang S.G., Kim I.C., Chun J.S. Actin cytoskeletal architecture regulates nitric oxide-induced apoptosis, dedifferentiation and cyclooxygenase-2 expression in articular chondrocytes via mitogen-activated protein kinase and protein kinase C pathways, *J. Biol. Chem.*, 2003, **278**: 42448–42456.
- Kordyum E.L., Sytnyk K.M., Baranenko V.V. *Kletochnye mekhanizmy adaptatsiyi rastenyi*, Kyiv: Naukova Dumka, 2003, 229 pp. [Кордюм Е.Л., Сытник К.М., Бараненко В.В. *Клеточные механизмы адаптации растений*. — Киев: Наук. думка, 2003. — 229 с.].
- Lancetti L., Palamidessi A., Areces L., Scita G., Di Fiore P. Rab5 is a signaling GTP-ase involved in actin remodeling by receptor tyrosine kinase, *Nature*, 2004, **429**: 309–314.
- Leadsham J. E., Kotiadis V. N., Tarrant D. J., Gourlay C. W. Apoptosis and the yeast actin cytoskeleton, *Cell Death and Different.*, 2010, **17**: 754–762.
- Liu B., Palevitz B. Organisation of cortical microfilaments in dividing root cells, *Cell Motil. Cytoskeleton*, 1992, **23**: 252–264.
- Liu Y., Bassham D.C. Autophagy: pathways for self-eating in plant cells, *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2012, **63**: 215–237.
- McCurdy D., Sammut M., Gunning B. Immunofluorescent visualization of arrays of transverse cortical actin microfilaments in wheat root tip cells, *Protoplasma*, 1988, **147**: 204–206.
- Morley S.C., Sun G.P., Bierer B.E. Inhibition of actin polymerization enhances commitment to and execution of apoptosis induced by withdrawal of trophic support, *J. Cell. Biochem.*, 2003, **88**: 1066–1076.
- Moldovan L., Mythreye K., Goldschmidt-Clermont P.J., Satterwhite L.L. Reactive oxygen species in vascular endothelial cell motility. Roles of NAD(P)H oxidase and Rac1, *Cardiovasc. Res.*, 2006, **71**: 236–246.
- Muhlenbock P., Plaszczyca M., Mellerowicz E., Karpinski S. Lysigenous aerenchyma formation in *Arabidopsis* is controlled by lesion simulating disease 1, *Plant Cell*, 2007, **19**: 3819–3830.
- Seago J.L., Marsh L.C., Stevens K.J., Soukup A., Votruba O., Enstone D.E. A re-examination of the root cortex in wetland flowering plants with respect to aerenchyma, *Ann. Bot.*, 2005, **96**: 565–579.
- Shevchenko G.V. *Cytology and Genetics*, 2009, **43**(4): 223–229. [Шевченко Г.В. Взаимодействие микротрубочек и микрофиламентов в дистальной зоне растяжения корней *Arabidopsis thaliana* // *Цитология и генетика*. — 2009. — **43**(4). — С. 223–229].
- Suetsugu S., Yamazaki D., Kurisu S., Takenawa T. Differential roles of WAVE1 and WAVE2 in dorsal and peripheral ruffle formation for fibroblast cell migration, *Dev. Cell*, 2003, **5**: 595–609.
- Van Gestel K., Kohler R.H., Verbelen J.P. Plant mitochondria move on F-actin, but their positioning in their cortical cytoplasm depends on both F-actin and microtubules, *J. Exp. Bot.*, 2001, **53**: 659–667.
- Voragen A.G.J., Schols H.A., Visser R.G.F. *Advances in pectin and pectinase research*, Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2003, 198 pp.
- Wilkins K., Bancroft J., Bosch M., Ings J., Smirnov N., Franklin-Tong V.E. Reactive oxygen species and nitric oxide mediate actin reorganization and programmed cell death in the self-incompatibility response of *Papaver*, *Plant Physiol.*, 2011, **156**: 404–416.

Рекомендує до друку

Надійшла 26.10.2015 р.

I.B. Косаківська

Шевченко Г.В., Кордюм Є.Л. **Організація мікрофіламентів цитоскелета в корнях повітряно-водних рослин *Sium latifolium* (Apiaceae) та *Alisma plantago-aquatica* (Alismataceae) у процесі формування аеренхіми.** — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(2): 185—193.

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

Наведені результати дослідження організації актинових мікрофіламентів цитоскелета в ростових зонах коренів повітряно-водних рослин *Sium latifolium* і *Alisma plantago-aquatica*. Окрім того, розглянуті відмінності формування лізигенної та схизогенної аеренхіми в корнях цих двох видів. Відзначені особливості розміщення мікрофіламентів у клітинах, які оточують порожнини аеренхіми, а саме зміна їхньої топографії у зв'язку з поступовою деградацією клітин. Визначено рівень реактивності форм кисню у корнях рослин та вказано на зв'язок окиснювальних процесів з активністю мікрофіламентів і формуванням аеренхіми. Обговорюється регуляція активності мікрофіламентів, їхня участь у ростових процесах й утворенні порожнин аеренхіми коренів у повітряно-водних і наземних рослин.

Ключові слова: цитоскелет, актинові мікрофіламенти, повітряно-водні рослини, аеренхіма.

Шевченко Г.В., Кордюм Е.Л. **Организация микрофиламентов цитоскелета в корнях воздушно-водных растений *Sium latifolium* (Apiaceae) и *Alisma plantago-aquatica* (Alismataceae) в процессе формирования аэренхимы.** — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(2): 185—193.

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

Представлены результаты исследования организации актиновых микрофиламентов цитоскелета в корнях воздушно-водных растений *Sium latifolium* и *Alisma plantago-aquatica*. Рассмотрены также отличия формирования лизигенной и схизогенной аэренхимы в корнях этих двух видов. Отмечены особенности расположения микрофиламентов в клетках, примыкающих к полостям аэренхимы, а именно изменение их топографии в связи с постепенной деградацией клеток. Определен уровень реактивности форм кислорода в корнях растений и указано на связь окислительных процессов с активностью микрофиламентов и формированием аэренхимы. Обсуждается регуляция активности микрофиламентов, их участие в ростовых процессах и образовании полостей аэренхимы в корнях воздушно-водных и суходольных растений.

Ключевые слова: цитоскелет, актиновые микрофиламенты, воздушно-водные растения, аэренхима.

НОВІ ВИДАННЯ

Сіохін В.Д., Александров Б.Г., Черничко В.І., Дубина Д.В., Волох А.М., Мащора О.В., Мальцева І.А., Андрущенко Ю.О. **Оцінка ландшафтного та біологічного різноманіття інтегральними біологічними індикаторами та маркерами / Мелітопольський державний педагогічний університет імені Б. Хмельницького, Інститут морської біології НАН України, Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України.** — Мелітополь: МДПУ імені Б. Хмельницького, 2014. — 153 с.

Визначено та обґрунтовано ефективність біологічних індикаторів і видів маркерів для контролю за станом біорізноманіття водно-болотних угідь, степових та солончакових наземних ділянок; біорізноманіття гирлових зон малих і середніх річок регіону; острівних біотопічних комплексів; крайових біотопів літорально-прибережної зони Чорного моря; рослинності та її угруповань; водоростей і гідробіонтів щодо діагностування стану водних і наземних екосистем; сезонних та міграційних орнітологічних комплексів на природних і трансформованих територіях з антропогенним навантаженням. Отримані результати можна використати для діагностування умов існування окремих видів, біотичних комплексів й екосистем Півдня України, розробки менеджменту природних територій, практичних дій щодо охорони видів і створення регіональних моніторингових програм на видовому й екосистемному рівнях.

Для фахівців у галузі екології, орнітології, екологічного менеджменту, студентів та аспірантів відповідних спеціальностей.

Л.Є. КОЗЕКО¹, Д.Б. РАХМЕТОВ²

¹ Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01004, Україна
liudmyla.kozeko@gmail.com

² Національний ботанічний сад імені М.М. Гришка НАН України
вул. Тимірязєвська, 1, м. Київ, 01014, Україна
jamal_r@bigmir.net

ОСОБЛИВОСТІ ДИНАМІКИ СИНТЕЗУ БІЛКІВ ТЕПЛОВОГО ШОКУ HSP70 У *MALVA SYLVESTRIS* І *M. PULCHELLA* (*MALVACEAE*) І СТІЙКІСТЬ ДО ВИСОКОЇ ТЕМПЕРАТУРИ, ЗАТОПЛЕННЯ ТА ПОСУХИ

Kozeko L.Ye.¹, Rakhmetov D.B.² Variation in dynamics of the heat shock proteins HSP70 synthesis in *Malva sylvestris* and *M. pulchella* (*Malvaceae*) in connection with tolerance to high temperature, flooding and drought. Ukr. Bot. J., 2016, 73(2): 194–203.

¹ M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2, Tereshchenkivska Str., Kyiv, 01004, Ukraine

² M.M. Gryshko National Botanic Garden, National Academy of Sciences of Ukraine
1, Tymiryazevska Str., Kyiv, 01014, Ukraine

Abstract. Tolerance ranges and heat shock protein HSP70 synthesis pattern in *Malva sylvestris* L. 'Krasavka' and *M. pulchella* Bernh. 'Sylva' were analyzed under high temperature, soil flooding and drought. Juvenile plants of the species showed close tolerance ranges; at that, *M. sylvestris* was some more thermotolerant and more sensitive to flooding, comparatively to *M. pulchella*. Western-blot analysis revealed the identical spectrum and equal basic level of the cytosolic HSP70s in the related species, as well as similar stressor-specific pattern of their synthesis. High thermo- and drought tolerance of the species corresponded to their ability to long and intensive synthesis of the constitutive and inducible proteins, which increased at near lethal doses. The stress reaction to flooding included a rapid, but short activation of the inducible HSP70 synthesis and a decrease in the content of the constitutive protein for the first hours that could be protective under short waterlogging and associated with the inability of the species to long-term survival in such conditions. Species-specific differences related to the time course and magnitude of the HSP70 synthesis. The obtained results suggest that molecular mechanisms underlying the high tolerance in plants include the ability to extended and intensive synthesis of both inducible and constitutive HSP70s under long-term influence of an unfavorable factor.

Key words: *Malva sylvestris*, *M. pulchella*, tolerance range, stress reaction, heat shock proteins 70

Вступ

Ареал зростання виду взаємопов'язаний із межами його толерантності до змін навколишнього середовища (Odum, 1986). Більшість видів роду *Malva* L. (*Malvaceae*) характеризуються широкими, але специфічними для кожного виду природними ареалами. Так, *M. sylvestris* L. поширена в Малій і Середній Азії та Європі (окрім північної) (Oglyanitskaya, Tsvelev, 1996), включаючи всю територію України (переважно в лісових і лісостепових районах) (Dobrochaeva et al., 1999). *Malva pulchella* Bernh. розповсюджена у Центральній та Східній Азії, Середземній і Атлантичній Європі (Oglyanitskaya, Tsvelev, 1996), в Україні є інтродукованим видом (Rakhmetov, 2000). Такі природні ареали свідчать про широкі діапазони толерантності цих видів і, разом з тим, передбачають відмінності між ними.

© Л.Є. КОЗЕКО, Д.Б. РАХМЕТОВ, 2016

Міжвидова різниця за рівнем стійкості визначається активністю захисних механізмів клітини в період стрес-реакції та здатністю до подальшої специфічної метаболічної і морфологічної адаптації (Lichtenthaler, 1998; Kordyum et al., 2003). Важливу роль у захисті клітин від впливу несприятливих чинників різної природи відіграють білки теплового шоку (heat shock protein, HSP)/шаперони (Margulis, Guzhova, 2000; Schumann, 2001; Kosakivska, 2003; Sørensen et al., 2003; Kolupaev, Kapets, 2010). На тваринних об'єктах (амфіподах) показано, що у вивченні молекулярних основ стійкості близькоспоріднених видів інформативним показником є динаміка синтезу HSP70 (Shatilina et al., 2011; Bedulina et al., 2013). Цитозольні білки родини HSP70 містять конститутивні та індукбельні ізоформи, які відповідають за підтримання та відновлення білкового гомеостазу за нормальних і стресових умов. Їхній синтез активується за різних несприятливих факторів, зокрема, високої

температури (Klueva, Samohvalov, 1990; Sung et al., 2001; Gamburg et al., 2014; Kozeko, 2014), анаеробіозу (Banti et al., 2008), затоплення (Kozeko, Ovcharenko, 2015) і зневоднення (Wang et al., 2009). За загальними уявленнями, стресова індукція експресії генів HSP70 відбувається впродовж перших хвилин дії чинника, значно посилюється протягом кількох годин, відтак спадає (Margulis, Guzhova, 2000; Schumann, 2001; Kosakivska, 2003). Подібна динаміка синтезу HSP70 визначалась і в модельного виду *Arabidopsis thaliana* (L.) Heinh., який найширше використовується для вивчення молекулярних механізмів стійкості в рослин, однак характеризується коротким онтогенезом і помірними адаптаційними властивостями, зокрема за високої температури (Klueva, Samohvalov, 1990; Sung et al., 2001; Gamburg et al., 2014) й нестачі кисню (Banti et al., 2008). Але, попри високий ступінь консервативності HSP70, рівень їхнього синтезу може суттєво різнитися в рослин із різним діапазоном толерантності. Так, значна відмінність щодо рівня стресової індукції HSP, зокрема HSP70, виявлена в *A. thaliana* та іншого виду родини *Brassicaceae*, високорезистентного до низки несприятливих екологічних чинників — *Thellungiella salsuginea* (Pall.) O.E. Schulz (Gamburg et al., 2014), і навіть між еко-типами *T. salsuginea* різної резистентності (Wong et al., 2005). При цьому перебіг захисних процесів у часі в зв'язку з адаптаційними властивостями рослин залишається нез'ясованим.

Наше дослідження спрямоване на вивчення питання, яким чином діапазон толерантності виду в рослин пов'язаний із характером динаміки синтезу білків родини HSP70 за несприятливих змін екологічних факторів. Для цього здійснено порівняльне вивчення *M. sylvestris* і *M. pulchella* за впливу високої температури, затоплення ґрунту та посухи. Вибираючи екологічні чинники, ми враховували те, що температура та вода є ключовими компонентами довкілля, які визначають розповсюдження рослин. Для експериментів брали ювенільні рослини, що характеризуються найбільшою чутливістю до несприятливих змін довкілля та найбільшим рівнем стресової індукції генної експресії HSP у вегетативних органах (Yung et al., 2001; Sørensen et al., 2003).

Об'єкти та методи досліджень

В експериментах використовували насіння сортів *M. sylvestris* 'Красавка' і *M. pulchella* 'Сильва' ISSN 0372-4123. Укр. ботан. журн., 2016, 73(2)

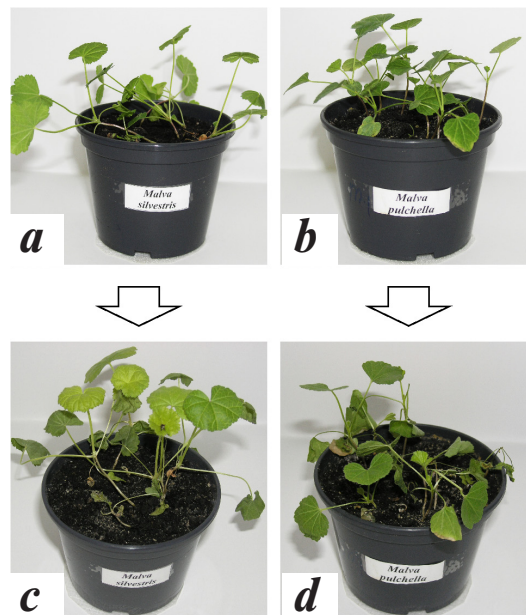


Рис. 1. Експеримент щодо впливу високої температури: *Malva sylvestris* (a, c) і *M. pulchella* (b, d) до теплової експозиції (a, b) та після неї (48 год за +37 °C) і реадaptaції (48 год за +22 °C) (c, d)

Fig. 1. Experiment on the influence of high temperature: *Malva sylvestris* (a, c) і *M. pulchella* (b, d) before heat exposure (a, b), and after heat exposure (48 h at +37 °C) and readaptation (48 h at +22 °C) (c, d)

(останній створений Д.Б. Рахметовим методом багаторічного добору) з колекції відділу нових культур Національного ботанічного саду імені М.М. Гришка НАН України. Насіння стерилізували та пророщували за методикою, описаною раніше (Kozeko, Ovcharenko, 2015). Проростки висаджували в ґрунт і вирощували за його вологості 70–90 % (від сухої маси), температури повітря $+22 \pm 2$ °C, фотоперіоду 16/8 год (світло/темрява) й інтенсивності світла 100 мкмоль/м²с. Для експериментів з теплової експозиції та затоплення рослини вирощували в пластикових ємностях діаметром 9 см (по 8–10 особин у кожній). В експериментах щодо впливу посухи 10–12 рослин кожного виду вирощували в різних половинах однієї ємності (9 × 28 см), щоби забезпечити однаковий рівень вологості ґрунту. Для експериментів використовували ювенільні рослини з двома–чотирма розвиненими листками (рис. 1, a, b). Для теплової експозиції ємності з рослинами інкубували в термостаті за температури +37 °C й умов збереження режиму освітлення. В експериментах щодо затоплення ємності з рослинами вмщували у велику посудину з відстояною водопровідною водою таким чином, щоби ґрунт

перебував у воді. Посуху створювали шляхом природного поступового підсихання ґрунту після припинення поливу. Протягом періоду експерименту визначали ваговий відносний уміст води в ґрунті (% від його сухої маси).

З метою оцінки адаптаційного потенціалу рослин у лабораторних експериментах використовували відсоток живих зелених листків. Теплостійкість оцінювали через дві доби реадаптації після теплової експозиції різної тривалості, стійкість до затоплення — протягом 35 діб затоплення, посухостійкість — за поступового підсихання ґрунту впродовж 18 діб. У кожному варіанті підраховували відсоток живих зелених листків від загальної кількості листків у п'яти рослин за триразової повторюваності.

Для аналізу білків зразки листків відбирали за нормальних умов (контроль) і через різні проміжки часу від початку експерименту: за теплової експозиції — через 0,5, 1, 2, 4, 6, 8, 24 і 48 год, затоплення — через 0,5, 1, 2, 4, 6, 8, 24, 48 і 72 год, посухи — через кожні три доби до стійкого в'янення листків. Відібрані зразки листків (по 250 мг) заморожували та зберігали за температури -70°C .

Вестерн-блот-аналіз HSP70 у листках проводили за методикою, описаною нами раніше (Kozeko, 2014). Проби сумарного розчинного білка (по 20 мкг) розділяли у вертикальному 10 %-му поліакриламідному гелі за наявності додецилсульфату Na (SDS-PAGE) за (Laemmli, 1970). Після електрофорезу гелі використовували для імуноблотингу або забарвлювали Кумасі. Молекулярну масу (мол. м.) білків визначали маркером PageRuler Prestained Protein Ladder (Thermo Scientific, США). Первинними антитілами слугували моноклональні мишачі антитіла (H5147, Sigma, США), вторинними — кролячі антитіла, кон'юговані з біотином (Sigma, США). Останні візуалізували за допомогою екстравидин-пероксидазної системи. Контроль за однаковою кількістю сумарного білка у пробах, нанесених на гель, здійснювали за білковими треками в гелі після забарвлення Кумасі або на мембранах, забарвлених Понсо С. Визначення молекулярної маси та кількісну оцінку білків на блотах проводили з використанням комп'ютерної програми GelAnalyzer 2010a (<http://www.gelanalyzer.com/>). Значення для кожного варіанта виражали як відносну кількість HSP70 у відсотках від контролю після денситометричного аналізу трьох блотів у кожному варіанті. При цьому за 100 % брали кількість

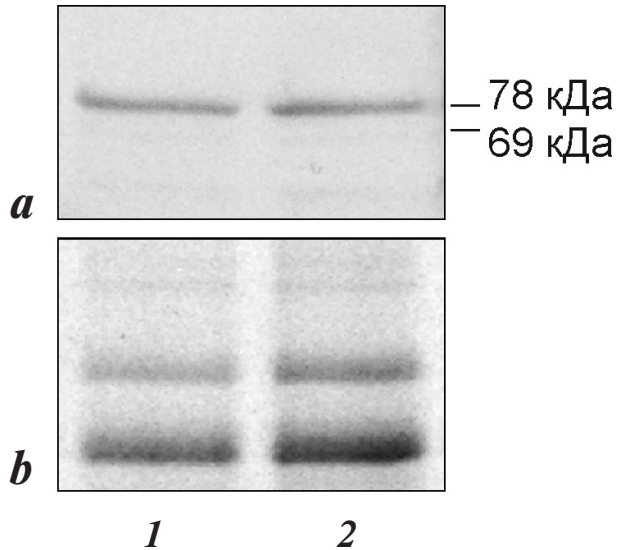


Рис. 2. Базовий рівень HSP70 у листках *Malva sylvestris* (1) і *M. pulchella* (2) за контрольних умов: а — Вестерн-блот-аналіз HSP70; б — контроль завантаження білка у вигляді фрагмента електрофореграм сумарних білкових екстрактів

Fig. 2. The basal level of HSP70 in *Malva sylvestris* (1) and *M. pulchella* (2) leaves under the control conditions: a — Western-blot-analysis of HSP70; b — a fragment of the electrophoregrams of total protein extracts as a loading control білка з мол. м. 78 кДа за температури 22°C (контроль). Усі експерименти повторювали щонайменше тричі.

Статистична обробка даних. Центральна тенденція та розкид значень ознак представлені у вигляді середнього значення і стандартного відхилення ($\alpha = 0,95$). Для оцінки значущості різниці між видами та впливу тривалості дії стресового чинника на частку зелених листків у рослин застосовували двофакторний дисперсійний аналіз (Two-way ANOVA, Statistica.6), коли $\alpha = 0,95$.

Результати досліджень та їх обговорення

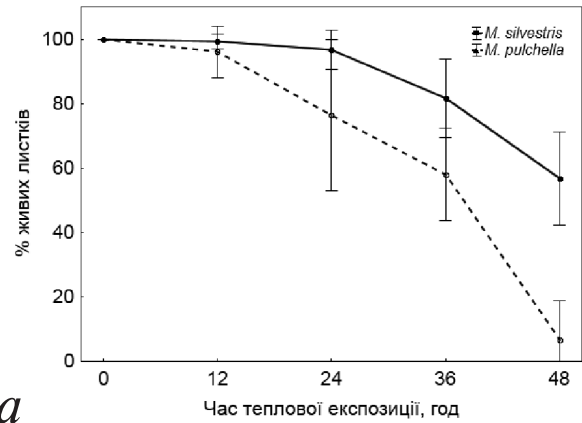
Вестерн-блот-аналіз HSP70 *M. sylvestris* і *M. pulchella* проводився з використанням моноклональних антитіл, специфічних до цитозольних HSP70 широкого кола організмів, включаючи рослини (Kozeko et al., 2011). За результатами аналізу в обох видів виявлено дві імунореактивні зони з мол. м. 69 і 78 кДа. За характером синтезу першу можна вважати індукційною ізоформою, другу — конститутивною (рисунки 2–5). Показано, що базовий рівень конститутивної ізоформи (за температури $+22^{\circ}\text{C}$ і вологості ґрунту $\sim 70\%$) у видів був близьким (рис. 2).

Рис. 3. Реакція *Malva sylvestris* і *M. pulchella* на експозицію за +37 °С: *a* — відсоток живих листків після теплової експозиції різної тривалості та подальшої 48-годинної реадaptaції за +22 °С; *b, c* — Вестерн-блот-аналіз HSP70 у листках *M. sylvestris* (*b*) і *M. pulchella* (*c*) після теплової експозиції тривалістю: 1 — 0 год (контроль), 2 — 0,5 год, 3 — 1 год, 4 — 2 год, 5 — 4 год, 6 — 6 год, 7 — 8 год, 8 — 24 год, 9 — 48 год. Фотографії типових імуноблотів розташовані під результатами денситометричного аналізу. Рівень білка виражений у відсотках до базового вмісту білка з мол. м. 78 кДа у контролі (100 %). Дані представлені у вигляді середніх значень і стандартних відхилень у трьох незалежних експериментах, $\alpha = 0,95$

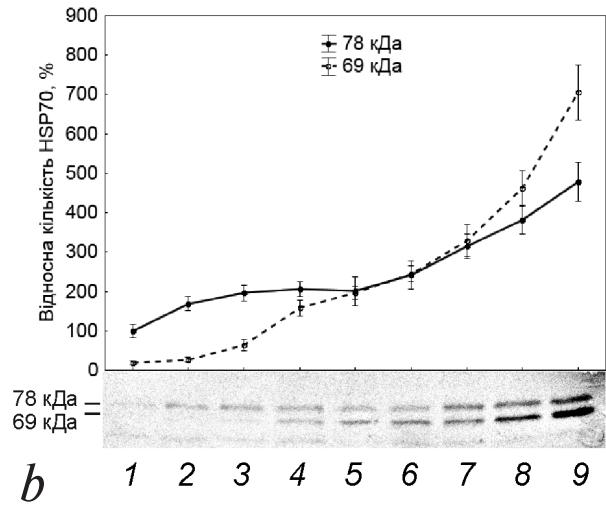
Fig. 3. Reaction of *Malva sylvestris* і *M. pulchella* to the exposition at +37 °С: *a* — Per cent of live leaves after heat exposure of different duration followed by 48 h recovery at +22 °С; *b, c* — Western-blot-analysis of HSP70 in *M. sylvestris* (*b*) and *M. pulchella* (*c*) leaves after heat exposure for: 1 — 0 h (control), 2 — 0,5 h, 3 — 1 h, 4 — 2 h, 5 — 4 h, 6 — 6 h, 7 — 8 h, 8 — 24 h, 9 — 48 h. The actual blots are shown below the results of the densitometric analysis. The level is expressed as the per cent difference from the basal level of the 78 kDa protein in the control (100 %). The data are the means and standard deviations from three independent experiments, $\alpha = 0,95$

Динаміку синтезу HSP70 аналізували шляхом його зіставлення зі стійкістю рослин до впливу несприятливих чинників. Для порівняння стійкості ювенільних рослин видів роду *Malva* використовували відсоток живих листків. Як приклад, на рис. 1 представлені рослини до і після теплової експозиції. Для аналізу HSP70 брали зелені розвинуті листки. Результати засвідчили, що в обох видів висока температура, затоплення і водний дефіцит зумовлювали активацію синтезу HSP70. Проте синтез як конститутивної ізоформи, так і індукційної мав свою динаміку за впливу кожного чинника та певні видоспецифічні особливості.

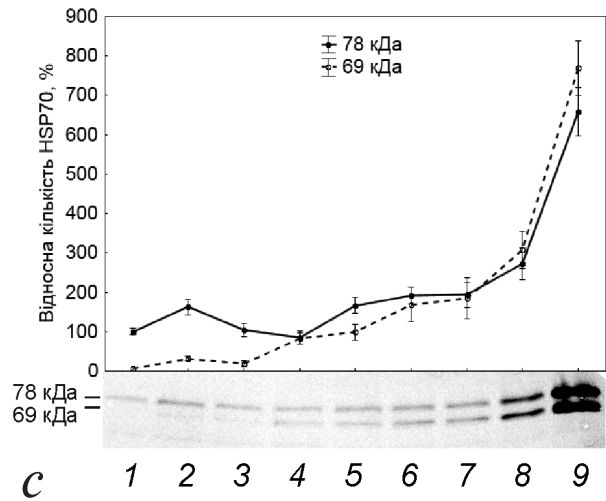
Аналіз стійкості рослин до високої температури після експозиції за +37 °С різної тривалості (до 48 год) і подальшої 48-годинної реадaptaції показав більшу теплостійкість *M. sylvestris* ($p < 0,05$) (рис. 3, *a*). Характер динаміки синтезу HSP70 протягом теплової експозиції в обох видів був схожим (рис. 3, *b, c*): упродовж перших 30 хв у ~1,5 раза зростав вміст конститутивного білка, далі відбувалася індукція синтезу білка з мол. м. 69 кДа, рівень якого наближався до рівня конститутивного білка через 2 год. Подальша дія цього чинника призводила до прогресивного збільшення в кілька разів вмісту обох HSP70. При цьому концентрація індукційної ізоформи у *M. sylvestris* протягом першої доби в 1,3–1,5 раза перевищувала таку в *M. pulchella*. Слід також зазначити, що наприкінці 48-годинної ек-



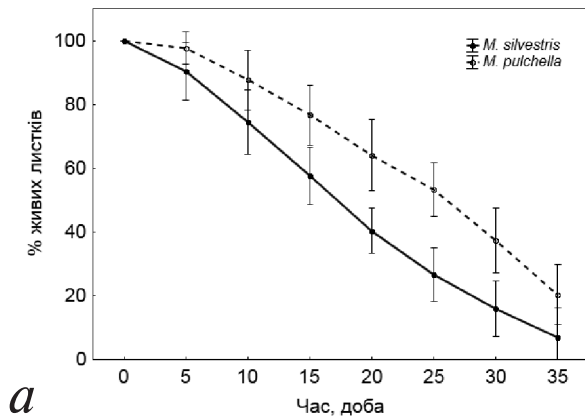
a



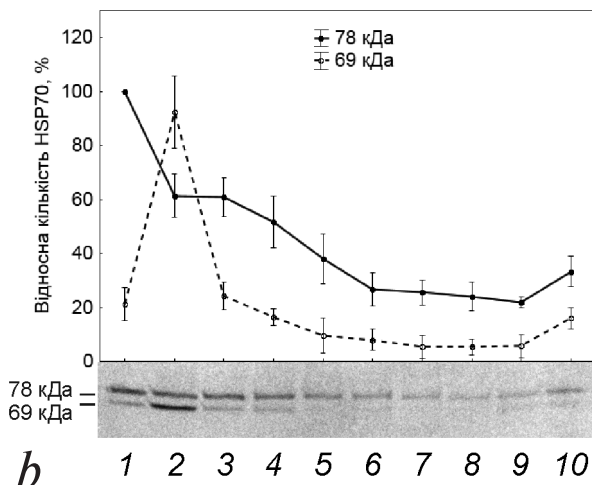
b



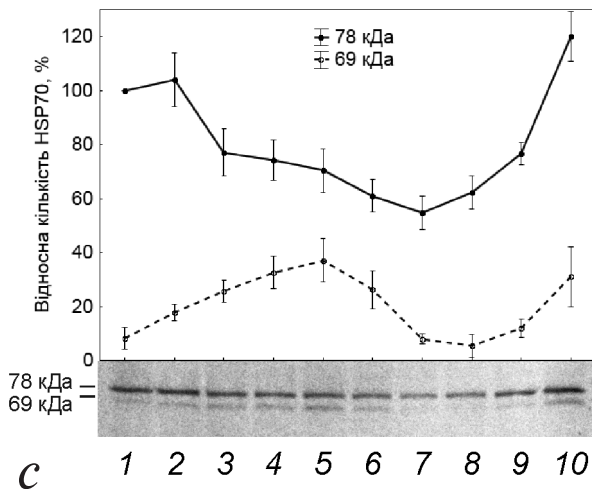
c



a



b



c

Рис. 4. Реакція *Malva sylvestris* і *M. pulchella* на затоплення ґрунту: a — відсоток живих листків; b, c — Вестерн-блот-аналіз HSP70 у листках *M. sylvestris* (b) і *M. pulchella* (c) після затоплення тривалістю: 1 — 0 год (контроль), 2 — 0,5 год, 3 — 1 год, 4 — 2 год, 5 — 4 год, 6 — 6 год, 7 — 8 год, 8 — 24 год, 9 — 48 год, 10 — 72 год. Фотографії типових імуноблотів розташовані під результатами денситометричного аналізу. Рівень білка виражений у відсотках до базового вмісту білка з мол. м. 78 кДа у контролі (100 %). Дані представлені у вигляді середніх значень і стандартних відхилень у трьох незалежних експериментах, $\alpha = 0,95$

Fig. 4. Reaction of *Malva sylvestris* і *M. pulchella* to soil flooding: a — Per cent of live leaves; b, c — Western-blot-analysis of HSP70 in *M. sylvestris* (b) and *M. pulchella* (c) leaves after flooding for: 1 — 0 h (control), 2 — 0,5 h, 3 — 1 h, 4 — 2 h, 5 — 4 h, 6 — 6 h, 7 — 8 h, 8 — 24 h, 9 — 48 h, 10 — 72 h. The actual blots are shown below the results of the densitometric analysis. The level is expressed as the per cent difference from the basal level of the 78 kDa protein in the control (100 %). The data are the means and standard deviations from three independent experiments, $\alpha = 0,95$

спозиції рівень обох ізоформ був, навпаки, вищим у менш стійкої *M. pulchella*.

Затоплення ґрунту спричинювало поступове погіршення стану рослин і їхню загибель упродовж 30–35 діб. За відсотком живих листків стійкішою виявилася *M. pulchella* ($p < 0,05$) (рис. 4, a). Аналіз HSP70 в обох видів показав зниження рівня конститутивного HSP70 і тимчасову активацію синтезу індукцйбельного білка за першу добу та посилення синтезу обох ізоформ у подальшому (рис. 4, b, c). Відмінності між видами стосувалися кількісних і часових параметрів. У *M. sylvestris* значна активація синтезу індукцйбельного білка за перші півгодини затоплення супроводжувалася падінням вмісту конститутивного білка, відтак рівень обох HSP70 знижувався протягом двох діб (для конститутивного білка — до ~30 % від контрольного) (рис. 4, b). У *M. pulchella* концентрація конститутивного білка починала знижуватися лише після 30 хв, досягаючи ~60 % від контрольного на восьму годину. Активація синтезу індукцйбельного HSP70 впродовж першої доби була менш значною, ніж у попереднього виду, але тривалішою (рис. 4, c).

За умов поступового підсихання ґрунту різниця між видами за часткою зелених листків виявилася статистично недостовірною ($p > 0,05$), тобто стан рослин обох видів погіршувався майже однаковою мірою (рис. 5, a). Подібною була і динаміка синтезу HSP70 (рис. 5, b, c). Пожовтіння та в'янення нижніх листків починалося за вологості ґрунту нижче 40 % від сухої маси, що супроводжувалося поси-

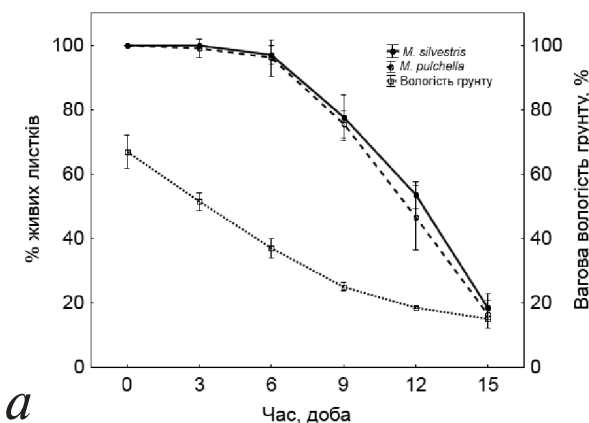
Рис. 5. Реакція *Malva sylvestris* і *M. pulchella* на поступове підсихання ґрунту: *a* — відсоток живих листків і відносний вміст води у ґрунті (% від сухої маси); *b, c* — Вестерн-блот-аналіз HSP70 у листках *M. sylvestris* (*b*) і *M. pulchella* (*c*) у контролі (1) та через певний час після припинення поливу: 2 — 3 доби, 3 — 6, 4 — 9, 5 — 12, 6 — 15 діб. Фотографії типових імуноблотів розташовані під результатами денситометричного аналізу. Рівень білка виражений у відсотках до базового вмісту білка з мол. м. 78 кДа у контролі (100 %). Дані представлені у вигляді середніх значень і стандартних відхилень у трьох незалежних експериментах, $\alpha = 0,95$

Fig. 5. Reaction of *Malva sylvestris* і *M. pulchella* to soil drought: *a* — Per cent of live leaves and relative soil water content (% from dry soil mass); *b, c* — Western-blot-analysis of HSP70 in *M. sylvestris* (*b*) and *M. pulchella* (*c*) leaves in control (1) and under drought for: 2 — 3 d, 3 — 6 d, 4 — 9 d, 5 — 12 d, 6 — 15 d. The actual blots are shown below the results of the densitometric analysis. The level is expressed as the per cent difference from the basal level of the 78 kDa protein in the control (100 %). The data are the means and standard deviations from three independent experiments, $\alpha = 0,95$

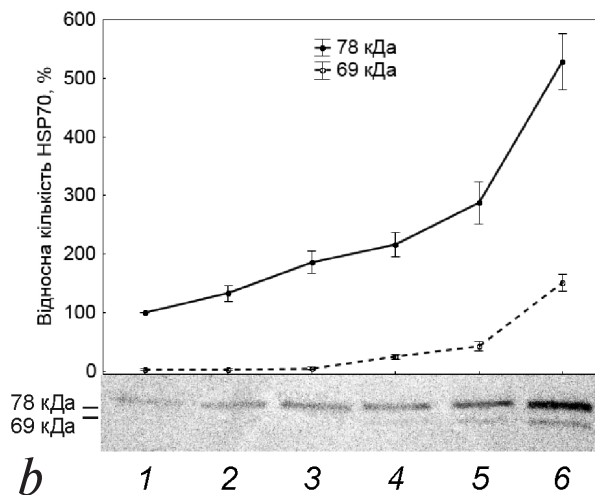
ленням синтезу конститутивного HSP70 у верхніх листках. Подальше підсихання ґрунту нижче ~25 % призводило до відмирання нижніх листків, збільшення накопичення конститутивного HSP70 та ініціації синтезу індукцйного білка у верхніх листках.

Наводимо результати порівняльного аналізу діапазону толерантності та динаміки синтезу шаперонів HSP70 у *M. sylvestris* і *M. pulchella*, різних за ареалами зростання, морфологічними, онтогенетичними й адаптивними особливостями (Rakhmetov, 2000). Ювенільні рослини представників роду *Malva* за впливу високої температури, нестачі або надлишку води виживають шляхом збереження верхівкової точки росту стебла і верхніх листків за рахунок індукції старіння та відмирання нижніх листків. Визначення змін частки живих листків у *M. sylvestris* і *M. pulchella* протягом теплової експозиції, затоплення та посухи показало близькість видів за рівнем стійкості. Однак певну перевагу щодо теплостійкості відзначали в *M. sylvestris*, стійкості до затоплення — в *M. pulchella*.

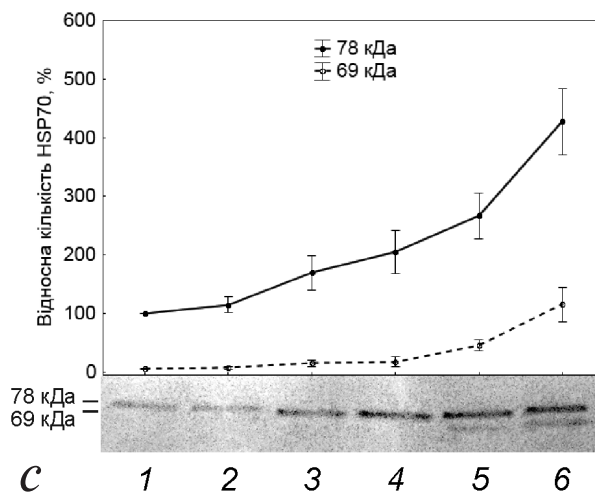
Зміни фізіологічного стану рослин доволі чітко пов'язані з особливостями конститутивного й індукцйного синтезу білків родини HSP70. Вважається, що рівень резистентності залежить як від числа копій генів HSP у геномі (Evgen'ev et al., 2007; Garbuz et al., 2011), так і від таких особливостей їхньої експресії, як базовий рівень, поріг індукції та динаміка синтезу (Shatilina et al., 2011; Vedulina et al., 2013). За нашими результатами, у



a



b



c

M. sylvestris і *M. pulchella* виявлено дві молекулярні форми HSP70, які реагували з антитілами до консервативної ділянки цитозольних HSP70 і мали однакову молекулярну масу. Однаковий профіль цитозольних HSP70 свідчить про високу гомологічність і консервативність цих шаперонів у двох досліджуваних видів роду *Malva*. Близьким виявився і вміст конститутивної ізоформи в листках цих видів за нормальних умов. За даними літератури, в різних таксонів базовий рівень HSP70 корелює з теплостійкістю організмів (Dutton, Hofmann, 2009; Shatilina et al., 2011; Gamborg et al., 2014). Враховуючи подібний характер фізіологічних змін у двох досліджених видів мальви, можна розглядати конститутивний синтез HSP70 як індикатор базової резистентності організму до різних стресових чинників. Це може означати, що конститутивні HSP70 не тільки відповідають за фолдинг білків за оптимальних умов (Margulis, Guzhova, 2000), а й забезпечують захист білкового компонента клітин за помірних флуктуацій факторів довкілля.

Динаміка синтезу HSP70 в обох видів мала подібний за впливу кожного чинника характер. За високої температури поріг індукції для індукцйбельного HSP70 як у *M. sylvestris*, так і в *M. pulchella* становив 1 год за +37 °C, і вже через 2 год вміст цього білка наближався до рівня конститутивного, подальше накопичення обох білків досягало максимального значення в разі доз, близьких до летальних. Проте такий характер синтезу HSP70 у представників *Malvaceae* кардинально відрізняється від загальних уявлень про обмеженість індукції HSP першими годинами дії чинника (Margulis, Guzhova, 2000; Schumann, 2001; Kosakivska, 2003), що, зокрема, показано для модельного виду *Arabidopsis thaliana* (L.) Heinh. (*Brassicaceae*) з невисокою теплостійкістю (Klueva, Samohvalov, 1990; Sung et al., 2001).

Наші результати можуть свідчити, що теплостійкість представників *Malva* забезпечується потужним захистом білкового компонента від теплової денатурації у верхніх листках і водночас різким прискоренням старіння нижніх листків. Обговорюючи різницю між видами, слід підкреслити, що теплостійкіша *M. sylvestris* відрізнялася потужнішою індукцією синтезу HSP70 протягом першої доби теплової експозиції, що має сильніше протидіяти порушенню структури білків. Проте вищий рівень HSP70 у менш стійкої *M. pulchella* на 48-му год, на нашу думку, може пояснюватися гіршим

станом рослин цього виду наприкінці дослідженого періоду, порівняно з *M. sylvestris*, імовірно, внаслідок меншої ефективності інших захисних механізмів.

Затоплення ґрунту, як відомо, призводить до різкого падіння вмісту кисню в оточенні коренів (Jackson, 2006). Прискорене старіння та загибель ювенільних рослин *Malva* в разі затоплення, очевидно, обумовлене відсутністю генетично детермінованих механізмів специфічної адаптації до тривалої кореневої гіпоксії. Проте індукція синтезу HSP70 у листках є індикатором короточасної системної стрес-реакції. Її визначення протягом перших 30 хв свідчить про високу чутливість рослин до надмірної вологості ґрунту. Нетривалий синтез індукцйбельної ізоформи в перші години та повторна активація синтезу індукцйбельної та конститутивної ізоформ упродовж другої—третьої діб можуть зумовлюватися збільшенням вмісту нефункціональних поліпептидів унаслідок зниження рН цитоплазми, генерації активних форм кисню, катаболічних процесів, які відбуваються за анаеробних умов (Roberts et al., 1982; Jackson, Ricard, 2003; Jackson, 2006; Ye et al., 2015). Вплив кореневої гіпоксії на метаболізм стеблової частини рослини описаний у низці робіт (Jackson, Ricard, 2003; Jackson, 2006). Порівнюючи результати аналізу видів родини *Malvaceae* під час затоплення з видами інших родин, відзначимо таке. У нестійкого до перезволоження *A. thaliana* (*Brassicaceae*) подібна нетривала індукція синтезу HSP70 упродовж перших годин визначалася на рівні транскрипції (Banti et al., 2008) і трансляції (за нашими неопублікованими даними), триваліший вплив цього чинника призводив до деградації HSP70 і загибелі рослин. Навпаки, у високопластичного повітряно-водного виду *Sium latifolium* L. (*Apiaceae*) пристосування наземних рослин до затоплення виражалася у посиленні синтезу HSP70 в листках протягом усього періоду фізіолого-морфологічної адаптації (Kozeko, Ovcharenko, 2015).

За нашими результатами, види роду *Malva* посідають проміжне місце між *A. thaliana* і *S. latifolium* як за тривалістю виживання внаслідок затоплення, так і за рівнем індукції HSP70. Різниця між *M. sylvestris* і *M. pulchella* стосувалася лаг-періоду, інтенсивності та тривалості синтезу індукцйбельного HSP70 та рівня конститутивного білка. Так, швидка, потужна, але нетривала індукція спостерігалася в *M. sylvestris*. Разом із нижчим вмістом

конститутивного білка це відповідало меншій стійкості виду до затоплення. Слід зазначити, що кореляція між високою чутливістю до несприятливого фактора та коротким лаг-періодом і нетривалою індукцією HSP70 раніше визначалась у тваринних об'єктів — амфіпод (Shatilina et al., 2011).

В експерименті з поступовим підсиханням ґрунту доза стресового чинника зростала не тільки з часом (як у попередніх двох експериментах), а й за рахунок посилення водного дефіциту, який може призводити до втрати білками нативної структури й агрегації (Bray, 2002). За результатами експерименту близькі щодо рівня посухостійкості види роду *Malva* показали схожу динаміку синтезу HSP70. Старіння та відмирання нижніх листків з посиленням водного дефіциту супроводжувалося поступовою активацією синтезу конститутивного й індукційного HSP70 у верхніх листках. Прикметно, що протягом усього періоду конститутивна ізоформа за вмістом переважала. Подібне значне накопичення як конститутивного, так і індукційного HSP70 під час тривалої посухи фіксували і в інших високопластичних видів (Ye et al., 2015).

Таким чином, *M. sylvestris* 'Красавка' і *M. pulchella* 'Сильва' характеризуються однаковим складом і близьким базовим рівнем цитозольних HSP70, а також подібною, специфічною для кожного типу стресора динамікою їхнього синтезу. Перебіг кількісних змін цих білків взаємопов'язаний зі змінами фізіологічного стану рослин. Отримані дані підтверджують, що захист білкового компонента клітини на початку дії стресового чинника відбувається за рахунок функціонування конститутивного HSP70, тоді як збільшення дози стресора через певний лаг-період запускає синтез індукційної ізоформи. Значній тепло- і посухостійкості видів роду *Malva* відповідає здатність до активного синтезу обох молекулярних форм білка у відповідь на вплив високої температури та посухи з посиленням, якщо доза стресора наближається до летального рівня. На противагу цьому реакцією на затоплення кореневої системи протягом першої доби була нетривала активація синтезу індукційного HSP70 у листках разом зі зменшенням вмісту конститутивного білка, що асоціюється з нездатністю представників роду *Malva* до постійного існування за таких умов. Видові особливості динаміки синтезу HSP70 стосувалися кількісних і часових показників. Як правило, стійкіші до певного чинника рослини характеризувалися трива-

лішим й інтенсивнішим синтезом індукційного та вищим вмістом конститутивного білка. Видові особливості генної експресії HSP70 можуть обумовлюватися варіаціями в регуляторних і кодуючих ділянках генів (Sørensen et al., 2003), а також відмінностями в інших адаптивних механізмах. Загалом отримані дані, з одного боку, ілюструють загальні уявлення про індукцію HSP як частину неспецифічної стресової реакції (Lichtenthaler, 1998; Kosakivska, 2003; Sørensen et al., 2003; Kolupaev, Karpets, 2010), а з другого — показують специфічні як для стресових чинників, так і для видів з різною резистентністю особливості динаміки синтезу HSP70.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Banti V., Loreti E., Novi G., Santaniello A., Alpi A., Perata P. Heat acclimation and cross-tolerance against anoxia in *Arabidopsis*. *Plant Cell Environ.*, 2008, **31**: 1029–1037. doi:10.1111/j.1365-3040.2008.01816.x
- Bedulina D.S., Evgen'ev M.B., Timofeyev M.A., Protopopova M.V., Garbuz D.G., Pavlichenko V.V., Luckenbach T., Shatilina Z.M., Axenov-Gribanov D.V., Gurkov A.N., Sokolova I.M., Zatsepina O.G. Expression patterns and organization of the *hsp70* genes correlate with thermotolerance in two congener endemic amphipod species (*Eulimnogammarus cyaneus* and *E. verrucosus*) from Lake Baikal, *Mol. Ecol.*, 2013, **22**: 1416–1430. doi:10.1111/mec.12136
- Bray E.A. Classification of genes differentially expressed during water-deficit stress in *Arabidopsis thaliana*: an analysis using microarray and differential expression data, *Ann. Bot.*, 2002, **89**: 803–811. doi:10.1093/aob/mcf104
- Olyanitskaya L.G. *Malva*. In: *Opredelitel vysshikh rasteniy Ukrainy*, Kyiv: Phytosotsiotsentre, 1999, pp. 141–142. [Оляницькая Л.Г. *Malva* // *Определитель высших растений Украины*. 2 изд. — Киев: Фитосоциотцентр, 1999. — С. 141–142].
- Dutton J.M., Hofmann G.E. Biogeographic variation in *Mytilus galloprovincialis* heat shock gene expression across the eastern Pacific range, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 2009, **376**: 37–42. doi:10.1016/j.jembe.2009.06.001
- Evgen'ev M.B., Garbuz D.G., Shilova V.Y., Zatsepina O.G. Molecular mechanisms underlying thermal adaptation of xeric animals, *J. Biosci.*, 2007, **32**: 489–499.
- Gamburg K.Z., Korotaeva N.E., Baduev B.K., Borovsky G.B., Voinikov V.K. *Russian J. Plant Physiol.*, 2014, **61**(3): 318–323. [Гамбург К.З., Коротаева Н.Е., Бадюев Б.К., Боровский Г.Б., Войников В.К. Взаимосвязь различий в устойчивости к заморозкам арабидопсиса и теллунгеллы с содержанием белков теплового шока и дегидринов // *Физиол. раст.* — 2014. — **61**(3). — С. 318–323].
- Garbuz D.G., Yushenova I.A., Zatsepina O.G., Przhiboro A.A., Bettencourt B.R., Evgen'ev M.B. Organization and evolution of *hsp70* clusters strikingly

- differ in two species of stratiomyidae (*Diptera*) inhabiting thermally contrasting environments, *BMC Evol. Biol.*, 2011, **11**(74): 17 pp. doi: 10.1186/1471-2148-11-74, available at: <http://bmcevolbiol.biomedcentral.com/articles/10.1186/1471-2148-11-74> (accessed 23 December 2015).
- Jackson M.B. Plant survival in wet environments: resilience and escape mediated by shoot systems. In: *Wetlands: functioning, biodiversity conservation, and restoration*. Eds R. Bobbink et al., Berlin; Heidelberg: Springer, 2006, pp. 15–36.
- Jackson M.B., Ricard B. Physiology, biochemistry and molecular biology of plant root systems subjected to flooding of the soil. In: *Root ecology*. Eds de Kroon H., Visser E.J.W., Berlin; Heidelberg: Springer, 2003, pp. 193–213.
- Klueva N.Yu., Samohvalov I.M. *Russian J. Plant Physiol.*, 1990, **37**(4): 739–747. [Клюева Н.Ю., Самохвалов И.М. Синтез белков теплового шока в листьях *Arabidopsis thaliana* // *Физиол. раст.* — 1990. — **37**(4). — С. 739–747].
- Kolupaev Yu.Ye., Karpets Yu.V. *Formation of adaptive reactions of plants on the action of abiotic stress factors*, Kyiv: Osнова, 2010, 350 pp. [Колупаев Ю.Е., Карпец Ю.В. *Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессоров*. — Киев: Основа, 2010. — 350 с.].
- Kordyum E.L., Sytnik K.M., Baranenko V.V., Belivskaia N.A., Klimchuk D.A., Nedukha E.M. *Cell mechanisms of plant adaptation to unfavorable influence of ecological factors in field conditions*, Kyiv: Naukova Dumka, 2003, 277 pp. [Кордюм Е.Л., Сытник К.М., Бараненко В.В., Белявская Н.А., Климчук Д.А., Недуха Е.М. *Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях* / Под ред. Е.Л. Кордюм. — Киев: Наук. думка, 2003. — 277 с.].
- Kosakivska I.V. *Physiological and biochemical mechanisms of plant adaptation to stresses*, Kyiv: Stall, 2003, 191 pp. [Косаківська І.В. *Фізіолого-біохімічні основи адаптації рослин до стресів*. — К.: Сталь, 2003. — 191 с.].
- Kozeiko L.Ye. *Cell Tissue Biol.*, 2014, **8**(5): 416–422. doi: 10.1134/S1990519X14050046 [Козеико Л.Е. Изменения в синтезе белков теплового шока и термоустойчивости проростков *Arabidopsis thaliana* при ингибировании Hsp90 гелданамицином // *Цитология*. — 2014. — **56**(6). — С. 419–426].
- Kozeiko L.Ye., Artemenko O.A., Zaslavsky V.A., Didukh A.Ya., Rakhmetov D.B., Martynyuk G.M., Didukh Ya.P., Kordyum Ye.L. *Ukr. Bot. J.*, 2011, **68**(6): 890–900. [Козеико Л.Е., Артеменко О.А., Заславський В.А., Дідух Г.Я., Рахметов Д.Б., Мартинюк Г.М., Дідух Я.П., Кордюм Є.Л. Оцінка стану рослин при несприятливих змінах екологічних факторів з використанням білка теплового шоку 70 кДа (Hsp70) // *Укр. ботан. журн.* — 2011. — **68**(6). — С. 890–900].
- Kozeiko L.Ye., Ovcharenko Yu.V. *Ukr. Bot. J.*, 2015, **72**(2): 172–179. <http://dx.doi.org/10.15407/ukrbotj72.02.172> [Козеико Л.Е., Овчаренко Ю.В. Динаміка структурно-функціональної адаптації *Sium latifolium* (*Ariaceae*) до затоплення кореневої системи // *Укр. ботан. журн.* — 2015. — **72**(2). — С. 172–179].
- Laemmli U.K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4, *Nature*, 1970, **227**(5259): 680–685.
- Lichtenthaler H.K. The stress concept in plants: an introduction. In: *Stress of life from molecules to man*, Ed. P. Csermely, Ann. NY Acad. Sci., 1998, 851, pp. 187–198.
- Margulis V.A., Guzhova I.V. *Tsitologia*, 2000, **42**(4): 323–342. [Маргулис В.А., Гужова И.В. Белки стресса в эукариотической клетке // *Цитология*. — 2000. — **42**(4). — С. 323–342].
- Odum E. *Ecology*, Moscow: Mir, 1986, vol. 1, 328 pp. [Одум Ю. *Экология*. — М.: Мир, 1986. — Т. 1. — 328 с.].
- Olyanitskaya L.G., Tselev N.N. *Malva*. In: *Flora Vostochnoi Evropy (Flora Europae Orientalis)*. Ed. N.N. Tselev, St. Petersburg: Mir i Semiya, 1996, vol. 9, pp. 239–246. [Оляницкая Л.Г., Цвелев Н.Н. *Malva* // Флора Восточной Европы / Ред. Н.Н. Цвелев. — СПб.: Мир и семья, 1996. — Т. 9. — С. 239–246].
- Rakhmetov D.B. *Kormovye mal'vy v agrofитocenozah lesostepi Ukrainy: introdukcija, biologija, sorta, vozdeľyvanie*, Kyiv: Phytosociocentre, 2000, 288 pp. [Рахметов Д.Б. *Кормовые мальвы в агрофитосонозах Лесостепи Украины: интродукция, биология, сорта, возделывание*. — Киев: Фитосоцицентр, 2000. — 288 с.].
- Roberts J.K.M., Wemmer D., Ray P.M., Jardetsky O. Regulation of cytoplasmic and vacuolar pH in maize root tips under different experimental conditions, *Plant Physiol.*, 1982, **69**: 1344–1347. doi:10.1104/pp.69.6.1344
- Schumann W. Heat shock response, *eLS*, 2001: 7 pp. doi: 10.1038/npg.els.0000395, available at: <http://www.els.net/WileyCDA/ElsArticle/refId-a0000395> (accessed 23 December 2015).
- Shatilina Z.M., Riss H.W., Protopopova M.V., Trippe M., Meyer E.I., Pavlichenko V.V., Bedulina D.S., Axenov-Gribanov D.V., Timofeyev M.A. The role of the heat shock proteins (HSP70 and sHSP) for the thermotolerance of freshwater amphipods from contrasting habitats, *J. Therm. Biol.*, 2011, **36**: 142–149. doi:10.1016/j.jtherbio.2010.12.008
- Sørensen J.G., Kristensen T.N., Loeschcke V. The evolutionary and ecological role of heat shock proteins, *Ecol. Lett.*, 2003, **6**: 1025–1037. doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00528.x
- Sung D.Y., Vierling E., Guy C.L. Comprehensive expression profile analysis of the Arabidopsis Hsp70 gene family, *Plant Physiol.*, 2001, **126**: 789–800. doi:10.1104/pp.126.2.789
- Wang X.Q., Yang P.F., Liu Z., Liu W.Z., Hu Y., Chen H., Kuang T.Y., Pei Z.M., Shen H.S., He Y.K. Exploring the mechanism of *Physcomitrella patens* desiccation tolerance through a proteomic strategy, *Plant Physiol.*, 2009, **149**: 1739–1750. doi:10.1104/pp.108.131714
- Wong C.E., Li Y., Whitty B.R., Diaz-Camino C., Akhter S.R., Brandle J.E., Golding G.B., Węretilnyk E.A., Moffatt B.A., Griffith M. Expressed sequence tags from the Yukon ecotype of *Thellungiella*

reveal that gene expression in response to cold, drought and salinity shows little overlap, *Plant Mol. Biol.*, 2005, **58**: 561–574. doi: 10.1007/s11103-005-6163-6

Ye T., Shi H., Wang Y., Chan Z. Contrasting changes caused by drought and submergence stresses in bermudagrass (*Cynodon dactylon*), *Front. Plant Sci.*, 2015, **6**(951): 14 pp. doi: 10.3389/fpls.2015.00951, available at: <http://journal.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2015.00951> (accessed 23 December 2015).

Yung T.E., Ling J., Geisler-Lee C.J., Tanguay R.L., Caldwell C., Gallie D.R. Developmental and thermal regulation of the maize heat shock protein, HSP101, *Plant Physiol.*, 2001, **127**: 777–791. doi:10.1104/pp.010160

Рекомендує до друку О.К. Золотарьова Надійшла 07.12.2015 р.

Козеко Л.Є.¹, Рахметов Д.Б.² **Особливості динаміки синтезу білків теплового шоку HSP70 у *Malva sylvestris* і *M. pulchella* (Malvaceae) і стійкість до високої температури, затоплення та посухи.** — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(2): 194–203.

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

² Національний ботанічний сад імені М.М. Гришка НАН України вул. Тимирязевська, 1, м. Київ, 01014, Україна

Проведено порівняльний аналіз діапазону толерантності та характеру змін щодо рівня білків теплового шоку HSP70 у *Malva sylvestris* L. 'Красавка' і *M. pulchella* Bernh. 'Сильва' за впливу високої температури, ґрунтового затоплення та посухи. Показано, що ювенільні рослини цих видів виявилися близькими за діапазоном толерантності, причому *M. sylvestris* була стійкішою до високої температури та чутливішою до затоплення порівняно з *M. pulchella*. За результатами Вестерт-блот-аналізу вони характеризувались однаковим складом і близьким базовим рівнем цитозольних HSP70, подібною специфічною для кожного стресора динамікою їхнього синтезу. Високій тепло- і посухостійкості цих видів відповідала їхня здатність до тривалого інтенсивного синтезу конститутивного й індукційного білків із посиленням у разі наближення дози стресора до летального рівня. Стрес-реакція на затоплення мстила швидко, проте нетривалу активацію синтезу індукційного HSP70 і зниження вмісту конститутивного білка за перші години. Це може слугувати захистом від короткочасного перезволоження ґрунту й асоціюється з нездатністю видів до тривалого існування за таких умов. Виявлені видові особливості стосувалися кількісних і часових показників синтезу HSP70. Отримані дані свідчать, що до молекулярних основ високої стійкості рослин можна віднести здатність до тривалого й інтенсивного синтезу як індукційних, так і конститутивних HSP70 за довгочасного впливу несприятливого чинника.

Ключові слова: *Malva sylvestris*, *M. pulchella*, діапазон стійкості, стрес-реакція, білки теплового шоку 70.

Козеко Л.Е.¹, Рахметов Д.Б.² **Особенности динамики синтеза белков теплового шока HSP70 у *Malva sylvestris* и *M. pulchella* (Malvaceae) и устойчивость к высокой температуре, затоплению и засухе.** — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(2): 194–203.

¹ Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины

ул. Терещенковская, 2, г. Киев, 01004, Украина

² Национальный ботанический сад имени Н.Н. Гришко НАН Украины

ул. Тимирязевская, 1, г. Киев, 01014, Украина

Проведен сравнительный анализ диапазона толерантности и характера изменений в уровне белков теплового шока HSP70 у *Malva sylvestris* L. 'Красавка' и *M. pulchella* Bernh. 'Сильва' при воздействии высокой температуры, почвенного затопления и засухи. Показано, что ювенильные растения исследуемых видов близки по диапазону толерантности, при этом *M. sylvestris* более устойчива к высокой температуре и более чувствительна к затоплению по сравнению с *M. pulchella*. По результатам Вестерт-блот-анализа они характеризовались одинаковым составом и близким базовым уровнем цитозольных HSP70, схожей специфичной для каждого стрессора динамикой их синтеза. Высокой тепло- и засухоустойчивости данных видов соответствовала их способность к продолжительному и интенсивному синтезу конститутивного и индукционного белков с усилением в случае приближения дозы стрессора к летальным значениям. Стресс-реакция на затопление включала быструю, однако непродолжительную активацию синтеза индукционного HSP70 и снижение содержания конститутивного белка в первые часы. Это может служить для защиты от непродолжительного переувлажнения почвы и ассоциируется с неспособностью видов к длительному существованию в таких условиях. Выявленные видовые особенности касались количественных и временных характеристик синтеза HSP70. Полученные данные свидетельствуют, что к молекулярным основам высокой устойчивости растений можно отнести способность к продолжительному и интенсивному синтезу как индукционных, так и конститутивных HSP70 при длительном действии неблагоприятного фактора.

Ключевые слова: *Malva sylvestris*, *M. pulchella*, диапазон стойкости, стресс-реакция, белки теплового шока 70.



ВІДОМОМУ ТАДЖИЦЬКОМУ ЛІХЕНОЛОГУ ІМОМНАЗАРУ КУДРАТОВУ – 70



І. Кудратов у лабораторії ліхенології Інституту ботаніки АН УРСР. 1975 р.

У березні 2016 року знаному таджицькому ботаніку, ліхенологу, доктору біологічних наук, доброзичливий та мудрий людині Імомназару Кудратову виповнюється сімдесят. Він фахівець високого гатунку, відомий передусім вагомим внеском у вивчення флористичного, таксономічного різноманіття ліхенофлори Таджикистану, в дослідження з географії та порівняльної флористики регіональних ліхенофлор.

Імомназар народився 7 березня 1946 року в кишлаку Реват Айнінського району Таджикистану. Навчався в місцевій середній школі, згодом – у Таджицькому державному університеті, який закінчив за спеціальністю «ботанік-біолог».

Більше 23 років життя Імомназара пов'язано з Інститутом ботаніки АН Таджицької РСР, де він працював після служби в Радянській армії (1969 – 1971) старшим лаборантом, молодшим, старшим і провідним науковим співробітником. У 1994 році Імомназар Кудратов перейшов на викладацьку роботу, на посаду доцента Таджицького державного національного університету, де і тепер є професором кафедри ботаніки.

© М.Ф. БОЙКО, С.Я. КОНДРАТЮК, О.Є. ХОДОСОВЦЕВ, 2016

Власне, ще в Інституті ботаніки він розпочав і здійснив детальне та планомірне вивчення ліхенофлори території Таджикистану. Було зібрано понад 30 тис. гербарних зразків лишайників з усіх регіонів республіки. Проведені експедиції до Курамінського, Туркестанського, Зеравшанського, Гіссарського, Каратегінського, Дарвазького, Ванчського хребтів і хребта Петра Першого, а також у всі райони південного Таджикистану та гори Моголтау.

На початку 1973 року за рекомендацією відомого таджицького бріолога У.К. Маматкулова Імомназар був відряджений до Інституту ботаніки АН УРСР (м. Київ) для наукового стажування. Тут у відділі ліхенології та бріології, під орудою видатного українського ліхенолога А.М. Окснера, він опрацьовував колекції лишайників із Таджикистану та готувався до вступу в аспірантуру.

Згодом під науковим керівництвом відомого українського ліхенолога, фахівця з географії лишайників, доктора біологічних наук М.Ф. Макаревич Імомназар завершує підготовку кандидатської дисертації та успішно захищає її. Матеріали дисертаційної роботи опубліковані в монографії «Лишайники горного Зеравшана» (Душанбе: Дониш, 1985).

Викладаючи в університеті, І. Кудратов опрацьовує зібрані ліхенологічні колекції й узагальнює отримані результати. Загалом список лишайників Таджикистану охопив 524 види, з яких більше 220 автор навів уперше для країни. Дослідник працює над докторською дисертацією, для завершення якої він удруге був відряджений до Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України. На жаль, у ті часи (1999–2002 рр.) угоди між академіями наук України та Республіки Таджикистан не було, і наш Інститут не мав юридичних підстав виплачувати громадянину іншої держави заробітну платню докторанта, також Імомназар покривав витрати за помешкання в академічному гуртожитку власним коштом. То були вельми скрутні часи для І. Кудратова, і в тих обставинах він підкорив нас своїм оптимізм-



У ліхенологічному гербарії Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного. І. Кудратов із співробітниками відділу О.Г. Ромс, С.Я. Кондратюком і Н.Г. Безніс (2001 р.)

мом, відданістю науці і палким бажанням завершити розпочаті дослідження. В 2004 р. докторська дисертація «Аналіз ліхенофлори Таджикистану» була успішно захищена. Незважаючи на те, що дисертація в повному обсязі досі не опублікована, зведений список лишайників Таджикистану, надрукований у співавторстві з австрійським ліхенологом Х. Майгофером (Kudratov I., Mayrhofer H. **Catalogue of the lichenized and lichenicolous fungi of Tajikistan**, Herzogia, 2002, 15: 91–128), і широко використовується фахівцями, які працюють із флорою азійського континенту.

Феноменальна пам'ять, особливо щодо дрібних анатомічних особливостей досліджених Імомназаром лишайників Таджикистану, засвідчує природжений хист таксономіста. Тому не дивно, що з території республіки він описав низку нових для науки видів лишайників із родів *Acarospora*, *Caloplaca*, *Xanthomendoza* тощо. Крім того, на честь свого наукового керівника М.Ф. Макаревич учений описав новий для науки вид *Lichenodiplisiella makarevichae* S. Kondr. & I. Kudratov, а на пошанування відомого українського ліхенолога О.Г. Ромс – *Opegrapha romsae* S. Kondr. & I. Kudratov.

Навчаючись у докторантурі, Імомназар Кудратов не раз відвідував Херсонський державний університет, де не тільки працював з колекціями лишайників, а й спілкувався зі студентами. Він брав участь у професорських тижнях на факультеті природознавства і з захопленням розповідав про улюблені лишайники, природу своєї країни та життя таджицьких студентів і викладачів. Імомназар із задоволенням виїздив на екскурсії по Херсонщині, відвідав надзвичайно цікаві ландшафти лесових і вапнякових відслонень Півдня України.

І. Кудратов вражає своєю ерудицією, естетичним хистом, знанням поезії Омара Хайяма, Фірдоусі, Сааді, тонким почуттям гумору, доброзичливістю та мудрим ставленням до всіх проявів життя. Він щасливий батько чотирьох доньок і сина, які подарували йому онуків.

Вітаючи ювіляра, зичимо Імомназару міцного здоров'я, нових наукових здобутків, здійснення планів і задумів, радості й щастя в родинному колі з дружиною Зарофат.

М.Ф. БОЙКО, С.Я. КОНДРАТЮК,
О.Є. ХОДОСОВЦЕВ



ДОСЛІДЖЕННЯ ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМ

Рецензія: *І.М. Коваленко*. Екологія рослин нижніх ярусів лісових екосистем. — Суми: Університетська книга, 2015. — 360 с.

Лісові екосистеми — важлива частина єдиної планетарної екосистеми — біосфери. Функції, які виконують ліси, значущі як на глобальному рівні (продуценти кисню, центри біорізноманітності), так і на локальному (їх різнобічне використання в господарській діяльності людини). Така величезна затребуваність лісів призводить, на жаль, до їхнього скорочення та поступової втрати лісових масивів. Так, залісненість в Україні нині не перевищує 15 %.

Лісові екосистеми відзначаються вертикальною ярусністю — це нашарування однорідних за екологічними умовами та водночас різних середовищ існування. Саме тому знищення або деградація екосистем лісу спричинює значні втрати біорізноманіття загалом.

Найвищий відсоток біорізноманітності в лісах припадає на трав'яно-чагарничковий ярус. З ним пов'язані перші етапи процесів відновлення деревних рослин, що, власне, визначає ключову роль цього ярусу та його видового складу для формування лісів. Тому дослідження живого надгрунтового покриву лісових екосистем, екології лісових трав, популяційного рівня — це актуальна наукова проблема, над розв'язанням якої працюють ботаніки, геоботаніки та лісівники всього світу.

Результати аналізу саме цих питань і напрямків представлені в новій книзі кандидата біологічних наук *І.М. Коваленка* «Екологія рослин нижніх ярусів лісових екосистем».

Монографія складається зі вступу, восьми розділів, присвячених всебічному дослідженню живого надгрунтового покриву лісових екосистем, а також висновків і списку літератури.

У вступі наводяться загальні відомості щодо стану лісових екосистем, висвітлюються загрози їхньому існуванню та функціонуванню. Обґрунтовується важливість трав'яно-чагарничкового ярусу цих екосистем як вагової структурної та функціо-

нальної складової. Польовий матеріал, який аналізує автор, накопичений більш як за десятиліття досліджень лісових екосистем північно-східної частини України. Значна їхня частина виконувалася на території Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський».

У розділі 1 — «Лісові екосистеми — стабілізуючий компонент біосфери» порушуються питання збереження природного середовища та біосфери на основі охорони біорізноманіття. Наводяться форми і типи біорізноманітності, розглядаються проблеми її втрати як на рівні екосистем, так і популяцій.

«Структурно-функціональна організація лісових екосистем» — другий розділ монографії. У ньому автор подає перелік основних лісоутворювальних деревних порід регіону, аналізує головні абіотичні чинники, що впливають на лісові екосистеми. Стан екологічного середовища під покривом лісу він характеризує за допомогою екологічних амплітуд деревних порід, представлених у вигляді діаграм за дев'ятьма основними екологічними чинниками.

Особливістю лісів північного сходу України є їхня активна господарська експлуатація впродовж тривалого часу. Від 1999 року, після створення Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський», антропогенне навантаження в регіоні досліджень значно зменшилося. Тим цікавіше відстежувати зміни, які відбуваються в лісових екосистемах.

Всебічну характеристику рослин нижніх ярусів лісових фітоценозів подано в розділі 3 — «Лісові трави і чагарнички як чинник стійкості лісових екосистем». Автор вибрав, як найпоширеніші, 32 модельні види групи вегетативно рухомих рослин і розглянув різні класифікації їхніх життєвих форм. Досліджуючи групи видів трав'яно-чагарничкового ярусу, як найбільш інформативну він використовує класифікацію Раункієра і відзначає переважання

гемікриптофітів, на які припадає понад 60 % видів рослин. У межах концепції про функціональні типи рослин І.М. Коваленко здійснив оцінку за п'ятьма основними характеристиками: водний режим місцезростання, трофність ґрунту, літньозеленість або зимозеленість листя, будова структур вегетативного розмноження, тип ареалу. З використанням кластерного аналізу на основі зіставлення ознак видів виявлена диференціація модельних видів на окремі групи, що визначається автором як параметр стійкості лісових екосистем. Дослідник також провів фенологічні спостереження, при цьому фенофази реєстрував у кількох асоціаціях, а для *Vaccinium myrtillus* і *Vaccinium vitis-idaea* — у п'яти. Аналіз еколого-ценотичних стратегій вегетативно рухомих видів, на нашу думку, в розділі представлений надто стисло.

Адаптаційній ролі різних форм репродукції в рослин лісу присвячений четвертий розділ монографії. Починаючи із загальних питань репродукції деревних і рослин трав'яно-чагарничкового ярусу, І.М. Коваленко розкриває особливості вегетативного розмноження трав'яних видів. Він детально описує процеси клоноутворення модельних рослин, віковий статус клонів ілюструється різноманітними онтогенетичними індексами. Беззаперечною перевагою розділу є значна кількість ілюстративного матеріалу, поданого у вигляді таблиць, графіків і схем.

Ростові процеси, загальні особливості морфологічної структури рослин трав'яно-чагарничкового ярусу висвітлені в розділі 5 — «Ріст і формоутворення у вегетативно рухомих рослин». Індивідуальні особливості морфогенезу групи модельних видів у регіоні досліджень розкриті автором доволі детально. Також для групи модельних видів І.М. Коваленко визначив ало- та морфометричні параметри, які зазвичай використовують для оцінки росту та продукційного процесу рослин. Позитивним у розділі є порівняння власних спостережень з великою добіркою літературних даних.

Цікавому й актуальному напрямку дослідження екології вегетативно рухомих рослин присвячено розділ 6 — «Екологічна різноманітність вегетативно рухомих рослин». Автор використав екологічні шкали Я.П. Дідуха, що адаптовані до території України, та порівняв екологічні режими для синтаксонів класу *Quercus-Fagetalia* з екологічними амплітудами видів. Взнявши на озброєння метод фітоіндикації, І.М. Коваленко визначив відхилення

оптимальних екологічних умов, необхідних для характерних видів рослин, від реальних у досліджуваних фітоценозах. Характеристика потенційних і реалізованих екологічних ніш різних типів лісових екосистем — логічне завершення шостого розділу.

Популяційний рівень дослідження рослин трав'яно-чагарничкового ярусу розкрито в розділі 7 — «Структура популяцій вегетативно рухомих рослин у лісових екосистемах». Автором використані загально визнані методики вивчення онтогенетичної та віталітетної структур популяцій, які охоплюють онтогенетичні індекси, а також індекс якості популяції *Quercus-Fagetalia*. Наведена доволі детальна періодизація онтогенезу. На нашу думку, дублювання інформації щодо цих структур популяцій у формі таблиць і графіків є зайвим. Достатньо було на прикладі одного виду проілюструвати графіки, а надалі обмежитися табличними даними, які доволі чітко й однозначно висвітлюють отримані результати.

Зважаючи на те, що регіон досліджень приурочений до природно-заповідних територій (Національний природний парк «Деснянсько-Старогутський»), значну увагу І.М. Коваленко приділив такому важливому напрямку, як фітопопуляційний моніторинг. Ним запропонована та реалізується схема моніторингу трав'яних і чагарникових рослин живого надґрунтового покриву. На основі набору популяційних параметрів, який розкриває головні тенденції в динаміці популяцій рослин трав'яно-чагарничкового ярусу, дослідник подає прогноз стану популяцій на подальші 30 років. Цей комплекс питань розглядається в останньому, восьмому, розділі — «Лісові трави і чагарнички як компоненти лісових екосистем».

У висновках автор узагальнює результати вивчення трав'яного покриву та чагарничків північно-східної частини України. Важливість проведених досліджень і необхідність постійного моніторингу території НПП «Деснянсько-Старогутський» підтверджують і відновні сукцесії, що спостерігаються на ділянках парку.

Рецензована монографія містить багатий і гарно ілюстрований фактичний матеріал, автор добре оперує даними сучасних літературних джерел. Книга, без сумніву, стане цінним надбанням для фахівців у галузі екології та ботаніки, а також наукових співробітників, які працюють у сфері охорони навколишнього природного середовища.

Ю.Р. ШЕЛЯГ-СОСОНКО

НОВА КНИГА ВИДАТНОГО МІКОЛОГА

Рецензія: З.М. Азбукина. Определитель грибов России. Порядок Ржавчинные. I. Семейства Пукциниастровые, Кронарциевые, Факопсоровые, Чакониевые, Микронегериевые. — Владивосток: Дальнаука, 2015. — 281 с.



Порядок *Pucciniales* є одним із найбільших таксонів грибів такого рангу, причому кількість описаних видів стрімко зростає. Так, у дев'ятому виданні «Dictionary of fungi» для нього наводиться 6929 видів із 163 родів 14 родин, тоді як у десятому — вже 7798 видів із 166 родів 14 родин, що становить майже 8 % усього видового складу царства справжніх грибів. Іржаві гриби вирізняються дуже складним життєвим циклом, який у багатьох видів відбувається зі зміною живильної рослини. Всі іржаві гриби є obligатними паразитами судинних рослин, а багато видів — збудниками захворювань господарсько важливих культурних рослин. Усе це обумовлює особливий інтерес до їх вивчення як у фахівців, так і в аматорів. Разом з тим коректне визначення видів цієї групи часто є непростим завданням, що чималою мірою пояснюється браком зручних і доступних визначників для таких організмів. У Росії мікологи тривалий час користувалися класичною працею В.Г. Траншеля «Обзор ржавчинных грибов СССР» (1939), яка все ж таки не є визначником у строгому сенсі цього слова. Пізніші розробки (Купревич, Траншель, 1957; Купревич, Ульянищев, 1975; Ульянищев, 1978) також уже застаріли і не відповідають сучасному рівню знань про іржаві гриби.

© Ю.Я. ТИХОНЕНКО, І.О. ДУДКА, 2016

Отже, необхідність створення оновленого визначника іржавих грибів Російської Федерації давно назріла, і вихід друком рецензованої книги став важливою подією в російській мікології. Відзначимо, що автором цієї праці є Зінаїда Максимівна Азбукіна — визначний урединолог сучасності і неперевершений знавець іржавих грибів Голарктики. Її фундаментальні монографії стали настільними книгами мікологів усіх континентів земної кулі. Розроблену З.М. Азбукіною класифікацію ареалів іржавих грибів використовують покоління дослідників географічного поширення цієї групи. Ідеї, покладені в основу запропонованої нею системи порядку *Pucciniales*, на цілі десятиліття випередили сучасні підходи до розв'язання цієї проблеми. Прийняті нині міжродинні межі іржавих грибів, власне, збігаються з межами триб системи, створеної авторкою рецензованої монографії.

Нова праця З.М. Азбукіної ґрунтується на величезному фактичному матеріалі, дослідниця критично переглянула всі основні колекції іржавих грибів з гербаріїв Росії. Висока наукова якість книги обумовлена також плідною багаторічною співпрацею авторки з провідними європейськими, американськими та східноазійськими дослідниками грибів порядку *Pucciniales*.

Таксони розподілено відповідно до системи Каммінса та Хірацуки (Cummins, Hiratsuka, 2003). Усього до визначника внесено 123 види 20 родів із родин *Pucciniastraceae*, *Cronartiaceae*, *Coleosporiaceae*, *Melampsoraceae*, *Phakopsoraceae*, *Chaoniaceae* та *Mikronegeriaceae*. Отже, розглядаються види, які в старих системах порядку відносили до мелампсороїдної групи іржавих грибів. Відзначимо, що для багатьох розглянутих у монографії родів центром їх видової різноманітності є Східна Азія, і в Росії значна частина їхніх представників трапляється лише в Далекосхідному регіоні. Так, з дев'яти відомих для Російської Федерації видів роду *Uredinopsis* Magnus шість виявлені тільки на Далекому Сході, а для роду *Coleosporium* Lév. таких видів 14 з 20. Окрім того, роди *Cerotelium* Arthur, *Nothoravenelia* Dietel, *Phakopsora* Dietel, *Pucciniostele* Tranzschel & Kom., *Aplopsora* Mains і *Blastospora*

Dietel у Росії зареєстровані лише на Далекому Сході. Загалом із 123 розглянутих у монографії видів на Далекому Сході поширені 114, а тільки в цьому регіоні — 61 вид. Усе це ще раз підкреслює обґрунтованість і природність того, що автором рецензованої книги є З.М. Азбукіна — всесвітньо відомий знавець далекосхідних іржастих грибів.

У вступній частині монографії наведено дані про сучасний стан систематики іржастих грибів і їхні еволюційні відносини з іншими таксонами підвідділу *Pucciniomycotina*, обговорюється значення морфологічних ознак, які нині використовуються для ідентифікації цієї групи організмів.

Основна частина книги складається з ключів для визначення родин, родів і видів, детальних описів усіх розглянутих таксонів, відомостей про їхнє поширення в Росії та світі. Ключі для родів і видів побудовані за принципом дихотомії і є досить зручними в користуванні. Єдине зауваження: на нашу думку, до таблиці з визначення родин варто було би внести і ті родини, які не розглядаються в монографії (*Uropyxidaceae*, *Phragmidiaceae*, *Pucciniaceae*, *Puccinosiraceae*).

Особливістю рецензованої праці, яка вигідно вирізняє її серед основної маси подібних робіт, є те, що до описів багатьох родів і видів додані деталь-

ні авторські коментарі про характерні ознаки їх морфології, циклу розвитку, способу життя, складу живильних рослин, відмінності від близьких видів тощо. Така інформація значно полегшує роботу користувача, особливо коли в нього виникають сумніви щодо правильності свого визначення.

Книга добре ілюстрована рисунками та фотографіями, виконаними за допомогою як світлового, так і електронного сканувального мікроскопів.

Оскільки наклад монографії — лише 300 примірників, то можна з упевненістю сказати, що вона швидко стане бібліографічною рідкістю. На наше переконання, авторці та керівництву Біолого-грунтознавчого інституту Далекосхідного відділення РАН необхідно вже зараз розпочати підготовку електронного видання цієї праці.

Створення такого визначника стало справжнім науковим подвигом Зінаїди Максимівни Азбукіної, яка переконливо довела, що і в поважному віці дослідник здатний плідно працювати і видати книгу, яка, безперечно, є цінним надбанням для мікологів, фітопатологів, студентів і всіх, хто цікавиться своєрідною, різноманітною та важливою групою іржастих грибів.

Ю.Я. ТИХОНЕНКО, І.О. ДУДКА



СВІТЛІЙ ПАМ'ЯТІ ЙОСИПА ЙОСИПОВИЧА СІКУРИ



11 грудня 2015 року відійшов у вічність відомий учений-ботанік та організатор науки, доктор біологічних наук, професор, зарубіжний член Угорської академії наук, дійсний член Академії екологічних наук Республіки Молдова Йосип Йосипович Сікура.

Й.Й. Сікура народився 7 грудня 1932 року в м. Мукачеве в родині робітників. Навчався в місцевій середній школі № 2, а потому — в Мукачівському сільськогосподарському технікумі, який закінчив із відзнакою. Упродовж 1950–1955 років він — студент біологічного факультету Ужгородського державного університету (УжДУ). Отримавши диплом, працює вчителем у середній школі с. Люта (1955–1956) і методистом обласної станції юних натуралістів у м. Ужгороді (1956–1957), згодом — старшим геоботаніком ґрунтово-дослідницької партії УжДУ, де вивчає природні луки та пасови-

© Є.Й. АНДРИК, С.В. КЛИМЕНКО, Е.І. КОГУТ,
Г.М. МУЗИЧУК, І.І. ОРОС, В.В. ПРОТОПОПОВА,
М.В. ШЕВЕРА, 2016

ща Закарпаття й опрацьовує методи поверхневого та докорінного поліпшення цих угідь (1957–1959), пізніше керує гірським стаціонаром УжДУ на полонині Рівна (1959–1960).

У 1960 р. Й.Й. Сікура переїздить до Києва і працює в Центральному республіканському ботанічному саду АН УРСР (тепер — Національний ботанічний сад імені М.М. Гришка НАН України — НБС). Допитливий, цілеспрямований, він уже тоді визначив свій шлях у науку: ботанік, систематик, інтродуктор. Добре знав рослини та латину, чим не завжди могли похизуватися інші колеги. У Ботанічному саду Йосип Йосипович пройшов шлях від молодшого наукового співробітника до завідувача відділу природної флори (1975–1991) та головного наукового співробітника (1991–1993). Його наукові інтереси були зосереджені на вивченні флори гірських і пустельних районів Середньої Азії та Казахстану з метою збагачення флори України цінними видами рослин. Очолюючи відділ, велику увагу приділяв дослідженням флори багатьох регіонів СРСР, організовував численні експедиції, був куратором ботаніко-географічної ділянки «Середня Азія та Казахстан», рослинний склад якої суттєво збагатив сотнями інтродукованих видів, привезених ним із численних експедицій до Тянь-Шаню, Паміро-Алаю, Джунгарського Алатау, пустель Муюнкуми, Каракуми, Кизилкуми, Туркмено-Хорасанських гір. Створена Йосипом Йосиповичем жива колекція середньоазійських рослин налічувала понад 600 видів, а гербарний матеріал — більше 10 тисяч зразків. Чільну увагу вчений приділяв проблемі збереження генофонду рослин природної флори, зокрема охороні ендемічних, рідкісних і зникаючих видів. Уперше в Україні Й.Й. Сікура зібрав колекцію декоративних геофітів (107 видів) і створив гербарій інтродукованих рослин.

Ботаніко-географічні ділянки – саме за цим принципом планувалася науково-організаційна діяльність Ботанічного саду. Засновник і директор Саду академік АН УРСР Микола Миколайович Гришко, як і його однодумці, вважав, що в такий спосіб можна репрезентувати багату флору різних регіонів країни. Ботаніко-географічні ділянки мали бути основою для досліджень інтродукованих рослин, оцінювання їхньої адаптації, успішної (чи неуспішної) інтродукції рослин у нових кліматичних умовах, порівняння їх поведінки з аборигенними видами і, зрештою, створення інтродукційних популяцій, зокрема зникаючих і рідкісних видів. Такі ділянки, як і інші експозиції Ботанічного саду, виконують важливу просвітницьку роль: численні відвідувачі – науковці, студенти, аматори знайомляться з досі незанимає рослинами. За ініціативою вченого було створено ділянку «Система рослин», де різні рослини висаджували за певною філогенетичною системою. Цю науково обґрунтовану, надзвичайно насичену найрізноманітнішими представниками систематичних груп ділянку, було обсаджено кніфофією – яскравою декоративною і малознаною для багатьох рослиною, що неодмінно привертала увагу відвідувачів.

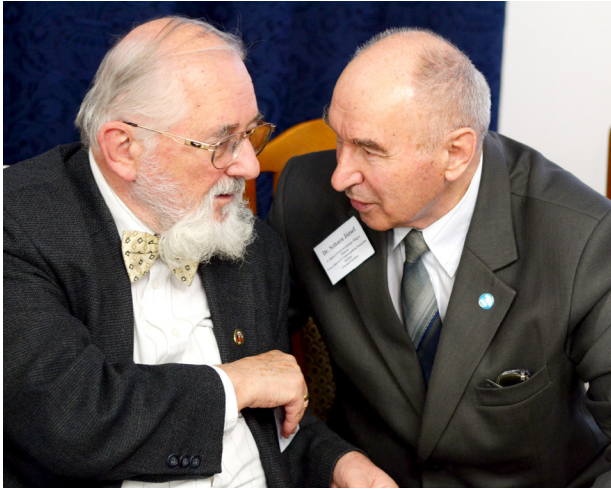
Творчими та популярними у ботаніків були «Дні Флори», які організовували науковці відділу природної флори, зазвичай у травні, коли все довкола цвіло та буяло. Відділ природної флори завжди був провідним науковим підрозділом Ботанічного саду, а науковців пов'язували творчі контакти з багатьма відомими ботаніками. Це масштабне наукове співробітництво у 1960–1990-ті роки заохочував і підтримував директор Ботанічного саду академік АН УРСР Андрій Михайлович Гродзинський. Сад відвідували видатні діячі науки – В.Г. Хржановський, В.М. Тихомиров, А.М. Семенова-Тянь-Шанська, А.І. Галушко, М.В. Цицин, К.А. Соболевська, В.І. Кефелі, Б.М. Міркін, І.Ю. Коропачинський та багато інших. Творча дружба поєднала Йосипа Йосиповича з талановитим російським ботаніком-інтродуктором, членом-кореспондентом Російської АН О.К. Скворцовим (Головний ботанічний сад імені М.В. Цицина РАН, м. Москва), разом вони побували в експедиціях у Середній Азії та на Закарпатті.

Й.Й. Сікура розробив низку теоретичних положень у галузі інтродукції, які ґрунтуються на прин-



Т.М. Червченко, Й.Й. Сікура, С.В. Клименко: екскурсія на Медео під час Всесоюзного ботанічного з'їзду (Алма-Ата, 1988).

ципах адаптації видів (на прикладі рослин із різних зон Середньої Азії та Казахстану) до нових едафо-кліматичних умов шляхом створення штучних популяцій інтродукованих деревних, кущових і трав'янистих видів. Учений запропонував прийоми формування рослинних комплексів, які імітують у мініатюрі ландшафт, флору та рослинність окремих регіонів Землі, розробив питання про співвідношення різних життєвих форм у таких антропогенно-контрольованих рослинних угрупованнях і визначив особливості розміщення видів відповідно до їхніх аутокологічних вимог і ритмів розвитку. Широкий екологічний експеримент, проведений Йосипом Йосиповичем у природних умовах України з використанням понад 500 інтродукованих рослин, узагальнення отриманих ним результатів суттєво розширюють знання щодо оптимуму та норми реакції різних видів, важливі для виявлення широти фенотипічної мінливості генотипів. Значна частина інтродукованих Й.Й. Сікурою рослин увійшла до колекційного фонду декоративних, лікарських, пряно-смакових видів НБС і поповнила асортимент рослин з метою озеленення, виробництва сировини для лікарських препаратів і харчової промисловості. Представлений у наукових працях ученого надзвичайно багатий і різноплановий фактичний матеріал, що відображає особливості онтогенезу низки декоративних, лікарських



Академіки Угорської АН — Аттіла Боргіді (Attila Borhidi) та Йосип Сікура

та інших економічно цінних видів і різних категорій охоронюваних рослин, становить наукову основу для розробки агротехніки їх вирощування в культурі та для запобіжного *ex situ* збереження.

За вагомий теоретичний і практичний внесок у науку Й.Й. Сікуру нагороджено золотою, срібною та бронзовими медалями Виставки досягнень народного господарства СРСР. Він успішно захистив кандидатську дисертацію на тему «Декоративні геофіти флори Середньої Азії та Казахстану і можливості їх використання на Україні» (1967) та докторську — «Переселення рослин природної флори Средней Азии и Казахстана на Украину» (1982). У 1989 р. Й.Й. Сікурі було присуджено звання професора. Він створив в Україні школу інтродукторів, керував п'ятнадцятьма кандидатськими дисертаціями аспірантів і здобувачів, був науковим консультантом двох докторських робіт.

Упродовж 1993–2012 років Й.Й. Сікура працював головним науковим співробітником Інституту клітинної біології та генетичної інженерії НАН України, брав участь в українсько-німецько-американському (венесуельському) проєкті, присвяченому пошуку видів природних флор Євразії та Південної Америки, цінних для їхнього подальшого використання в медицині, ветеринарії та рослинництві. Йосип Йосипович був ініціатором створення наукового гербарію цього Інституту, який тепер нараховує 30 тисяч гербарних зразків, що репрезентують понад 17 тис. видів рослин з Європи, Азії, Африки та Південної Америки. Він щедро передавав свої знання молодому поколінню:

ще з 1992 р. методом дистанційного навчання читав цикл лекцій для студентів університетів Угорщини: «Типи пустель Середньої Азії, їхні флора та рослинність»; «Флора та рослинність Східного Тянь-Шаню»; «Флора та рослинність Західного Тянь-Шаню»; «Особливості флори Джунгарського Алатау»; «Метод створення колекцій у ботанічних садах за ботаніко-географічним принципом». У цей час він багато публікувався. У співавторстві з колегами Й.Й. Сікура підготував серію видань «Морфологія плодів та насіння квіткових рослин світової флори» (2005–2014), де опрацьовано морфологічні особливості представників різних родів. В окремих монографіях здійснено огляд видів родів *Eremurus* M. Bieb. (*Liliaceae*) (2006), *Juno* Tratt. (*Iridaceae*) (2006, 2011), *Tulipa* L. (*Liliaceae*) (2009), *Allium* L. (*Alliaceae*) (2010), *Iris* L. (*Iridaceae*) (2010), *Tamarix* L. (2012) світової флори тощо. Узагальнено цікаву інформацію в книзі «Декоративные растения природных флор» (Сікура и др., 2009). Кілька монографій присвячені питанням інтродукції рослин — «Інтродукція рослин (її значення для розвитку цивілізацій, ботанічної науки та збереження різноманіття рослинного світу)» (Сікура, Капустян, 2003), «Переселение растений природной флоры Средней Азии на Украину (итоги интродукции)» (Сікура, 1982).

Працюючи в іншій установі, Йосип Йосипович часто бував у НБС імені М.М. Гришка НАН України, завжди привозив, приносив щось цінне — рослини, насіння, гербарії, зберігав творчі стосунки з багатьма науковцями, радів здобуткам співробітників Ботанічного саду. На пропозицію підвезти його на якусь ділянку (сад займає площу близько 130 га) відповідав: «Ні, я піду пішки. Тут, у саду, і мій невеликий внесок у флористичне багатство. Я люблю його стежки-доріжки».

Малою батьківщиною Йосипа Йосиповича було Закарпаття, він любив його людей, природу, історію, культуру. За першої-ліпшої нагоди відвідував рідні місця. Вже в поважному віці взяв на себе складну, але шляхетну місію — від 2011 року очолив Закарпатський угорський інститут імені Ференца Ракоці II, аби сприяти розвитку українсько-угорських взаємин. У цьому вищій повною мірою розкрився талант Йосипа Йосиповича як педагога й організатора науки. Його лекції відзначалися змістовністю і цікавим викладом матеріалу, що ґрунтувався як на багатих знаннях, так і на досвіді та враженнях від здійснених експедицій. Ста-

раннями вченого у с. Береги було закладено інститутський ботанічний сад, розвитком якого Йосип Йосипович опікувався з великим ентузіазмом і захопленням. На невеликій ділянці, близько півгектара, він сам і разом з помічниками висаджував рідкісні та господарсько цінні рослини, особливо популяризував *Poncirus trifoliata* (L.) Raf., плодами якого щедро частував мешканців села Береги, колеґ у м. Берегове, знайомих із Ужгорода та Києва, відвідувачів саду. Сад міститься поблизу старого будинку, де створено етнографічний музей угорської садиби.

За вагомий внесок у розвиток ботанічної науки Й.Й. Сікуру в 2001 р. обрано зарубіжним членом Угорської АН, а від 2008 року – дійсним членом Національної академії екологічних наук Республіки Молдова.

Й.Й. Сікура брав діяльну участь у громадському житті наукових установ НАН України. Зокрема, був головою секції «Рослинні ресурси» Проблемної ради АН УРСР та членом Проблемної ради АН СРСР, головою комісії «Теоретичні та методичні основи інтродукції рослин» Ради ботанічних садів України та Молдавії, членом редколегії журналу «Інтродукція та акліматизація рослин», організатором і відповідальним редактором наукових збірників конференцій «Вивчення онтогенезу інтродукованих видів у ботанічних садах та дендропарках СРСР» (1998–2008 рр.) тощо. Активної науково-організаторської роботи Йосип Йосипович не полишав до останнього. Свідчення цього – чудово організована та проведена в травні 2015 року Закарпатським угорським інститутом спільно з Інститутом ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України, Ужгородським національним університетом, Закарпатським краєзнавчим музеєм та Угорським природничим музеєм міжнародна наукова конференція, присвячена 200-річчю від дня народження ботаніка-аматора, дослідника флори



Й.Й. Сікура під час експедиції на полонину Рівна (Закарпатська обл.). 20.08.2013 р. (з архіву Закарпатського угорського інституту ім. Ференца Ракоці II)

Мараморошу Людвіґа Ваґнера. На форумі Йосип Йосипович виступив із цікавою науковою доповіддю, брав участь у дискусіях, у ботанічній екскурсії до квітнучих нарцисів в околицях с. Буштино. Це, мабуть, була його одна з останніх зустрічей з природою і милим серцю рідним краєм. Він був щасливий і таким запам'ятається назавжди: працелюбний, людяний, інтелігентний, усміхнений, чуйний, відкритий, товариський. Його вирізняли простота у спілкуванні, доброзичливе ставлення до людей, бажання допомогти. Він цінував дотепне слово та жарт.

Світла пам'ять про Йосипа Йосиповича Сікуру, науковця, талановитого експериментатора, педагога, чуйну та добру людину назавжди збережеться в наших серцях.

Є.Й. АНДРИК, С.В. КЛИМЕНКО, Е.І. КОГУТ,
Г.М. МУЗИЧУК, І.І. ОРОС, В.В. ПРОТОПОПОВА,
М.В. ШЕВЕРА

СОДЕРЖАНИЕ

Общие проблемы, обзоры и дискуссии

Дубина Д.В., Устименко П.М., Попович С.Ю., Мовчан Я.И., Вакаренко Л.П. «Зеленая книга Украины»: еще раз относительно толкования сущности 107

Геоботаника, экология, охрана растительного мира

Лисогор Л.П., Багрикова Н.А., Красова О.А. Залежные земли как перспективные восстановительные элементы экосети Правобережного степного Приднепровья 116

Нецветов М.В., Прокопук Ю.С. Возраст и радиальный прирост старовозрастных деревьев *Quercus robur* парка «Феофания» 126

Федорончук Н.М., Мосякин С.Л. Род *Minuartia* s. l. (*Caryophyllaceae*) во флоре Восточной Европы: обзор номенклатурных изменений в свете новых молекулярно-филогенетических данных 134

Шоль Г.Н. Анализ аборигенной и адвентивной фракций урбанофлоры Кривого Рога 144

Кучер О.А. Систематическая структура адвентивной фракции флоры Старобельской злаково-луговой Степи . . . 153

Флористические находки

Шевчик В.Л., Никитчук О.В., Шевчик Т.В., Соломаха В.А. Новое местонахождение *Crataegus ucrainica* (*Rosaceae*) в дельте р. Рось 158

Споровые растения и грибы

Паламарь-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. Харофитные водоросли: вопросы эволюции и филогении 163

Леонтьев Д.В. Эволюция спорофора у *Reticulariaceae* (*Muchomycetes*). 178

Физиология, анатомия, биохимия, клеточная и молекулярная биология растений

Шевченко Г.В., Кордюм Е.Л. Организация микрофиламентов цитоскелета в корнях воздушно-водных растений *Sium latifolium* (*Apiaceae*) и *Alisma plantago-aquatica* (*Alismataceae*) в процессе формирования аэренхимы 185

Козеко Л.Е., Рахметов Д.Б. Особенности динамики синтеза белков теплового шока HSP70 у *Malva sylvestris* и *M. pulchella* (*Malvaceae*) и устойчивость к высокой температуре, затоплению и засухе 194

Юбилейные даты

Бойко М.Ф., Кондратюк С.Я., Ходосовцев А.Е. Известному таджикскому лишенологу Имомназару Кудратову – 70. 204

Рецензии и новости литературы

Шеляг-Сосонко Ю.Р. Исследование лесных экосистем. Рецензия: *И.М. Коваленко*. Экология растений нижних ярусов лесных экосистем 206

Тихоненко Ю.Я., Дудка И.А. Новая книга выдающегося миколога. Рецензия: *З.М. Азбукина*. Определитель грибов России. Порядок Ржавчинные. 1. 208

Потери науки

Андрик Е.Й., Клименко С.В., Когут Э.И., Музичук Г.М., Орос И.И., Протопопова В.В., Шевера М.В. Светлой памяти Иосифа Иосифовича Сикуры. 210

CONTENTS

General Issues, Reviews and Discussions

- Dubyna D.V., Ustymenko P.M., Popovych S.Yu., Movchan Ya.I., Vakarenko L.P. The Green Data Book of Ukraine: once again on the essence of interpretation 107

Vegetation Science, Ecology, Conservation

- Lysogor L.P., Bagrikova N.O., Krasova O.O. Abandoned lands as perspective recovery elements of econetwork of the Right-Bank Steppe Dnipro area 116
- Netsvetov M.V., Prokopuk Yu.S. Age and radial growth of age-old trees of *Quercus robur* in Feofania Park 126
- Fedoronchuk M.M., Mosyakin S.L. The genus *Minuartia* s. l. (*Caryophyllaceae*) in the flora of Eastern Europe: an overview of nomenclatural changes in the light of new molecular phylogenetic data 134
- Shol G.N. The analysis of the native and alien fractions of the Kryvyi Rig urban flora 144
- Kucher O.O. Systematic structure of the alien fraction of the flora of Starobilsk Grass-Meadow Steppe 153

Floristic Records

- Shevchyk V.L., Nikitchuk O.V., Shevchyk T.V., Solomakha V.A. A new record of *Crataegus ucrainica* (*Rosaceae*) in the Ros river estuary 158

Vascular Plants: Taxonomy, Geography and Floristics

- Palamar-Mordvintseva G.M., Tsarenko P.M. Charophytic algae: issues of evolution and phylogeny. 163
- Leontyev D.V. The evolution of sporophore in *Reticulariaceae* (*Myxomycetes*) 178

Plant Physiology, Anatomy, Biochemistry, Cell Biology and Molecular Biology

- Shevchenko G.V., Kordyum E.L. Organization of microfilaments in roots of water-terrestrial *Sium latifolium* (*Apiaceae*) and *Alisma plantago-aquatica* (*Alismataceae*) plants in the process of aerenchyma formation 185
- Kozeko L.Ye., Rakhmetov D.B. Variation in dynamics of the heat shock proteins HSP70 synthesis in *Malva sylvestris* and *M. pulchella* (*Malvaceae*) in connection with tolerance to high temperature, flooding and drought 194

Jubilee Dates

- Boyko M.F., Kondratyuk S.Y., Khodosovtsev O.Ye. On the 70th Anniversary of Imomnazar Kudratov, a well-known Tajik lichenologist 204

Reviews and Notices of Publications

- Shelyag-Sosonko Yu.R. A study of forest ecosystems. Review: I.M. Kovalenko. Ecology of understory plants of forest ecosystems 206
- Tykhonenko Yu.Ya., Dudka I.O. A new book of a famous mycologist. Review: Z.M. Azbukina. A handbook on fungi of Russia. Order *Pucciniales*. 1 208

In Memoriam

- Andryk Ye.Y., Klymenko S.V., Kohut E.I., Muzychuk H.M., Oros I.I., Protopopova V.V., Shevera M.V. In memory of Josyp J. Sikura 210

ОГОЛОШЕННЯ

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України, Херсонський державний університет, Національний природний парк «Олешківські піски», Національний природний парк «Нижньодніпровський», Національний природний парк «Джарилгацький», Херсонська гідробіологічна станція НАН України

МІЖНАРОДНА КОНФЕРЕНЦІЯ МОЛОДИХ УЧЕНИХ «АКТУАЛЬНІ ПРОБЛЕМИ БОТАНІКИ ТА ЕКОЛОГІЇ»

Херсон, 29 червня – 03 липня 2016 року

ОРГАНІЗАЦІЙНИЙ КОМІТЕТ КОНФЕРЕНЦІЇ

Голова оргкомітету: чл.-кор. НАН України Єлизавета Кордюм

Співголова: д-р пед. наук Валентина Федяєва

Секретаріат: Олександр Поліщук, Валерій Дармоустук, Анна Наумович, Вікторія Овсієнко

Члени оргкомітету: Андрій Бабицький, Олеся Безсмертна, Вікторія Березовська, Денис Давидов, Олександра Іваненко, Тетяна Карлюк, Микола Козир, Валерія Павленко-Баришева, Олена Перегрим, Юлія Поліщук, Ганна Скрипка, Сергій Степанов, Ольга Чусова, Марина Яроцька, Валерія Блах, Михайло Бойко, Максим Вінник, Любов Гавриленко, Іван Глухов, Наталія Загороднюк, Марина Захарова, Віталій Клименко, Юлія Ліхачька, Ірина Луцкіна, Наталія Малюга, Руслана Мельник, Тетяна Мірошніченко, Іван Мойсієнко, Сергій Овечко, Надія Павлова, Ігор Пилипенко, Альона Понмарьова, Олександр Розважаєв, Ірина Самсакова, Сергій Сімченко, Світлана Скребовська, Юлія Сучок, Олександр Ходосовцев

СЕКЦІЇ КОНФЕРЕНЦІЇ

1. Нижчі рослини та гриби (систематика, таксономія, флористика, созологія, екологія, ценологія). Куратори: канд. біол. наук. Марія Зикова, канд. біол. наук Олена Білоус, Надія Капець
2. Вищі рослини (систематика, флористика, фітоценологія, екологія, популяційна ботаніка, охорона, дендрологія, інтродукція рослин і ландшафтна архітектура). Куратори: канд. біол. наук Ігор Ольшанський, канд. біол. наук Андрій Мосякін, Денис Винокуров
3. Експериментальна ботаніка (фізіологія та біохімія рослин, фітогормонологія, клітинна біологія). Куратори: канд. біол. наук Василь Бриков, канд. біол. наук Олена Клименко, Іван Жупанов

У дні роботи конференції плануються екскурсії до Херсонського обласного краєзнавчого музею, Національних природних парків «Олешківські піски», «Нижньодніпровський», «Джарилгацький». Провідні фахівці-ботаніки України також проведуть наукові школи та семінари на актуальні теми з різних напрямків.

Робочі мови конференції: українська, англійська

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

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

Сайт Інституту ботаніки www.botany.kiev.ua

Сайт Херсонського державного університету <http://www.kspu.edu>

Сайт Херсонської гідробіологічної станції НАН України <http://hgbs-ks.ucoz.ua>

Сайт «Херсонщина туристична» <http://khersonregion.com>

Поштова адреса: Поліщук Юлія Василівна - Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01004, Україна

Овсієнко Вікторія - Херсонський державний університет, 73000 Україна, м. Херсон, вул. 40 років Жовтня, 27

Електронна адреса конференції botany-center@ukr.net

Телефони: з питань реєстрації: +380976323493 – Юлія Поліщук, з інших питань: +380685928614 – Олександр Поліщук, +380964163513 – Вікторія Овсієнко

Український ботанічний журнал, т. 73, № 2, 2016. Національна академія наук України. Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного. Науковий журнал. Заснований у 1921 р. Виходить один раз на два місяці (українською, російською та англійською мовами). Головний редактор С.Л. Мосякін

Украинский ботанический журнал, т. 73, № 2, 2016. Национальная академия наук Украины. Институт ботаники имени Н.Г. Холодного. Научный журнал. Основан в 1921 году. Выходит один раз в два месяца (на украинском, русском и английском языках). Главный редактор С.Л. Мосякин

Затверджено до друку вченою радою Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України (протокол №5 від 17 березня 2016 р.)

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

Редактор *В.М. Романюк*
Технічний редактор *І.В. Кушнір*
Комп'ютерна верстка *Д.С. Решетников*

Здано до друку 20.04.2016. Формат 84 × 108/16. Папір офсетний № 1. Друк. офсет.
Ум.-друк. арк. 14,00. Обл.-вид. арк. 15,36. Наклад 180 прим.

Видруковано ТОВ «Наш формат»
пр-т Миру, 7, м. Київ, 02105, Україна